

В. Ш. АГАБАБЯН

К ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ РОДА RIBES L.

Вопрос о месте рода *Ribes* L. в системе с давних пор является предметом разногласий между систематиками. Часть из них: Бентам и Гукер (1867), Байон (1872), Эйхлер (1878), Энглер (1891, 1930) и др. род *Ribes* включают в семейство *Saxifragaceae*. Однако, уже Декан-долль (1805), даже при своем очень широком понимании семейства *Saxifragaceae*, счел возможным выделить этот род в отдельное семейство *Grossulariaceae*. В дальнейшем эта точка зрения была поддержа-на Эндлихером (1839), Линдли (1847), Смоллом (1905), Хатчинсоном (1924, 1959), Дэнди (1958), Тахтаджяном (1959), а также рядом дру-гих авторов. В большинстве, из вновь выходящих, систематических работ намечается вполне определенная тенденция к выделению рода *Ribes* в самостоятельное семейство.

По строению пыльцевых зерен род *Ribes* не имеет себе подоб-ных среди всех представителей энглеровского семейства *Saxifragaceae* s. l. Пыльцевые зерна, несколько похожие на те, которые мы нахо-дим у рода *Ribes* встречаются у отдельных представителей семейства *Droseraceae* (род *Drosophyllum*), однако, как справедливо отмечает Эрдтман (1952), сходство это поверхностное и не может служить до-статочным основанием для их сближения. Многопоровый тип пыльце-вых зерен рода *Ribes* невозможно вывести непосредственно ни от од-ной группы семейства *Saxifragaceae*. Высокую специализацию пыльце-вых зерен рода *Ribes* подчеркивают Фегри и Иверсен (1950), Эрдтман (1952).

Семейство *Grossulariaceae* D. C. (1805)

Род *Ribes* L.

Пыльцевые зерна рода *Ribes* принадлежат к рассеянно-многопо-ровому (панпоратному, по Эрдтману и Вишну-Миттре, 1958) типу. Поры расположены в бороздовидных, слабо зернистых, скульптиро-ванных зонах. У представителей более примитивных секций рода *Ri-ibes* число пор в этих зонах достигает двух, а в отдельных случаях трех. С дальнейшей специализацией пыльцевых зерен бороздовидные зоны распадаются на отдельные островки гранулированной сэкзины, окружающие пору и, наконец, превращаются в окаймляющий пору ва-лик. Число пор при этом сокращается до 4—5 на каждое пыльцевое зерно. Поры имеют аперкулоидное покрытие, одинаковое по скульп-

турной орнаментации с бороздовидными зонами. Строеие сэкзины отличается довольно большим разнообразием: гладкое, гранулированное, сетчатое, шиповатое.

Фегри и Иверсен (1950), анализируя вопрос о происхождении пор пыльцы *Ribes grossularia* считают, что появление в одной бороздовидной зоне двух пор произошло в результате слияния борозд, содержащих по одной поре. Однако, это мало вероятно, так как встречаются пыльцевые зерна (напр. у *Ribes amictum*), у которых в одной бороздовидной зоне содержится по три поры и бороздовидные зоны не носят характера слившихся. Более вероятно допустить, что специализация пыльцевых зерен идет по пути распада и редукции опоясывающей борозды. Это приводит к образованию бороздовидных зон содержащих по несколько пор. В дальнейшем эти зоны редуцируются до окаймляющего пору валика, а число пор при этом сокращается (таблица 1).

1. Подрод *Ribesia* Berland. (Европа, Вост. Азия).

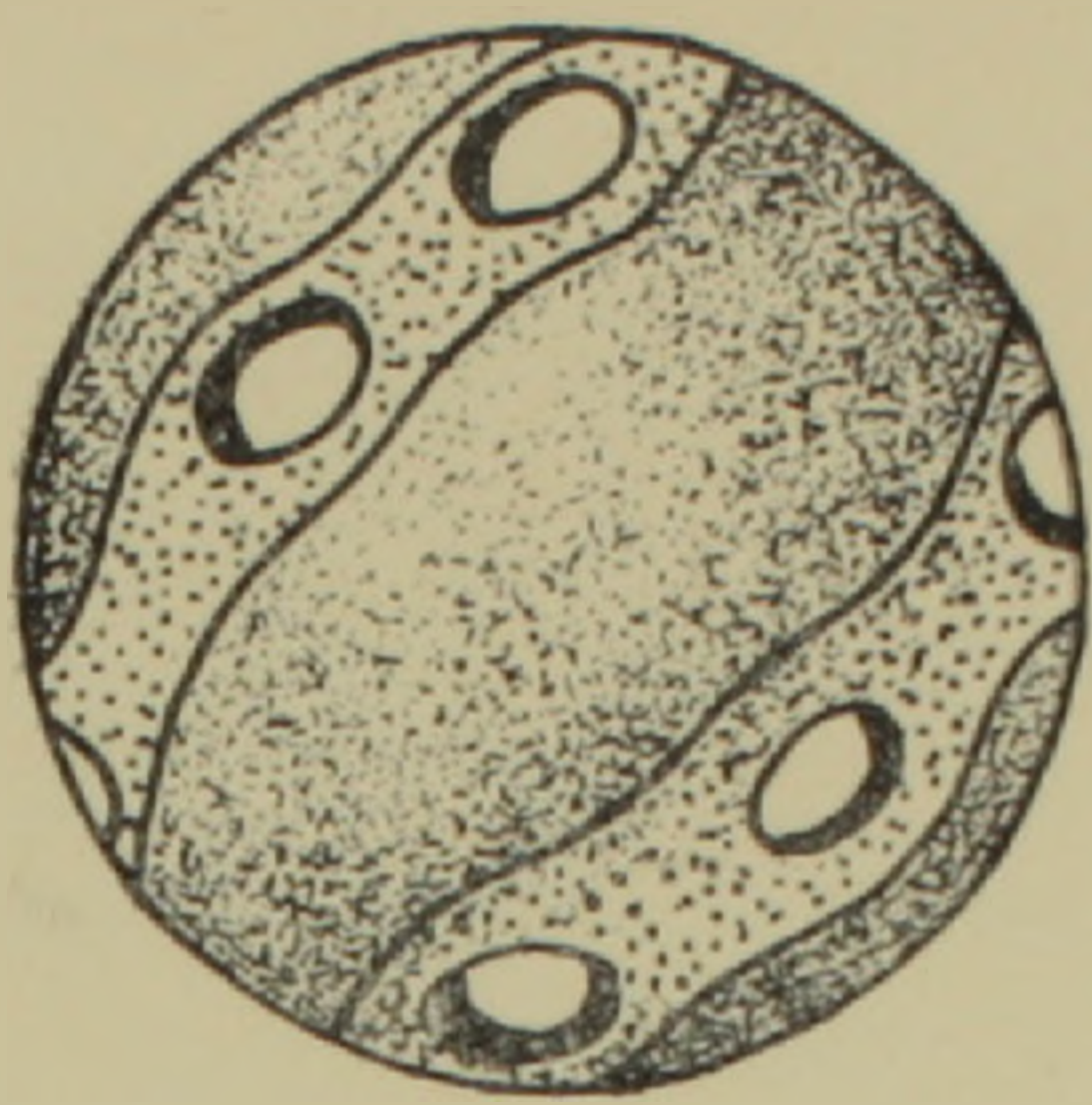
Пыльцевые зерна 5—6-рассеянно-поровые, сфероидальные, с округлыми порами, несколько приподнятыми над общей поверхностью пыльцевого зерна. Поры располагаются в гранулированных бороздовидных зонах по одной в каждой, несколько смещены к одному из ее концов и имеют аперкулоидное покрытие, легко распадающееся при обработке ацетолизным методом. Крышечка поры обычно несколько меньших размеров, чем сама пора, окружена очень утонченным кольцом сэкзины. Скульптурный рисунок сэкзины одинаков с бороздовидной зоной, обычно мелкозернистый. Сэкзина несколько толще нэкзины, край поры утолщен за счет образования нэкзиной выступа направленного внутрь пыльцевого зерна. Изученные виды: *R. pubescens* Sw., *R. rubrum* L., *R. vulgare* Lam.

(в μ)

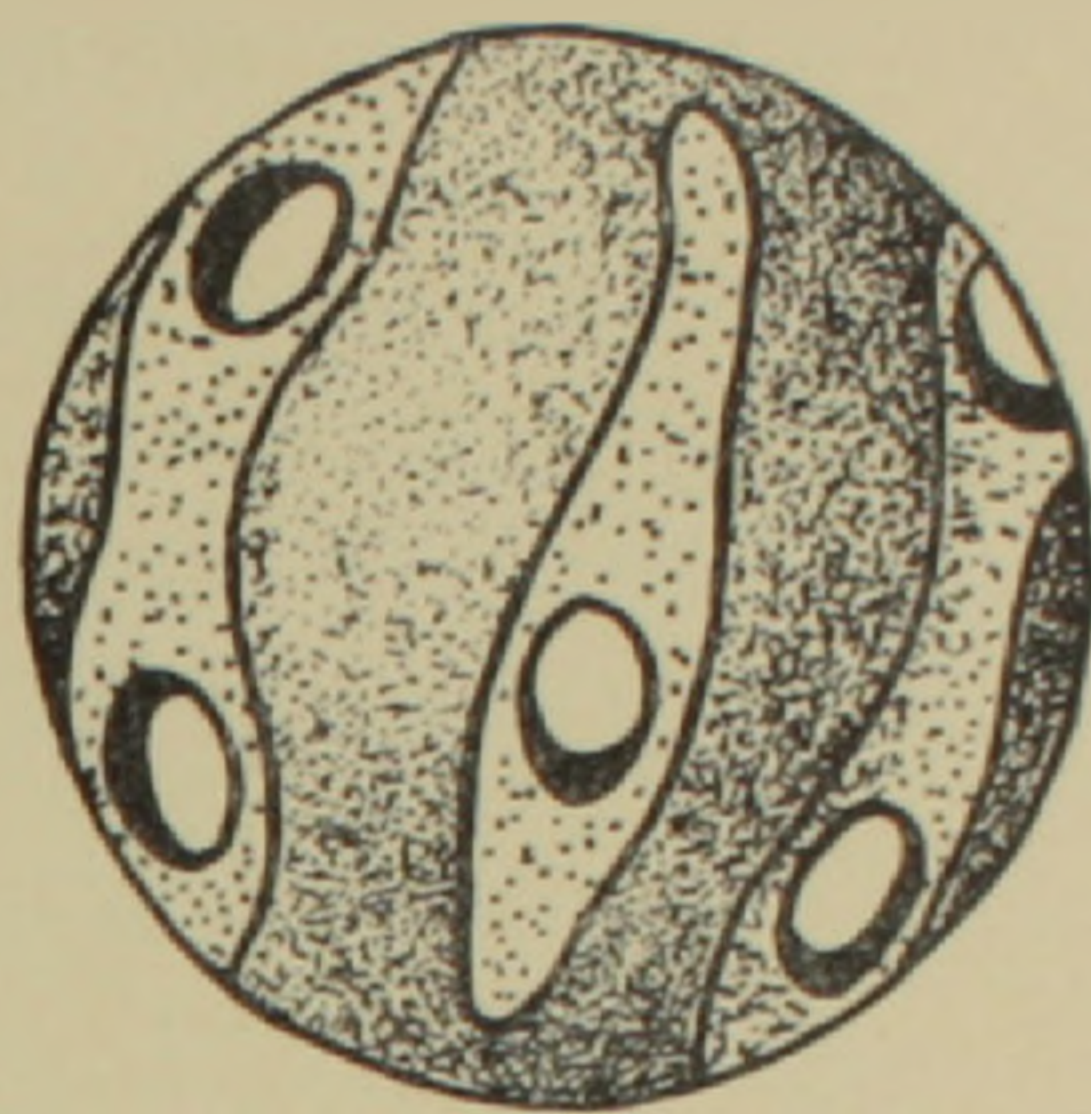
Вид	Диаметр пыльце- вого зерна	Число пор	Диаметр пор	Сэкзина	Нэкзина	Интина
<i>R. pubescens</i> Sw.	32,4	5—6	4,1	0,6	0,4	0,3
<i>R. rubrum</i> L.	31,4	5—6	3,9	0,5	0,4	0,2
<i>R. vulgare</i> Lam.	32,7	5—6	3,4	0,4	0,3	0,2

II. Подрод *Coreosma* Spach. (Ср. и Центр. Азия, Сев. Америка).

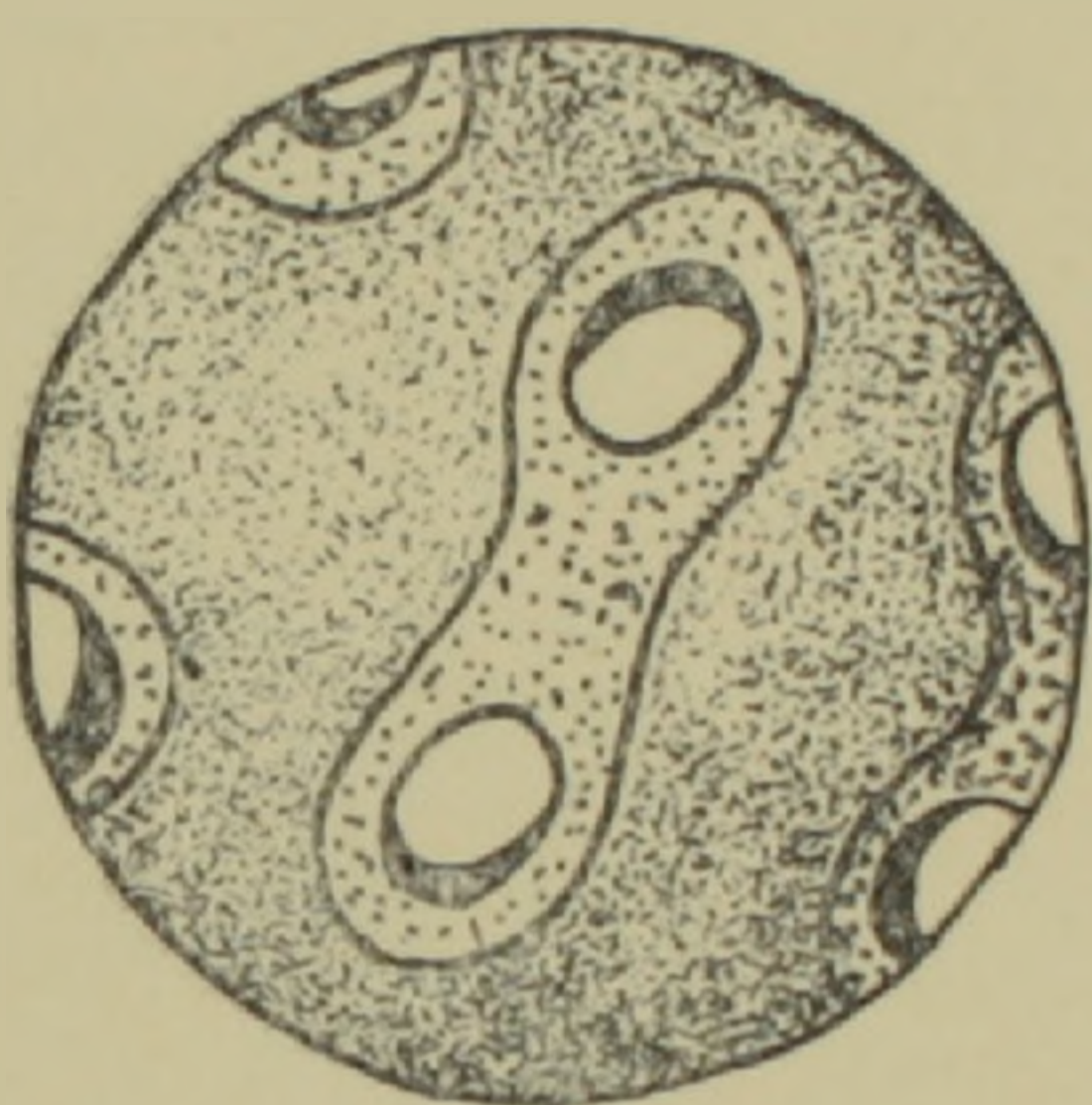
Пыльцевые зерна 7—8-рассеянно-поровые, сфероидальные (у *R. ambiguum* 10—12 поровые). Строеие пор сходно с подродом *Ribesia*. Здесь хорошо прослеживаются отдельные этапы эволюции пор от большого числа пор, расположенных в бороздовидных зонах по две—три (*R. ambiguum*) к постепенной редукции этих зон до дисковидного обрамления пор, с одновременным сокращением их



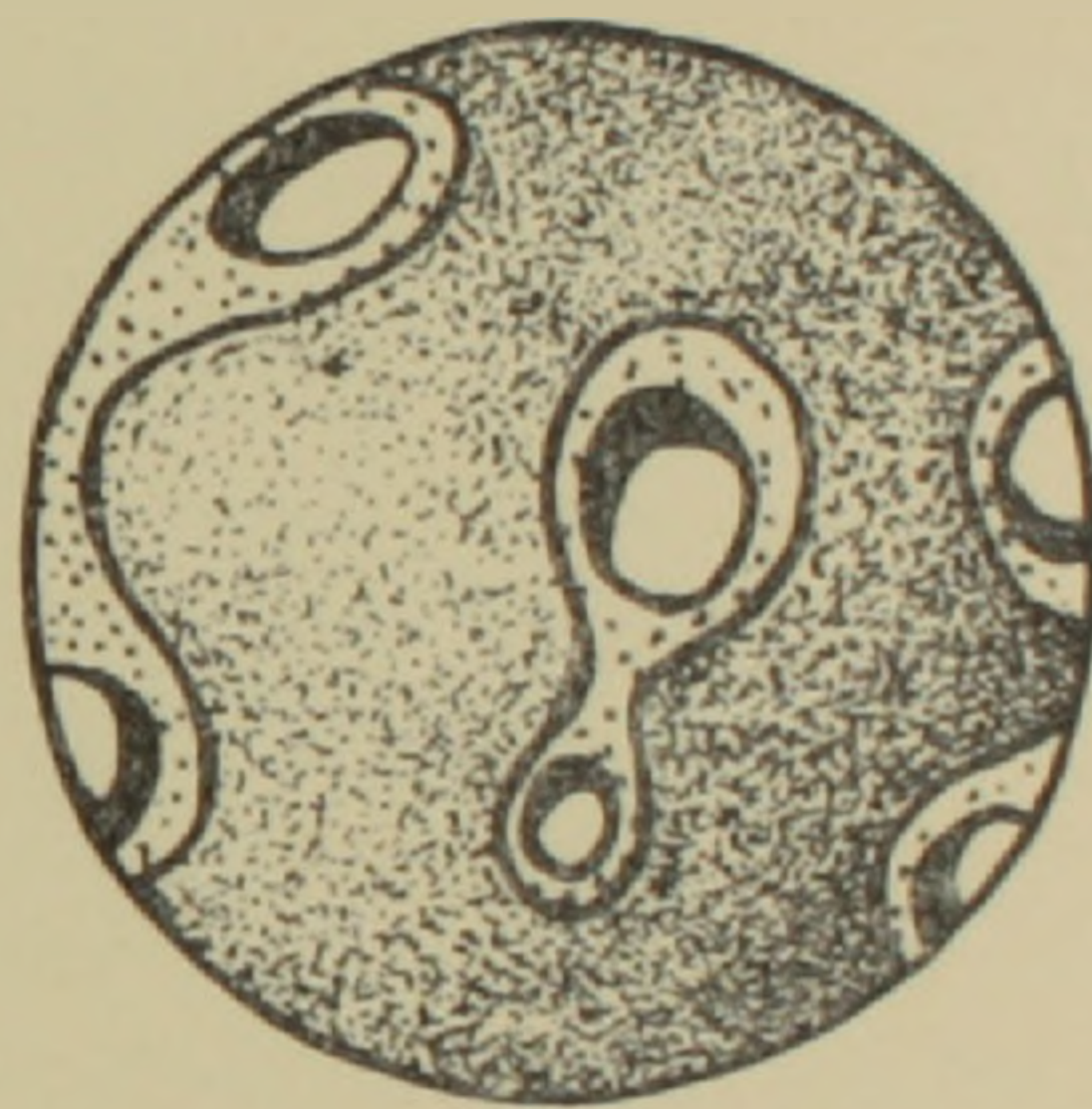
1



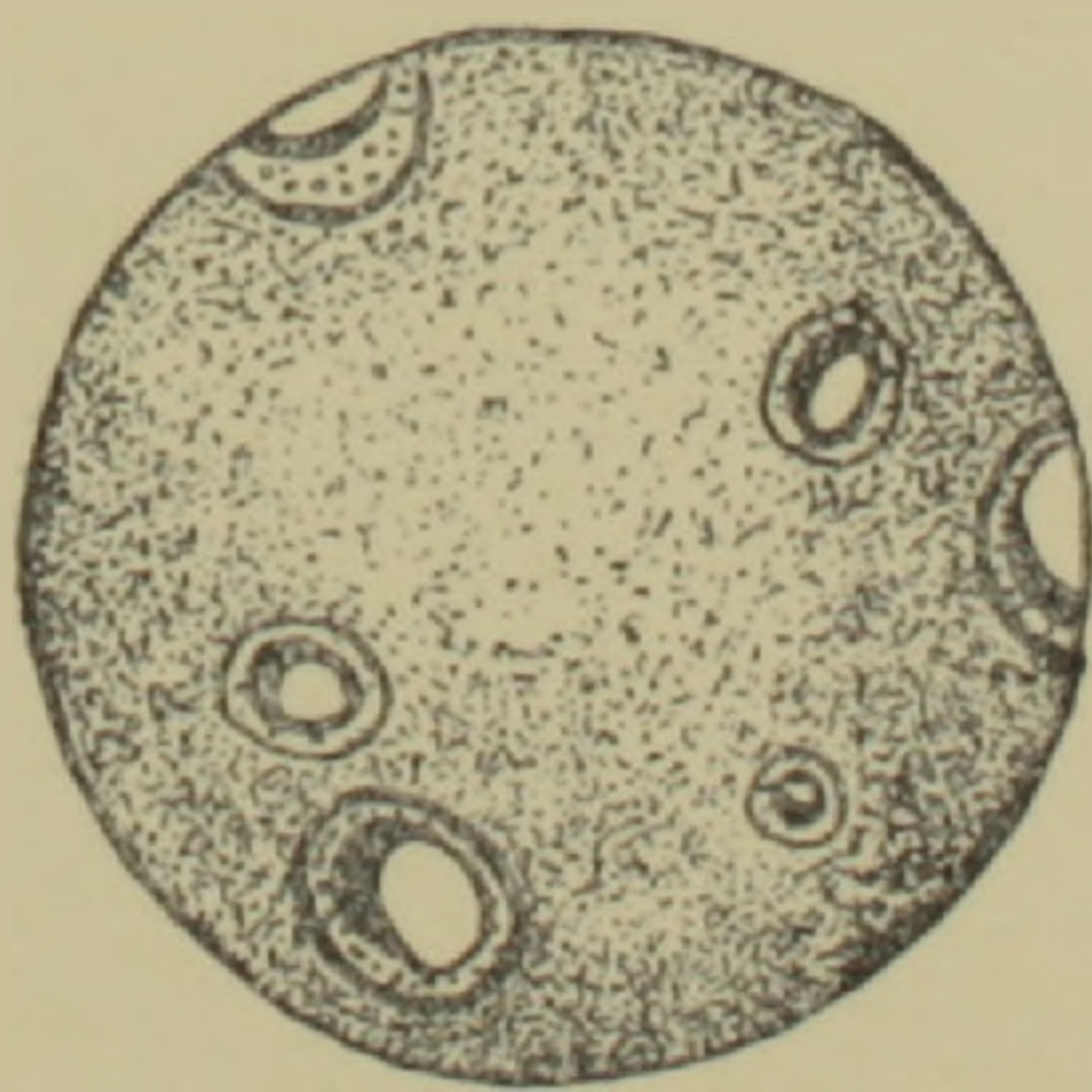
2



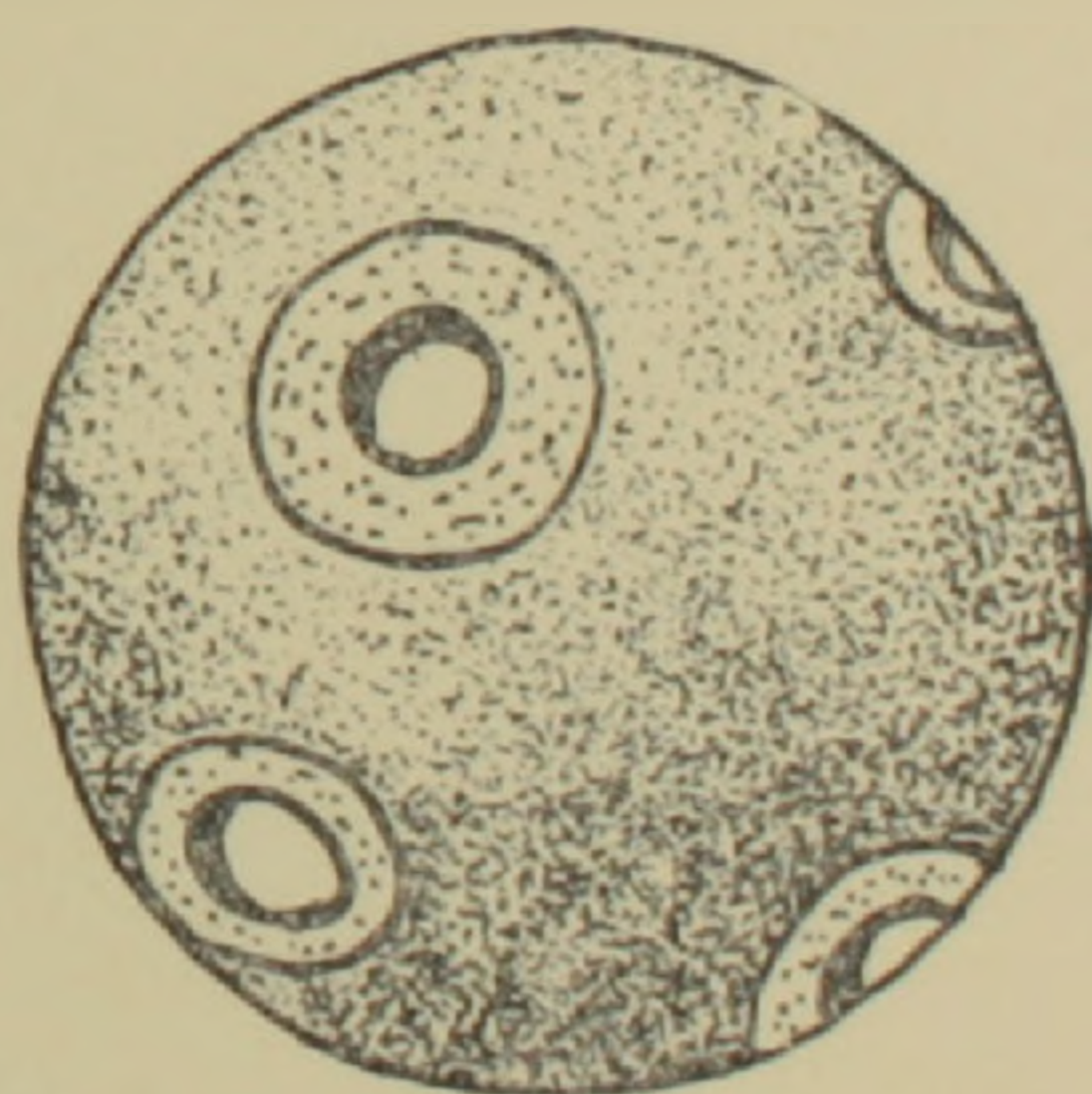
3



4



5



6

Таблица I. 1. *Ribes amictum* Greene. 2. *Ribes speciosum* Pursh.
3. *Ribes microphyllum* H. B. K. 4. *Ribes cynosbati* L. 5. *Ribes
cereum* Dougl. 6. *Ribes diacantha* Pall.

общего числа. Мембрана пор очень тонко шиповатая, в проекции скульптура располагается на месте крышечки, но крышечки типа, встречающейся у подрода *Ribesia*, нет. У *R. ambiguum* мы встречаем наиболее примитивный тип строения пыльцевых зерен. Бороздовидные зоны очень большие и содержат по две-три поры, крышечка, покрывающая пору, отсутствует. Изученные виды: *R. ambiguum* Maxim., *R. laxiflorum* Pursh., *R. aureum* Purch., *R. cereum* Dougl.

(в м)

Вид	Диаметр пыльце- вого зерна	Число пор	Диаметр пор	Сэкзина	Нэкзина	Интина
<i>R. ambiguum</i> Maxim.	27,2	10—12	2,8	0,5	0,4	0,2
<i>R. laxiflorum</i> Pursh.	23,1	7—8	3,1	0,7	0,6	0,3
<i>R. aureum</i> Purch.	30,0	7—8	3,0	0,8	0,7	0,2
<i>R. cereum</i> Dougl.	28,9	6—7	2,9	0,5	0,5	0,2

II. Подрод *Grossularioides* Jancz. (Сев. Америка, Сев.-Вост. Азия).

Пыльцевые зерна 4—5-рассеянно-поровые, сфероидальные. Поры хорошо выражены, бороздовидные зоны крайне редуцированы. Интересно строение сэкзины у этого подрода: у *R. lacustre* сэкзина рассеянно-шиповатая, за исключением дисковидных зон вокруг пор, очень тонкая. Нэкзина значительно толще сэкзины, при входе в пору еще более утолщается, образуя выступы, направленные внутрь поры. Подрод имеет специализированные пыльцевые зерна с небольшим числом пор и почти исчезнувшими бороздовидными зонами, скульптура шиповатая, что характерно только для этого подрода.

Изученные виды: *R. lacustre* Poir., *R. montigenum* Mc. Cl.

(в м)

Вид	Диаметр пыльце- вого зерна	Число пор	Диаметр пор	Сэкзина	Нэкзина	Интина
<i>R. montigenum</i> Mc. Cl.	27,9	4—5	4,2	0,7	0,5	0,1
<i>R. lacustre</i> Poir	30,1	5	3,7	0,6	0,4	0,2

IV. Подрод *Grossularia* A. Rich. (Сев. Америка, Азия, Европа, Сев. Африка)

I секция *Robsonia* Berland. Пыльцевые зерна 9—11-рассеянно-поровые, сфероидальные. Бороздовидные зоны прекрасно выражены, с неровным, волнистым краем. Эктосэкзина мелкогранулированная, образует сплошное покрытие всего пыльцевого зерна, включая поры и бороздовидные зоны. Эндосэкзина и нэкзина почти неразличимы и обра-

зуют как бы отдельный слой. При входе в борозду и пору этот двойной слой утончается и в пору почти совсем исчезает. Мембрана пор и бороздовидных зон состоит из слоя утолщенной в этом месте интины и покрывающей ее эктосэкзины. Спородерма по всей поверхности (кроме пор и бороздовидных зон), несет довольно правильный тонкосетчатый рисунок из отдельных участков слившихся гранул, в то время, как в порах и бороздовидных зонах они никогда не сливаются.

2 секция *Eugrossularia* Engl. Пыльцевые зерна 8—9-рассеяно-поровые, сфероидальные. Бороздовидные зоны здесь начинают постепенно редуцироваться. Между порами бороздовидные зоны постепенно сужаются, образуются перетяжки, приводящие к расчленению этих зон на отдельные участки, окружающие пору. Скульптурная орнаментация сэкзины постепенно исчезает, сохраняясь только в бороздовидных зонах, причем здесь она особенно хорошо сохраняется вокруг пор. В дальнейшем гранулы, окружающие пору, сливаются между собой, образуя вокруг поры валик. Пыльцевые зерна, типа встречающихся у представителей секции *Eugrossularia* (*R. microphyllum*, *R. cynosbati*, *R. aciculare*), являются дальнейшим развитием пыльцевых зерен типа тех, которые мы встречаем в секции *Robsonia* (*R. speciosum*, *R. amictum*).

Изученные виды: *R. amictum* Greene, *R. speciosum* Pursh., *R. microphyllum* H.B.K., *R. cynosbati* L., *R. aciculare* Smith, *R. reclinatum* L.

(в μ)

Вид	Диаметр пыльце- вого зерна	Число пор	Диаметр пор	Сэкзина	Нэкзина	Интина
<i>R. amictum</i> Greene	29,4	9	3,7	0,8	0,8	0,2
<i>R. speciosum</i> Pursh.	38,9	9—11	4,2	0,5	1,0	0,4
<i>R. microphyllum</i> H.B.K.	33,7	8	3,5	0,5	0,8	0,3
<i>R. cynosbati</i> L.	27,2	8	3,2	0,5	0,9	0,2
<i>R. aciculare</i> Smith	22,3	8—9	2,9	0,7	0,5	0,2
<i>R. reclinatum</i> L.	25,9	8	3,1	0,3	0,6	0,2

V. Подрод *Parilla* Jancz. (Ю.-В. Азия, Южн. Америка).

Пыльцевые зерна 5—6-рассеяно-поровые, сфероидальные. Бороздовидные зоны во всех трех секциях уменьшаются до правильного округлого валикообразного утолщения вокруг поры. Строение слоев спородермы в порах и бороздовидных зонах несколько отличается от других подродов и наиболее близко к секции *Eugrossularia*.

Секции отличаются друг от друга числом пор:

1. Секция *Hemibotrya* Jancz.—*R. fasciculatum* Sieb. et Zucc. Пыльцевые зерна 6 (реже 5)-рассеяно-поровые.



1



2



3



4



5



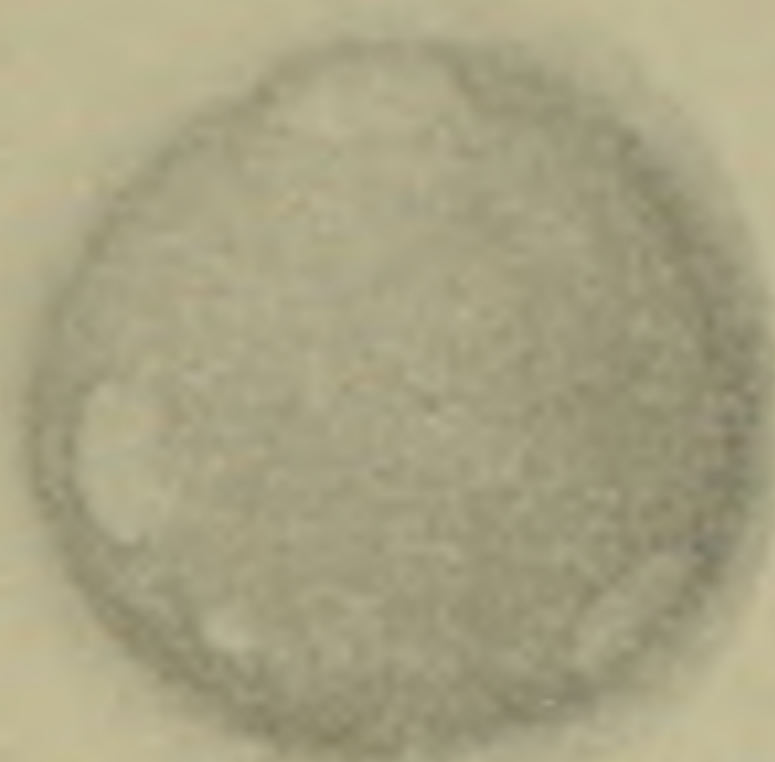
6



7



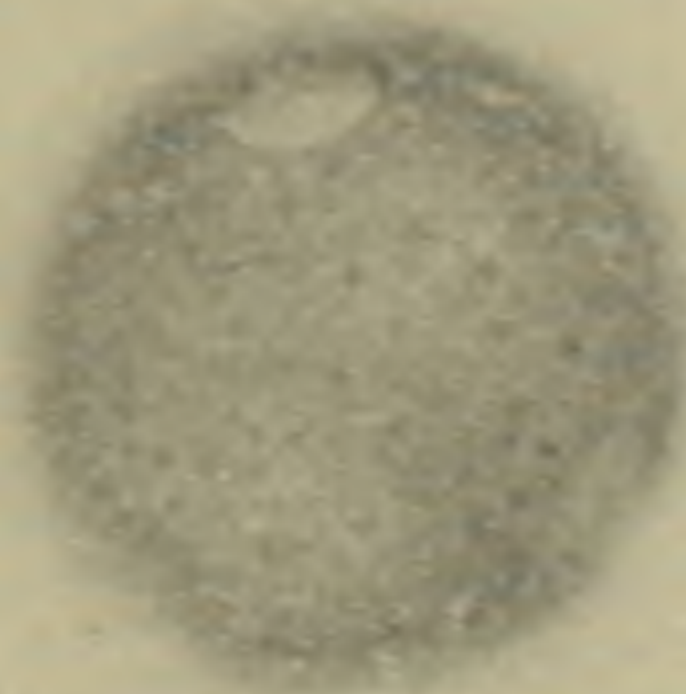
8



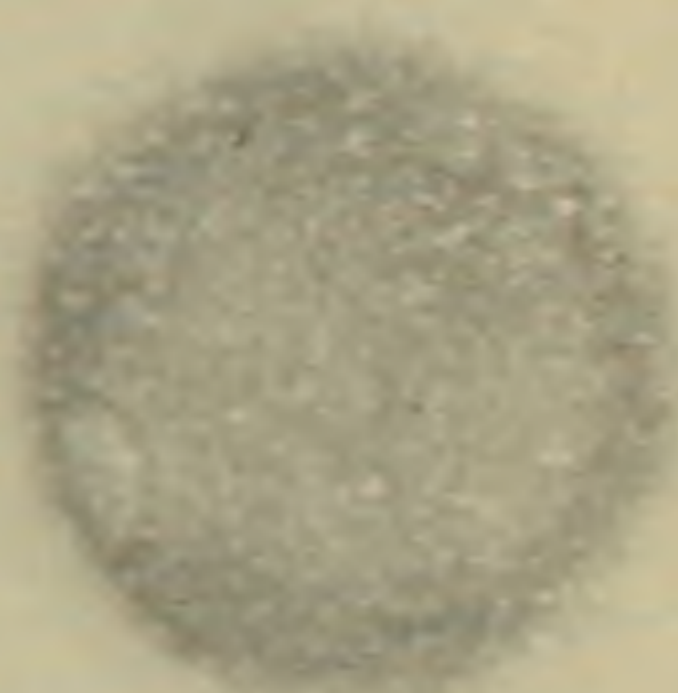
9



10



11



12



13a



15



13



14



17



16

Таблица II. 1—3. *Ribes ambiguum* Maxim. 4—5. *Ribes laxiflorum* Pursh. 6—7. *Ribes aureum* Pursh. 8—9. *Ribes cereum* Dougl. 10—12. *Ribes lacustre* Polr. 13—14. *Ribes montigenum* Mc. Cl. 15—17. *Ribes amictum* Greene.

2. Секция *Andina* Jancz.—*R. gayanum* Spach. Пыльцевые зерна 6-рассеянно-поровые.

3. Секция *Euparilla* Jancz.—*R. punctatum* Ruiz. et Pav., *R. magelanicum* Poir. Пыльцевые зерна 6—7 (*R. punctatum*) (или 8) *R. magelanicum*)-рассеянно-поровые.

Скульптурное покрытие у всех секций одинаковое, с более редким расположением гранул на мембранах пор и бороздовидных зон.

Изученные виды: *R. fasciculatum* Sieb. et Zucc., *R. gayanum* Spach., *R. punctatum* Ruiz. et Pav., *R. magelanicum* Poir.

(в μ)

Вид	Диаметр пыльце- вого зерна	Число пор	Диаметр пор	Сэкзина	Нэкзина	Интина
<i>R. fasciculatum</i> Sieb. et Zucc.	21,7	6 (5)	2,7	0,6	0,8	0,2
<i>R. gayanum</i> Spach.	27,8	6	2,9	0,7	0,9	0,3
<i>R. punctatum</i> Ruiz. et Pav.	32,4	6—7	3,4	0,8	0,9	0,2
<i>R. magelanicum</i> Poir.	26,7	8	2,7	0,7	0,9	0,3

VI. Подрод *Bersia* Spach. (Европа, Сев. и Центр. Азия, Китай)

Пыльцевые зерна этого подрода весьма сходны с пыльцевыми зернами подрода *Parilla*, 6—7 (реже 5 или 8)-рассеянно-поровые, сфероидальные. Бороздовидные зоны здесь уже превратились в окаймляющий пору валик, состоящий из сильно сближенных или слившихся гранул.

R. diacantha Pall.—диаметр пыльцевого зерна 22,3 μ , диаметр поры 2,7 μ , толщина сэкзины 0,4 μ , нэкзины 0,5 μ , интины 0,2 μ .

З а к л ю ч е н и е

Изучена пыльца 20 видов рода *Ribes* L., охватывающих все шесть подродов (Энглер, 1930). В эволюционном развитии пыльцевых зерен рода *Ribes* L. довольно четко намечаются пути, по которым оно шло: от пыльцевых зерен с многопоровыми бороздовидными зонами к редукции этих зон и сокращению числа пор. Подобный тип мог возникнуть из опоясывающей борозды путем ее сегментации.

На основании данных палинологии подтверждается высказываемое многими авторами мнение об изолированном положении рода *Ribes*, а также о целесообразности его выделения в отдельное семейство *Grossulariaceae* и даже возможно в самостоятельный порядок *Grossales*, как это делал еще Линдли (1847).

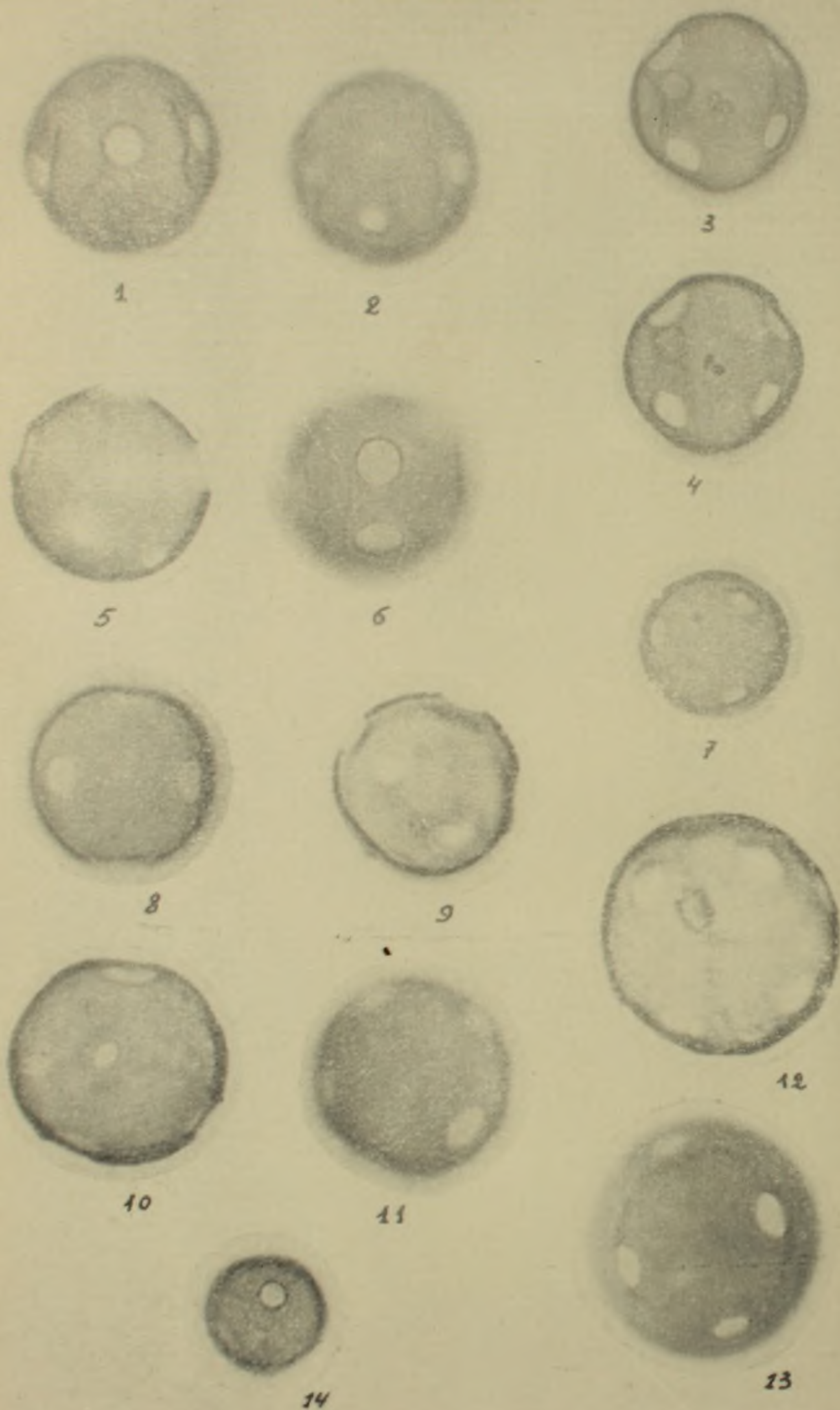


Таблица III. 1—2. *Ribes spectosum* Pursh. 3—4. *Ribes cynosbati* L. 5—6. *Ribes microphyllum* H. B. K. 7. *Ribes fasciculatum* Sieb. et Zucc. 8—9. *Ribes magelanicum* Poir. 10—11. *Ribes floridum* L'Herit. 12—13. *Ribes petraeum* Wulf. 14. *Ribes diacantha* Pall.

В работе приводятся оригинальные микрофотографии пыльцы большинства изученных видов, а также рисунки отдельных этапов эволюции апертур пыльцевых зерен рода *Ribes*.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 21.VI 1962 г.

Վ. Շ. ԱՂԱԲԱԲՅԱՆ

RIBES L. ՑԵՂԻ ՊԱԼԻՆՈՄՈՐՓՈԼՈԳԻԱՅԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Աշխատության մեջ բերված են *Ribes* L. ցեղի 20 տեսակների ծաղկափոշու մորֆոլոգիական նկարագրությունները, տեսակներ, որոնք ընդգրկում են այդ ցեղի բոլոր 6 ենթացեղերը (Էնգլեր, 1930):

Ribes L. ցեղի ծաղկափոշին մորֆոլոգիական մի շարք հատկություններով խիստ տարբերվում է *Saxifragaceae* s. L. ընտանիքի մնացած բոլոր ներկայացուցիչների ծաղկափոշուց: Այդ հանգամանքը խոսում է նրա մեկուսացված սիստեմատիկական դիրքի մասին:

Մեր պալինոլոգիական ուսումնասիրությունները նույնպես հաստատում են մի շարք հեղինակների կարծիքը, որ *Ribes* L. ցեղը անհրաժեշտ է անջատել որպես առանձին *Grossulariaceae* ընտանիք:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агабабян В. Ш. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XIII, 1, 1960.
2. Агабабян В. Ш. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XIV, 2, 1961.
3. Агабабян В. Ш. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XIV, 2, 1961.
4. Куприянова Л. А. Сов. бот., т. 13, 1940.
5. Куприянова Л. А. Бот. журн. т. 41, 8, 1956.
6. Лозина-Лозинская А. С. Сем. Saxifragaceae, Флора СССР, т. IX, 1939.
7. Тахтаджян А. Л., Яценко-Хмелевский А. А. Изв. АН АрмССР, т. 5, 6, 1945.
8. Тахтаджян А. Л. Филогения покрытосеменных растений (нем.) 1959.
9. Agardh J. C. Theoria Sistematicae Plantarum, Lundae, 1858.
10. Baillon H. Saxifragaceae (Baillon H. Histoire des plantes) t. 3, Paris, 1872.
11. Coville F. V., a. Britton N. Grossulariaceae. N. am. flora, vol. 22, part 22, 1908.
12. Dandy J. E. The Genera of Saxifragaceae Kew. Bull, 1927.
13. Engler A. Saxifragaceae E.-P. II aufl. Band. 18 a, 1930.
14. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. (Angiosperms). 1952.
15. Faegri K. a. Iversen. Text-book of modern pollen analysis. 1950.
16. Hutchinson J. The families of flowering plants. I Dicotyledons, Sec. ed. 1959.