ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

Բիոլոգիական գիտ. XIII, № 10, 1960 Биологические науки

Л. К. МАНУКЯН

МОРФОЛОГИЯ МИКРОСПОР РОДА ASTRAGALUS L.

Род *Astragalus* является одним из самых крупных родов семейства *Leguminosae*. В нем насчитывается около 2200 видов. Во флоре СССР этот род представлен более чем 800 видами, из коих на Кавказе встречаются 235 видов. По своему распространению он охватывает почти все зоны и горные области СССР, от Арктики до южных границ Средней Азии и Закавказья. Наибольшее разнообразие видов рода *Astragalus* в пределах СССР наблюдается в Средней Азии и Южном Закавказье. На Кавказе он представлен девятью подродами (*Trimeniacus Bunge, Hypoglottis Bunge, Phaca Bunge, Tragacantha Bunge, Alopesius Bunge, Cercidothrix Bunge, Calycocystis Bunge, Calycophysa Bunge, Epiglotis Boiss.*). В эколого-географическом отношении в роде имеется определенная дифференциация. Так, например, подрод *Phaca* представлен мезофитами подрод. *Calycophysa, Cercidothrix, Calycocystis, Epiglotis* в основном ксерофитами и т. д.

Род *Astragalus* является одним из древнейших в семействе бобовых и представлен разнообразными жизненными формами: кустарниками, полукустарниками, травами, произрастающими в самых различных экологических условиях.

До сих пор этот род оставался вне поля зрения палинологов. Сведения о нем отсутствуют в сводках Водхауза 1935, Фегри и Иверсена 1950 и Эрдтмана[5]. Лишь в отдельных работах можно найти некоторые данные по морфологии микроспор. Например, Е. Е. Ника[7] микроспоры бобовых (входит и род *Astragalus*) характеризует как трехпоровые с гладкой поверхностью экзины, тогда как в результате наших исследований микроспор рода *Astragalus* было выявлено, что кроме пор для последних характерны также хорошо выраженные борозды и сетчатая скульптура сэкзины.

Нами изучены микроспоры 130 видов (список видов приведен в табл. 2) кавказских представителей рода *Astragalus*, представленных 28 секциями. В основном, использован гербарный материал Ботанического института АН АрмССР.

Обработка микроспор производилась двумя методами: упрощенным ацетолизным (Е. М. Аветисян [1] и окрашиванием фуксином (Л. А. Смольянинова и В. Ф. Голубкова [7]).

Общее описание микроспор рода Astragalus.

Исследования показали, что несмотря на большое количество видов, микроспоры рода *Astragalus* довольно однообразны по свое-

му строению. Микроспоры всех изученных нами видов имеют однотипное строение: они трехбороздноопоровые с сетчатой скульптурой. С большим трудом удалось выявить признаки, по которым виды более или менее отличаются друг от друга (общая форма зерен, форма пор и борозд и скульптура сэкзины). На основании этих признаков нами установлены отдельные группы видов, которые, однако, не совпадают с секциями рода.

Форма и величина микроспор. По форме микроспоры делятся на 3 группы:

1. Овальные (узко-овальные: *A. barnassari Grossh.*, *A. alpinus L.*, *A. danicus Retz.* и др.; широко-овальные: *A. takhtajani Grossh.* (табл. 1, рис. 1), *A. adzharicus M. Pop.*, *A. trichocalyx Trautv.*, *A. oleifolius DC.* и др.; удлиненно-овальные: *A kabristanicus Grossh.*, (табл. 1, рис. 2) *A. troitzkyi Grossh.*, *A. schelkovnikovii Grossh.* и др.).

2) Овально-цилиндрические (*A. corniculatus Bieb.* (табл. 1, рис. 3), *A. meskheticus* и др.).

3. Сфероидальные *A. ponticus Pall.* (табл. 1, рис. 5). Последние две группы встречаются сравнительно реже. Величина микроспор по длине колеблется в пределах 14,4—42 мм и по ширине в пределах 13,2—27,6 мм.

Форма пор и борозд. Поры обычно овальные, вытянутые по экватору, шире борозд, со слабо выраженными краями (*A. takhtajani Grossh.*, *A. kabristanicus Grossh.*, *A. corniculatus Bieb.*, *A. fragrans Willd.* (табл. 1, рис. 1, 2, 3, 4); очень редко округлые (*A. ponticus Pall.* (табл. 1, рис. 5), *A. szovitsii Fisch et Mey.* Борозды широко или узко-ланцентные, очень редко более узкие (*A. aureus Willd.*, *A. multijugus (Trautv.) Grossh.*). Борозды длинные, доходящие до центра полюсов (*A. ponticus Pall.* (рис. 5), *A. ordubadensis Grossh.*, *A. robustus Bunge*, *A. oleifolius DC.* и др.), или борозды короткие, не доходящие до центра полюсов (*A. kabristanicus Grossh.*, *A. corniculatus Bieb.* (табл. 1, рис. 2, 3, *A. schelkovnikovi Grossh.*, *A. sphaerocephalus Stev.*, *A. troitzkyi Grossh.* и др.).

Пленка пор и борозд гладкая или зернистая, зернышки расположены одним или двумя рядами по всей длине борозд (*A. microcephalus Willd.*, *A. takhtajani Grossh.*).

Экзина двухслойная. Наружная—сэкзина, сетчатая, в оптическом разрезе слабо штриховатая; внутренняя—нэкзина, гомогенная, бесструктурная.

По характеру сетчатости сэкзины, в пределах рода, различаются две группы: крупно-сложносетчатая с тонкими или толстыми перегородками ячеек; мелко-сложносетчатая с тонкими или толстыми перегородками ячеек (табл. 2).

Ячейки сеток неравномерные, они обычно уменьшаются и уплотняются к бороздам. Кроме того, при тщательном наблюдении можно видеть, что ячейки сеток не сплошные, состоят из отдельных, очень густо расположенных зернышек. Наряду с этим, в центре ячеек сет-

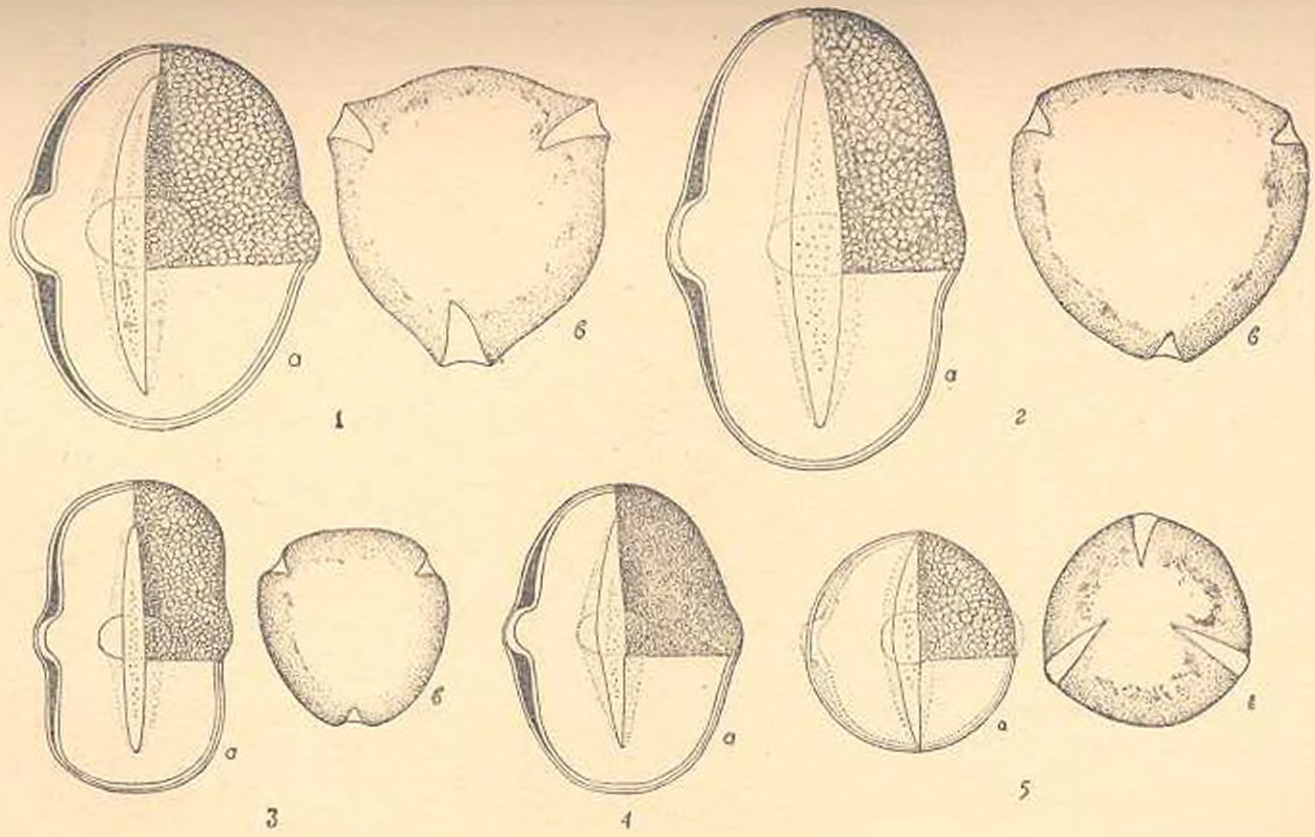

Табл. I. рис. 1. A. takhtajanii Grossh., 2. A. kabristanicus Grossh., 3. A. corniculatus Bieb. 4. A. fragrans Willd., 5. A. ponticus Pall. (при всех случаях *а* – обозначает вид сбоку; *б* – вид с полюса. < 1350).

Таблица 2

Характер сетчатости сэкзины просмотренных видов рода *Astragalus*

Виды	Крупносетчатая перегородки		Мелкосетчатая перегородки	
	толстые	тонкие	толстые	тонкие
1	2	3	4	5
Astragalus aduncus Willd.	+			
adzharicus M. Pop.	+			
agasii Manden.			+	
alexandri Charadze				+
alpinus L.				+
ammophyllys Kar. et Kir.				+
argiroides (i. Beck.			+	
argyricus Bnge			+	
arnacantholdes Boriss				+
aureus Willd			+	
austriacus L.				+
asnabjurticus Grossh.	+			
bachmarensis Grossh.				+
baenensis Bnge		+		
barnassarl Grossh.				+
beckerianus Trauto.				+
brachycarpus Biel				+
brachypetalus Trautv.			+	
brachytropis (Stev.) Bnge			+	
bungeanus Boiss.	+			
bungei C. Winkl. et Fedsch.			+	
calycinus Bieb				+
campylorrhynchus Eisch. et Mey.		+		+
candoleanus Boiss.				+
cancellatus Bnge			+	
caraganae Fisch. et Mey.				+
caucasicus Pall.				+
cicer L.			—	
circassicus Grossh.	+			
choicus Bnge				+
coelestris Boiss.			+	
conspicus Boriss.			+	
cornicalatus Bieb.			+	
cornutus Pall.				+
corrugatus Bertol.				+
cuscutea Bnge				+
danicus Retz.				+
declinatus Willd				+
demetrii Charadze			+	+
dolichophyllus Pall.				+
erinaceus Fisch. et Mey.		+		+
eunlus Trauto.		+		
falaceus Rub.				
falcatus Lam		+		
feodorovii Takht		+		
finitimus Bnge		+		
flexicaulis Sosn.	+			
fragrans Willd.				+
freynii Alb.				+
frickyll Bnge		+		
galegiformis L.		+		
gezeldarensis Grossh.		+		
gjunaicus Grossh.				
glycyphylloides DC.	+			
glycyphyllus L.				+

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5
Astragalus goktschaicus Grossh.				+
. haestiabundus Lipsky.				+
. hajastanus Grossh.			+	
. halophyllus Boriss.				
. hyalolepis Bnge		+		
. hyrcanus Pall.				+
. kabristanicus Grossh.	+			
. kaghysmani Gontsch.				+
. karabaghensis Bnge			+	
. karjaginii Boriss.			+	
. kasbeckii Charadze				+
. kemulariae Grossh.		+		
. ketzkhovelii Charadze				
. kikodzeanum Sosn.			+	
. kirpicznikovii Grossh.				+
. kodschorensis Bnge	+			
. lagurus Willd.		+		
. longiflorus Pall.		+		
. macrostachys DC.	+			
. mandenovi Akhv. et Mirz.	+			
. marschallianus Fisch.			+	
. massalskyi Grossh.	+			
. maximus Willd.				+
. microcephalus Willd.				+
. mesites Boiss. et Buhse				+
. meskheticus Manden.	+			
. mollis Bieb.				+
. multijugus (Trautv.) Grossh.	+			
. odoratus Lam.			+	
. oleifolius DC.		+		
. onobrychis L.			+	
. oreades C.A.M.				
. ordubadensis Grossh.				+
. ornithopodioides Lam.				+
. owerini Bnge	+			+
. parradoxus Bnge				+
. perraras Boriss.				
. persicus Fisch. et Mey.	+		+	
. polygala Pall.			+	
. podocarpus C.A.M.				+
. pontieus Pall.		+		
. pseudocancellatus Grossh.				+
. psiloglotis Stev.				+
. pseudoutriger Grossh.				+
. robustus Bnge				
. rostratus C.A.M.		+		
. ruprechtii Bnge		+		
. sanguinolentus Bieb.	+			+
. sevangensis Grossh.	+			
. schelkovnikovii Grossh.	+			
. shagalensis Grossh.			+	
. sosnowskyi Grossh.	+			
. sphaerocephalus Stev.	+			
. stevenianus DC.	+			
. strictifolius Boiss.				+
. szovitsii Fisch. et Mey.				+
. subulatus Bieb.				+
. takhtajanii Grossh.	+			
. talyshensis Bnge		+		
. testiculatus Pall.		+		
. torrentum Bnge	+			

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5
Astragalus tribuloides Del.				+
" *trichocalyx Trautv.*				+
" *troitzkyi Grossh.*	+			
" *uraniollmneus Boiss.*				+
" *urmiensis Bnge*	+			
" *utriger Pall.*			+	
" *vedicus Takht.*				+
" *vicifolius DC.*				+
" *vavilovii Tam. et Fed*			+	
" *virgatus Pall.*	+			
" *viridis Bnge*				+
" *xerophylus Ledeb.*				+
" *xiphidium Bnge*	+			
" *zangezuricus Boiss.*		+		

ки в большинстве случаев наблюдается 1—2 зернышка. Все это говорит о том, что, по-видимому, сетчатая скульптура сэкзины рода *Astragalus* произошла из зернистых скульптур. Тем не менее, среди родов, близко стоящих к роду *Astragalus*, встречаются микроспоры с зернистой скульптурой. Сэкзина тоньше нэкзины или равна ей, однако к краям борозд нэкзина сильно утолщается (утолщения хорошо видны при обработке упрощенным ацетолизным методом).

Нами установлена следующая закономерность: параллельно с утолщением нэкзины по всей длине борозды уменьшаются и уплотняются ячейки сеток сэкзины. Вместе с этим у ряда видов заметно утолщаются (особенно в углах) перегородки ячеек, вследствие чего ячейки более или менее теряют угловатость (табл. 1, рис. 2, 4), что, по всей вероятности, является признаком ксерофитизации.

Таким образом, род *Astragalus* по строению микроспор, несмотря на вышеупомянутые колебания, в целом оказался гомогенным.

Исследование микроспор рода по подродам показало, что по данному морфологическому признаку подроды не отличаются. Даже трудно было выявить различия между видами таких подродов, как *Tragacantha* (представленный ксерофитными кустарниками и полукустарниками) и *Phaca* (представленный многолетними мезофитами).

Нами были изучены также микроспоры некоторых близких в систематическом отношении родов (*Colutea L., Halimodendron Fisch. Robinia L., Amorpha L., Galega L., Glycyrrhiza L., Caragana Lam., Wistaria Nutt.* и др.), входящие в одно и то же колено *Galegeae*.

Выяснилось, что роды *Colutea* и *Halimodendron* по строению и форме микроспор очень сходны с родом *Astragalus*. Сравнительно отличаются микроспоры родов: *Robinia, Amorpha, Galega, Caragana, Glycyrrhiza, Wistaria* следующими признаками:

1. *Robinia*—сплющенно-сфероидальной формой и сложносетчатой скульптурой сэкзины.

2. *Amorpha*—сплющенно-сфероидальной формой и тонкостенной мелкосетчатой сеткой.

3. *Galega*—крупными неясно выраженными порами, вытянутыми по продольной оси зерна, а также сильными утолщениями нэкзины в бороздах.

4. *Glycyrrhiza*—сплющенно-сфероидальной формой и зернистой скульптурой.

5. *Caragana*—сплющенно-сфероидальной формой и очень мелкой сетчатостью.

6. *Wistaria*—сплющенно-сфероидальной формой и струйчато-сложной сетчатостью, которая к полюсам переходит в струйчатую зернистую скульптуру.

Լ. Կ. ՄԱՆՈՒԿՅԱՆ

ASTRAGALUS L. (ԳԱԶ) ՑԵՂԻ ՄԻԿՐՈՍՊՈՐՆԵՐԻ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՆ

Ամփոփում

Astragalus ցեղը Leguminosae ընտանիքի հնագույն և ամենամեծ ցեղերից մեկն է։ Կովկասում տարածված են նրա 235 տեսակները։ Գրականության մեջ այս ցեղի միկրոսպորների մորֆոլոգիական կառուցվածքի մասին համարյա չկան տվյալներ։

Աշխատության մեջ հեղինակը ուսումնասիրել է Astragalus ցեղի 130 կովկասյան տեսակների միկրոսպորները։

Պարզվել է, որ, չնայած տեսակների թվի մեծությանը, այս ցեղն աչքի է ընկնում միկրոսպորների կառուցվածքի ոչ մեծ բազմազանությամբ։ Astragalus ցեղի միկրոսպորները եռակոսաանցքային են, մեծ մասամբ ձվաձև, երբեմն երկարավուն-գլանաձև և գնդաձև, էկզինան բարդ՝ հատիկավոր ցանցով։

Ցեղի առանձին տեսակների միկրոսպորները միմյանցից տարբերվում են շատ աննշան՝ իրենց ընդհանուր ձևով, ծլման անցքերի ու ակոսների ձևով և ցանցի բնույթով։ Ըստ էկզինայի կառուցվածքի՝ ցեղի ներսում կարելի է տարբերել ցանցի երկու խմբեր՝ խոշոր բարդ-ցանց՝ բջիջների բարակ կամ հաստ միջնապատերով, մանր բարդ-ցանց՝ բջիջների բարակ կամ հաստ միջնապատերով։

Կատարված դիտողություններից պարզվել է, որ էկզինային հաստացման հետ միասին տեղի է ունենում էկզինայի ցանցի բջիջների տրամագծային փոքրացում և խտացում դեպի ծլման ակոսների եզրերը, որոշ տեսակների մոտ դրա հետ մեկտեղ նկատվում է նաև միջնապատերի խիտ հաստացում, ըստ երևույթին, դա քսերոմորֆության հատկանիշ է։

Միկրոսպորների ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ Astragalus ցեղը ըստ այս հատկանիշի հոմոգեն է։

Համեմատական ուսումնասիրություններ են կատարված նաև տվյալ ցեղի և նրան մոտ կանգնած մի քանի այլ ցեղերի միկրոսպորների կառուցվածքի վերաբերյալ։

ЛИТЕРАТУРА

1. Аветисян Е. М. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы. Бот. журн., № 1, 1, 35, 1950.
2. Борисова А. Г. К систематике копетдагских трагакантов, 1936.
3. Гончаров Н. Ф. Астрагалы СССР. (Опыт систематического анализа одной из наиболее полиморфных растительных групп). Сов. Бот., 6, 1944.
4. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, т. 5, 1952.
5. Erdtman G., Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms, Stockholm, 1952.
6. Заклинская Е. Д. Сем. Leguminosae „Пыльцевой анализ". Изд. АН СССР, 1950.
7. Нина Е. Е. К морфологии пыльцы некоторых медоносных растений из сем. бобовых. Уч. зап. Кишиневск. ун-та, т. 13, 1954.
8. Смольянинова Л. А. и Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы. Докл. АН СССР. 75, 1, 125—126, 1950.
9. Флора Армении, том IV (рукопись).
10. Флора СССР, том XI, XII, 1946.