

В. Ш. АГАБАБЯН

PALINOLOGIA CAUCASICA, МОРФОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ
МИКРОСПОР ОБОЛОЧКОСЕМЕННЫХ (CHLAMYDOSPERMINAE)

Среди голосеменных растений группа оболочкосеменных стоит особняком и вопрос о ее происхождении был и остается предметом дискуссий. Большинство авторов сходятся на том, что это наиболее подвинутая группа голосеменных. Коултер (1898) указывает на очень распространенное мнение об общности происхождения Cycadales, Gnetales и Coniferales, правда, рекомендуя относиться к этому с большой осторожностью, так как по одним признакам эти порядки могут быть сближены, но по целому ряду других чрезвычайно резко отличаются друг от друга. Более поздние исследователи делят эту группу на ряд порядков. Шафнер (1929) выделяет два порядка: Ephedrales с включением семейства Ephedraceae и Gnetales с семействами Gnetaceae и Welwitschiaceae. Такое же деление проводит Арнолд (1948). Ряд авторов проводит разделение группы оболочкосеменных с иной группировкой семейств. Пулле (1937) в порядок Gnetales включает семейства Gnetaceae и Ephedraceae, а семейство Welwitschiaceae рассматривает в качестве самостоятельного порядка.

Анализ стробиллов оболочкосеменных показывает, что предки их имели обоеполые стробилы. Известно, что лишь одна группа беннеттитовых имела обоеполые стробилы, откуда можно заключить, что оболочкосеменные произошли от беннеттитовых или имели общее с ними происхождение от какой-то более примитивной группы с обоеполыми стробилами. Сходство между семязачатками Gnetum и некоторыми беннеттитовыми простирается до деталей. На это указывают Берридж (1911), Пирсон (1929). Мужской стробиль рода Welwitschia с его центральным рудиментарным семязачатком и концом сросшихся оснований микроспорофиллов можно вывести из значительно более примитивных обоеполых стробиллов беннеттитовых. На возможность такого происхождения указывает целый ряд авторов: Пирсон (1906, 1909, 1929), Арбер и Паркин (1908), Бэрридж (1911), Уилэнд (1916), Шиммерман (1930).

До последнего времени единственным доводом в пользу предположения о единстве происхождения обоеполых стробиллов беннеттитовых и однополых оболочкосеменных являлось то обстоятельство, что в центре микростробила вельвичии имелся рудимент семязачатка. Это несомненно говорит о том, что предки вельвичии обладали обоеполым стробилом, но, по мнению ряда авторов, этот факт нельзя распространять на роды эфедра и гнетум. Значительный интерес пред-

ставляют описанные индийским ботаником Мерра [16] случаи атаксистического уродства у *E. intermedia*, где центральная часть микростробила занята семязачатком, снабженным интегументом с микростробилярной трубкой.

В последние годы метод пыльцевого анализа стал все более широко применяться для выяснения филогенетических связей. Очень интересны в этом отношении исследования А. А. Чигуряевой [10] перхнепермских и нижнетрипсовых отложений южного Приуралья, которые дали ряд пыльцевых зерен, принадлежащих, очевидно, какому-то хвойным или очень сходной с ними предковой группе.

Микроспоры, найденные А. А. Чигуряевой, характеризуются борозчатостью, причем одни из форм имеют воздушные мешки, у других они редуцированы, у третьих их совсем нет и они напоминают микроспоры современной вельвичии. Наличие переходных форм говорит о том, что "крылатые" формы были исходными для зерен, не имеющих воздушных мешков. Интересны находки микроспор типа *Ephedra* из нижнетретичных отложений Австралии (Куксон [12]). К сожалению, палеоботаника, играющая такую значительную роль в эволюционной морфологии, не дает сколько-нибудь достоверных фактов нахождения остатков этой группы. Имеющиеся данные очень бедны и относятся к поздним отложениям (например, семена *Gnetum* из плиоцена Голландии). Некоторые авторы (Чемберлен, 1941) выдвигают это обстоятельство как доказательство сравнительно недавнего происхождения оболочкосеменных. Вряд ли отсутствие палеоботанических данных в настоящее время может служить доказательством для обоснования этой точки зрения.

Несомненным является то обстоятельство, что оболочкосеменные едины по своему происхождению. Очевидно, все три рода являются потомками беннеттитовых или сходной с ними группы с обоеполыми стробилами. Об этом говорит, во-первых, наличие рудимента семязачатка в микростробиле у рода *Welwitschia*, во-вторых, находки аномальных обоеполых микростробилов у рода *Ephedra*, и, третьих, микроспоры рода *Welwitschia* можно вывести из микроспор некоторых, беннеттитовых типа *Williamsoniella papillosa* из юры Йоркшира, (Григганд [13]).

Особо следует упомянуть точку зрения, высказываемую Е. М. Козо-Полянским [5], который считает, что пыльцевой анализ дает повод в пользу гипотезы Галлира-Гейнце и в своей системе, опубликованной в 1947 г., относит *Gnetum* и *Welwitschia* к покрытосеменным растениям, близким санталовым.

Причисление рода *Gnetum* к покрытосеменным растениям не выдерживает критики с анатомической точки зрения, так как у рода *Gnetum*, как и у остальных двух родов *Ephedra* и *Welwitschia*, наблюдается одинаковый тип сосудов с характерными только для этой группы перфорациями эфедроидного типа, не имеющих аналогов среди других типов перфораций наземных растений.

Ниже излагаются результаты палинологических исследований, проведенных автором для выяснения указанных выше вопросов.

Методика. При обработке микроспор применялось три метода: упрощенный ацетолитный [Е. М. Аветисян [1]], метод окраски фуксином и метод просветления молочной кислотой. Как основной метод применялся упрощенный ацетолитный, дающий в случае микроспор с толстой экзиной особенно благоприятные результаты. Материал был получен из гербариев БИН АН СССР, БИН АН АрмССР, ЛГУ. Все описания проводились при увеличении $\times 1350$.

Ключ для определения микроспор оболочкосеменных

1. Микроспоры сфероидальные, без пор и без борозд, с более или менее хорошо выраженными шипиками, разбросанными по всей поверхности 1. *Gnetum*
— Микроспоры эллипсоидальные с большим количеством продольных гребней, экзина гладкая 2.
2. Микроспоры имеют гиалиновые линии, несущие гармогегатную функцию, борозды прорастания нет. 2. *Ephedra*
— Микроспоры не имеют гиалиновых линий, борозда прорастания есть, гребней больше 18, число их неопределенное 3. *Welwitschia*

I. РОД GNETUM L. — ГНЕТУМ

Микроспоры рода *Gnetum* резко отличаются от микроспор других оболочкосеменных как по форме, так и по строению.

Форма микроспор сфероидальная, экзина значительно тоньше, чем у родов *Ephedra* и *Welwitschia*. Микроспоры не имеют ни борозд, ни пор, а вся поверхность экзины покрыта разбросанными по поверхности шипами, различающимися у разных видов по величине.

Виды	Диаметр микроспор в м	Толщина экзины в м
1. <i>G. leptostachyum</i> Bl.	16—18	1,4
2. <i>G. neglectum</i> Bl.	16—17	1,3
3. <i>G. scandens</i> Roxb.	14,8—17,1	1,2
4. <i>G. gnemon</i> L.	16—18,2	1,4
6. <i>G. rumphianum</i> Brongn.	11,9—13,7	0,8
5. <i>G. funiculare</i>	16,8—17	1,2
7. <i>G. latifolium</i>	19,7—20,4	1,6

II. РОД EPHEDRA TOURN.—ХВОЙНИК

Микроспоры рода *Ephedra* характеризуются отсутствием борозд, пор, поверхностных выступов экзины. Микроспоры состоят из продольных гребней и ложбинок между ними. Гребни могут быть округ-

лыми или образуют ребра. Число гребней может быть от 4 до 22. На дне ложбинок проходит шов, по которому микроспора при прорастании разрывается. Шов выполнен особым веществом, гиалином, своеобразной, сильно преломляющей свет желеобразной массой, способной разбухнуть в воде и тем самым растягивать экзину, выполняя водорегулирующую функцию (гармомегата). Швы могут давать отростки на гребнях, увеличивая, таким образом, поверхность, способную растягиваться.

Волхауз [17] описывает эти линии, выполняющие функции гармомегата, под названием „гиалиновых“ линий.

Прорастание микроспоры сопровождается разрывом по шву, и в дальнейшем распадом экзины на отдельные дольки, перистые, если шов дает ответвления на гребни.

Экзина толстая, жесткая, не способная сильно растягиваться. Гребни в зависимости от влажности могут становиться то пологими, то крутыми. Этот механизм, регулирующий объем микроспоры, явился приспособлением к суровым условиям внешней среды, в которых произрастают представители этого рода.

Форма микроспор в зрелом пылинке обычно эллипсоидальная, в сухом состоянии часто сморщенная, а у некоторых видов с большим числом борозд становится почти сферической (*E. Islandica*).

Как общую закономерность следует отметить, что увеличение количества гребней ведет к утоньшению гиалиновых линий, которые у микроспор с числом гребней больше 10 приобретают вид тонкой полоски, не дающей отростков на гребни или дающей очень короткие ответвления. Из приводимой ниже таблицы видно, что палинологические данные довольно хорошо согласуются с систематическим делением, проводимым Штапфом [19], за исключением нескольких видов из секции *Pseudobaccatae*. В таблице приводятся средние размеры микроспор, обработанных упрощенным ацетоллизным методом. Измерялось 10—15 микроспор. Нам кажется, что размеры микроспор рода *Ephedra* не могут служить надежным морфологическим признаком, так как они меняются в зависимости от методов обработки и длительности пребывания в желатин-глицерине^{*}.

Секция 1 *MATAE* Stapf

1. *E. strobilacea* Bunge

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 15, гребни с хорошо выраженными ребрышками, гиалиновые линии ясно видимые, но не дающие ответвлений. Длина 29,4μ, ширина 23,1μ, толщина экзины 0,7μ, высота гребня во влажном состоянии 1,4μ. Произрастает в Средней Азии.

^{*} Это специфично для данного рода, что связано с разбуханием гиалина в подобных видах, содержащейся в глицерин-желатине.

2. *E. przewalskii* Stapf

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 20, гребни округлые, без ребра, гиалиновые линии неразветвленные, доходят до полюса, чередуясь через один гребень. Длина 35,1 μ , ширина 24,3 μ , толщина экзины 1,4 μ .

Произрастает в Средней и Центральной Азии.

3. *E. torreyana* Wats.

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 14, гребни все доходят до полюсов, ребра их выражены хорошо, гиалиновые линии ясно видимые, не дают ответвлений. Размеры 32,2 μ —43,4 μ в длину, 21 μ —21,8 μ в ширину, экзина 2,1 μ толщиной.

Произрастает в Северной Америке.

4. *E. kaschgarica* Fedt. et Bobr.

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 10, гребни с хорошо выраженными ребрышками, гиалиновые линии не разветвлены и все доходят до полюса. Длина 33,5 μ , ширина 24,1 μ , толщина экзины 1,4 μ .

Произрастает в Средней Азии.

5. *E. tomatolepis* Schrenk

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 11—12, ребрышки невысокие до 1,4 μ в высоту, гиалиновые линии ясно видимые, но не разветвленные, а лишь слегка волнистые. Длина микроспоры 32,2 μ , ширина 22,2 μ , толщина экзины 2,8 μ .

Произрастает в Средней Азии.

Секция II. ASARCA Stapf

6. *E. californica* Wats.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 11, гиалиновые линии развиты хорошо, слегка волнистые, гребни гладкие, довольно высокие, до 4 μ в высоту. Длина 42 μ , ширина 22,4 μ , толщина экзины 1,7 μ .

Произрастает в Северной Америке, в Калифорнии.

7. *E. aspera* Engelm.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 10, гиалиновые линии ясно видимые, экзина очень толстая, жесткая, достигающая 3,1 μ в толщину, гребни не имеют ребрышек. Длина микроспоры 4 μ ширина 29,5 μ , толщина экзины 3,1 μ .

Произрастает в Мексике и Северной Калифорнии.

Секция III. *PSEUDOBACCATAE* Stapf

8. *E. glauca* Regl.

Микроспоры однообразные в типе, эллипсоидальные во влажном состоянии, имеют 49 μ в длину и 25,1 μ в ширину, ложбинок 7—8, гиалиновые линии хорошо заметны, дают ответвления второго порядка, ребрышки на гребнях выражены очень хорошо. Толщина экзины 1,8 μ .

Произрастает в Средней и Центральной Азии.

9. *E. alte* C. A. M.

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 13—15, гиалиновые линии выражены слабо, гребни с заметными ребрышками. Длина 21,3 μ , ширина 16,8 μ , толщина экзины 1,4 μ .

Произрастает в Средней Азии.

10. *E. fragilis* Desf.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 14, высота гребней 1,6 μ , ребрышки выражены слабо, гиалиновые линии тонкие, почти незаметные. Интересно отметить расположение гребней: 7 из них доходят до полюсов, а 7 не доходят. Длина 36,4 μ , ширина 25,2 μ , толщина экзины 0,6 μ .

Произрастает в Ю-В Европе, Африке.

11. *E. altissima* Desf.

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 8, гребень образует волнистое ребро, выраженное слабо, гиалиновые линии хорошо заметны, но не доходят до полюса, разветвлены слабо. Длина 35 μ , ширина 25,2 μ , толщина экзины 1,2 μ .

11a. *E. altissima* Desf. v. *algirica* Stapf

В типе очень сходна с *E. altissima*, очевидно, морфологические отличия не отражаются на микроспорах.

Произрастает в Северной Африке (Алжир, Тунис, Марокко и по обеим сторонам Атласских гор).

12. *E. sarcocarpa* Aitch. et Hemsl.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 6, гребни высокие, крутые, до 1,9 μ в высоту, ребрышек не образуют, гиалиновые линии ясно видимые, но совершенно не дают ответвлений. Длина 38,5 μ , ширина 24,3 μ , толщина экзины 1,2 μ .

Произрастает в Центральной Азии, в Афганистане.

13. E. intermedia Schrenk

Микроспоры продолговато-эллипсоидальные, ложбинок 4—6, которые чередуются с хорошо выраженными ребрышками, гиалиновые линии дважды ветвистые, веточки почти достигают ребер, которые слегка волнисты. Длина 32,5μ, ширина 18,2μ, толщина экзины 2,1μ.

Произрастает в Средней и Центральной Азии.

14. E. helvetica C. A. M.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 6, высота гребня 1,7μ, гиалиновые линии почти незаметные с брюшной стороны но разноточные с полюса, гребни образуют ребрышки. Длина 40,6μ, ширина 23,2μ, толщина экзины 1,1μ.

Произрастает в Европе.

15. E. distachya L.

Микроспоры овально-эллипсоидальные, ложбинок 6—7, ребрышки не выражены, гиалиновые линии тонкие, слабо заметные, но разветвленные и не доходят до полюса. Длина 35μ, ширина 26,6μ, толщина экзины 1,4μ.

Произрастает в Европе.

16. E. monosperma Gmel. et Willd.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 6—7, ребрышки на гребнях хорошо развиты, гиалиновые линии хорошо заметные, дважды ветвистые. Длина 32,8μ, ширина 24,7μ, толщина экзины 1,3μ.

Произрастает в Средней Азии.

17. E. nebrodensis Tin

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 6, гребни волнистые, гиалиновые линии выражены очень хорошо, разветвлены и дают ответвления второго порядка, идущие до 3/4 гребня. Длина 49,6μ, ширина 36,7 μ.

Произрастает в полупустынях Ближнего Востока и Малой Азии.

18. E. equisetina Bunge.

Микроспоры эллипсоидальные, однообразные в типе. Длина 30,8μ, ширина 24,2μ, толщина экзины 1,2μ. Ложбинок 4—7, край гребней образует волнистое ребро, гиалиновые линии тонкие, но далеко идущие на гребень, ветвящиеся слабо, вдавлены в экзину на глубину 0,9μ.

Произрастает в Средней Азии, на Алтае.

19. *E. nevadensis* Wats.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 6, гребни имеют ребрышки, гиалиновые линии разветвлены чрезвычайно слабо, очень тонкие и на гребень идут не далее 0,8 μ . Длина 39,2 μ , ширина 25,2 μ , толщина экзины 1—2 μ .

Произрастает в Северной Америке (в Калифорнии).

20. *E. antisiphilitica* C. A. M.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 12, гиалиновые линии не все доходят до полюса, и чередуются через один гребень, гребни гладкие. Длина 27,3 μ , ширина 21 μ , толщина экзины 1,4 μ .

Произрастает в Северной Америке.

21. *E. americana* Humb. et Bonpl.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 7, гиалиновые линии тонкие, но хорошо видимые, гребни имеют ребрышки, в отличие от других видов очень высокие, 6,5 μ , при рассматривании с полюса создается впечатление, что стоит пирамида, с исключительно хорошо развитыми гребнями, гиалиновые линии тонкие, волнистые, изредка дают очень маленькие, до 1—1,5 μ , ответвления на гребни. Длина 35 μ , ширина 21,7 μ , толщина экзины 1,7 μ .

Произрастает в Южной Америке, в Боливии.

22. *E. tweediana* C. A. M.

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 12, гребни невысокие, с слегка выраженными ребрышками, гиалиновые линии волнистые, но не разветвленные. Длина 34,7 μ , ширина 23,9 μ , толщина экзины 1,2 μ .

Произрастает в Южной Америке.

23. *E. triandra* Tul.

Микроспоры почти сфероидальные, лишь слегка вытянутые с полюсов, ложбинок от 17—22, со всеми переходами между ними, гиалиновые линии видны, но не все доходят до полюса и не дают ответвлений, а лишь слегка волнистые. Длина 25,2 μ , ширина 22,3 μ , толщина экзины 0,8 μ .

Произрастает в Южной Америке, в Боливии.

24. *E. orchcata* Miers.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 10, гребни имеют ребрышки, гиалиновые линии не дают ответвлений, а лишь слегка волнистые. Длина 31,4 μ , ширина 24,2 μ , толщина экзины 1,4 μ .

Произрастает в Южной Америке (в Патагонии).

25. *E. fedtschenkoi* Paulsen

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 8—9, ребрышки на гребнях хорошо выражены, гиалиновые линии хорошо видимые, но с очень короткими петочками 0,7—0,9 μ . Длина 35,5 μ , ширина 28,6 μ , толщина экзины 1,3 μ .

Произрастает в Средней Азии.

26. *E. procera* Fusch. et. Mey.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 5—7, ребрышки хорошо видны, гиалиновые линии петвистые, часто наблюдаются петочки второго порядка. Длина 37,2 μ , ширина 24,5 μ , толщина экзины 1,3 μ , высота гребня 2,5 μ .

Произрастает в Европе, Малой Азии.

27. *E. libetica* (Stapf) V. Nik.

Микроспоры эллипсоидальной формы, ложбинок 6, ребра хорошо выражены, гиалиновые линии разветвлены, но никогда не дают петочек второго порядка. Длина 32,1 μ , ширина 18,6 μ , толщина экзины 2,0 μ .

Произрастает в Центральной Азии.

28. *E. persica* (Stapf) V. Nik.

Вид, как и предыдущий, чрезвычайно близкий к *E. intermedia*, легко различается размерами и географическим распространением. Микроспороиды выделены из разновидностей *E. intermedia*.

Произрастает в Малой Азии.

29. *E. campilopoda* C. A. M.

Микроспоры эллипсоидальные, ложбинок 11, гиалиновые линии широкие, с очень небольшим количеством ответвлений, идущих на гребень, имеющий слегка волнистые ребрышки. Высота гребня 2,5 μ , длина 32,2 μ , ширина 22,4 μ , толщина экзины 1,4 μ .

Произрастает в Европе (на Балканах).

Сравнимые величины вышеприведенных описаний приведены в табл. 3.

III РОД WELWITSCHIA HOOK. ВЕЛВИЧНИЯ

1. *W. mirabilis* Hook.

Микроспоры по форме эллипсоидальные, ложбинки между гребнями выставлены жесткой, очень толстой, неэластичкой экзиной, ги-

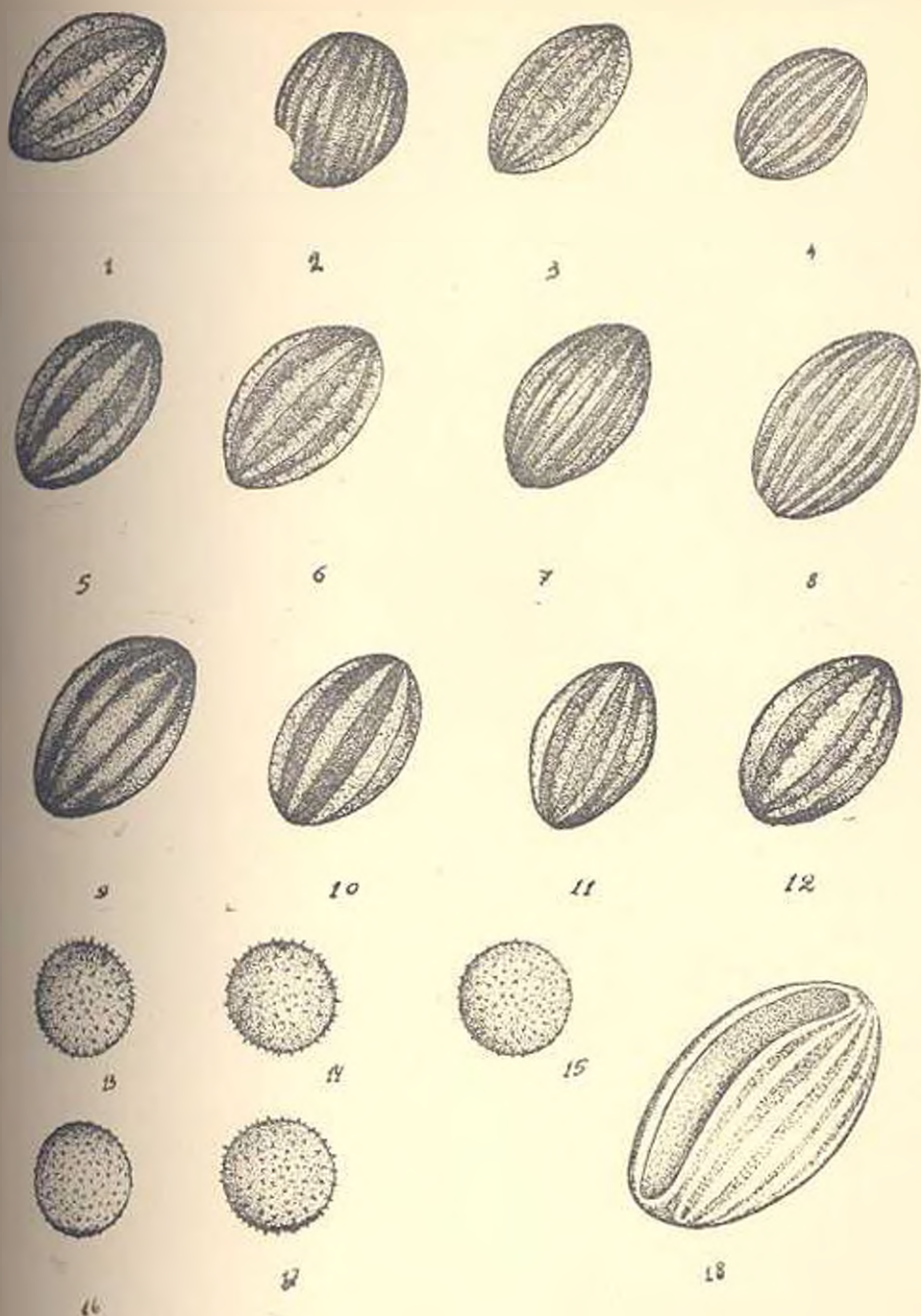
Таблица 3

Виды	Число гребней	Гребень с ребром	Гребень без ребра	Глизиновые линии разветвленные	Глизиновые линии не разветвленные	Все глизиновые линии доходят до полюса	Глизиновые линии не разветвленные	Глизиновые линии с разветвлениями и поперечными	Длина и	Ширина и	Толщина чешуи и
1. <i>E. strabilacea</i> Bunge	15	+	—	—	+	+	—	—	29,4	23,1	0,7
2. <i>E. przewalskii</i> Stapf.	20	—	—	—	+	+	+	—	35,1	24,3	1,4
3. <i>E. torreyana</i> Wats.	14	+	—	—	+	+	—	—	32,2—43,1	21—23,8	2,1
4. <i>E. kaschgarica</i> Fedt. et. Bobr.	10	+	—	—	+	+	—	—	33,5	24,1	1,4
5. <i>E. tomatolepis</i> Schrenk	11—12	—	—	—	+	+	—	—	32,2	22,2	2,8
6. <i>E. californica</i> Wats.	11	—	+	—	+	+	—	—	42	22,4	1,7
7. <i>E. aspera</i> Engelm.	10	—	—	—	+	+	—	—	44	28,6	3,1
8. <i>E. glauca</i> Rostk	7—8	+	—	+	—	+	—	—	49	25,1	1,8
9. <i>E. alta</i> C. A. M.	13—15	+	—	—	+	—	—	—	21,3	16,8	1,4
10. <i>E. fragilis</i> Desf.	14	—	—	—	+	—	+	—	36,4	25,2	0,6
11. <i>E. altissima</i> Desf.	8	—	—	—	—	—	+	—	35	25,2	1,2
12. <i>E. sarcocarpa</i> Alth. et Hemsl.	6	—	+	—	+	—	—	—	38,5	24,3	1,2
13. <i>E. intermedia</i> Schrenk	8	—	—	+	—	—	—	+	31,5	18,2	2,1
14. <i>E. helvetica</i> C. A. M.	6	+	—	—	+	+	—	—	40,6	23,2	1,1
15. <i>E. distachya</i> L.	6—7	—	+	—	—	+	—	—	35	26,6	1,4
16. <i>E. monosperma</i> Gmel. et Willd.	6—7	+	—	+	—	+	—	+	32,8	24,7	1,3
17. <i>E. nebrodensis</i> Tin.	6	+	—	+	—	+	—	+	49,6	35,8	1,3
18. <i>E. equisetina</i> Bunge	4—7	+	—	+	—	+	—	—	30,8	24,2	1,3
19. <i>E. nevadensis</i> Wats.	6	+	—	+	—	+	—	—	39,2	25,2	1,3
20. <i>E. antisiphilitica</i> C. A. M.	12	—	—	—	+	—	+	—	27,3	21	1,4
21. <i>E. americana</i> Humb. et Bonpl.	7	—	—	+	—	—	—	—	35	21,7	1,7
22. <i>E. tuerckiana</i> C. A. M.	12	—	—	—	+	+	—	—	34,7	23,9	1,2
23. <i>E. triandra</i> Tul.	17—22	—	+	—	+	—	+	—	25,2	22,3	0,8
24. <i>E. orcheata</i> Miers.	10	+	—	—	+	+	—	—	31,4	24,2	1,4
25. <i>E. fedtschenkoi</i> Paulsen	8—9	—	—	+	—	+	—	—	35,5	28,8	1,3
26. <i>E. procera</i> Fisch et Mey.	5—7	+	—	—	—	+	—	+	37,2	24,5	1,3
27. <i>E. tibetica</i> (Stapf) V. Nik.	6	+	—	+	—	—	—	—	32,1	18,6	2,0
28. <i>E. persica</i> (Stapf) V. Nik.	6	+	—	+	—	—	—	—	30,9	17,8	1,8
29. <i>E. campitopoda</i> C.A.M.	11	—	—	—	—	—	—	—	32,2	22,4	1,4

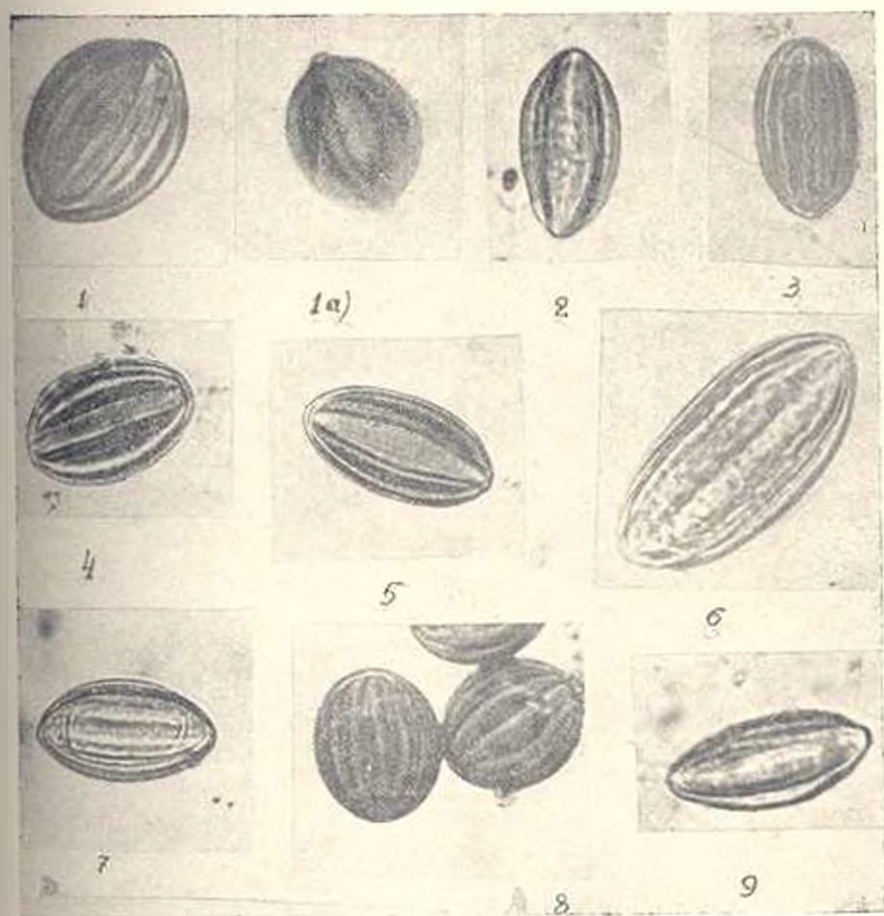
линовые линии выражены чрезвычайно слабо, функция ложбинки, как гармогемата, из-за этого значительно снижается и переходит к проростковой борозде [Водхауз [18]] и большому числу гребней.

Благодаря им микроспора может менять свою форму и размеры в зависимости от влажности, не повреждая оболочки. В сухом пиде микроспора сморщенная. Размеры 57 μ в длину, 32 μ в ширину.

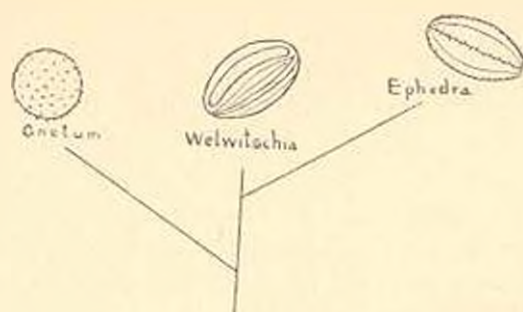
Произрастает в Южной Африке.



1. *E. procera* Fisch. et Mey. 2. *E. triandria* Tul. 3. *E. intermedia* Schrenk. 4. *E. antisiphilitica* C. A. M. 5. *E. ledtschenkoi* Paulsen. 6. *E. distachya* L. 7. *E. lomatolepis* Schrenk. 8. *E. torreyana* Wats. 9. *E. californica* Wats. 10. *E. helvetica* C. A. M. 11. *E. altissima* Dulac. 12. *E. americana* Humb. et Bonpl. 13. *G. leptostachyum* Bl. 14. *G. neglectum* Bl. 15. *G. gnenion* L. 16. *G. rimpianum* Becc. 17. *G. latifolium*. 18. *W. mirabilis* Hook.



1a. *E. triandra* Tul. b. *E. triandra* Tul. 2. *E. distachya* L. 3. *E. lomatolepia* Schrenk.
 4. *E. strobilacea* Bunge. 5. *E. californica* Wats. 6. *E. nebrodensis* Tin. 7. *E. helvetica*
 C. A. M. 8. *E. alba* C. A. M. 9. *E. intermedia* Schrenk.



Эволюция микроспор Chlamydosperminae.

В ы в о д ы

Всего было изучено 7 видов рода *Gnetum*, 28 видов рода *Ephedra* и один монотипный рода *Welwitschia*.

При изучении микроспор оболочкосеменных мы сталкиваемся с фактом резкого отличия микроспор *Welwitschia* и *Ephedra* от микроспор *Gnetum*. Микроспоры первых двух родов служат наглядным примером приспособления к крайне суровым условиям внешней среды с замечательным водорегулирующим аппаратом и поэтому считать размеры микроспор константным признаком можно с большой натяжкой. У рода *Gnetum* этого нет, так как они обитатели влажных тропических лесов, и поэтому у них можно предположить полную редукцию водорегулирующего аппарата.

С другой стороны, у микроспор *Ephedra* и *Welwitschia* эволюция не имеет никаких скульптурных образований, что можно связать с ветроопылением, *Gnetum* же, как энтомофил, имеет шишковатые микроспоры.

Сравнение описаний микроспор *Williamsoniella papillosa* с микроспорами *Welwitschia* указывает на огромное сходство между ними, простирающееся до деталей.

Выводя оболочкосеменные из беннеттитовых или какой-то общей с ними предковой группы, вполне можно предположить, что микроспоры оболочкосеменных эволюционировали двумя различными путями, в результате чего предковая группа распалась на две слепые специализированные группы.

Работа выполнена под руководством проф. А. Л. Тахтаджяна и Е. М. Аветисян.

Վ. Ե. ԱՂԱՐԱՅԱՆ

ԹՎԱՆԻՔԱՅԻՆ ՄԱՎՈՐՆԵՐԻ (CHLAMYDOSPERMINAE)
ԼԵԿՈՍՊԵՐՆԵՐԻ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՆ ԵՎ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻՈՆ

II. մ փ ո փ ո ւ մ

Կատարված է *Gnetum*, *Welwitschia* և *Ephedra* ցեղերին պատկանող 36 տեսակների միկրոսպորների ուսումնասիրությունը, որի հիման վրա արվում են հետախոյաններ նրանց ընդհանուր ծագման մասին: Մազերով բևեռափայլներից կամ նրանց հետ ընդհանուր ինչ-որ խմբից, թաղանթափայլափայլների միկրոսպորների էվոլյուցիան ըստ հրեուլիին ընթացել է երկու տարրեր ուղղություններով: Մի կողմից՝ առաջացել են *Gnetum*-ի տիպի միկրոսպորներ, մյուս կողմից՝ *Ephedra*-ի և *Welwitschia*-ի տիպի միկրոսպորները: *Ephedra* և *Welwitschia* ցեղերի միկրոսպորների մորֆոլոգիական տարբերությունները *Gnetum*-ի միկրոսպորներից՝ բացատրվում են նրանց արևախոյան տարրեր էկոլոգիական պայմաններով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анегнсия Е. М. Упрощенный ацетолитный метод обработки пыльников. Бот. журн., 4, 1950.
2. Бобров Е. Г. Семейство Ephedraceae. Флора СССР, т. 1, 1934.
3. Гричук М. П. Распространение р. *Ephedra* в четвертичном периоде на территории СССР в связи с историей ландшафтов. Мат. по палеогеологии, выпуск 1, 1954.
4. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, т. 1, 1935.
5. Козо-Поланский Б. М. Новые успехи познания. Успехи совр. биологии 1945.
6. Никитин В. Флора Таджикистана, т. 1, 1957.
7. Покровская И. М., Гричук В. П. и др. Пыльцевой анализ. М., 1950.
8. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948.
9. Тахтаджян А. Л. Филогенетические основы системы высших растений. Бот. журн., 2, 1950.
10. Чигуряева А. А. Строение пыльников у Gnetales. ДАН СССР, т. 1, 1949.
11. Янин-Хмельницкий А. А. Основы и методы анатомического исследования древесных. М., Л., 1954.
12. Cookson I. C. Pollen grains of the *Ephedra* type in Australian tertiary deposits. Nat. Lond., Vol. 177, 4497.
13. Cridland A. A. A new species of Bennettitacean flower. The Ann. & Mag. of Nat. Hist., Vol. 10, 12th series, 113, 1957.
14. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Stockholm, 1953.
15. Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Stockholm, 1954.
16. Mehra P. N. Occurrence of hermaphrodite flowers and the development of female gametophyte in *Ephedra intermedia*. Ann. Bot. 11 [50], 1950.
17. Pearson H. W. Gnetales. 1929.
18. Wodenhouse R. P. Pollen grains. N.—L.—L. 1935.
19. Stapf O. Die Arten der Gattung *Ephedra*. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, 56 1889.