

Е. М. АВЕТИСЯН

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СЕМ. CAMPRANULACEAE И БЛИЗКИХ К НЕМУ СЕМЕЙСТВ (SPHENOCLEACEAE, LOBELIACEAE, CYPHIACEAE) В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ИХ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

Порядок Campranulales — один из высоко специализированных порядков сrostнолепестной и энтомофильной линии покрытосеменных растений. Сюда входят семейства Bignoniaceae, Calyceraceae, Campranulaceae, Cyphiaceae, Donatiaceae, Lobeliaceae, Sphenocleaceae, Stylidiaceae. Представители этих семейств произрастают главным образом в тропических странах обоих полушарий. Исключением является семейство Campranulaceae, распространенное в основном в умеренных областях, особенно в странах Средиземья.

Как по обширности самого семейства, охватывающего 40 родов и около 1000 видов, так и в систематическом отношении особый интерес представляет семейство Campranulaceae.

Первая монографическая обработка семейства принадлежит Альфонсу Декандоллю, который и создал систему семейства, разработанную до ранга триб (De Candolle, 1839). Имеются обзоры семейства и ряда других авторов: Шенланда (Schönland, 1891), Байона (Baillon, 1882), Фомина (Fomin, 1903—1907), однако мы не имеем современной монографии колокольчиковых в мировом масштабе. В связи с этим до сегодняшнего дня имеется много спорного и неясного как в систематике, так и в вопросах филогении этого семейства. Например, до сих пор не ясен объем самого семейства Campranulaceae, относительно которого в ботанической литературе существуют две разные системы построения. Спорным является и состав родов, входящих в отдельные трибы. Ряд родов, как Canarina, Pentaphragma, Ostrowskia и др., не имеют ясного систематического положения. Не совсем ясны также и филогенетические связи между семействами, входящими в порядок Campranulales и т. д. Исходя из того, что метод палинологического исследования тесно вошел в современную систематику, целью настоящей работы является попытка внести ясность в вопросы систематики и филогении отдельных таксонов порядка Campranulales.

Мы надеемся, что данные морфологии пыльцы, как одного из консервативных признаков растений, будут учтены монографами семейства

при построении современной системы колокольчиковых. Кроме того, палинологические данные исследуемых семейств обогащают наши представления о путях эволюции пыльцы *Campanulales*. Наконец, наши данные создают научную основу для определения ископаемой пыльцы. Более или менее подробные данные о пыльце сем. *Campanulaceae* имеются у Эрдтмана (Erdtman G., 1952, 1963), Тарнавчи и Радулеску (Tagavnschi I., Radulesku D., 1959) и в книге «Морфология пыльцы растений Китая» (1960).

Методика

Исследование пыльцы *Campanulales* производилось двумя методами: методом окрашивания фуксином (А. Смольянинова и В. Голубкова, 1950) и упрощенным ацетоллизным методом (Е. Аветисян, 1950). Эти методы, как было нами ранее отмечено (Е. Аветисян, 1960), весьма необходимы для обработки пыльцы как других семейств, так и для пыльцы порядка *Campanulales*. Результаты этих двух методов помогают получить полное представление о строении спородермы пыльцы данной группы. Отметим, что при ацетоллизной обработке пыльцевые зерна следует нагревать до получения их темно-коричневой окраски, при этом лучше описание препаратов вести непосредственно после их приготовления. Для выявления деталей строения спородермы, частично сэкзины, при исследовании пыльцы всех семейств *Campanulales* следует применять ацетоллизный метод. Только при помощи удаления содержимого, достигаемого такой обработкой, можно ясно увидеть тонкую точечную структуру сэкзины, выявить различие размеров шипов и расстояние между ними. Эти признаки весьма важны при определении пыльцы сем. *Campanulaceae*. Тегийарное строение и характер выростов сэкзины пыльцевых зерен *Lobeliaceae* и *Cypripediaceae* также лучше видны на ацетоллизированных зернах.

Этим методом четко выявляются и границы утолщения сэкзины в области пор и борозд в виде темно-черных линий или полос. Наконец, применением данного метода можно легко убедиться в интеномном характере подпоровых утолщений, свойственных пыльце большинства колокольчиковых. При такой обработке эти утолщения вместе с содержимым удаляются, а на сэкзине остаются только голые поровые отверстия.

Благодаря наличию довольно толстых слоев спородермы, пыльца *Campanulales* при обработке ацетоллизным методом не разрушается и не меняет формы. При этом наблюдаемые лишь несущественные изменения общих размеров и форм связаны с удалением из зерен содержимого. Существенным изменениям при ацетоллизной обработке подвергаются пленки пор (борозднопоровых зерен) и борозд (бороздных зерен), которые часто разрушаются или исчезают. Для измерения общих размеров зерен, зарисовок общей формы зерен, пор и борозд, а также установления скульптуры пленок рекомендуется применение метода окрашивания фуксином.

Ключ для определения родов сем. *Campanulaceae*

1. Пыльцевые зерна бороздные 2
- Пыльцевые зерна другого типа 5
2. Зерна очень крупные ($p=85,2\mu$, $E=50,5\mu$); число борозд—6—7; борозды широкие, короткие (короче полярной оси зерна); сэкзина длинно шиповатая ($1,5-1,8\mu$ дл.), наряду с густой зернистостью *Ostrowskia*
- Зерна более мелкие ($p=45\mu$; $E=35\mu$); борозды узкие, длинные (в длину полярной оси зерна) 3
3. Сэкзина пыльцевых зерен покровная со сложносеточной скульптурой, т. е. стенки сеток состоят из отдельных крупных зернышек; число борозд—8, редко —6—7 *Cyananthus*
- Сэкзина зерен покрыта мелкими редуцированными шипиками (не более $0,5\mu$ дл.) вместе с общей мелкой зернистостью 4
4. Пыльцевые зерна 6—10-бороздные; борозды с параллельными краями, тупо закругленные на концах; часто концы борозд срастаются между собой на полюсах; интина на дне борозд утолщена, шипики островатые *Codonopsis*
- Пыльцевые зерна 6—8-бороздные; борозды к концам суживающиеся, ланцетовидные, не срастаются концами между собой; интина в оптическом разрезе равномерная; шипики туповатые *Leptocodon*
5. Пыльцевые зерна борозднопоровые 6
- Пыльцевые зерна только с порами 9
6. Поры находятся в бороздах 7
- Поры удлинённые, выходящие из-за пределов борозд 8
7. Борозды широкие, ланцетовидные, короткие, не доходят до полюсов зерна; сэкзина волнистая, наряду с очень тонкими заостренными шипиками $0,4\mu$ дл. *Platycodon*
- Борозды узкие, длинные, достигающие до половины полюса зерна, почти с параллельными к концам тупо закругленными краями; сэкзина покрыта толстыми туповатыми шипиками $0,6\mu$ дл. *Campanula*
8. Очертание зерен с полюсов трехлопастное; борозды щелевидные, короткие (в половину длины полярной оси зерна); сэкзина покрыта шипиками одинаковой длины ($0,4\mu$ дл.); сэкзина в области пор и борозд с сильно утолщенной широкой полосой. *Pentaphragma*
- Очертание зерен с полюсов округлое; борозды широко ланцетовидные (короче половины длины полярной оси зерна); сэкзина покрыта толстыми крупными ($1,1-1,2\mu$ дл.) шипами и более мелкими ($0,6-0,7\mu$ дл.) шипиками *Campanulaceae*
9. Пыльцевые зерна с 8—12, редко 14 порами, расположенными рассеянно; сэкзина покровная, с очень крупными зернышками, расположенными густо, почти рядами. *Campanula* (*C. americana*, *C. glomerata*).
— Число пор значительно меньше, скульптура сэкзины другая 10
10. Пыльцевые зерна сильно сплюснуто-шаровидные; полярная ось значительно короче экваториальной оси; с полюсов трехлопастные... 11

- Пыльцевые зерна слабо сплюснутые; полярная ось незначительно короче экваториальной оси; очертание с полюсов округлое . . . 12
- 11. Контур зерен волнистый; сэкзина мелкозернистая . . . *Syphocodon*
- Контур зерен ровный; сэкзина покрыта туповатыми шипиками 0,6 μ длины и мелкими зернышками . . . *Rhigiophyllum*
- 12. Сэкзина с шипиками одинаковых или почти одинаковых размеров 13
- Шипики зерен наглядно отличаются размерами . . . 32
- 13. Шипики расположены довольно редко (расстояние между двумя шипами 4—5 μ) . . . 14
- Шипики расположены густо (расстояние между двумя шипами 0,5—1 μ) . . . 24
- 14. Пыльцевые зерна трехпоровые; сэкзина покрыта длинными (2—2,5—4,5 μ дл.) шипами
- См. виды рода *Campanula*, NN 1—57, *Michauxia*
- Сэкзина покрыта более короткими шипиками . . . 15
- 15. Пленка пор почти гладкая или тонкозернистая . . . 16
- Пленка пор покрыта крупными одинаковыми, с общей поверхностью шипиками . . . 17
- 16. Зерна в среднем 25—35 μ ; поры крупные, утолщенный диск интины обычно широкий; число пор 3 (у одних видов) или 3 и 4 вместе (у других видов) . . . См. виды рода *Campanula*, *Symphyandra*
- Зерна в среднем 36—45 μ ; диски интины узкие; число пор 4 и 5 . . . *Adenophora*
- 17. Кроме шипиков, сэкзина имеет и мелкозернистую структуру . . 20
- Зернистость сэкзины не четко выражена . . . 18
- 18. Шипики остроконечные, число пор 4 . . . *Astrocodon*
- Шипики туповатые, число пор 3, 4 . . . 19
- 19. Сэкзина и нэкзина толстые, 0,7—0,8 μ ; шипики длинные, 0,8 μ дл. . . *Mushtia*
- Сэкзина и нэкзина тонкие, 0,4—0,5 μ ; шипики более мелкие, 0,4—0,5 μ . . . *Wahlenbergia*
- 20. Число пор 4,5 . . . *Asyneuma*
- Число пор 4, редко 3. . . 21
- 21. Шипики 0,9—1 μ дл. . . 22
- Шипики мелкие, 0,5—0,7 μ . . . 23
- 22. Зерна обычно мелкие ($p=22$ —24 μ), очень редко более крупные (до 32 μ); шипики тонкие, заостренные, число пор у всех видов—3 . . . *Jasionae*
- Зерна обычно крупные ($p=30$ —35 μ), редко очень крупные (40—43 μ) шипики толстые. Число пор 3 (у ряда видов) или 4 (у других) . . *Phyteuma*
- 23. Шипики 0,5 μ длины, туповатые, сэкзина 0,4 μ толщины; нэкзина 0,5 μ толщины . . . *Cylindrocampa*, *Phyteuma*
- Шипики 0,7 μ длины, более заостренные; сэкзина 0,7 μ толщины; нэкзина 0,8 μ толщины . . . *Popoviocodonia*

24. Пыльцевые зерна мелкие ($p=24,3-30\mu$) 25
 — Пыльцевые зерна крупные 26
25. Все зерна четырехпоровые Heterocodon, Brachycodon
 — Все зерна трехпоровые Sergia
26. Число пор 3 27
 — Число пор другое 29
27. Зерна мелкие, $p=25,3-34,2\mu$ Lightfootia
 — Зерна крупные, $p=40-45\mu$ 28
28. Шипики крупные ($0,6\mu$), острые, подпоровый диск интины равен диаметру пор Microcodon
 — Шипики мелкие ($0,4\mu$), туповатые, расположены более густо, диск интины уже диаметра пор Cryptocodon
29. Одна или две поры часто находятся вне экватора 30
 — Все поры экваториальные 31
30. Зерна 4—5-экваториальнопоровые, в случае 5 пор одна из них расположена вне экватора; все зерна фертильные Peracarya
 — Зерна с 4, 5, 6, 7 порами; одна (при пяти порах) или 2 (при 6 порах) находятся вне экватора; в случае 6—7 пор поры расположены рассеянно; часть зерен стерильна Githopsis
31. Число пор 3,4; поры крупные ($5-5,2\mu$ в диаметре); зерна крупные ($p=31-33,8\mu$); шипики длинные ($0,6-0,7\mu$), острые; у других более короткие ($0,4-0,5\mu$), туповатые; кроме шипиков, сэкзина имеет и мелкозернистую скульптуру Edrajanthus
 — Число пор—4,5; поры мелкие, $2,7-4,4\mu$ в диаметре; шипики у всех видов короткие ($0,4-0,5\mu$ дл.), туповатые; мелкоточечная скульптура сэкзины не выражена Legouzia
32. Сэкзина с густо расположенными шипами, резко различающимися по величине; кроме шипиков, имеются и круглые, равномерно расположенные зернышки 33
 — Сэкзина с более редко расположенными шипиками, различающимися по величине не так четко, наряду с более мелкими, равномерно расположенными зернышками 34
33. Пыльцевые зерна мелкие ($p=22,6-23,2\mu$), диск интины нечетко выраженный Roella
 — Утолщенный диск интины широкий (8μ ширины), хорошо выраженный Cephalostigma
34. Пыльцевые зерна мелкие, $p=22,6-28,2\mu$ Trachelium
 — Пыльцевые зерна крупные, $p=45-49\mu$ Merciera, Prismaticarpus.

I. Палиногруппа CODONOPSIS

Пыльцевые зерна 5—10-меридионально бороздные. Борозды нечетко выраженные, с неровными краями, с одинаковой общей поверхностью скульптуры и структуры. Зерна сплюсненно-шаровидные, в очертании с полюсов пяти-десятиугольноокруглые.

Палиногруппа Codonopsis объединяет роды: Cyananthus, Codonopsis,

Leptocodon и *Ostrowskia*. Эволюция пыльцы в этой группе шла по пути укорачивания борозд и уменьшения их числа.

Род 1. CYANANTHUS WALL.

Пыльцевые зерна 6—7—9-бороздные, экваториальный диаметр—30,9—37,4 μ , полярная ось—35,5—37,4 μ , в очертании с полюса шести-семи-девятиугольноокруглые. Борозды узкие длинные, щелевидные, с параллельными краями, тупо закругленные к концам. Сэкзина покровная, густо покрыта тупоконечными выростами, сильно увеличивающимися к полюсам, расположенными короткими рядами, создающими впечатление сложной сетки; в оптическом разрезе она состоит из покровного слоя, 0,2—0,3 μ толщины, и столбчатого слоя, 0,5—0,6 μ толщины; нэкзина 0,8—0,9 μ , интина 0,5—0,6 μ толщины, равномерная (табл. 1, рис. 2; табл. 4, рис. 1).

Изученные виды: 1. *C. inflatus* Hook. f. et Thoms. 7. 8*.

2. *C. lobatus* Wall. 6, 7, 8.

3. *C. inflatus* Wall. 6, 7, 8.

Род 2. CODONOPSIS WALL.

Пыльцевые зерна 6—10-бороздные, экваториальный диаметр 32,6—40,2 μ , полярная ось 26—35,5 μ ; в очертании с полюса шести-десятиугольно-округлые, борозды длинные, тупоконечные, с параллельными краями, редко более короткие, ланцетовидные. Концы отдельных борозд иногда соединены между собой. Сэкзина 0,7—0,8 μ толщины; почти равна нэкзине, покрыта мелкими (около 0,5 μ длины) шипиками, наряду с очень мелкой зернистой структурой, к бороздам приподнята (у видов *C. ussuriensis*, *C. lanceolata*) или равномерная (у остальных видов). Интина толстая, равномерная (табл. 1, рис. 1).

Изученные виды: 1. *C. lanceolata* (Zieb. et Zucc.) Benth. et Hook. 10.

2. *C. pilosula* (Franch.) Nannfeldt 7.

3. *C. ovata* Benth. et Hook. 7, 8.

4. *C. foetens* Hook. f. et Thoms. 6.

5. *C. ussuriensis* (Rupr. ex Maxim.) Hemsl. 9.

6. *C. viridis* Wall. 6—7.

Род *Codonopsis* в систематическом отношении сближают больше всего с родом *Sampanitaea*, а некоторые ботаники считают, что их можно даже соединить (Nannfeldt, 1931). По строению пыльцевых зерен эти два рода резко различаются между собой, так как пыльца *Codonopsis* бороздная, а у рода *Sampanitaea*—борозднопоровая. Различна у них также и скульптура сэкзины. По данному признаку род *Codonopsis* более сближается с родами *Cyananthus* и *Leptocodon*, имеющими бороздные зерна.

Род 3. LEPTOCODON HOOK F. ET THOMS.

Пыльцевые зерна 7—8-бороздные, экваториальный диаметр 27,6 μ , полярная ось 33,6 μ , в очертании с полюса семи-восьмиугольноокруг-

* Цифры после названия вида обозначают число пор.

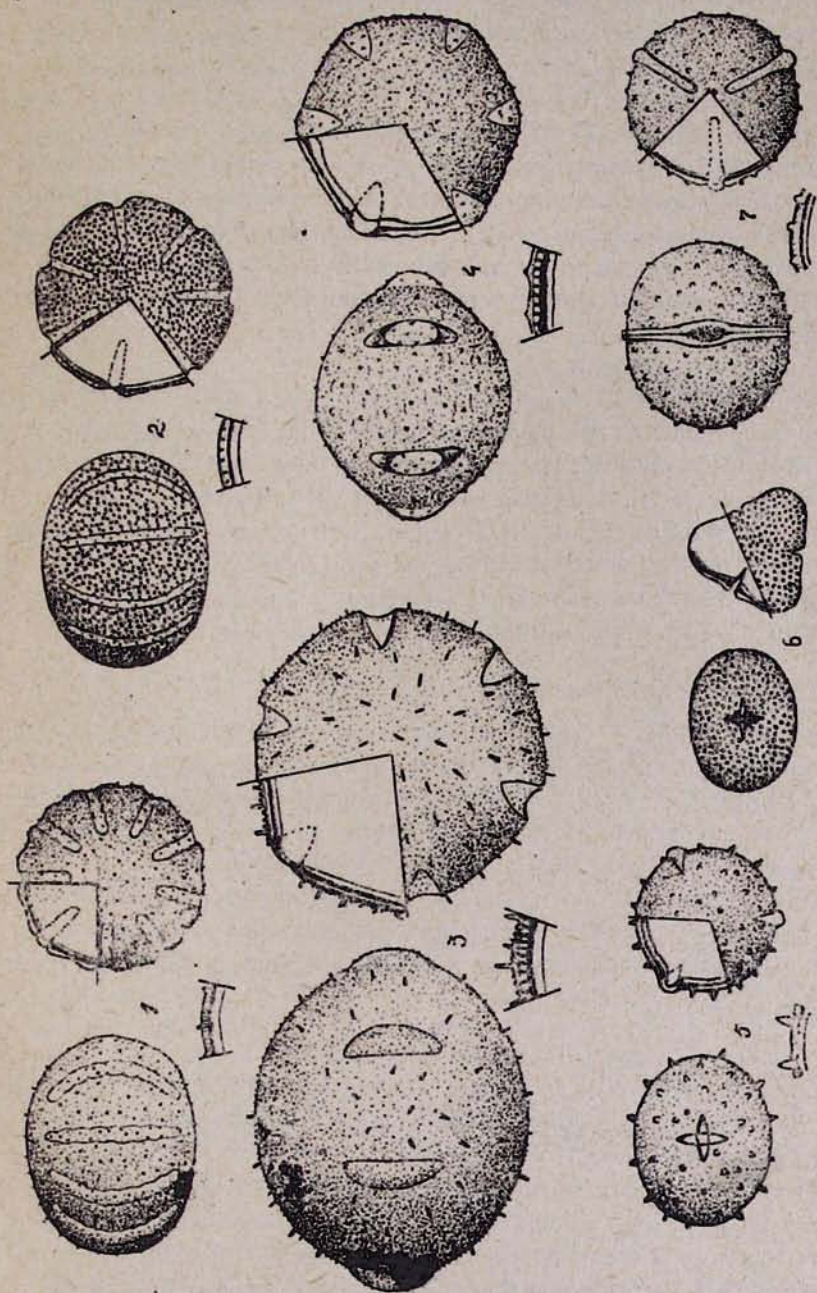


Табл. 1. 1—*Codonopsis ussuriensis* (Rupr., ex Maxim) Hemsl. 2—*Cyananthus linifolius* Wall. 3—*Ostrowskia magnifica* Rgl.
 x 1350. 4—*Platycodon grandiflorum* (Jacq.) DC. 5—*Campanumae a parviflora* Benth. et Hook. 6—*Pentaphragma brunoniaefolia* L.
 7—*Canarina canariensis* L. (x 900).

лые. Борозды не длинные, почти ланцетовидные. Сэкзина $0,4 \mu$ толщины, густо покрыта туповатыми толстыми шипиками. Нэкзина $0,7 \mu$ толщины. Интина на дне борозд утолщена, около $0,6 \mu$ толщины.

Изученный вид: *L. gracilis* Hook. et Thoms.

Род 4. OSTROWSKIA RGL.

Пыльцевые зерна 6 (7)-бороздные, экваториальный диаметр $50,5 \mu$, полярная ось $85,2 \mu$, в очертании с полюса шести-семиугольноокруглые. Борозды короткие, широко ланцетовидные. Слон спородермы толстые; сэкзина толще нэкзины— $0,7 \mu$ толщины, покрыта тупоконечными тонкими и более толстыми цилиндрическими шипиками $1,5$ — $1,8 \mu$ длины, наряду с мелкой зернистостью. Интина $1,5 \mu$ толщины, равномерная (табл. 1, рис. 3).

Изученный вид: *O. magnifica* Rgl.

Монотипный род *Ostrowskia* на основании ряда признаков строения цветка впервые выделен Ан. Федоровым (1937) из трибы *Campanuleae* в особую трибу *Ostrowskieae*. Наши данные вполне согласуются с выделением этого рода из *Campanuleae*, где, кроме него, и рода *Campanula*. остальные все роды имеют поровые зерна. Зерна рода *Ostrowskia* сходны с зернами родов *Leptocodon*, *Codonopsis*, *Cyananthus*, хотя пыльца рода *Ostrowskia* от них отличается несравнимо крупными размерами и более укороченными бороздами, типом шиповатости и т. д.

II. Палиногруппа CANARINA

Пыльцевые зерна 3 (4)-борозднопоровые, сплюсненно-сфероидальные; поры нечетко дифференцированы в бороздах или щелевидные, края борозд неясные, мембраны пор и борозд имеют одинаковую с общей поверхностью скульптуру. Сэкзина покрыта обычно редуцированными шипиками вместе с очень мелкой зернистой структурой.

В палиногруппу *Canarina* входят роды *Campanumaea*, *Canarina*, *Pentaphragma* и *Platycodon*. Пыльцевые зерна этих родов хотя и в отдельности довольно оригинальны, однако находятся почти на одном уровне специализации.

Род 5. CAMPANUMAEA BLUME

Пыльцевые зерна в очертании с полюса округлые, экваториальный диаметр $28,8$ — $31,3 \mu$, полярная ось $28,8$ — $31,3 \mu$. Борозды очень короткие, ланцетовидные, почти одинаковые в размерах с порами. Поры удлиненные. Сэкзина $0,6 \mu$ толщины, покрыта острыми, толстыми шипиками б. или м. разной величины, $1,1$ — $1,2 \mu$ дл., расположенными неравномерно, наряду с мелкозернистой структурой. Нэкзина $0,9 \mu$ толщины. Интина $0,9 \mu$ толщины (табл. 1, рис. 5).

Изученные виды: 1. *C. celebica* Blume

2. *C. parviflora* Benth. et Hook.

Вид *C. celebica* выделяется толстыми шипиками.

Род *Campanumaea* в систематическом отношении считается близким

с родом *Codonopsis*, однако пыльцевые зерна этих двух родов принадлежат к двум разным палиногруппам—бороздной и борозднопоровой.

Род 6. CANARINA L.

Пыльцевые зерна в очертании с полюса округлые, экваториальный диаметр $33,8\mu$, полярная ось $37,8\mu$; борозды узкие, очень длинные*, почти с параллельными краями, тупо закругленные к концам; поры расположены в бороздах, удлинено-овальные, $9,2\mu$ высоты и $5,3\mu$ ширины, мембрана пор покрыта крупными выростами неопределенной формы; сэкзина $0,4\mu$ толщины, равна нэкзине; к порам сильно утолщена, до $0,8\mu$, интина $0,7\mu$ толщины; сэкзина покрыта мелкими туповатыми, часто разной толщины, шипиками $0,5\mu$ и $0,6\mu$ дл. (табл. 1, рис. 7).

Изученный вид *C. canariensis* L.

Род *Canarina*—один из спорных в систематическом отношении родов семейства. Ряд авторов—Линней (Linneï, 1771), Шенланд (Schönlund, 1889), Дильс (Diels, 1936) и др. помещают род *Canarina* в трибу *Campanuleae*, считая его близко родственным роду *Campanula*. Другие ботаники помещают этот род в трибу *Wahlenbergieae*, рядом с родами *Campanula*, *Codonopsis* и *Platycodon* (Benth. et Hook., 1876; De Candolle, 1830) или с родами *Campanulaceae*, *Peracarpa* и *Pentaphragma*.

В своей монографии рода *Canarina* Гедберг (Hedberg, 1961) приводит ряд морфологических, анатомических в том числе и палинологических данных (Erdtman, 1961), согласно которым род *Canarina* несовместим в трибе *Campanuleae*. По данным Гедберга, этот род хорошо отличается и от рода *Campanula*, с которым он сходен лишь по числу хромосом.

Наши данные еще раз подтверждают несовместимость рода *Canarina* в трибе *Campanuleae*, все роды которой (кроме *Ostrowskia*) имеют поровые зерна. Своими борозднопоровыми зернами род *Canarina* близок с родами *Campanulaceae*, *Platycodon* и *Pentaphragma*.

Род 7. PENTAPHRAGMA WALL.

Пыльцевые зерна 3 (4)-борозднопоровые, полярная ось $21,1—27,1\mu$, экваториальный диаметр $16,6—19,6\mu$, в очертании полюса трех, редко четырехлопастные. Борозды коротко-щелевидные. Поры сильно вытянутые, слегка шире и короче борозд; пленка пор мелкозернистая. Сэкзина $0,4—0,5\mu$ толщины, к бороздам приподнята, покрыта очень мелкими шипиками. Нэкзина сильно утолщена вдоль борозд (табл. 1, рис. 6).

Изученные виды: 1. *P. philippinensis* Toor.

2. *P. begoniaefolium* Wall.

Систематическое положение рода *Pentaphragma* довольно неясное.

* По данным Эрдмана (Erdtman, 1956), зерна вида *C. eminif. cf. var. elgonensis* имеют короткие борозды.

Ряд авторов, как Шенланд (Schönland, 1894), Тахтаджян (1963), выделяют его в качестве отдельной трибы—*Pentaphragmeae*; другие авторы выделяют род *Pentaphragma* в самостоятельное семейство.

По строению пыльцевых зерен род *Pentaphragma* не резко обособляется в семействе *Campanulaceae*, ибо борозднопоровые зерна свойственны в семействе не только этому роду, но и родам *Campanulaea*, *Platycodon* и *Camarina*, хотя пыльца рода *Pentaphragma* отличается от них необычной лопастной формой с полюса, сильным утолщением нэквины.

Род 8. PLATYCODON DC.

Пыльцевые зерна 5—6 μ борозднопоровые, полярная ось 49,1 μ , экваториальный диаметр 42,1 μ , в очертании с полюсов 5—6-угольные. Борозды короткие, широко ланцетовидные, с крупными, овально-округлыми порами. Сэкина толстая, 0,9 μ , с волнистым контуром, покрыта очень мелкими шипиками до 0,5 μ длины, наряду с мелкой зернистостью; нэкина толстая, 0,6 μ , на бороздах утончена и почти отсутствует под порами; интина толстая, около 1 μ толщины (табл. 1, рис. 4).

Изученный вид *P. grandiflorum* (Jacq.) DC.

Декандоль (1831) описал род *Platycodon* как олиготипный, состоящий из двух видов, однако в новейшей обработке семейства колокольчиковых Ан. Феодоров (1957) оставляет в роде *Platycodon* только вид *P. grandiflorum* (Jacq.) DC., относя другой вид—*Platycodon homallanthinum* DC. к особому роду: *Astrocodon*—*A. expansus* (Rud.) Fed. comb. nov.

Наши данные вполне согласуются с размещением этих двух видов в разных родах, ибо зерна их относятся к совершенно разным группам и довольно отдаленным друг от друга типам. Если у *Platycodon grandiflorum* пыльцевые зерна бороздные, то у *Platycodon homallanthinum* они трех-четырёхпоровые.

III. Палиногруппа CAMPANULA

Пыльцевые зерна 3, 4 (5, 6, 7,-)поровые, сплюсненно-шаровидные, с полюсов округлые. Пory округлые, с более или менее утолщенным воротничком. Сэкина покрыта длинными, короткими или сильно редуцированными шипиками, с очень мелкозернистой структурой. Сэкина и нэкина к порам постепенно утолщены. Интина вокруг поровых отверстий дисковидно утолщена.

Палиногруппа *Campanula* включает в себя 29 родов семейства. Эволюция пыльцы внутри этой палиногруппы пошла в сторону небольших изменений скульптуры сэквины, а также числа пор, а в более редких случаях и общей формы зерен.

Подгруппа А. Шипики зерен одинаковых или почти одинаковых размеров.

Род 9. CAMPANULA L.

Пыльцевые зерна с полярной осью 24,5—45,6 μ и экваториальным диаметром 22,7—33,6 μ , число пор—3 или 4, или у одного и того же вида—3, 4, или 4, 5, или же 4, 6, 6; редко зерна бывают только 4- или только 5-поровые; при увеличении числа пор более 4 расположение их часто меняется от экваториального к рассеянному; поры крупные, 2,4—6,7 μ в диаметре, с тонким сэкзиновым воротничком и каналом пор (небольшим); нэкзина к порам более или менее утолщена; интина вокруг поровых отверстий сильно дисковидно утолщена, 2,7—4 μ ширины; пленка пор тонкозернистая или почти гладкая; сэкзина тоньше нэкзины, 0,4—0,7 μ толщины; покрыта шипиками 2,5—0,6 μ длины, обычно толстых и к концу заостренных, редко игловидных; обычно шипики редуцированы до 0,5—0,3 μ , туповатые, очень редко изогнутые (*C. allionii*), отдельный шипик состоит только из сэкзины, однако у *C. allionii* в образовании шипика участвует и нэкзина, которая входит в шипик широким слоем; шипики на одном зерне имеют одинаковую длину и ширину. Род *Campanula*, несмотря на свою обширность, по строению пыльцевых зерен оказался довольно компактным. Изученные нами виды (кроме *C. americana* и *C. glomerata*) в пределах рода отличались степенью редукции шипов, числом пор, общими размерами, более редко—формой и характером пленок пор (табл. II, рис. 1, 2, 3, 4, 5, 7).

Исследованный нами 121 вид этого рода можно разделить на две группы—у одной зерна с наглядно выступающими шипами (0,7—2,5—4,5 μ дл.), у другой зерна покрыты более мелкими редуцированными, по краям не выступающими шипами (0,5—0,3—0,2 μ дл.). Таким образом, в пределах рода *Campanula* можно найти все переходные формы пыльцевых зерен, от длинношиповатых до зерен с очень короткими шипиками. Отметим, что зерна с длинными шипами (1,1—2,5—4,5 μ) встречаются у сравнительно небольшого числа видов рода *Campanula*, в то время как зерна большинства видов имеют очень маленькие (до 0,4 μ) редуцированные шипики.

Обнаружить связь между установленными нами группами пыльцевых зерен и систематическим подразделением рода *Campanula* на секции и подсекции нам не удалось, так как в одну и ту же секцию или подсекцию попадали зерна и из первой, и из второй группы. Из истории развития рода *Campanula* известно, что он для флоры Кавказа представляет особый интерес, потому что здесь он дает целый ряд эндемичных форм: из 91 вида этого рода 59 являются эндемиками Кавказа. Происхождение кавказских эндемиков, согласно Кузнецову (1903), троякое: более древние третичные виды уцелели или в Понтийской области, или на западной границе Малого Кавказа и Понтийского хребта, где условия климата также, по-видимому, способствовали их сохранению и переживанию ледниковой эпохи. Происхождение других эндемичных форм, сосредоточенных в центральной части Главного хребта и юго-западной части Кавказа, может быть с большею вероятностью

отнесено к ледниковой эпохе, когда, вследствие обширного ледникового покрова, многие формы вынуждены были развиваться в уединенных районах, где, согласно частичным особенностям климатических и почвенных условий, произошло их видовое обособление.

Наконец, третья категория эндемичных форм наиболее позднейшего происхождения распространена в восточной части Главного хребта, отчасти и в Южном Закавказье.

Если пересмотреть палинологические данные с этой точки зрения, то получается, что виды, считавшиеся более древними, имеют зерна с более длинными шипами, например, *C. mirabilis*, *C. kolenatiana*, *C. suanetica*, *C. autraniana*, *C. gaddeana* и др. Для эндемиков более позднего происхождения — ледниковых видов: *C. hypopolia*, *B. besenginica*, *C. kryophylla*, *C. ardonensis*, *C. tridentata*, *C. ciliata*, *C. aucherii*, *C. anomala*, а также и видов наиболее молодых: *C. caucasica*, *C. daghestanica*, *C. petrophylla*, *C. andia*, *C. argunensis*, *C. bayerniana*, *C. massalskyi*, *C. choziatowskyi*, *C. trautvetteri* характерны пылевые зерна с более короткими и редуцированными шипами. Можно предположить, что эволюция пылевых зерен в пределах рода *Campanula* шла от длинношиповатых зерен к зернам с более короткими шипиками. Если учесть и то, что длинношиповатые зерна обычно бывают трехпоровые, а увеличение количества пор наблюдается обычно у зерен с редуцированными шипами, то можно предполагать, что редукция шипов в роде *Campanula* сопровождалась часто увеличением числа пор и изменением их расположения от экваториального к глобальному. Более резкие отклонения от всех видов рода *Campanula* представляют виды *C. americana* и *C. glomerata* (европейский), которые выделены нами в особый тип. Очень длинными, толстыми и изогнутыми шипами выделяется *C. allionii* Vill.

Изученные виды: I группа

Шипики расположены не густо,

1,1—2,5 μ дл.; редко 4,5 μ дл.

1. *C. allionii* Ville 3*

2. *C. crispa* Lam. 3

3. *C. finitima* Fom. 3

4. *C. komarovii* Maleev. 3

5. *C. kolenatiana* C.A.Mey. 3

6. *C. mirabilis* Alb. 3

7. *C. schischkini* Kolak. et Sachok. 3

Шипики расположены густо

8. *C. alpina* Jacq. 3

9. *C. barbata* L. 3

10. *C. betulifolia* C. Koch 3

11. *C. trachelium* L. 3

12. *C. carpatica* Jacq. 3

У видов *C. carpatica*, *C. kolenatiana*, *C. trachelium*, *C. alpina* шипики толстые, виды же *C. betulifolia*, *C. mirabilis*, *C. barbata*, *C. versicolor*, *C. komarovii*, *C. finitima*, *C. schischkini*, *C. crispa* имеют тонкие шипы:

13. *C. albovii* Kolak. 4 (3)

14. *C. alata* Desf. 3

15. *C. brassicifolia* Somm. et Lev. 3

16. *C. cenista* L. 3

17. *C. crassipes* Heuf. 3

18. *C. fondervisii* Alb. 3

19. *C. Grossheimii* Charadze 3

20. *C. kemularia* Alb. 3

21. *C. kladniana* (Schur) Witasch 3

22. *C. longsdorffiana* Fisch. 3

23. *C. napuligera* Schur 3

24. *C. ochroleuca* Kern. 3

* Цифры после названия вида обозначают число пор, значок * указывает гибридность пыльца.

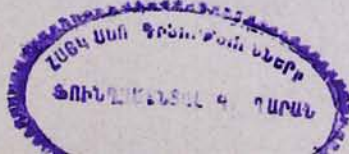
25. *C. polymorpha* Witasek 3, 4
 26. *C. rapunculoides* L. 4
 27. *C. sigizmundia* Fed. 3
 28. *C. suanetica* Rupr. 3
 29. *C. taurica* Juz. 3
 30. *C. thyrsoldeia* L. 3
 31. *C. woronovii* Charadzae 3
 32. *C. abietina* Criseb. et Schenk. 3 (4)
 33. *C. alliariifolia* Willd. 3
 34. *C. anomala* Fom. 4 (5)
 35. *C. annae* Kolak. 3
 36. *C. aucheri* DC. 4 (5)
 37. *C. autraniana* Alb. 3
 38. *C. balcanica* Colle 3
 39. *C. biebersteiniana* Roem. et Schult. 3
 40. *C. bertolae* Colle 4 (5,3)
 41. *C. bononiensis* L. 3
 42. *C. calcarata* Som. et Lev. 3*
 43. *C. collina* Bieb. 3
 44. *C. cordifolia* C. Koch 4
 45. *C. lactiflora* Bieb.
 46. *C. latifolia* L. 3*
 47. *C. longistyla* Fom. 3*
 48. *C. meyeriana* Rupr. 4 (5)
 49. *C. ochroleuca* Kem.-Nath. 3
 50. *C. patula* L. 3
 51. *C. persicifolia* L. 3*
 52. *C. punctata* L. 3
 53. *C. raddeana* Trautv. 3
 54. *C. rotundifolia* L. 3, 4
 55. *C. sarmatica* Kern.-Cawl. 3
 56. *C. saxifraga* Bieb. 3,4
 57. *C. schistosa* Kolak. 3

Изученные виды—II группа:

58. *C. alberti* Alb. 3 (4)
 59. *C. aucheri* DC. 3 (4)
 60. *C. ardonensis* Rupr. 4
 61. *C. bayerniana* Rupr. 3
 62. *C. besenginica* Fom. 4
 63. *C. caucasica* Bieb. 3
 64. *C. chamissonis* Fed. 3
 65. *C. chozlatowskyi* Fom. 3
 66. *C. clizoon* L. 4
 67. *C. damascena* Labill. 3
 68. *C. dzaaku* Alb. 3,4*
 69. *C. engurensis* Charadzae 3
 70. *C. erinus* L. 4,3
 71. *C. frodinii* Rechinger 3,4
 72. *C. glomerata* L. 3*
 73. *C. hemschiana* C. Koch 3*
 74. *C. hohenackeri* Fisch. et C.A.Mey. 3 (4)
 75. *C. hypopolia* Trautv. 3
 76. *C. kryophylla* Rupr. 4 (5)
 77. *C. lambertiana* DC. 3
 78. *C. lactiflora* Bieb. 3
 79. *C. massalskyi* Fom. 3
 80. *C. ossetica* Bieb. 3
 81. *C. pontica* Alb. 3 (4)
 82. *C. punctata* Lam. 3
 83. *C. radula* Fisch. 3
 84. *C. rapunculus* L. 3 (4)
 85. *C. rotundifolia* L. 3,4
 86. *C. sommieri* Charadzae 3
 87. *C. strigosa* Ruw. 3
 88. *C. trautvetteri* Grossh. 3
 89. *C. tridentata* Schreb. 4
 90. *C. witasekiana* Vierh. 3
 91. *C. wolgensis* F. Smirn. 3
 92. *C. altaica* DC. 3 (4)

Изученные виды—III группа:

93. *C. asperuloides* Harma 3
 94. *C. auschusiflora* Sibth. et Sm. 3
 95. *C. beauverdiana* Fom. 4 (3)
 96. *C. betonicifolia* Bichler 3*
 97. *C. camptoclada* Boiss. 3
 98. *C. capusti* DC. 4
 99. *C. conferta* DC. 4 (3)*
 100. *C. cymbalaria* Sibth. 3
 101. *C. daghestanica* Fom. 3
 102. *C. dulcis* Decne 3
 103. *C. elatior* (Fom.) Grossh. 3
 104. *C. eugenii* Fed. 4
 105. *C. evolulaceae* Royle 3
 106. *C. hteroselimitane* Boiss. 3
 107. *C. hypopolia* Trautv. 3
 108. *C. karakuschensis* Grossh. 3
 109. *C. leucosphon* Boiss. et Heldr. 3
 110. *C. maleevi* Fed.
 111. *C. multiflora* Walldst. et Kit. 3
 112. *C. oblongifolia* (C. Koch) Charadzae 3,4*
 113. *C. petrophylla* Rupr. 3
 114. *C. propinqua* Fisch. et C.A.Mey. 5 (4)
 115. *C. strigosa* Russ. 3
 116. *C. stricta* L. 3
 117. *C. symphytifolia* (Atb.) Kolak. 3 (4)
 118. *C. takhtadzhianii* Fed. 3,4
 119. *C. tomentosa* Lam. 3
 120. *C. virgata* DC. 5 (4)
 121. *C. zoyssii* Wulf. 3



Род 10. SYMPHYANDRA DC.

Пыльцевые зерна 3 (4)-поровые, полярная ось 26,6—36 μ , экваториальный диаметр 22,6—35 μ . Сэкина 0,5—0,6 μ толщины, покрыта густо или редко расположенными шипиками 0,3—0,9 μ длины. Нэкина 0,6—0,8 μ толщины. Толщина интинного диска 2,2—3,5 μ .

- | | |
|---|----------------------------------|
| Изученные виды: 1. <i>S. hoffmani</i> Pentacek. | 5. <i>S. lezgina</i> Alexeenko |
| 2. <i>S. armena</i> (Stev.) DC. | 6. <i>S. wanneri</i> Heuf. |
| 3. <i>S. daralaghezica</i> Grossh. | 7. <i>S. pendula</i> (Bieb.) DC. |
| 4. <i>S. ossetica</i> (Bieb.) DC. | 8. <i>S. zangezura</i> Lipsky. |

Среди исследованных видов крупностью шипов (0,8—0,9 μ) выделялись виды: *S. pendula*, *S. vanneri*, *S. hoffmani* и *S. ossetica*. Виды же *S. lezgina*, *S. armena*, *S. daralaghezica* имели более короткие (0,5—0,4 μ) шипы: самыми короткими (0,3 μ) шипами отличался *S. zangezura*.

В систематическом отношении род *Symphyandra* очень близок к роду *Campanula*. Основной признак, по которому Декандоль отличал род *Symphyandra* от рода *Campanula* (срастание пыльников), оказался непостоянным, т. к. в роде *Symphyandra* оказались виды с пыльниками промежуточного характера (секция *Otocalyx* DC). Этот род сохраняется лишь из уважения к его создателю А. Декандолю, хотя он тождествен роду *Campanula* (Ан. Федоров, 1957).

По строению пыльцевых зерен род *Symphyandra* очень близок к роду *Campanula*, хотя в его пределах отсутствуют длинношиповатые зерна, свойственные более древним видам рода *Campanula*. У видов из секции *Parageranon* Fed. и *Petrocodonia* Fed. (у которых пыльники всегда сросшиеся) шипики зерен более редуцированы, чем у зерен видов секции *Otocalyx* (у которых пыльники частично свободные).

Род 11. ADENOPHORA FISCH.

Пыльцевые зерна 4—5-поровые, полярная ось 32,1—45,5 μ , экваториальный диаметр 28,6—42,5 μ . Поры 3,5—6,8 μ в диаметре. Толщина диска интины 3,2—4,3 μ ; длина шипиков 0,7—1,5 μ ; сэкина 0,4—0,6 μ толщины, покрыта слегка туповатыми шипиками, расположенными почти равномерно и не густо, наряду с тонкой зернистостью. Нэкина 0,6—0,8 μ толщины.

Изученные виды:

- | | |
|--|---|
| 1. <i>A. crispata</i> (Korsh.) Kitagawa 4(3) | 9. <i>A. marsiflora</i> Fisch. 4(5) |
| 2. <i>A. coronopifolia</i> Fisch. 4 | 10. <i>A. periploclifolia</i> (Lam.) DC. 3, 4, 5, 6 |
| 3. <i>A. gmelinii</i> DC. 4(5) | 11. <i>A. subblata</i> Kom. 3, 4, 5, 7 |
| 4. <i>A. himalajana</i> Feer 3, 4, 5 | 12. <i>A. stenanthina</i> (Ledeb.) Kitagawa*) 4 |
| 5. <i>A. khasiana</i> Hook 4 | 13. <i>A. taurica</i> Sukacz. (Juz.)* 4—5 |
| 6. <i>A. lamarkii</i> Fisch. 4* | 14. <i>A. tetraphylla</i> (Thunb.) Fisch. 4 |
| 7. <i>A. latifolia</i> Fisch. 4—5 | 15. <i>A. verticillata</i> Rgl. 4(5) |
| 8. <i>A. liliifolia</i> (L.) Bolss. 4(3,5) | |

Пыльцевые зерна изученных нами видов рода *Adenophora* отличаются величиной и формой шипов. У видов *A. latifolia*, *A. liliifolia*, *A. tetraphylla*, *A. verticillata* зерна имеют короткие и тупые шипики, в то время как у остальных видов шипики оказались крупными и острыми. Изучение пыльцевых зерен показало, что для некоторых видов рода *Adenophora* характерна гибридность пыльцы (см. виды с*), что выражается в наличии, наряду с фертильными зернами, и сморщенных, стерильных зерен, лишенных содержимого. Кроме того, у пыльцы ряда других видов этого рода очень часто попадались зерна с нарушенным межпоровым расстоянием, а также и увеличенным числом пор. Наконец, среди пыльцевых зерен *A. periplocifolia*, *A. liliifolia*, *A. sublata*, *A. latifolia*, вместе с зернами нормальных размеров встречались отдельные, вдвое крупные зерна, с числом пор до 5—6, с нарушенным межпоровым расстоянием, однако не лишенные содержимого. Наши данные подтверждают наличие апомиктных форм в современном видовом составе рода *Adenophora*.

Род 12. ASTROCODON FED.

Пыльцевые зерна 4-поровые, полярная ось 37,2 μ , экваториальный диаметр 32,3 μ , диаметр пор 6,2 μ ; толщина интинного диска 4,6 μ , длина шипиков 0,8—0,9 μ ; сэкзина 0,6 μ толщины; нэкзина 0,7 μ толщины.

Изученные виды: 1. *A. kruhseanus* (Fisch.) Fed. 2. *A. expansus* (Rud.) Fed.

Виды рода *Astrocodon* имеют очень сходное строение пыльцевых зерен, отличаясь лишь тем, что у *A. kruhseanus* шипы более крупные.

Род *Astrocodon* установлен из видов рода *Campanula* (*C. kruhseanus* Fisch. и *C. expansa* Fisch.), от которых этот род отличается суммой признаков (Ан. Федоров, 1957).

Пыльца рода *Astrocodon* довольно близка к пыльце группы видов рода *Campanula*, имевших б. или м. длинные шипы, отличаясь от них лишь более толстыми слоями спородермы и постоянным числом пор—4.

От близкого рода *Porovicodon* пыльца рода *Astrocodon* отличается более крупными остроконечными и густо расположенными шипами.

Род 13. ASYNEUMA GRISEB. ET SCHENK.

Пыльцевые зерна 4—5-поровые, полярная ось 30,3—40,1 μ , экваториальный диаметр 27,3—33,3 μ . Диаметр пор 4,2—6,2 μ ; Толщина диска интины 2,9—3,5 μ ; сэкзина 0,5—0,6 μ толщины, покрыта туповатыми, реже расположенными шипиками, вместе с очень мелкой зернистостью; нэкзина 0,8—0,9 μ толщины.

Изученные виды:

- | | |
|---|--|
| 1. <i>A. amplexicaule</i> (Willd.) Hand.-Mazz. 3,4 | 4. <i>A. cichoriforme</i> (Boiss.) Bornm. 4 |
| 2. <i>A. campanuloides</i> (Bieb.) Bornm. 4 | 5. <i>A. cordifolium</i> Vill. 4(5) |
| 3. <i>A. canescens</i> (Waldst. et Kit.) Griseb. et Schenk. 4 | 6. <i>A. lanceolatum</i> (Willd.) Hand.-Mazz. 4(5) |
| | 7. <i>A. linifolium</i> Boiss. et Heldr. 4(5) |

Изученные виды:

- | | |
|---|--|
| 8. <i>A. leianthum</i> (Trautv.) Bornm. 4 | 11. <i>A. pulchellum</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Bornm. 4 |
| 9. <i>A. lobelioides</i> (Willd.) Hand.-Mazz. 4 | |
| 10. <i>A. otites</i> (Bolss.) Bornm. 4(5) | 12. <i>A. salignum</i> (Willd. et Kitt.) Fed. 4 |

По строению пыльцевых зерен виды рода *Asyneuma* оказались сходными. Более крупными шипами выделялись виды *A. salicifolium*, *A. ampelicaule*, *A. leianthum*. У последнего шипы расположены реже.

Род 14. PHYTEUMA L.

Пыльцевые зерна 4 (3)-поровые, полярная ось 31,4—43,3 μ , экваториальный диаметр 26,6—29,9 μ . Поры 4,2—6,5 μ в диаметре. Толщина диска интины 2,1—3,9 μ . Сэкзина 0,5—0,6 μ толщины, покрыта толстыми туповатыми шипиками 0,6—1,2 μ длины. Нэкзина 0,7—0,8 μ толщины.

Изученные виды:

- | | |
|---------------------------------------|--------------------------------------|
| 1. <i>P. argutum</i> P. Fedsch. | 7. <i>P. pinnatum</i> L. 3 |
| 2. <i>P. baeticifolium</i> Vill. 3 | 8. <i>P. scheucheri</i> Alb. 4 |
| 3. <i>P. campanuloides</i> Bieb. 3,4* | 9. <i>P. spicatum</i> L. 3 |
| 4. <i>P. canescens</i> Trautv. 4 | 10. <i>P. tetramerum</i> Schur. 3 |
| 5. <i>P. haemisphericum</i> L. 4 | 11. <i>P. thomsoni</i> C.3. Clarke 4 |
| 6. <i>P. orbiculare</i> L. 4 | 12. <i>P. vagneri</i> A. Kerner 4 |

Очень мелкими (0,5 μ) и наиболее густо расположенными шипами отличаются виды *P. argutum*, *P. thomsoni*. Длинные (0,9—1,2 μ) и более редко расположенные шипы имеются у *P. haemisphericum*, *P. orbiculare*, *P. scheucheri*, *P. spicatum*, *P. baeticifolium*, *P. vagneri*.

Род 15. CYLINDROCARPA RGL.

Пыльцевые зерна 3-поровые, полярная ось 35,8 μ , экваториальный диаметр 33,3 μ . Поры 6,5 μ в диаметре. Сэкзина 0,4 μ толщины, равномерно покрыта не густо расположенными шипиками. Нэкзина 0,5 μ толщины. Толщина диска интины 3,5 μ .

Род *Cylindrocarpa* выделен из рода *Phyteuma* (Ан. Федоров, 1957).

Изученный вид—*C. sewerzowii* Rgl.

По строению пыльцевых зерен *C. sewerzowii* близок к роду *Phyteuma*, особенно к видам, имеющим редуцированные, очень мелкие шипики, именно *P. argutum* и *P. thomsoni*.

Род 16. POPOVIOCODONIA FED.

Пыльцевые зерна 3 (4)-поровые, полярная ось 35 μ , экваториальный диаметр 29,6 μ . Поры 3,1 μ в диаметре. Сэкзина 0,7 μ толщины, равномерно покрыта туповатыми, не густо расположенными шипиками 0,9—1 μ длины. Нэкзина 0,8 μ толщины. Толщина диска интины 3,9 μ .

Изученные виды:

- | | |
|---|------------------------------------|
| 1. <i>P. stenocarpa</i> Trautv. et Mey. | 2. <i>P. agemurae</i> (Kudo.) Fed. |
|---|------------------------------------|

Род *Porovicodonla* установлен от видов родов *Adenophora* и *Campanula*. По строению пыльцевых зерен он близок к родам *Adenophora*, *Phyteuma* и *Campanula*.

Род 17. MUSSCHIA DUM.

Пыльцевые зерна 3-поровые, полярная ось 29,1 μ , экваториальный диаметр 26,5—26,8 μ . Поры 3,6—4 μ в диаметре. Сэкзина 0,7 μ толщины, покрыта туповатыми, не густо расположенными шипиками 0,7—0,8 μ длины. Нэкзина 0,9 μ толщины. Толщина диска интины 3,5—3,8 μ .

Изученные виды:

1. *M. wollastoni* Lowe
2. *M. aurea* L.

Вид *M. wollastoni* имеет более крупные шипики.

Род 18. WANLENBERGIA SCHRAD.

Пыльцевые зерна трехпоровые, полярная ось 23,7—96,6 μ , экваториальный диаметр 3,1—4,5 μ . Поры 3,1—4,5 μ в диаметре. Сэкзина 0,4—0,6 μ толщины, покрыта туповатыми или более острыми шипиками 0,5—0,6 μ длины. Нэкзина 0,4—0,6 μ толщины. Толщина диска интины 3,5—4 μ .

Изученные виды:

1. *W. hederacea* Reichb.
2. *W. marginata* DC.
3. *W. oxyphylla* DC.
4. *W. linearitoides* DC.
5. *W. psammophylla* Schledter.

У видов *W. marginata* и *W. oxyphylla* шипики расположены более редко.

Род 19. JASIONAE L.

Пыльцевые зерна 3 (4)-поровые, полярная ось 22,5—37,9 μ , экваториальный диаметр 22,1—35,1 μ . Поры 3—3,9 μ в диаметре. Сэкзина 0,2 μ толщины, покрыта реже расположенными шипиками 0,5 μ длины, почти одинаковых размеров. Точечная структура сэкзины не выражена. Нэкзина 0,2 μ толщины. Толщина диска интины 3—3,2 μ .

Изученные виды:

1. *J. corymbosa* Poir. 3
2. *J. blepharodon* Boiss. Reut. 3
3. *J. foliosa* Cav. 3
4. *J. heldreichii* Janka 3(4)
5. *J. montana* L. 3
6. *J. supina* Sieber 3
7. *J. perennis* Lem. 3(4)

Виды *J. perennis* и *J. supina* выделяются крупностью шипов.

Род 20. MICHAUXIA L'HER.

Пыльцевые зерна трехпоровые, полярная ось 37,3 μ , экваториальный диаметр 32,6 μ . Поры 5,5 μ в диаметре. Сэкзина 0,4 μ толщины, покрыта длинными, 2,2—2,5 μ длины, острыми или более тупыми и широкими шипиками, наряду с очень мелкой зернистостью. Нэкзина 0,6 μ толщины. Толщина диска интины 4,4 μ (табл. II, рис. 8).

Изученный вид — *M. laevigata* Vent.

По строению пыльцевых зерен род *Michauxia* очень напоминает некоторые более древние виды рода *Campanula*, имеющие длинные шипы.

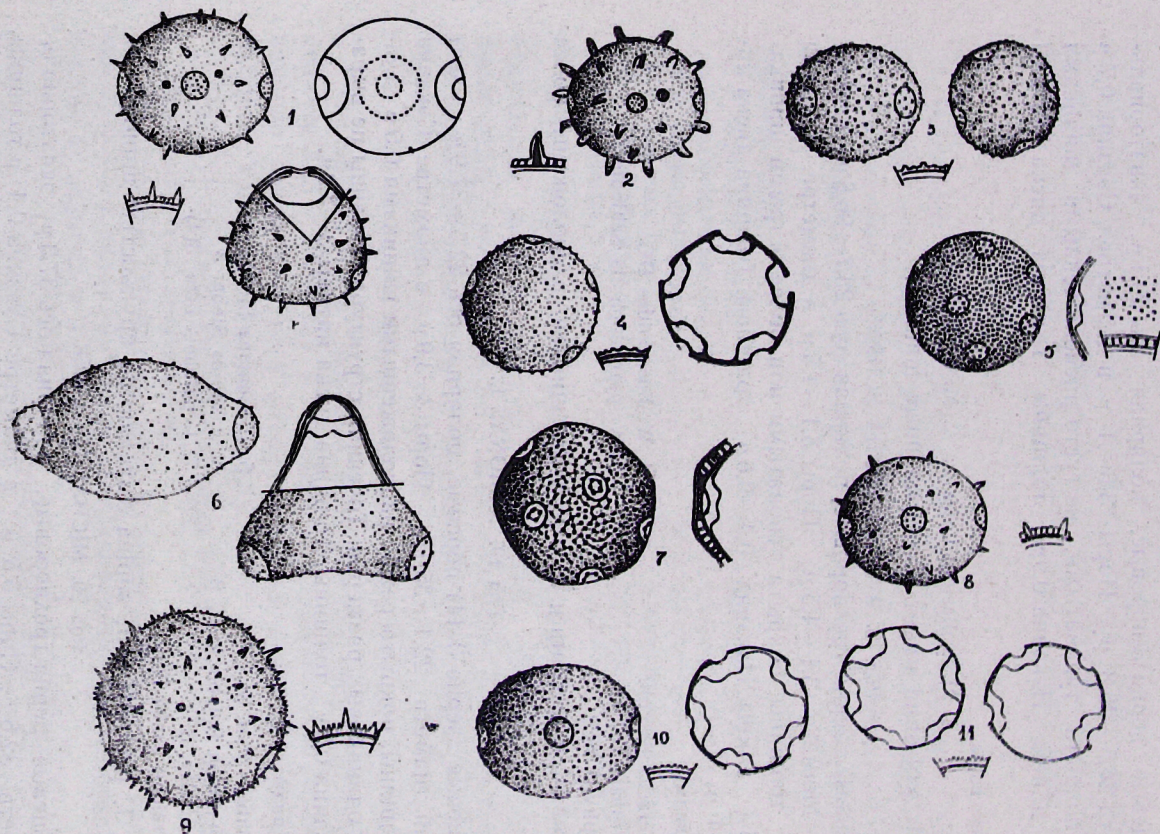


Табл. II. 1—*Campanula mirabilis* Alb. 2—*C. allionii* Ville. 3—*C. ciliata* Stev. 4—*C. propinqua* F. et M. 5—*C. americana* L. 6—*Siphocodon spartioides* Turcz. 7—*C. glomerata* L. 8—*Michauxia laevigata* Vent. 9—*Roella ciliata* L. 10—*Peracarpa circaeoides* (Fr. Schmidt) Feer. 11—*Githopsis specularioides* Nutt. ($\times 100$).

Род 21. *CRYPTOCODON* FED.

Пыльцевые зерна 3 (4)-поровые, полярная ось 40,5 μ , экваториальный диаметр 35,4 μ . Поры 6,1 μ в диаметре. Сэкзина 0,4 μ толщины, покрыта очень густо расположенными мелкими шипиками, меньше 0,5 μ . Нэкзина 0,6 μ толщины. Толщина диска интины 4,8 μ .

Изученный вид — *C. monosephalus* (Trautv.) Fed.

Род установлен из вида *Campanula monosephalus* Trautv. (Ан. Федоров, 1959). По строению пыльцевых зерен род *Cryptocodon* весьма близок к группе видов рода *Campanula*.

Род 22. *MICROCODON* DC.

Пыльцевые зерна трехпоровые, полярная ось 45,1 μ , экваториальный диаметр 33,4 μ . Поры 5,3 μ в диаметре. Сэкзина 0,5 μ толщины, покрыта густо расположенными мелкими и острыми шипиками (0,5 μ), наряду с тонкозернистой структурой.

Изученный вид — *M. sparsiflorum* DC.

Род 23. *BRACHYCODON* FED.

Пыльцевые зерна 4-поровые, полярная ось 24,2 μ , экваториальный диаметр 19,5 μ . Поры 3,3 μ в диаметре. Сэкзина 0,3 μ толщины, покрыта мелкими, густо расположенными, почти островатыми шипиками. Нэкзина 0,6 μ толщины. Толщина диска интины 0,4 μ .

Изученный вид — *B. fastigiatus* (Duf.) Fed.

Монотипный род, по своим признакам занимающий среднее положение между родами *Campanula* и *Legouzia* (Ан. Феодоров, 1959).

По строению пыльцевых зерен род *Brachycodon* также близок к упомянутым двум родам.

Род 24. *HETEROCODON* NUTT.

Пыльцевые зерна 4 (3)-поровые, полярная ось 30 μ , экваториальный диаметр 26 μ . Поры 2,9 μ в диаметре. Сэкзина 0,7 μ толщины, покрыта реже расположенными, мелкими (0,5 μ) шипиками, наряду с тонкой зернистостью. Нэкзина тонкая, тесно примыкает к сэкзине. Толщина диска интины 2,7 μ .

Изученный вид — *H. rariflorum* Nutt.

Род 25. *GITHOPSIS* NUTT.

Пыльцевые зерна 5, чаще 4, 5, 6, 7-поровые шаровидные, 35,5 μ в диаметре. Поры 2,6 μ в диаметре, экваториальные или часто одна-две поры расположены вне экватора, обычно с сильно нарушенными межпоровыми расстояниями. Встречаются также и отдельные стерильные 7—8-поровые зерна, поры которых расположены рассеянно

по всей поверхности зерна. Сэкзина 0,4 μ толщины, густо покрыта очень мелкими шипиками (0,5 μ). Нэкзина 0,5 μ толщины. Толщина диска интины 1,8 μ (табл. II, рис. 11).

Изученный вид — *G. specularioides*. Nutt.

Род 26. PERACARPA HOOK. F. et THOMS.

Пыльцевые зерна 4—5-поровые, полярная ось 30 μ , экваториальный диаметр 25,5 μ . Поры 3,4 μ в диаметре, экваториальные или в случае пяти пор—одна из них не развита. Очень редко попадаются и крупные семипоровые, стерильные зерна. Сэкзина 0,3 μ толщины, густо покрыта мелкими (0,6 μ дл.) шипиками, наряду с очень мелкой зернистостью. Нэкзина 0,6 μ толщины. Толщина диска интины 4,5 μ (табл. II, рис. 10).

Изученный вид. — *P. circaeoides* (Fr. Smidt) Feer.

Род 27. SERGIA FED.

Пыльцевые зерна 3-поровые, полярная ось 31,1 μ , экваториальный диаметр 26,8 μ . Поры 3,4 μ в диаметре. Сэкзина 0,4 толщины, покрыта мелкими заостренными шипиками (0,7 μ дл.) вместе с очень тонкой зернистостью. Нэкзина 0,5 μ толщины. Толщина интинного диска 3,2 μ .

Изученные виды: 1. *S. sewerzovii* Rgl.

2. *S. regelii* (Trautv.) Fed.

Род *Sergia* выделен из видов родов *Phyteuma* (*P. regelii* Trautv.) и *Campanula* (*C. sewerzovii* (Rgl.) Fed.). По строению пыльцевых зерен оба вида очень близки между собой, отличаясь от рода *Phyteuma* сравнительно мелкими, равномерно и густо расположенными шипиками и тонкостью слоев спородермы. По данному признаку род *Sergia* более близок к ряду видов рода *Campanula*, имеющих мелкие редуцированные шипики.

Род 28. EDRAJANTHUS DC.

Пыльцевые зерна 3—4-поровые, полярная ось 25,5 μ , экваториальный диаметр 18,3—32,1 μ . Поры 2,8—6,2 μ в диаметре. Сэкзина 0,4—0,5 μ толщины, неравномерно покрыта мелкими острыми шипиками, наряду с очень мелкой зернистостью. Нэкзина 0,5—0,6 μ толщины. Толщина диска интины 2,4—3,5 μ .

Изученные виды:

1. *E. croaticus* Kern. 4(3)

2. *E. graminifolia* DC. 4(3)

3. *E. kitabelii* DC. 3

4. *E. serpyllifolium* DC. 3,4

5. *E. tenuifolius* DC. 3

6. *E. overnianus* Rupr. 3

Мелкими и тупыми шипиками выделяются виды *E. croaticus*, *E. tenuifolius*, у остальных видов шипы острые.

Вид *E. overnianus*, который Фее (Feer, 1890) на основании типа раскрывания коробочки выделял в особый род *Muehlenbergella*, по строению пыльцевых зерен очень сходен с видами *E. graminifolia* и *E. serpyllifolium*.

Род 29. *LIGHTFOOTIA* L'HERIT

Пыльцевые зерна 3 (4)-поровые, полярная ось 25,3—34,2 μ , экваториальный диаметр 22,9—32,2 μ . Поры 3,2—6,2 μ в диаметре. Сэксина 0,6 μ толщины, густо и слегка неравномерно покрыта тонко заостренными или туповатыми шипиками. Нэксина 0,7 μ толщины, к порам сразу ланцетовидно утолщена.

Изученные виды:

- | | |
|---------------------------------|------------------------------------|
| 1. <i>L. abyssinica</i> Hochst. | 5. <i>L. oxycocoides</i> L. Herit. |
| 2. <i>L. albens</i> Spreng. | 6. <i>L. subaphylla</i> Baker |
| 3. <i>L. axillaris</i> Sand | 7. <i>L. thunbergiana</i> Buek. |
| 4. <i>L. longifolia</i> DC. | |

У видов *L. albens*, *L. axillaris*, *L. longifolia* шипики тонко заостренные, у других видов крупные, тупые.

Род 30. *LEGOUZIA* DURAND.

Пыльцевые зерна 4 (3,5)-поровые, полярная ось 23,3—33,3 μ , экваториальный диаметр 19,9—28,4 μ . Диаметр пор 2,7—4,4 μ . Сэксина 0,5 μ толщины, густо и б. или м. неравномерно покрыта мелкими заостренными шипиками. Нэксина 0,5—0,6 μ толщины. Толщина диска интины 1,7—2,8 μ .

Изученные виды:

- | | |
|---|--|
| 1. <i>L. arvensis</i> Durand 4,5 | 3. <i>L. hybrida</i> Delabr. 5(6) |
| 2. <i>L. falcata</i> (Ten) Fritsch. 4,3 | 4. <i>L. pentagonia</i> (L.) Thell. 4(5) |

Виды *L. arvensis*, *L. hybrida* имеют более крупные шипы.

Подгруппа 2. Сэксина пыльцевых зерен покрыта шипиками, наглядно различающимися между собой размерами.

Род 31. *PRISMATOCARPUS* L'HERIT.

Пыльцевые зерна трехпоровые, полярная ось 45,9—49,1 μ , экваториальный диаметр пор 5,9—7,5 μ . Сэксина 0,5—0,6 μ толщины, покрыта шипиками 0,6 и 0,8 μ длины вместе с мелкой зернистостью. Нэксина 0,6—0,7 μ толщины. Толщина диска интины 3—5,7 μ .

Изученные виды:

- | | |
|------------------------------|---------------------------|
| 1. <i>P. brevilobus</i> DC. | 3. <i>P. deffusus</i> DC. |
| 2. <i>P. crispus</i> L'Hert. | |

Вид *P. deffusus* выделяется очень редко расположенными шипиками.

Род 32. *MERCIERA* DC.

Пыльцевые зерна трехпоровые, полярная ось 40,6—61,5 μ , экваториальный диаметр 30,9—57,6 μ . Поры 6,7—10,2 μ . Сэксина 0,4—0,6 μ толщины, покрыта шипиками 0,6—0,8 μ длины и мелкой зернистостью. Нэксина 0,5—0,6 μ толщины. Толщина диска интины 4,8—6,4 μ .

Изученные виды:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>M. brevifolia</i> DC. | 2. <i>M. tenuifolia</i> DC. |
|-----------------------------|-----------------------------|

Зерна *M. tenuifolia* отличаются крупными размерами.

Род 33. TRACHELIUM TOURN.

Пыльцевые зерна 3 (4, 5, 6)-поровые, полярная ось 22,6—28,2 μ , экваториальный диаметр 20—26,1 μ . Поры 2,6—4,3 μ в диаметре. Сэкзина 0,5—0,6 μ толщины, покрыта шипиками 0,9 и 1,1 μ длины, часто разной толщины, наряду с очень мелкой зернистостью. Нэкзина 0,6—0,7 μ толщины. Интина 0,7—0,8 μ толщины. Толщина диска интины 0,7—0,8 μ .

Изученные виды:

- | | |
|--|---------------------------------|
| 1. <i>T. angustifolium</i> Schousb. 4(3,5,6) | 4. <i>T. rumelianum</i> Hampe 3 |
| 2. <i>T. asperuloides</i> Boiss. et Orph. 3 | 5. <i>T. tubulosum</i> Boiss. 3 |
| 3. <i>T. coeruleum</i> L. 3 | |

У зерен *T. angustifolium*, кроме нормальных 3—4-поровых зерен, имеются и 5—6-поровые зерна, поры которых расположены глобально.

Род 34. ROELLA L.

Пыльцевые зерна 3-поровые, полярная ось 50—62,1 μ , экваториальный диаметр 49,5—59,6 μ . Поры 5,6—10,2 μ в диаметре. Сэкзина 0,4—0,6 μ толщины, покрыта мелкими (0,3—0,7 μ длины) и более длинными (0,6—1,3 μ длины) шипиками. наряду с мелкой зернистостью. Нэкзина 0,4—0,8 μ толщины. Толщина диска интины 3—5,5 μ (табл. II, рис. 9).

Изученные виды:

- | | |
|----------------------------|------------------------------|
| 1. <i>R. ciliata</i> L. | 4. <i>R. spicata</i> L. |
| 2. <i>R. glomerata</i> DC. | 5. <i>R. squarrosa</i> Berg. |
| 3. <i>R. secunda</i> Buek | |

Вид *R. ciliata* отличается наиболее крупными, часто слегка изогнутыми шипиками.

Род 35. CERHALOSTIGMA DC.

Пыльцевые зерна 3-поровые, полярная ось 48,3 μ , экваториальный диаметр 40,4 μ . Поры 6,9 μ в диаметре. Сэкзина 0,6 μ толщины, покрыта тонкими заостренными, крупными шипиками разной длины, наряду с мелкозернистой структурой. Нэкзина 0,7 μ толщины. Толщина диска интины 8,1 μ .

Изученный вид — *C. paniculatum* DC.

Подгруппа 3. Пыльцевые зерна 3-поровые, сильно сплюсненно-шаровидные, в очертании с полюсов треугольные.

Род 36. SIPHOCODON TURCZ.

Полярная ось зерен 52,7 μ , экваториальный диаметр 38,4 μ . Поры 7,8 μ в диаметре. Сэкзина 0,5 μ толщины с волнистым контуром, толкозернистая, к порам не изменяется. Нэкзина 0,9 μ толщины, к порам ланцетовидно утолщена. Толщина диска интины 4,2 μ (табл. II, рис. 6).

Изученный вид — *S. spartioides* Turcz.

Род 37. RHIVGIOPHYLLUM HOCHST.

Полярная ось зерен 57,6 μ , экваториальный диаметр 45,5 μ . Поры 9,7 μ в диаметре. Сэкина 0,2 μ толщины, с гладким контуром, покрыта тупыми, сосочковидными, неравномерно расположенными выростами, наряду с зернистой структурой. Нэкина 0,5 μ толщины. Толщина диска интины 4,8 μ .

Изученный вид — *R. squarrosus* Hochst.

IV. Палиногруппа GLOMERATA

Пыльцевые зерна шаровидные, 40,4 μ в диаметре, с рассеянно расположенными порами. Поры крупные, со скульптурированными мембранами. Интина под порами не сильно утолщена. Сэкина толстая, покровная (тегилятная), крупно гранулированная.

В палиногруппу *Glomerata* входят всего два вида рода *Campanula*: *C. glomerata* L. и *C. americana* L.

C. glomerata.—Пыльцевые зерна шаровидные, 40,4 μ в диаметре, 10—12-поровые. Поры 5,6 μ в диаметре, глубокие; пленка пор покрыта крупными зернышками, расположенными кольцеобразно. Сэкина значительно толще нэкины, из толстого тегилума, 0,5 μ , и из столбчатого слоя, 2 μ толщины, покрыта реже и равномерно расположенными крупными и более густо расположенными мелкими зернышками, образующими сложную сетку. Нэкина 0,9 μ толщины (табл. II, рис. 7).

Рассеянно поровым типом пыльцы, а также сложносетчатой скульптурой сэкины *C. glomerata* отличается от остальных изученных нами видов рода *Campanula* и частично от видов ряда *Glomeratae* Charadze (имеющих головчатые соцветия), пыльца которых 3—4-экваториально-поровая, с мелкошиповатой скульптурой.

C. americana L.—Пыльцевые зерна шаровидные, 42,5 μ в диаметре, 12—14-поровые. Поры мелкие—2,8 μ в диаметре, расположены неглубоко; пленка пор рассеянно-зернистая. Сэкина почти равна нэкине, из тонкого тегилума, 0,3 μ толщины, и из столбчатого слоя, 1,1 μ толщины, покрыта зернышками почти одинаковых размеров, образующими сложносетчатую скульптуру. Нэкина 0,8 μ толщины (табл. II, рис. 5).

Эволюционные взаимоотношения типов пыльцы сем. *Campanulaceae*

Строение пыльцевых зерен у *Campanulaceae* неоднородное. Внутри семейства можно выделить четыре палиногруппы (включающие 12 типов): бороздную, борозднопоровую, поровую и рассеяннопоровую, представляющие разные ступени развития пыльцы. Среди них бороздные и борозднопоровые зерна, безусловно, находятся на более низком уровне специализации, чем зерна палиногрупп, имеющие только поры. В пользу древности первых говорит и тот факт, что именно среди родов с бороздными и борозднопоровыми зёрнами мы встречаем ряд и других примитивных признаков. Например, у рода *Suapanthus* завязь верхняя, тогда как у остальных родов в семействе завязь нижняя, редко—полу-

нижня. У родов же *Platycodon* и *Pentaphragma* сосуды имеют лестничную перфорацию, в то время как все другие роды семейства имеют простую перфорацию и т. д. Взаимоотношения упомянутых палиногрупп колокольчиковых показаны на схеме (см. стр. 29). Бороздные зерна типов *Codonopsis*, *Cyananthus*, *Leptocodon* характеризуются 6—10 длинными или более короткими бороздами, с неровными и неясно выраженными краями. Мембраны таких борозд обычно носят одинаковую с общей поверхностью зерна скульптуру. Можно допустить, что из таких зерен путем постепенного укорачивания борозд (что наблюдается среди видов рода *Codonopsis* и у рода *Ostrowskia*) и дифференциации пленок борозд к поровости возникли борозднопоровые зерна типов *Platycodon*, *Pentaphragma*, *Campanulaea* и *Canarina*. В отличие от бороздчатых зерен, борозды у борозднопоровых типов еще больше укорочены (кроме зерен некоторых видов рода *Canarina*), а число их сведено в основном к трем и четырем, редко к пяти (у рода *Platycodon*). Поры их нечетко выражены, имеют вид длинных щелей или редко—поровидных участков. Мембраны таких пор, а также борозд имеют почти тождественную с общим зерном скульптуру. Бороздный и борозднопоровый типы пыльцы имеют всего лишь 8 родов семейства и в основном роды, произрастающие в тропиках и субтропиках. Некоторые черты строения пыльцы этих родов, как, например, неясно выраженные борозды и поры, по всей вероятности, носят вторично упрощенный характер в результате влияния тропических условий.

Основная линия развития пыльцевых зерен колокольчиковых представлена зернами поровых типов. В отличие от нечетко выраженных пор, какие мы встречали у борозднопоровых типов, у этих зерен имеются крупные, весьма хорошо выраженные поры, с более или менее выраженным ободком и сильно утолщенным интинным подпоровым диском, представляющим из себя новообразование. Мембраны же таких пор часто различаются от общей поверхности скульптурой зерна. В основе этой линии стоят пыльцевые зерна типа *Michauxia* с тремя порами и наиболее длинными шипиками. По происхождению к типу *Michauxia* близки весьма оригинальные типы *Roella* и *Siphocodon*, представленные южноафриканскими родами. Среди них зерна типа *Roella* выделяются как наиболее крупными размерами, так и различием размеров шипов. У зерен же типа *Siphocodon* зерна имеют необычную для семейства, сильно сплюснутую форму. От зерен типа *Michauxia* путем увеличения числа пор и редукции длинных шипов непосредственно возникли зерна типа *Phyteuma* с 4—5—6 порами. Среди отдельных родов этого типа (подтипа *Pegacarpa*) можно проследить образование рассеянопоровости в связи с увеличением числа пор. В отдельных редких случаях появление еще большего числа пор от 10 до 12 и дальнейшая редукция шипов приводит к образованию полной глобальности, т. е. к образованию зерен типа *Campanula glomerata*, имеющих 10—12 рассеянно расположенных пор.

Несмотря на сильную приспособленность к энтомофилии, пыльцевые

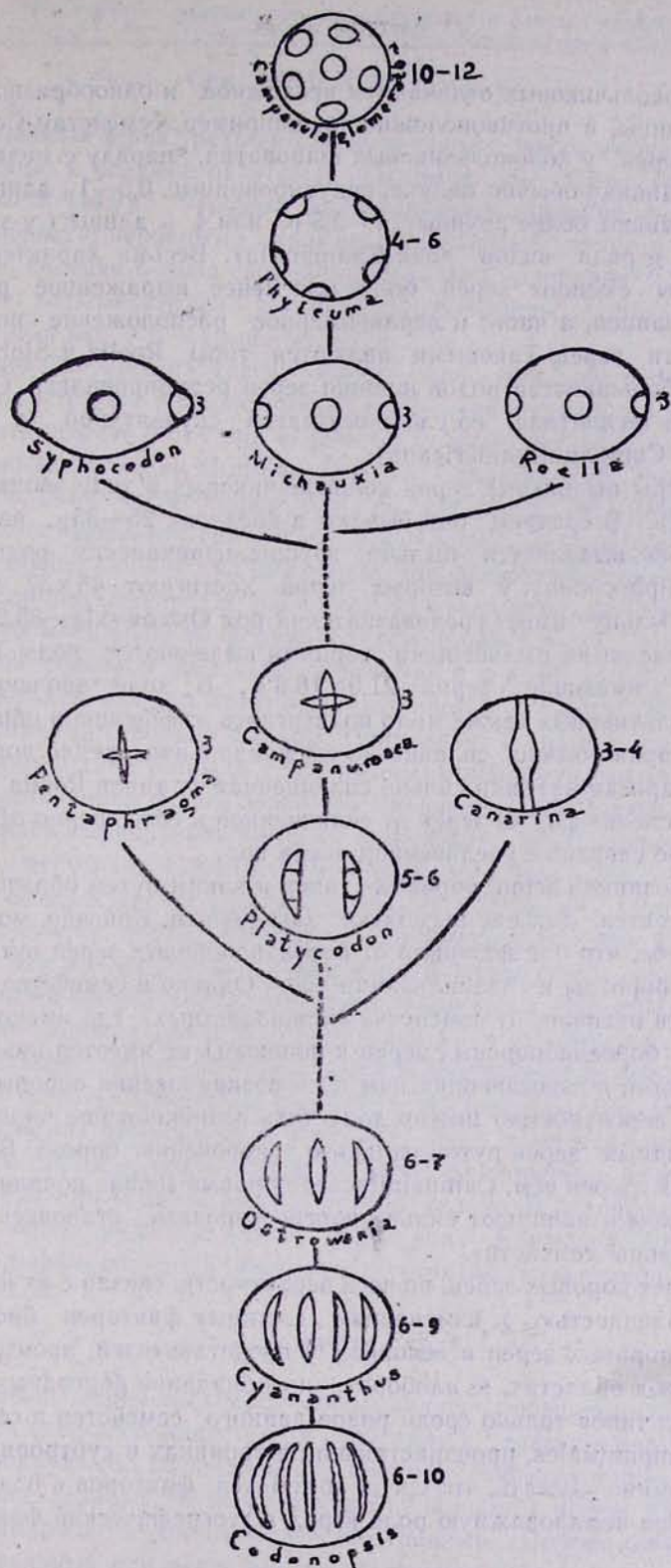


Схема эволюционных взаимоотношений типов пыльцы сем. Campanulaceae.

зерна колокольчиковых отличаются несложной и однообразной скульптурой сэкзины, в противоположность, например, семейству Compositae. Сэкзина зерен у колокольчиковых шиповатая, наряду с мелкой зернистостью. Шипики обычно мелкие, редуцированные, 0,5—1 μ длины, редко шипики бывают более крупные, 1—2,5 μ или 4 μ длины (у зерен рода *Michauxia* и ряда видов рода *Campanula*). Весьма характерно для скульптуры сэкзины зерен более или менее выраженное различие в размерах шипов, а часто и неравномерное расположение шипиков на поверхности зерен. Таковыми являются типы *Roella* и *Siphocodon*. В пределах большинства родов шипики зерен редуцировались. Очень редко сэкзина тегилитная, со сложносетчатой скульптурой (у рода *Cyananthus* и *Campanula americana*).

Размеры пыльцевых зерен колокольчиковых в ходе эволюции мало изменились. В среднем они бывают в пределах 25—35 μ , редко до 45. Крупностью выделяется пыльца группы африканских родов (типов *Roella* и *Siphocodon*), у которых зерна достигают 45 x 57 μ . Самую крупную пыльцу имеет среднеазиатский род *Ostrowskia*—85,2 x 50,2 μ . Самыми мелкими пыльцевыми зернами выделяются роды *Trachelium* и *Jasione*, имеющие зерна 21,0 x 16,8 μ . В ходе эволюции пыльцы колокольчиковых также мало подверглась изменению и общая форма зерен, которая обычно сплюсненно сфероидальная, редко лопастная (у типа *Pentaphragma*) или сильно сплюсненная (у типов *Roella* и *Siphocodon*). Изменение формы зерен от сплюсненной к совершенно сфероидальной обычно связано с увеличением числа пор.

Как возникли зерна поровых типов и каким путем образовались их поры—остается для нас несколько загадочным. Конечно, можно представить себе, что они возникли от борозднопоровых зерен путем полной редукции борозды и специализации пор. Однако в семействе колокольчиковых (в отличие от семейства сложноцветных, где имеются все переходы от борозднопоровых зерен к поровым) не имеется никаких переходных форм, показывающих нам пути возникновения поровых зерен. С такой же вероятностью можно допустить возникновение поровых типов и от бороздных зерен путем сильного укорочения борозд. В эволюции пыльцевых зерен сем. Campanulaceae поровые зерна появляются мощным потоком и начинают сильно прогрессировать, становясь основным типом пыльцы семейства.

Расцвет поровых зерен, по всей вероятности, связан с их наибольшей приспособленностью к изменениям сложных факторов биогеоценоза. Наличие поровых зерен в основном у представителей, произрастающих в умеренных областях, и, наоборот, преобладание бороздных и борозднопоровых типов только среди родов данного семейства и семейств порядка Campanulales, произрастающих в тропиках и субтропиках, дают нам основание думать, что среди комплекса факторов в появлении поровых зерен немаловажную роль играл и географический фактор.

Сем. SPHENOCLEACEAE

Пыльцевые зерна трехборзднопоровидные, почти эллипсоидальные, в очертании с полюсов округлые; полярная ось—16,5 μ ; экваториальный диаметр—14,9 μ . Борозды ланцетовидные, широкие, слегка короче длины зерна, с неровными краями. Поровидный участок удлинено-овальный, пленка борозд зернистая. Сэкина покровная, 0,2 μ толщины, крупно тонкозернистая. Нэкина толще сэкины (табл. III, рис. 1).

Изученный вид — *S. zeylanica* Gärtn.

В семейство *Sphenocleaceae* входит лишь род *Sphenoclea*, единственный вид которого распространен в тропиках и субтропиках Старого Света. Хотя обычно этот род включают в семейство колокольчиковых, однако многие ботаники (Lindley, 1836; De Candolle, 1839; Boissier, 1875; Airy Schaw, 1948; Ан. Феодоров, 1957; А. Тахтаджян, 1963, 1966) выделяют его в самостоятельное семейство *Sphenocleaceae*. Основой выделения рода *Sphenoclea* служит ряд признаков, совершенно не свойственных семейству *Campanulaceae*. От последних он отличается строением устьиц, отсутствием млечников во флоэме, местом прикрепления тычинок, формой рыльца, способом раскрытия коробочки и т. д. Ко всему сказанному можно добавить, что род *Sphenoclea* отличается от *Campanulaceae* также и признаками строения пылцы. Покровная и гранулированная сэкина, ланцетовидные борозды с удлинёнными поровидными участками и, наконец, удлинённая форма зерен—не характерны для пыльцевых зерен колокольчиковых. Указанными признаками сем. *Sphenocleaceae* сближается с семействами *Lobeliaceae* и *Cyphiaceae*. Эйри Шоу (1948) сближает сем. *Sphenocleaceae* с семействами *Phytolacaceae* и *Primulaceae*, с чем не согласны другие ботаники (Subramanyam, 1950; Тахтаджян, 1963), так как по анатомии, эмбриологии и морфологии своих органов род *Sphenoclea* отличается от двух вышеупомянутых семейств. Правда, трехборзднопоровидные зерна рода *Sphenoclea* несколько напоминают в общем пылцу некоторых родов семейств *Phytolacaceae* и *Primulaceae*, однако они по всем остальным признакам (скульптура, характер поровидности, форма) наглядно отличаются от зерен вышеупомянутых двух семейств. Не менее резко отличаются зерна *Sphenoclea* и от зерен рода *Phytolaca*, с которым он очень сходен габитуально. В отличие от борзднопоровых зерен рода *Sphenoclea*, зерна рода *Phytolaca*—борздные, без всякой дифференциации поровости с сетчатой скульптурой.

Сем. LOBELIACEAE

Пыльцевые зерна трехборзднопоровидные, обычно овальные или шаровидные, слегка сплюснутые, в очертании с полюсов округлые или треугольно-округлые. Борозды очень широкие, обычно длинные, редко короче длины зерна, тупо закругленные у концов, с почти параллельными краями, редко к концам более заостренные. Поровидный участок крупный, овальный или округлый, выделяемый крупно и четко гранули-

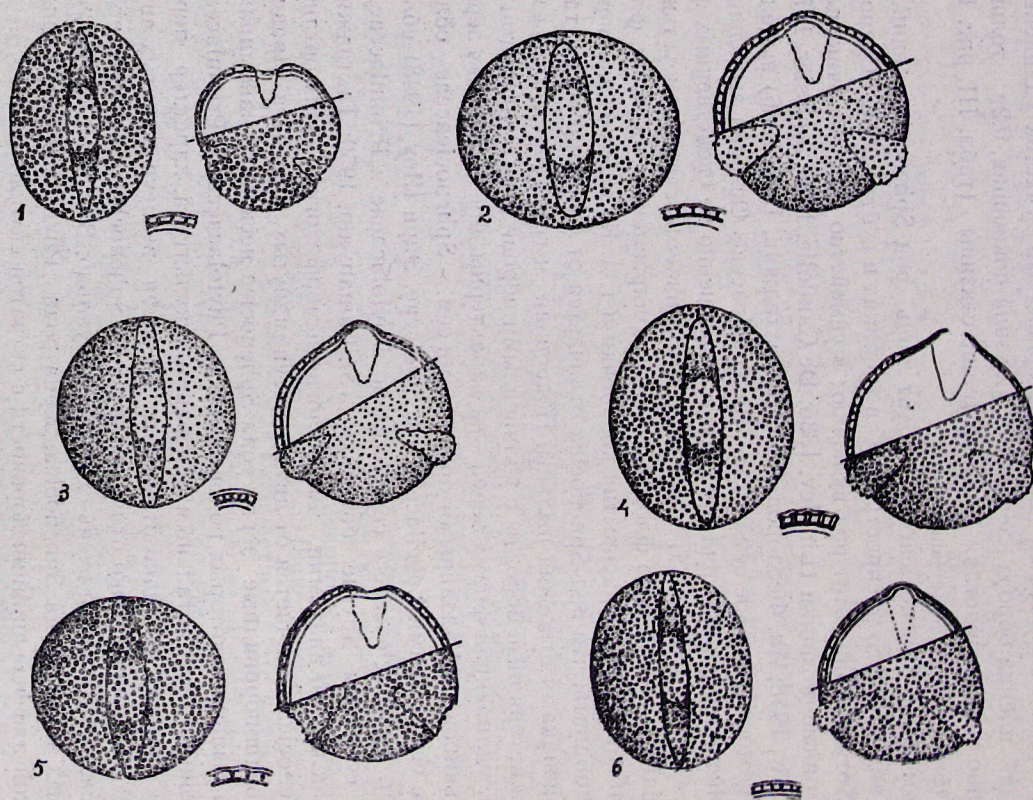


Табл. III. 1—*Sphenoclea zeylanica* Gärtn. 2—*Centropogon grandidentatus* Benth.
3—*Lobelia dortmanna* L. 4—*Pratia montana* Hassr. 5—*Nemacladus longiflorus* Graes.
6—*Cyphia cinarioides* Presl. ($\times 1350$).

рованными мембранами и утолщенным кольцом интины. Сэкзина покровная, толще нэкзины, 1,1—1,3 μ толщины, в очертании волнистая, покрыта крупными равномерными или слегка не равномерными (у видов рода *Centropogon*), более или менее густо расположенными выростами; отдельные выросты обычно к концам головчато-утолщены и сросшиеся в покровный слой, сверху создающий впечатление сложной сетки.

Пыльцевые зерна родов и видов семейства *Lobeliaceae* оказались довольно однотипными.

Род 1. *CENTROPOGON* PRESL. (Табл. III, рис. 2).

Изученные виды*:

1. *C. affine* Mart. et Gol. (P—30,7, E—25,2). 5. *C. incanus* A. Zahlb. (P—21,2, E—26).
2. *C. amplifolius* Vatre (P—17,8, E—20,2). 6. *C. coccineus* Regel (P—36, E—30,6).
3. *C. cordifolius* Benth. (P—27,4, E—23,7). 7. *C. surinamensis* Presl. (P—54,2 E—38,7).
4. *C. grandidetatus* Zahlb. (P—24,2, E—24).

Род 2. *CYANEA* GAUDICH.

Изученный вид—1. *C. grimesiana* Gaudich.

Род 3. *CLERMONTIA* GAUDICH.

Изученные виды:

1. *C. grandiflora* Gaudich (P—25, E—23,5). 2. *C. macrocarpa* Lamp. (P—29, E—31).

Род 4. *DELISSEA* GAUDICH.

Изученный вид—1. *D. ambigua* Presl. (P—40,5, E—45,5).

Род 5. *LOBELIA*. (Табл. III, рис. 3).

Изученные виды:

1. *L. dortmana* L. (P—21,3, E—23,5). 2. *L. sessilifolia* Lamp. (P—29,3, E—31).

Род 6. *PRATIA* GAUDICH. (Табл. III, рис. 4).

Изученные виды:

1. *P. montana* Hassr. (40, E—45,5). 2. *P. nummularia* A. Br. et Aschers. (P—20,6, E—19,5).

Сем. *CYPHACEAE*

Пыльцевые зерна трехборозднопоровидные, шаровидные, редко удлиненно шаровидные, в очертании с полюсов треугольно-округлые (*Nemacladus*) или округлые (*Cyphia*). Борозды широкие, с тупозакругленными или слегка заостренными концами. Поры расположены глубоко, т. к. сэкзина и нэкзина к бороздам приподняты. Поровидные участки удлиненные или более или менее округлые. Пленка борозд и поровидных частей крупно гранулированная. Сэкзина покровная, 1,1—1,3 μ толщины, толще нэкзины, в очертании волнистая, покрыта густо и равномерно

* Размеры зерен приводятся в μ м.

расположенными более крупными (*Nemacladus*) или мелкими (*Cyphia*) выростами; отдельные выросты ровные и соединены в теглиум.

Род 1. *CYPHIA* (Табл. III, рис. 6).

Изученные виды:

1. *C. digitata* Willd. (P—46, E—40).
2. *C. bulbosa* Berg. (P—48,5, E—34).
3. *C. cinarioides* Presl. (P—44,5, E—38).
4. *C. longipetala* Presl. (P—49, E—53).
5. *C. campestris* Ecri. et Zeyh. (P—36, E—33, 5).
6. *C. glandulifera* Hochst. (P—39,5, E—35,5).
7. *C. angustifolia* DC. (P—39,5, E—29).

Род 2. *NEMACLADUS* (Табл. III, рис. 6).

Изученные виды:

1. *N. longiflorus* A. Gray (P—28, E—27,5).
2. *N. ramosissimus* Nutt. (P—25,5, E—24).
3. *N. rigidus* Curran. (P—28, E—30).

Семейства *Lobeliaceae* и *Cyphiaceae* по строению пыльцевых зерен очень близки между собой, а также и с семейством *Sphenocleaceae*. Признаками, которыми отличаются зерна этих трех семейств от *Campanulaceae*, являются: покровная сэкзина, покрытая б. или м. утолщенными и в концах сросшимися выростами, широкие тупоконечные борозды, общая овальная форма (у многих родов) зерен и характер поровидных участков. У колокольчиковых же сэкзина обычно более или менее неравномерно шиповатая, наряду с очень мелкой зернистостью, в основном пыльцевые зерна поровые и лишь у немногих родов—бороздные и борозднопоровые.

Палинологические данные и вопросы систематики семейств *Campanulaceae*, *Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae* и *Cyphiaceae*

Важным моментом в систематике семейства *Campanulaceae* является вопрос его объема. Существуют две системы семейства. В системе Энглера (Engler, 1921) и немецких авторов школы Энглера семейство *Campanulaceae* рассматривается в широком смысле, включая *Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae* и *Cyphiaceae*. В системе же А. Декандоля (De Candolle, 1830) и новейших системах Ан. Феодорова (1953), А. Тахтаджяна (1963) семейство *Campanulaceae* принимается более узко, без вышеуказанных трех семейств. Основой выделения этих семейств является ряд морфологических признаков, по которым они отличаются от колокольчиковых. Например, зигоморфность цветка и число плодolistиков (у *Lobeliaceae* и *Cyphiaceae*), налестные тычинки, головчатое рыльце (у *Sphenocleaceae*) и т. д.

Исследование пыльцевых зерен сфеноклейных, лобелиевых и цифейных показывает, что эти семейства имеют очень сходные строения зерен. Поэтому Ан. Феодоров прав, считая, что при выделении из *Campanulaceae* *Lobeliaceae* необходимо выделить и *Sphenocleaceae*. Будучи сходными между собой по пыльце, упомянутые семейства наглядно отличаются

от основного и преобладающего типа пыльцы колокольчиковых. Следовательно, наши данные говорят в пользу выделения *Sphenocleaceae*, *Cyphiaceae*, *Lobeliaceae* из сем. *Sampanulaceae*. Однако важно отметить, что трехборозднопоровидные зерна *Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae* и *Cyphiaceae* выявляют некоторое общее сходство с тропическими родами колокольчиковых — *Canarina*, *Sampanumaea*, *Platycodon*, *Pentaphragma*, имеющими трехборозднопоровые зерна. Это сходство свидетельствует об их общих предках, которые, по всей вероятности, имели трехборозднопоровые или близкие к нему типы пыльцы.

Таким образом, хотя, как считает Ан. Феодоров (1953), *Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae* развились исторически и географически довольно изолированно от колокольчиковых, однако палинологические данные показывают, что они исходят из общей трехборозднопоровой линии.

Не менее важен в систематике сем. *Sampanulaceae* и состав отдельных триб, поскольку число родов, включенных в них, весьма различно у разных авторов. Основой деления семейства на трибы обычно служила форма раскрытия коробочки, число семян и характер плода. Попытка согласовать палинологические данные с составом отдельных триб не удалась. Выявленные нами типы пыльцы не укладывались в трибальные подразделения систем как Энглера и Декандоля, так Бентама и Гукера. Трибы этих систем получались палинологически слишком неоднородными, включая в себя несколько разных типов пыльцы. Не увязывались с каким-нибудь внутрисемейственным подразделением и установленные нами палиногруппы, оказавшиеся слишком крупными. В этом отношении нам хочется упомянуть о системе колокольчиковых, предложенной Ан. Феодоровым и приводимой во флоре СССР (т. XXIV, 1957). К сожалению, эта система неполная; т. к. охватывает лишь представителей семейства *Sampanulaceae*, произрастающих на территории Советского Союза. В отличие от предыдущих систем, в системе этого автора при подразделении семейства на трибы учитывается совокупность ряда признаков. При таком принципе число триб семейства *Sampanulaceae* увеличивается до восьми, против обычных трех или четырех. Надо отметить, что трибы, установленные Феодоровым, палинологически более однородны. В качестве примера можно привести выделение им из трибы *Sampanuleae* рода *Ostrowskia*, где, кроме него (и рода *Canarina*), все остальные роды трибы имеют поровые зерна. Особенно гетерогенной оказалась с палинологической точки зрения триба *Wahlenbergiae* в объеме, принятом Энглером. Об этой трибе Феодоров пишет, что им она понимается в суженном смысле, по сравнению с трактовкой его Эндлихером, Декандром, Шенландом и др. авторами. К сожалению, из-за неполноты его системы мы можем пока только подтвердить правильность такого подхода к трибе *Wahlenbergiae*. Другие новые трибы, выделенные им — *Pegacarpeae*, *Michauxieae*, *Phyteumateae*, *Edrajantheae*, *Jasioneae* (не считая более или менее оригинальность *Michauxieae* и *Pegacarpeae*), по типу пыльцевых зерен очень близки, хо-

тя, по данным Ан. Феодорова, эти трибы довольно наглядно ограничены по остальным систематическим признакам.

Конечно, полного соответствия между нашими данными и другими признаками не могло и быть, т. к. морфология пыльцы более консервативный признак, чем все те признаки, на основании которых установлены трибы. Однако нам кажется, что наши данные окажутся полезными для понимания родственных связей между отдельными трибами.

Наконец, нам хочется предложить вниманию систематиков еще одно положение. В семействе *Campanulaceae* выделяются две группы родов: с одной стороны роды—*Codonopsis*, *Cyananthus*, *Leptocodon* и *Ostrowskia*, с бороздными зернами; с другой— *Canarina*, *Campanulaea*, *Platycodon*, *Pentaphragma*—с борозднопоровыми зернами. Обе эти группы в пределах семейства имеют наиболее примитивный тип пыльцы, обособленный от остальных родов, для которых характерны поровые зерна. В известных системах колокольчиковых роды с бороздными и борозднопоровыми пыльцевыми зернами не выделены и встречаются среди родов триб *Campanuleae* и *Wahlenbergiae*. Выделение рода *Ostrowskia* из трибы *Campanuleae* (Ан Феодоров, 1953)—первая попытка обособления бороздных типов от поровых. Тенденция к их сгруппированию наблюдается лишь в системе Бентама и Гукера (*Bentham et Hooker*, 1876), в которой они, будучи помещены в трибе *Campanuleae*, разделены в первых двух подтрибах.

В ы в о д ы

1. По строению пыльцевых зерен семейство *Campanulaceae* неоднородно, в его пределах выделяются четыре группы пыльцевых зерен: бороздные, борозднопоровые, экваториальнопоровые и рассеянномногоровые (всего 12 типов).

2. Все признаки строения спородермы бороздных и борозднопоровых зерен говорят о первичности этих типов, что находит подтверждение также в морфологии и анатомии других органов и тропическом ареале их распространения.

3. Поровые зерна, по сравнению с бороздными и борозднопоровыми, имеют более специализированные признаки, являясь основным типом колокольчиковых, распространенных в умеренных поясах земного шара.

4. Несмотря на отсутствие переходных форм между бороздными, борозднопоровыми и поровыми палиногруппами, типы пыльцы колокольчиковых характеризуются и группой общих признаков. Можно думать, что эволюция типов пыльцы в данном семействе шла от бороздных зерен к борозднопоровым и далее к экваториальнопоровым.

5. В эволюции скульптурных элементов сэкзины наблюдается несколько направлений, идущих, в основном, в сторону редукции шипов, а

в некоторых случаях в сторону усиления различий в размерах шипов (у южноафриканских родов) и очень редко—к образованию более сложных скульптур сэкзины.

6. Эволюционные взаимоотношения типов пыльцы семейства *Campanulaceae* представляют частный пример теории общей направленности эволюции пыльцы цветковых растений в сторону многопоровости, установленной А. Л. Тахтаджяном (1959). Форма и размеры зерен оказались более постоянными признаками.

7. В трибе *Campanulinae* (в понимании Энглера) не укладываются по строению пыльцевых зерен роды *Otsrowskia* и *Canarina*, имеющие бороздные и борозднопоровые зерна, в то время как у остальных родов трибы зерна поровые. Наши данные подтверждают правильность выделения Ан. Феодоровым (1953) рода *Ostrowskia* из данной трибы.

8. Триба *Wahlenbergieae* (в понимании Энглера) по строению пыльцевых зерен слишком неоднородна. Внутри трибы выделяются три группы: роды—*Codonopsis*, *Cyananthus*, *Leptocodon*, имеющие бороздные зерна; роды—*Campanulaea*, *Platycodon*—с борозднопоровыми зернами и, наконец, остальные роды, имеющие поровые зерна. В группе же поровых зерен, в свою очередь, различаются роды *Siphocodon* и *Rhizophyllum* (сплюсненной формой), роды *Roella*, *Cephalostigma*, *Prismatocarpus* и *Merciera* (различиями размеров шипов) и, наконец, роды *Githopsis*, *Pegacarpa*—склонностью к многопоровости.

9. Палинологические данные не подтверждают (в системе Энглера) однородность трибы *Platycodinae* (роды *Musschia*, *Platycodon* и *Microcodon*), т. к. пыльцевые зерна рода *Platycodon* борозднопоровые, в то время как у остальных двух родов—поровые.

10. Полученные нами данные не противоречат оставлению рода *Pentaphragma* в семействе *Campanulaceae*, тем более, что наряду с родом *Pentaphragma* борозднопоровые зерна имеют и роды *Campanulaea*, *Canarina* и *Platycodon*.

11. Род *Campanula*, несмотря на свою обширность (нами изучено 123 вида рода), по строению пыльцевых зерен оказался довольно однородным; выявленные в его пределах морфологические группы пыльцы говорят о наличии нескольких естественных групп внутри рода. Эволюция пыльцы внутри рода шла в сторону редукции шипов и увеличения числа пор.

12. Палинологические данные говорят в пользу отделения от колокольчиковых семейств *Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae* и *Cyphiaceae*, т. к. зерна их, несмотря на некоторую общность, отличаются от зерен колокольчиковых.

13. В эволюции пыльцы порядка *Campanulales* сем. *Campanulaceae* занимает довольно интересное положение. Наряду с нахождением в семействе двух наиболее древних типов пыльцы—бороздных и борозднопоровых—большинству представителей семейства *Campanulaceae* свойствен поровый тип пыльцы, являющийся самым высокоспециализированным в изучаемом порядке. Таким образом, хотя в своей основе филети-

ческие корни сем. *Campanulaceae* переплетаются с остальными тропическими семействами порядка, однако развитие пыльцевых зерен семейства *Campanulaceae* пошло по пути более высокой специализации, с образованием совершенно нового типа—типа поровых зерен.

14. Наличие в порядке *Campanulales* бороздных и борозднопоровых зерен говорит о его филогенетических связях с порядком *Polemoniales* частично с семействами *Hydrophyllaceae* (через бороздный тип) и *Boagiiaceae* (через борозднопоровый тип), с пыльцевыми зернами которых колокольчицецветные проявляют наибольшее сходство.

Типы пыльцы семейства *Campanulaceae* и входящие в них роды

Тип 1. CODONOPSIS	
<i>Codonopsis</i>	9
<i>Leptocodon</i>	10
Тип 2. CYANANTHUS	
<i>Cyananthus</i>	10
Тип 3. OSTROWSKIA	
<i>Ostrowskia</i>	12
Тип 4. PLATYCODON	
<i>Platycodon</i>	14
Тип 5. CANARINA	
<i>Canarina</i>	13
Тип 6. CAMPANUMAEA	
<i>Campanumaea</i>	12
Тип 7. PENTAPHRAGMA	
<i>Pentaphragma</i>	13
Тип 8. MICHAUXIA	
<i>Michauxia</i>	21
<i>Campanula</i> виды N 1—12	16
Тип 9. SYPHOCODON	
<i>Rhivgiophyllum</i>	27
<i>Syphocodon</i>	26
Тип 10. ROELLA	
<i>Cephalostigma</i>	26
<i>Merclera</i>	25
<i>Prismatocarpus</i>	25
<i>Roella</i>	34
<i>Trachellum</i>	26
Тип 11. PHYTEUMA	
<i>Astrocodon</i>	19
<i>Brachycodon</i>	23
<i>Campanula</i> виды N 13—122	16—17
<i>Cryptocodon</i>	23
<i>Cylindrocarpa</i>	20
<i>Edrajanthus</i>	24
<i>Heterocodon</i>	23
<i>Jasionae</i>	21
<i>Legouzia</i>	25
<i>Lightfootia</i>	23
<i>Microcodon</i>	21
<i>Musschia</i>	20
<i>Phyteuma</i>	

Popoviocodonia	20
Sergia	24
Symphyandra	18
Wahlenbergia	21
Подтип PERACARPA	
Adenophora	18
Asyneuma	19
Githopsis	23
Peracarpa	24
Тип 12. GLOMERATA	
Campanula americana	27
Campanula glomerata	27

Ե. Մ. ԱՎԵՏԻՍՅԱՆ

CAMPANULACEAE և ՆՐԱՆ ՄՈՏ ԸՆՏԱՆԻՔՆԵՐԻ (CYPHIACEAE, LOBELIACEAE, SPHENOCLEACEAE) ԾԱՂԿԱՓՈՇՈՒ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՆ, ԿԱՊԿԱԾ ՆՐԱՆՑ ՍԻՍՏԵՄԱՏԻԿԱՅԻ ԵՎ ՖԻԼՈԳԵՆԵՒԱՅԻ ՀԱՐՑԵՐԻ ՀԵՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

Աշխատանքում ուսումնասիրված են Campanulaceae և նրան մոտ՝ Cyphiaceae, Lobeliaceae, Sphenocleaceae ընտանիքների ներկայացուցիչների (ընդամենը 45 ցեղերի և 276 տեսակների) ծաղկափոշու կառուցվածքը:

Ստացված պալինոլոգիական տվյալները օգնում են ճշտելու ցեղերի և ընտանիքների կարգաբանությունը և բացահայտելու նրանց ցեղակցական կապերը: Հեղինակը գտնում է, որ ծաղկափոշու մորֆոլոգիան որպես բույսի կոնսերվատիվ հատկանիշ պետք է անպայմանորեն հաշվի առնվի Campanulaceae ընտանիքի ժամանակակից սիստեմայի ստեղծման ժամանակ:

Ինչպես իր ծավալով, այնպես էլ կարգաբանական տեսակետից առանձնապես ուշադրություն է արժանի Campanulaceae ընտանիքը:

Հետազոտություններից պարզվում է, որ Campanulaceae ընտանիքում ըստ ծաղկափոշու կազմության կարելի է տարբերել չորս հիմնական խումբ՝ ակոսավոր, ակոսաժլանցքավոր, հասարակածա-ժլանցքավոր և ցրված ժլանցքավոր, որոնք ընդգրկում են 12 տիպեր: Չնայած միջանկյալ ձևերի բացակայությանը որոշ խմբերի միջև, այս ընտանիքի ծաղկափոշուն ընդորոշ են մի ամբողջ շարք ընդհանուր հատկանիշներ: Վերջինս հիմք է տալիս ենթադրելու, որ ըստ ծաղկափոշու կառուցվածքի Campanulaceae ընտանիքը մոնոֆիլետիկ է: Կառուցվածքային բոլոր տվյալները ասում են այն մասին, որ ընտանիքի ներսում ակոսավոր և ակոսաժլանցքավոր փոշեհատիկները պրիմիտիվ են, մինչդեռ ժլանցքավոր տիպի փոշեհատիկները խիստ մասնագիտացած: Կարելի է ենթադրել, որ ծաղկափոշու էվոլյուցիան Campanulaceae ընտանիքի ներսում ընթացել է ակոսավոր ձևերից դեպի ակոսաժլանցքավորը, այնուհետև ժլանցքավոր և բաղմածլանցքավոր ձևերը: Ծլանցքավոր փոշեհատիկների գերակշռությունը Campanulaceae ընտանիքում արդյունք է նրանց էվոլյուցիոն մեծ ճկունության և հարմարվածության բարեխառն գոտու պայմաններին: Campanulales կարգի ծաղկափոշու զարգացման ընթացքում հավանաբար Campanulaceae ընտանիքն ունեցել է ելակետային նշանակություն, որի երկու

պրիմիտիվ տիպերից՝ ակոսավոր և ակոսածլանցքավոր սկիզբ են առել կարգ երկու հիմնական ուղղությունները՝ մի կողմից ակոսավոր (Stylidiaceae)-ի մյուս կողմից ակոսածլանցքավոր (Calyceraceae, Cyphiaceae, Brunoniaceae, Donatiaceae, Goodeniaceae, Sphenocleaceae): Պալինոլոգիական տվյալները խոսում են նաև այն բանի օգտին, որ Campanulaceae ընտանիքը պետք է հասկանալ ավելի նեղ (առանց Cyphiaceae, Lobeliaceae և Sphenocleaceae ընտանիքների), ինչպես այդ արված է Ա. Դեկանդոլի (1830), Ա. Ֆեոդորովի (1957) և Ա. Թախտաջյանի (1959) սխեմաներում: Ծաղկափոշու մորֆոլոգիան հիմք է տալիս ենթադրելու, որ Campanulales կարգը ցեղակցական կապեր ունի Polemoniales կարգի, հատկապես Boraginaceae և Hydrophyllaceae ընտանիքների հետ, որոնց հետ նրա ծաղկափոշին ունի կառուցվածքային որոշ ընդհանրություն:

Աշխատանքում վերլուծվում են ծաղկափոշու տվյալները, կապված նաև առանձին տրիբաների, ցեղերի և տեսակների սխեմատիկայի վիճելի հարցերի հետ.

Campanulales կարգի ծաղկափոշու զարգացման ուղղությունը և մեկ օրինակ է, որը հաստատում է ծաղկավոր բույսերի ծաղկափոշու զարգացման ընդհանուր տեսություն հավանականությունը, (Թախտաջյան Ա. 1948) ըստ որի այն ընթացել է ակոսավոր ձևերից դեպի ծլանցքավոր և բազմածլանցքավոր ձևերի առաջացումը:

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М. 1960. О необходимости применения двух методов обработки при исследованиях пыльцы (на примере бобовых). Изв. АН Арм. ССР, XIII, 9.
- Горшкова С. Г. 1957. Сем. Lobeliaceae. Флора СССР, т. XIV.
- Кемулари—Натадзе Л. М. 1949. Новые данные по изучению рода *Campanula*. Зам. по сист. и геогр. раст., вып. 15, Ин-т ботаники АН Груз. ССР.
- Куприянова Л. А. 1965. Палинология сережкоцветных. Изд. «Наука», М.—Л.
- Морфология пыльцы растений Китая, 1960. Пал. лэб. Бот. ин-та АН Китая. Пекин.
- Смолянинова Л. А. и В. Ф. Голубкова. 1950. К методике исследования пыльцы. ДАН СССР, т. 75, 1.
- Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. Изд. «Наука», М.—Л.
- Сукачев В. Н. 1940. О полиморфизме и апомиксисе у видов рода *Adenophora* Fisch. Бот. журн., т. 25, № 4—5.
- Феодоров А. А. 1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время, как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Мат. по четверт. периоду, вып. 3.
- Феодоров А. А. 1959. Сем. Campanulaceae. Флора СССР, т. XXIV.
- Харадзе А. Л. 1952. Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* секции Medium DC. Зам. по сист. и геогр. раст., вып. 15. Ин-т ботаники АН Груз. ССР.
- Харадзе А. Л. 1956. Материалы к изучению кавказских видов рода *Campanula*. Зам. по сист. и геогр. раст., вып. 19. Ин-т ботаники АН Груз. ССР.
- Airy-Shaw H. K. 1948. Sphenocleaceae in Flora Malesiana, Ser. I.
- Baillon H. 1886. Hist. des Plantes, VIII, Paris.
- Bentham G., Hooker I. 1876. Genera Plantarum, II, 2, London.
- Boissiere E. 1875. Flora Orientalis, II.
- Engler A. 1924. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, IV, 4, Leipzig.

- Darlington C. D. et Wyllie A. P. 1955. Chromosome Atlas of Flowering Plants. London.
- Diels L. 1936. In Englers Syllabus der Pflanzenfam. Elfte ergänzte Auflage, Berlin.
- De Candolle Alph. 1839. Campanulaceae in Prodrum Syst. Nat. 7.
- Erdtman G. 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy Angiosperms, Upsala.
- Erdtman G. 1963. Campanulaceae. Advances in botanical research, Palynology V. I. London and New-York.
- Feer H. 1890. In Engler's Bot. Jahrb. 12.
- Fomin A. 1907. Flora Caucasica critica, 4, 6.
- Hedberg O. 1961. Monograph. of the genus *Canarina* (Campanulaceae) Sv. Bot. Tids., 55, 1.
- Lindley J. 1835. Natural system of Botany 2nd. ed. London.
- Nannfeldt J. A. 1951. Some notes on the genus *Codonopsis* Wall. Not.
- Schönland S. 1889. Campanulaceae. Engler-Prantl. Pflanzenfamilien. V. 5.
- Subramanyam K. 1951. Interrelationships of Campanulatae. Jour. Mysore Univ Sect B., 12, 11.
- Takhtajan A. 1959. Die Evolution der Angiospermen, Jena.
- Tarnavski J. T. et D. Radulescu. 1959. Rev. biol. (RPR) 4. 1.