

В. Ш. АГАБАБЯН

ЭВОЛЮЦИЯ ПЫЛЬЦЫ В ПОРЯДКАХ CUNONIALES И SAXIFRAGALES В СВЯЗИ С НЕКОТОРЫМИ ВОПРОСАМИ ИХ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

В группе Rosiflorae* наиболее гетерогенным в систематическом отношении семейством является Saxifragaceae s. l. [15]. Одним из самых сложных и запутанных вопросов систематики семейства Saxifragaceae s. l. был и остается вопрос о его объеме. Характерное для энглеровской трактовки деление на большое число триб и подсемейств, обусловленное глубокими морфологическими различиями, приводит к мысли о сборности этого семейства. Это обстоятельство учитывал Энглер, высказывавший мысль о возможности полифилетического происхождения семейства Saxifragaceae s. l. Тенденция к дроблению этого семейства существует давно: Декандолль (1805, 1838), С. Ф. Грэй (1821), Р. Браун (1823), Дюмортье (1821), Жюсье [21], Агард [10], Ван Тигем (1898), Расби [25], Накаи (1943), Тахтаджян [7] и др. выделили из семейства Saxifragaceae s. l. свыше полутора десятка небольших, систематически гомогенных самостоятельных семейств. В новейших системах Хатчинсона [20] и Тахтаджяна [27] признается большинство из этих выделенных семейств и они распределяются в два порядка Cunoniales и Saxifragales. Кроме того, сюда вошел ряд семейств, принадлежащих к этому же кругу родства, но не включенных Энглером (l. c.) в семейство Saxifragaceae. Это семейства Eucryphlaceae, Cunoniaceae, Crypteroniaceae. Нами была охвачена группа семейств, представляющих основные направления эволюции ветви Rosiflorae.

В настоящей работе за основу была принята система Тахтаджяна [27], в которой филогения этой группы разработана с достаточной полнотой.

В пределах порядков Cunoniales и Saxifragales оказалось возможным установить 17 основных морфологических типов пыльцевых зерен. Основными признаками при определении морфологического типа служат форма и размеры пыльцевых зерен: форма, размеры, расположение и характер строения апертур, а также строение отдельных слоев спородермы, в особенности, сэкзины (табл. I, II, III).

1. Тип Saxifraga. Меридионально 3-бороздный (3-зоникольчатый) тип, характеризующийся тремя меридиональными бороздами, лишен-

* Надпорядок Rosiflorae [27] включает порядки: Rosales, Cunoniales, Saxifragales, Podostemales, Fabales.

ными пор и породовидных зон. Мембраны борозд, как правило, скульптурированные. У наиболее примитивных видов характер скульптурных элементов борозды одинаков со скульптурным покрытием всего пыльцевого зерна. У эволюционно более продвинутых видов скульптурные мембраны находятся на пути к редукции.

К этому типу строения относятся пыльцевые зерна большинства секций рода *Saxifraga*. Исключение составляет секция *Boeraphila*, имеющая пыльцевые зерна с борозднопоровыми апертурами.

2. Тип *Boykinia*. Меридионально 3-борозднопоровый (борозднопоровидный). (3-зоникольпоратный) тип, характеризующийся тремя меридиональными бороздами, снабженными порами (или поровидными зонами) прорастания. Этот тип является основным типом строения пыльцевых зерен в порядках *Cunoniales* и *Saxifragales*. Образование поровидной зоны, в дальнейшем приводящее к образованию настоящей поры, начинается с утончения экзинных слоев борозды. Уменьшение толщины экзины влечет за собой утончение сэкзины и в первую очередь, эктосэкзины. В наиболее специализированном виде пора имеет четкое очертание, по краю снабжена валикообразным утолщением, лишена скульптурных элементов на покрывающей пору мембране.

В пределах изученных таксонов имеются все переходы от борозд с едва заметными поровидными зонами (роды, *Lithophragma*, *Chrysosplenium*, *Tiarrella*) к бороздам, имеющим четко дифференцированные поры с окаймляющими их валиками (роды *Escallonia*, *Valdivia*, *Boykinia* и др.). Прорастание пыльцевой трубки происходит исключительно в поровидной зоне или поре, за бороздой же остается только водорегулирующая (гормомегатная) функция.

Сэкзина этого типа имеет сетчатую или гранулированную орнаментацию. Сетчатое строение сэкзины присуще пыльцевым зернам всех семейств, выделенных из семейства *Saxifragaceae* s. l. и включенных Тахтаджяном [27] в порядок *Saxifragales*. Гранулированное строение сэкзины имеет большинство семейств, отнесенных Тахтаджяном (l. c.) в порядок *Cunoniales*. Исключение составляют относящиеся к порядку *Cunoniales* семейства *Hydrangeaceae* и *Montiniaceae*, сэкзина которых сетчатая.

Дальнейшая эволюция меридионально 3-борозднопорового типа имела два направления. С одной стороны этот тип привел к образованию в одной борозде двух пор, а с другой, к редукции борозд и образованию меридионально-поровой пыльцы.

3. Тип *Sullivantia*. Меридионально 3-бороздно, 6-поровый (3) (6-зоникольпоратный) тип, образовавшийся в результате сегментации дна борозды и приведший к возникновению в одной борозде двух, а иногда даже трех пор. Подобный тип следует считать более продвинутым, чем тип *Boykinia*, так как возможность прорастания пыльцевого зерна возрастает вне зависимости от того, в каком положении оно попадает на рыльце.

4. Тип *Polyosma*. Меридионально 3-поровый (3-зоникопоратный) тип, образовавшийся в результате полной редукции борозд. К этому типу принадлежит пыльца родов *Polyosma* и *Deinpanthe*. Род *Polyosma* имеет пыльцевые зерна с порами, несколько приподнятыми над общей поверхностью пыльцевых зерен („бетулоидный“ тип пор). Поры пыльцевых зерен рода *Deinpanthe* не имеют „бетулоидного“ характера, а в меридиональном направлении у них иногда наблюдаются сохранившиеся в уголках пор едва заметные остатки борозд.

5. Тип *Francoa*. Меридионально 3-борозднопоровый (3-зоникольпоратный) „франкоидный“ тип, встречающийся у представителей двух родов *Francoa* и *Tetilla*. Своеобразие строения пыльцевых зерен этих родов позволяет выделить их в качестве самостоятельного типа. Пыльцевые зерна этих родов имеют характерные апокольпиумы, оттянутые за счет утолщения сэкзинных слоев. Поры, вытянутые в экваториальной плоскости, выходят за пределы борозд и имеют так называемую „крыловидную“ форму.

6. Тип *Eremosyne*. Меридионально 3-борозднопоровый (3-зоникольпоратный) тип, встречающийся только у одного рода *Eremosyne*. Пыльцевые зерна этого типа отличаются от всех других родов семейства *Saxifragaceae* s. l. характером строения слоев спородермы. Покровная сэкзина образована столбиками, имеющими дихотомически ветвящиеся ножки. Этот признак, вместе с своеобразной формой борозд и утолщенными в апокольпиумах слоями сэкзины (в особенности эндосэкзины), дают основание для выделения рода *Eremosyne* в палинологически самостоятельный тип.

7. Тип *Ixerba*. Меридионально 3—4—5-борозднопоровый (3—4—5-зоникольпоратный) тип, встречающийся у представителей родов *Ixerba* и *Brexia*. Основной особенностью этого типа является характер строения борозд, имеющих валикообразное утолщение по краю. Род *Brexia* имеет пыльцевые зерна 3 (реже 4)-борозднопоровые, род *Ixerba* 4—5-борозднопоровые. Общность в характере строения апертур, строение отдельных слоев спородермы, особенно в области борозды, позволяет сделать вывод не только о близком родстве родов *Ixerba* и *Brexia*, но и отнести их к одному типу.

8. Тип *Roussea*. Меридионально 3-бороздно, 6-поровый (3 (6)-зоникольпоратный) тип, образовавшийся в результате добавочной сегментации борозд пыльцевых зерен типа *Ixerba*. В отдельных деталях строения этот тип является производным от предыдущего, но в отличие от него несет отпечаток большой специализации.

9. Тип *Quintinia*. Меридионально 5-борозднопоровидный (5-зоникольпоратовидный) тип, встречающийся только у представителей рода *Quintinia*. Отличается от рода *Ixerba* формой пыльцевого зерна, строением борозд и скульптурированной мембраной борозд и поровидных зон.

10. Тип *Phyllonoma*. Меридионально 3 (2)-борозднопоровидный (3(2)-зоникольпоратовидный) тип, по отдельным деталям строения (ха-

рактен экзинных слоев, борозд, поровидных зон) тесно примыкающий к меридионально 3-борозднопоровому типу, встречающемуся у большинства представителей семейства Escalloniaceae.

11. Тип *Carpodetus*. Тетрадный тип, встречающийся только у рода *Carpodetus*. Тетрады имеют форму правильного тетраэдра, состоящего из меридионально 3-борозднопоровых пыльцевых зерен. Тетрады очень плотные и никогда не распадаются на отдельные зерна.

12. Тип *Ribes*. Рассеянно-многопоровый (панпоратный) тип, встречающийся только у рода *Ribes* и не имеющий аналогов ни у одного из представителей порядков Cunoniales и Saxifragales.

13. Тип *Itea*. Билатерально-симметричный (бипоратный) тип, встречающийся у родов *Itea* и *Choristylis*. Пыльцевые зерна своеобразной, чечевицевидной формы с двумя порами. У некоторых представителей рода *Itea* поры соединены по брюшной стороне редуцированной бороздой.

14. Тип *Euscyrphia*. Билатерально-симметричный, 2-борозднопоровый (2-зоникольпоратный) тип, встречающийся у родов *Euscyrphia* и *Elucida*. Борозды очень длинные, узкие, почти сливающиеся концами (по Эрдтману [16], слитнобороздные). Пыльцевые зерна, относящиеся к этому типу, обнаруживают тесную связь с пыльцевыми зернами типа *Geissois*.

15. Тип *Geissois*. Билатерально-симметричный, 2-борозднопоровый (2-зоникольпоратный) тип, встречающийся у некоторых представителей семейства Cunoniaceae (триба Belangereae). Концы борозд слившиеся, образуют кольцевую борозду. Этот тип представляет собой дальнейшее развитие пыльцевых зерен типа *Euscyrphia*.

16. Тип *Crypteronia*. Билатерально-симметричный, 4-бороздно-2-поровый, (4 (2)-зоникольпоратный) тип. Две борозды длинные, узкие (типа встречающихся у рода *Euscyrphia*) и имеют поры, а две значительно короче, лишенные пор.

17. Тип *Bauea*. Билатерально-симметричный, 2-бороздно, 4 поровый тип. Своеобразный тип пыльцевых зерен, обнаруживающий тесные родственные связи с пыльцой предыдущих четырех типов, относящихся к семействам Cunoniaceae, Eucryphiaceae, Crypteroniaceae.

При анализе родственных связей отдельных морфологических типов пыльцевых зерен в порядках Cunoniales и Saxifragales мы исходили из эволюционных схем, предложенных для пыльцы Эрдтманом и Вишну-Миттре [17] и Тахтаджяном [27]. В обоих случаях наиболее примитивным для большинства семейств покрытосеменных (двудольных) считается производный от дистально-однобороздного меридионально 3-бороздный (3 зоникольпатный) тип. На первичность трехбороздного типа указывает ряд авторов: Водхауз [28], Тахтаджян и Яценко-Хмелевский [8], Тахтаджян [27], Фегри и Иверсен [18a], Эрдтман [16], Эрдтман и Вишну-Миттре [17]. В процессе эволюции меридионально-трехбороздный тип ведет к образованию меридионально-трехборозднопорового типа, который в свою очередь эволюирует в

меридионально-трехпоровый тип. Линия эволюции пыльцевых зерен от меридионально-бороздного к меридионально-борозднопоровому и далее к меридионально-поровому типу (зоникольчатый-зоникольпоратный-зонипоратный) явилась основным путем, по которому шла эволюция пыльцы огромного большинства семейств двудольных растений. Эти типы пыльцы мы встречаем в самых различных группах, однако общность схемы происхождения еще не всегда свидетельствует о действительном родстве.

В пределах порядков Cunoniales и Saxifragales существуют по крайней мере две самостоятельные, независимые друг от друга линии эволюции трехборозднопорового типа пыльцы. Как показано на схеме, одна из них представлена семействами, отнесенными Тахтаджяном [27] к порядку Cunoniales, другая — группой семейств, включенных им в порядок Saxifragales (схема 1).

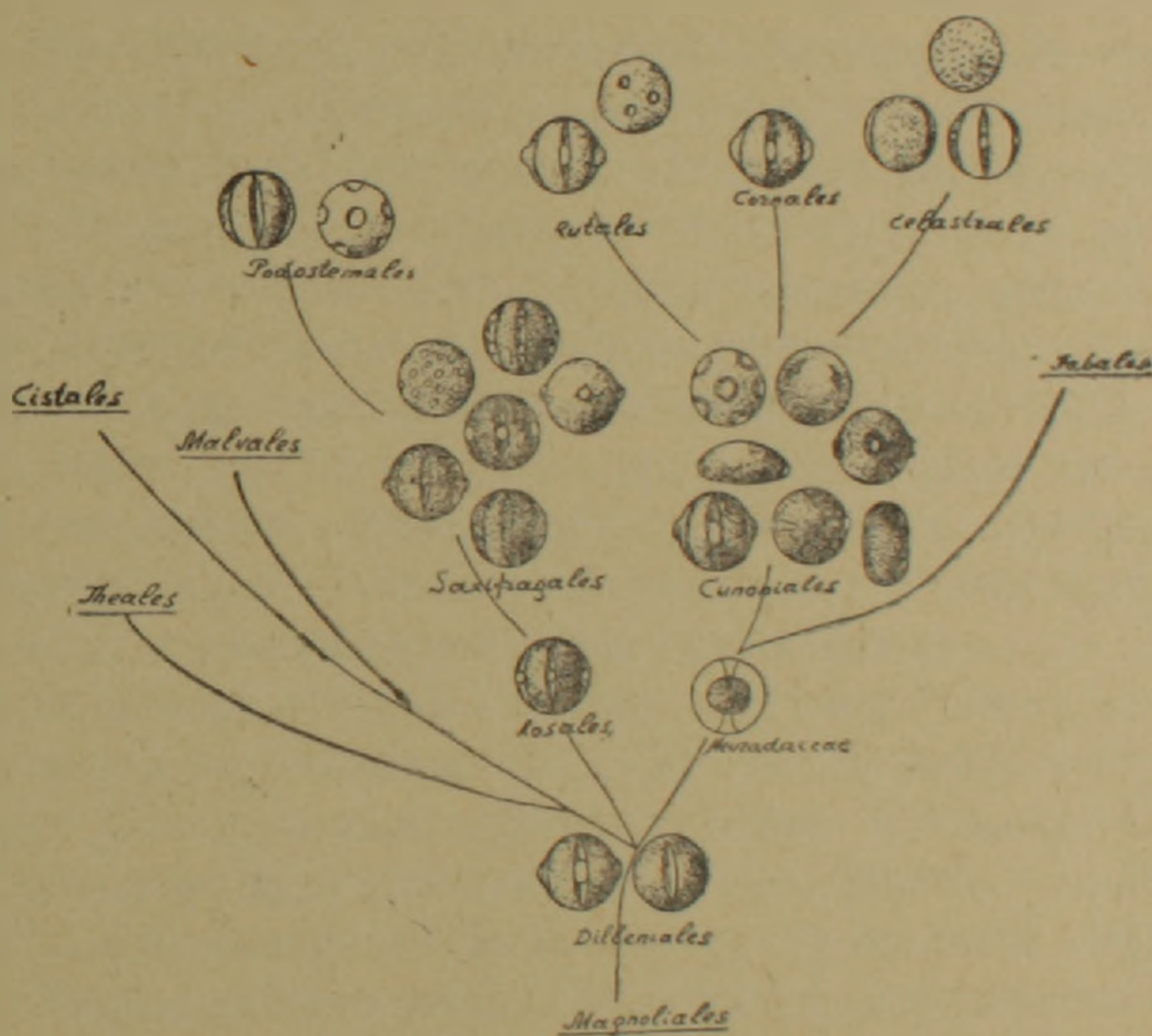


Схема 1. Эволюция типов пыльцы Rosiflorae.

Несмотря на наличие большого числа морфологических типов пыльцы (меридионально 2—3—4—5-борозднопоровые), встречающихся в порядке Cunoniales, все они являются или непосредственно производными от меридионально 3 борозднопорового типа или имеют общее с ним происхождение. Центральная линия эволюции пыльцевых зерен порядка Cunoniales представлена меридионально 3-борозднопоровыми пыльцевыми зернами, встречающимися у большинства представителей семейства Escalloniaceae. Такое широкое распространение одного примитивного типа, а в данном случае мы имеем все основания считать меридионально 3-борозднопоровый тип примитивным для семейства Escalloniaceae, и наличие с другой стороны специализированных и филогенетически более подвинутых типов пыльцы, приуроченных к

отдельным родам и группам родов, свидетельствует о первичности этого примитивного типа. Из него независимо друг от друга в разных филогенетических ветвях семейства возникли более специализированные (роды *Quintinia*, *Carpodetus*) или филогенетически более подвинутые (род *Polyosma*) типы. Прямым развитием меридионально 3-борозднопорового типа является меридионально 3-поровый тип пыльцевых зерен, который мы встречаем у рода *Polyosma*. Здесь в результате полной редукции борозд образовались три экваториальные поры (классический пример образования зонипоратной пыльцы из зоникольпоратной по Эрдтману и Вишну-Миттре, [17]; Тахтаджяну, [27]). От центральной линии эволюции в семействе *Escalloniaceae* отходит ряд боковых ветвей, находящихся на разных ступенях развития, однако, возможно, не все они произошли непосредственно от меридионально 3-борозднопорового типа, а отделились от него на более ранней ступени развития.

Интереснейшим типом пыльцы, представляющим отдельную линию эволюции, обладает семейство *Grossulariaceae* с единственным родом. Многопоровый тип пыльцевых зерен рода *Ribes* трудно вывести непосредственно от какой-либо группы порядка *Cunoniales*. На возможность происхождения многопоровой пыльцы непосредственно от дистально-однобороздной указывает в своей эволюционной схеме Тахтаджян [27]. Однако более вероятно допустить, что специализация пыльцевых зерен идет по пути распада и редукции опоясывающей борозды, что приводит к образованию бороздовидных зон, в дальнейшем редуцирующихся до окаймляющего пору валика. По всей вероятности, опоясывающая борозда какого-то предка рода *Ribes* могла послужить промежуточным звеном между дистально-однобороздным и многопоровым типами. Подтверждением этой точки зрения могут служить пыльцевые зерна некоторых видов рода *Ribes*, у которых сохранились остатки опоясывающей борозды, в которой возникли поры. Сама же борозда теряет свою первоначальную функцию и в процессе дальнейшей эволюции постепенно редуцируется, приводя к настоящей многопоровой пыльце.

Своеобразная, резко отличающаяся от других, линия эволюции представлена пыльцевыми зернами, имеющими билатерально-симметричное строение: роды *Itea*, *Choristylis*, *Bauera* и др.

Типы пыльцевых зерен, которые встречаются в семействах *Hydrangeaceae* и *Montiniaceae*, имеют много общих черт с пыльцевыми зернами некоторых семейств, входящих в порядок *Saxifragales*. Возможно, это они являются той промежуточной группой, которая связывает эти два порядка.

Порядок *Saxifragales* с палиноморфологической точки зрения значительно гомогеннее порядка *Cunoniales*. Он представлен линией эволюции от меридионально 3-бороздного типа к меридионально 3-борозднопоровому. Эти два крайних типа связаны между собой целым рядом постепенных переходов. Дальнейшая эволюция пыльцевых зе-

рен типа *Boynkia* ведет с одной стороны к образованию в одной борозде нескольких пор путем добавочной сегментации дна борозды, а с другой, к возникновению крайне специализированных пыльцевых зерен, которые мы встречаем у родов *Francoa*, *Tetilla* и *Eremosyne*.

Большое разнообразие морфологических типов пыльцы в пределах порядков *Cunoniales* и *Saxifragales* представляет большой интерес систематической точки зрения. Анализ наших данных показал, что из всех систематических трактовок этой группы, в палинологическом отношении наиболее оправданы системы, предложенные Хатчинсоном [20] и Тахтаджяном [27], хотя обе они на основании новых данных палинологии требуют некоторых уточнений. С палиносистематической точки зрения изученная группа выглядит следующим образом.

1. Порядок *Cunoniales*

1. Сем. *Escalloniaceae*. Палинологически и систематически наиболее гетерогенное из всех семейств, входящих в порядок *Cunoniales*. Однако несмотря на это, большинство морфологических типов пыльцы, встречающихся в семействе *Escalloniaceae*, является или производными от меридионально 3-борозднопорового типа, или имеет общее с ним происхождение. Пыльцевые зерна этой группы обнаруживают много специфических черт, особенно в строении слоев спородермы в области апертур.

Центральная линия эволюции пыльцевых зерен порядка *Cunoniales* представлена, как уже указывалось выше, меридионально 3-борозднопоровыми пыльцевыми зернами, встречающимися у большинства родов семейства *Escalloniaceae* (роды *Abrophyllum*, *Argophyllum*, *Escallonia*, *Valdivia*, *Colmeiroa* и др.). Пыльцевые зерна родов *Polyosma*, *Carpodetus*, *Quintinia*, *Choristylis* отличаются от типа строения, присущего большинству представителей семейства *Escalloniaceae*.

Род *Polyosma*, включенный Энглером [15] в подсемейство *Escallonioideae*, занимает довольно неопределенное положение. Палинологически это один из наиболее эволюционно подвинутых родов семейства *Escalloniaceae*, имеющий меридионально 3-поровый тип пыльцевых зерен. По строению пыльцевых зерен его нельзя сближать ни с подсемейством *Philadelphoideae*, ни, тем более, с семейством *Cornaceae*, как это делал Галлир. Пыльца этого рода обнаруживает тесные родственные связи с семейством *Escalloniaceae* и включение его в это семейство палинологически вполне оправдано.

Тип *Polyosma* является прямым развитием меридионально 3-борозднопорового типа, когда в результате полной редукции борозд образуются три экваториальные поры.

Род *Carpodetus*, имеющий меридионально 3-борозднопоровые пыльцевые зерна, соединенные в тетрады — прекрасный пример эволюционной разноступенчатости (гетеробатмии) отдельных морфологических признаков. Отдельные пыльцевые зерна, соединенные в тет-

рады, по своему строению достигли более высокого уровня развития, чем большинство родов семейства Escalloniaceae, имеющих меридионально 3-борозднопоровую пыльцу, но в то же время остаются плотно соединенными в тетрады. Пыльцевые зерна рода *Carpodetus* напоминают некоторых представителей семейства Ericaceae. На возможность подобных связей указывают Агард [10], Эрдтман [16].

Род *Quintinia* по числу апертур отклоняется от общего плана строения пыльцевых зерен семейства Escalloniaceae, однако по ряду других признаков тесно примыкает к нему. Тахтаджян [27] указывает на возможные родственные связи рода *Quintinia* с семейством Rubiaceae. В строении пыльцевых зерен есть общие черты между родами *Carlemania* (сем. Rubiaceae) и *Quintinia*, однако включение рода *Carlemania* в семейство Rubiaceae проблематично.

Род *Choristylis*, обычно включаемый в семейство Escalloniaceae, по строению пыльцевых зерен резко отличается от общего типа строения пыльцы этого семейства. По строению пыльцевых зерен этот род тесно связан с семейством Iteaceae. Сходство в строении пыльцевых зерен родов *Itea* и *Choristylis* простирается до деталей. Оба рода имеют билатерально-симметричные, чечевицеобразные пыльцевые зерна с двумя апертурами. На близость этих родов с эмбриологической точки зрения указывает также Мауритзон [23].

Род *Cogokia* занимает спорное положение в системе; ранее он относился Вангерином к семейству Cornaceae, но по строению пыльцевых зерен он близок к роду *Argophyllum* и совершенно справедливо включается некоторыми авторами (Энглер [15]; Хатчинсон [20]; Тахтаджян [27]) в семейство Escalloniaceae. Объединение Галлиром (1903) рода *Cogokia* с родами *Argophyllum* и *Cuttsia* в одной трибе *Argophyllea* палинологически вполне оправдано. Однако позднее (1923) он отнес род *Cogokia* вместе с родом *Colmeiroa*, палинологически тоже очень близким к семейству Escalloniaceae, в семейство Linaceae. Такая перестановка противоречит данным палинологии.

2. Сем. Tetracarpaeaceae. Монотипное семейство, относимое Тахтаджяном [27] со знаком вопроса в порядок Cunoniales. По типу строения пыльцевых зерен (меридионально 3-борозднопоровых) ближе всего стоит к некоторым представителям семейства Hydrangeaceae (подсемейство Philadelphoideae).

3. Сем. Iteaceae. Палинологически в высшей степени специализированное семейство. Хатчинсон [19, 20] считает естественным местом рода *Itea* семейство Escalloniaceae, однако по строению пыльцевых зерен они резко различаются. Пыльцевые зерна рода *Itea* билатерально-симметричные, чечевицеобразные, с двумя апертурами. По всей вероятности, подобный тип мог возникнуть от пыльцевых зерен типа *Geissois Belangera* (сем. Cunoniaceae). В этом случае слияние борозд на одном из полюсов могло вызвать некоторую деформацию пыльцевого зерна. Остатки такой борозды мы находим на брюшной стороне пыльцевых зерен некоторых видов рода *Itea*. Тип пыльцевых зерен

встречающийся у рода *Bauera* с одной стороны и некоторые представители семейства *Eucryphiaceae* (роды *Eucryphia*, *Elucida*) и семейства *Cunoniaceae* (роды *Geissols*, *Belangera*) с другой, обнаруживают тесные родственные связи. С этой группой тесно связаны 2-бороздные пыльцевые зерна рода *Phyllonoma*, которые, очевидно, были исходными для всей этой группы, в том числе и для рода *Bauera*. Это подтверждается добавочной сегментацией борозд и образованием в одной борозде двух пор у некоторых представителей порядков *Cunoniales* и *Saxifragales*. Во всяком случае совершенно определено, что роды *Geissols*, *Belangera*, *Itea*, *Choristylis*, *Bauera*, *Eucryphia*, *Elucida*, *Crypteronia* принадлежат к одному кругу родства.

Палинологическое изучение рода *Itea* подтверждает правильность выделения самостоятельного семейства *Iteaceae* Агардом [10], Брайтоном [12], Тахтаджяном [27] и другими авторами и дает возможность установить его родственные связи с семействами *Cunoniaceae*, *Eucryphiaceae*, *Crypteroniaceae*.

4. Сем. *Brexiaceae*. 5. Сем. *Rousseaceae*. Палинологически высокоспециализированные семейства, отнесенные Тахтаджяном [27] в порядок *Cunoniales*, по целому ряду признаков представляют близкородственную группу. Отличаясь между собой числом апертур, они, по всей вероятности, возникли из какой-то общей предковой группы, очень близко стоявшей к семейству *Escalloniaceae* (род *Brexia* включается Хатчинсоном [20] в семейство *Escalloniaceae*). Тесно связанные между собой роды *Ixerba*, *Brexia* и *Roussea* показывают отдельные этапы филогенеза. Род *Roussea* является дальнейшим развитием морфологического типа *Ixerba*. В результате сегментации борозд в каждой из них образовалось по две поры, несколько смещенные из экваториальной зоны по направлению к полюсам. Встречающиеся в литературе указания на родственные связи родов *Ixerba*, *Brexia* и *Roussea* с семействами *Celastraceae*, *Araliaceae* и *Linaceae*: Галлир (1908, 1923), Бати (1942) с палинологической точки зрения не оправданы.

6. Сем. *Montiniaceae*. Небольшое семейство, сближаемое обычно с семейством *Escalloniaceae* (Хатчинсон [20]; Тахтаджян [27]) или рассматриваемое в качестве подсемейства *Montinioideae* в семействе *Saxifragaceae*, Энглер [15]). По строению пыльцевых зерен представляет отдельный тип, обнаруживающий родственные связи с семейством *Hydrangeaceae*. От семейства *Escalloniaceae* отличается очень четко рядом признаков (в особенности строением отдельных элементов спородермы). С палинологической точки зрения выделение самостоятельного семейства *Montiniaceae* вполне оправдано.

7. Сем. *Phyllonomaceae*. 8. Сем. *Pterostemonaceae*. Семейство *Phyllonomaceae* (без рода *Eremosyne*) по строению пыльцевых зерен с одной стороны можно сближать с пылью некоторых представителей семейства *Escalloniaceae*, а с другой, через пыльцевые зерна этого типа можно установить связь с группой семейств, имеющих билатерально-симметричные пыльцевые зерна.

Семейство *Pterostemonaceae*, отнесенное Тахтаджяном [27], Хатчинсоном [20] в порядок *Cunoniales*, палинологически мало выразительно, хотя по некоторым признакам его можно сближать с семействами, входящими в порядок *Saxifragales* (*Penthoraceae*, *Parnassiaceae*).

9. Сем. *Grossulariaceae*. Это семейство по строению пыльцевых зерен резко выпадает из общего плана строения пыльцы как порядка *Cunoniales*, так и порядка *Saxifragales*. Все указываемые в литературе возможно родственные связи не подтверждаются палинологически. Многопоровый тип пыльцевых зерен и наличие у некоторых видов бороздчатых зон неправильной ориентации затрудняет установление родственных связей рода *Ribes* с другими семействами порядка *Cunoniales*.

10. Сем. *Hydrangeaceae*. Данное семейство представляет палинологически довольно четко дифференцированную группу. По строению пыльцы она обнаруживает отчетливо выраженные родственные связи с семейством *Montiniaceae*. Значительно труднее установить подобные связи с семейством *Escalloniaceae*, хотя, возможно, что крайние формы типа пыльцевых зерен рода *Dichroa*, включенные в это семейство, имеют общее происхождение с некоторыми родами семейства *Hydrangeaceae*. Тахтаджян [27] указывает на возможные родственные связи семейств *Hydrangeaceae* и *Caprifoliaceae*. Палинологически подобную связь подтвердить не удастся.

11. Сем. *Eucyrtiaceae*. Палинологически это семейство тесно связано с семейством *Cunoniaceae* (триба *Belangereae*). Более отдаленные связи очевидно существуют с семейством *Crypteroniaceae*, а также с родами *Bauera*, *Itea*, *Choristylis*. На наличие подобных связей указывают Эрдтман [16], Тахтаджян [27].

12. Сем. *Cunoniaceae*. Как указывалось выше, существует тесная связь этого семейства (триба *Belangereae*) с семейством *Eucyrtiaceae*. Пыльцевые зерна рода *Pullea* являются дальнейшим развитием типа *Geissols*, где борозда находится на пути к редукции. Очевидно, в пределах этого семейства существует несколько линий в развитии 2-борозднопоровых пыльцевых зерен. Одна линия в дальнейшем развитии приводит к образованию пыльцевых зерен типа *Bauera*, а другая к пыльцевым зернам типа, имеющихся у рода *Pullea*.

13. Сем. *Crypteroniaceae*. Тип пыльцевых зерен, встречающихся у этого семейства, близок к типам, встречающимся в пределах семейств *Cunoniaceae* и *Eucyrtiaceae*, представляя, по всей вероятности, одну из промежуточных ступеней эволюции.

II. Порядок *Saxifragales*

1. Сем. *Penthoraceae*. Палинологически крайне невыразительное семейство. Обычно считается промежуточным звеном между семействами *Saxifragaceae* и *Crassulaceae*. Это не противоречит данным палинологии.

2. Сем. Saxifragaceae s. str. Центральное семейство порядка Saxifragales (в основном соответствует объему энглеровского подсемейства Saxifragoideae). Палинологически гомогенное семейство. По строению пыльцевых зерен тесно связано с семейством Crassulaceae рядом морфологических признаков. Некоторые общие черты строения пыльцевых зерен имеются с семейством Rosaceae (подсемейство Spiraeoideae), устанавливаемые через примитивный род *Astilbe*.

3. Сем. Vahliaceae. Палинологически неотличимо от семейства Saxifragaceae s. str. и тесно с ним связано. Выводится обычно непосредственно от Saxifragaceae. С точки зрения палинологии род *Vahlia* правильнее относить к семейству Saxifragaceae в качестве трибы, как это первоначально делал Дэнди [13]. Однако существует ряд серьезных доводов анатомического, морфологического и эмбриологического характера (Мауритзон [23]), в пользу выделения рода *Vahlia* в отдельное семейство Vahliaceae, почему позднее Дэнди (1956) выделил его в самостоятельное семейство.

4. Сем. Francoaceae. Палинологически очень специализированное семейство. Своеобразный тип пыльцы, встречающийся у представите-

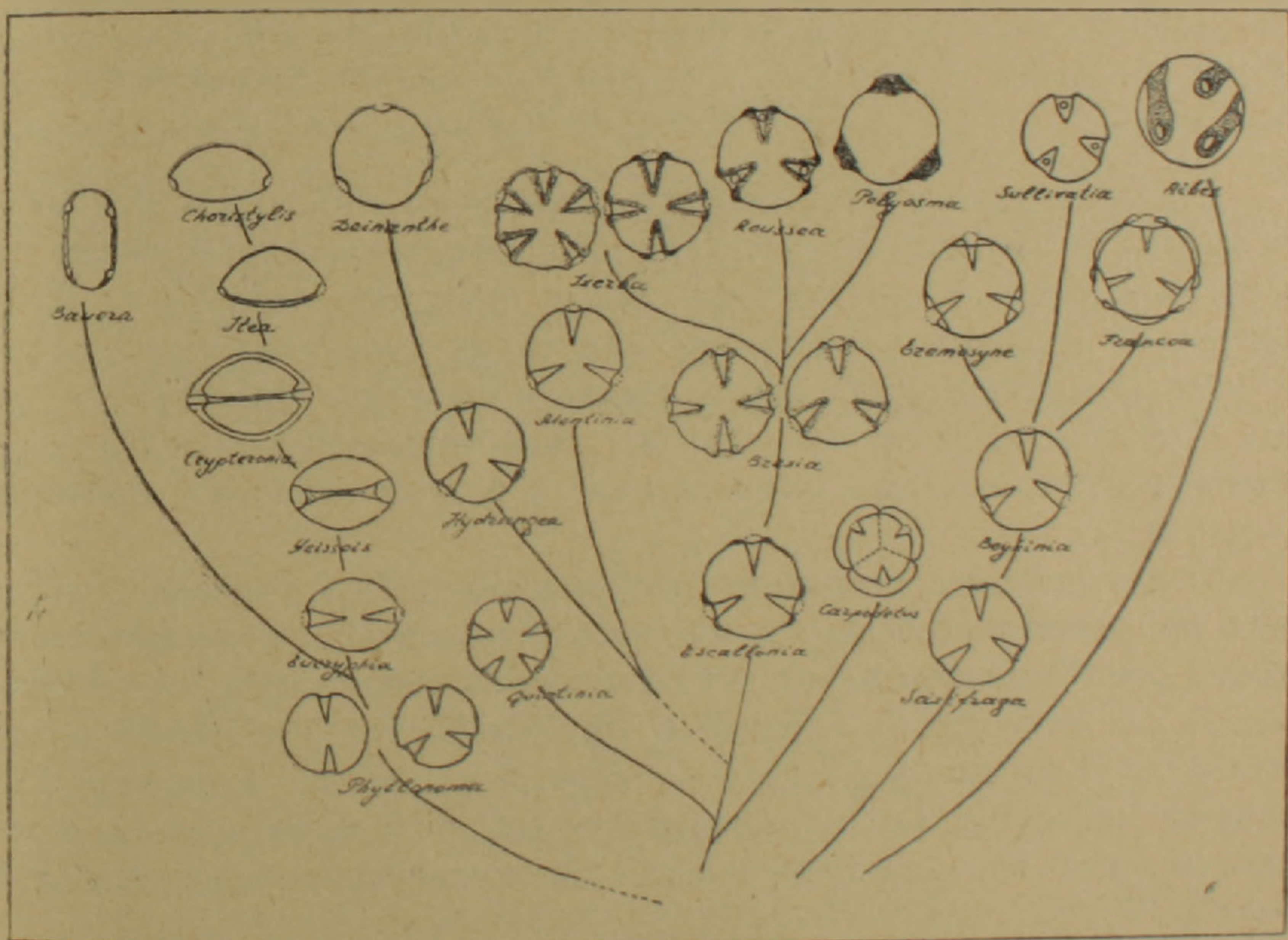


Схема 2. Эволюция типов пыльцы в порядках Cunoniales и Saxifragales.

лей этого семейства оправдывает и его изолированное систематическое положение. По строению пыльцевых зерен это семейство, несмотря на свою высокую специализацию, обнаруживает довольно тесные связи с семейством Saxifragaceae s. str.

5. Сем. Eremosynaceae. Тесно примыкающее к семейству Saxifragaceae s. str. семейство Eremosynaceae впервые выделено Тахтаджя-

ном [7] на основании строения плодов и семязачатков. Это семейство прекрасно дифференцировано палинологически. Включенное Энглером [15] в подсемейство *Phyllonomoideae*, оно от него четко отличается строением пыльцы.

6. Сем. *Parnassiaceae*. Палинологически семейство *Parnassiaceae* тесно связано с семейством *Saxifragaceae* и, если происходит не непосредственно от него, то, по всей вероятности, имеет общее с ним происхождение. Спорным с палинологической точки зрения является мнение некоторых авторов относительно родственных связей *Parnassiaceae* с *Droseraceae*, *Sarraceniaceae* и *Ranunculaceae*; (Пейс, 1912; Шеннагель, 1931; Шванд, 1930; Тахтаджян, 1959). Скорее следует согласиться с мнением Мурбека (1918), Веттштейна (1924), Дэнди (1927), Энглера (1930), считающих роды *Parnassia* и *Lepuropetalon* близкородственными с семейством *Saxifragaceae*, что, как уже говорилось выше, больше соответствует данным палиноморфологии этой группы.

На основании приведенных выше данных была составлена схема эволюции основных морфологических типов, встречающихся в порядках *Cunoniales* и *Saxifragales* (схема II).

В ы в о д ы

Систематическая гетерогенность порядков *Cunoniales* и *Saxifragales* наложила отчетливый отпечаток на морфологическое строение их пыльцевых зерен. В пределах изученных нами порядков было установлено 17 основных морфологических типов пыльцевых зерен, хорошо отличающихся друг от друга. Выделенные типы представляют, по всей вероятности, не менее четырех самостоятельных линий эволюционного развития. Исходными типами в разных линиях эволюции являются:

а) для семейств, относимых Тахтаджяном [27] в порядок *Saxifragales*, меридионально 3-бороздный тип, с хорошо выраженной скульптурной орнаментацией борозды (большинство секций рода *Saxifraga*);

б) для семейств *Escalloniaceae*, *Phyllonomaceae*, *Pterostemonaceae*, *Brexiaceae*, *Rousseaceae*, *Tetracarpaeaceae*, включаемых в порядок *Cunoniales*, меридионально 3-борозднопоровый тип с характерными утолщениями краев борозд и гранулированной скульптурной орнаментацией экзины;

в) семейство *Grossulariaceae* имеет пыльцевые зерна рассеянно-многопорового типа, сближение которого ни с одним представителем порядков *Cunoniales* или *Saxifragales* невозможно;

г) семейство *Iteaceae* и род *Choristylis*, относимый обычно к семейству *Escalloniaceae*, имеют пыльцевые зерна одинакового типа, которые вместе с семействами *Eucyphlaxaceae*, *Crypteroniaceae*, *Cunoniaceae* и родом *Bauea* представляют отдельную изолированную линию эволюции.

Приведенный материал хорошо иллюстрирует возможность параллельного возникновения в разных группах одинаковых типов пыльцы. Это обстоятельство объясняется малой эволюционной пластичностью пыльцы данных групп, в связи с чем пути образования различных типов их пыльцевых зерен могут совпадать в разных линиях эволюции, часто очень далеко отстоящих друг от друга.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 20.XII 1962 г.

Վ. Շ. ԱՂԱՐԱՔՅԱՆ

ԾԱՂԿԱՓՈՇՈՒ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻԱՆ CUNONIALES ԵՎ SAXIFRAGALES
ԿԱՐԳԵՐՈՒՄԻ ԿԱՊԿԱԾ ՆՐԱՆՑ ՍԻՍՏԵՄԱՏԻԿԱՅԻ ՈՒ ՖԻԼՈԳԵՆԵԱՅԻ
ՄԻ ՇԱՐԲ ՀԱՐՑԵՐԻ ՀԵՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Rosiflorae խմբում սիստեմատիկական տեսակետից ամենից ավելի հետերոգեն են Cunoniales և Saxifragales կարգերը: Վերջին հանգամանքը իր կնիքն է դրել հիշված կարգերի մեջ մտնող բույսերի ծաղկափոշու կառուցվածքի վրա: Մանրազնին հետազոտությունների հիման վրա այս կարգերի ներսում բացահայտված են ծաղկափոշու 17 հիմնական մորֆոլոգիական տիպեր, որոնք որոշակիորեն տարբերվում են միմյանցից: Մորֆոլոգիական տիպերի մեծ մասը բնորոշ է Cunoniales և Saxifragales կարգերի մեջ մտնող առանձին ընտանիքների և այլ սիստեմատիկական կատեգորիաների համար, որը և օգնում է ճշտելու նրանց սիստեմատիկան: Բերված ծաղկափոշու տիպերը ամենայն հավանականությամբ պատկանում են էվոլյուցիոն զարգացման շորս ուղղությունների և հիմք են ծառայում պարզելու ֆիլոգենետիկ կապերը կարգերի ներսում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агабабян В. Ш. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. 13, 1, 1960.
2. Агабабян В. Ш. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. 14, 2, 1961.
3. Агабабян В. Ш. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. 14, 11, 1961.
4. Куприянова Л. А. Сов. ботаника, т. 13, 3, 1940.
5. Лозина-Лозинская А. С. Флора СССР, т. IX, 1939.
6. Тахтаджян А. Л. Изв. АН АрмССР (естеств. науки), т. 5, 6, 1946.
7. Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. Сов. наука, М., 1954.
8. Тахтаджян А. Л. и Яценко-Хмелевский А. А. Изв. АН АрмССР. (естеств. науки), т. 5, 6, 1945.
9. Чжан Цзынь-тянь Бот. журнал, т. 44, 10, 1959.
10. Agardh J. G. Theoria Systematis Plantarum. Lundae, 1858.
11. Baillon H. Saxifragacees (Baillon H. Histoire des plantes) T. 3, Paris 1872.
12. Britton N. L. Cunoniaceae, Iteaceae. N. am. fl. vol. 22. part 2, 1905.
13. Dandy J. E. The genera of Saxifragaceae. Kew Bulletin, 1927.
14. Engler A. Saxifragaceae in E.-P., I aufl. III, 2a 1890.
15. Engler A. Saxifragaceae in E.-P., II aufl. band. 18a, 1930.
16. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy, Stockholm. 1952.
17. Erdtman G. and Vishnu-Mittre. Gr. pal. 1:3, 1958.

18. Faegri K. Bot. rev. 22, 1956.
- 18a. Faegri K. and Iversen I. Text-book of modern pollen analysis. 1950.
19. Hutchinson J. Contribution towards a phylogenetic classification of flowering plants. VI, A. The Genera of Hydrangeaceae. Kew Bulletin, 1927.
20. Hutchinson J. The families of flowering plants. 1, Dicotyledons. Sec. ed. 1959.
21. Jussieu A. L. Genera plantarum. Paris. Zürich. 1789.
22. Masa Ikuse. Pollen grains of Japan. Tokyo. 1956.
23. Mauritzon J. Studien über die Embryologie der familien Crassulaceae und Saxifragaceae. Lund. 1933.
24. Pace L. Parnassia and some allied genera. Bot. Gaz. 54, 1912.
25. Rusby H. Phyllonomaceae. N. Am. flora vol. 22, 1905.
26. Small J. K. Hydrangeaceae. N. Am. flora vol. 22.
27. Takhtajan A. Die Evolution der Angiospermen. 1959.
28. Wodehouse R. P. Pollen grains. 1935.

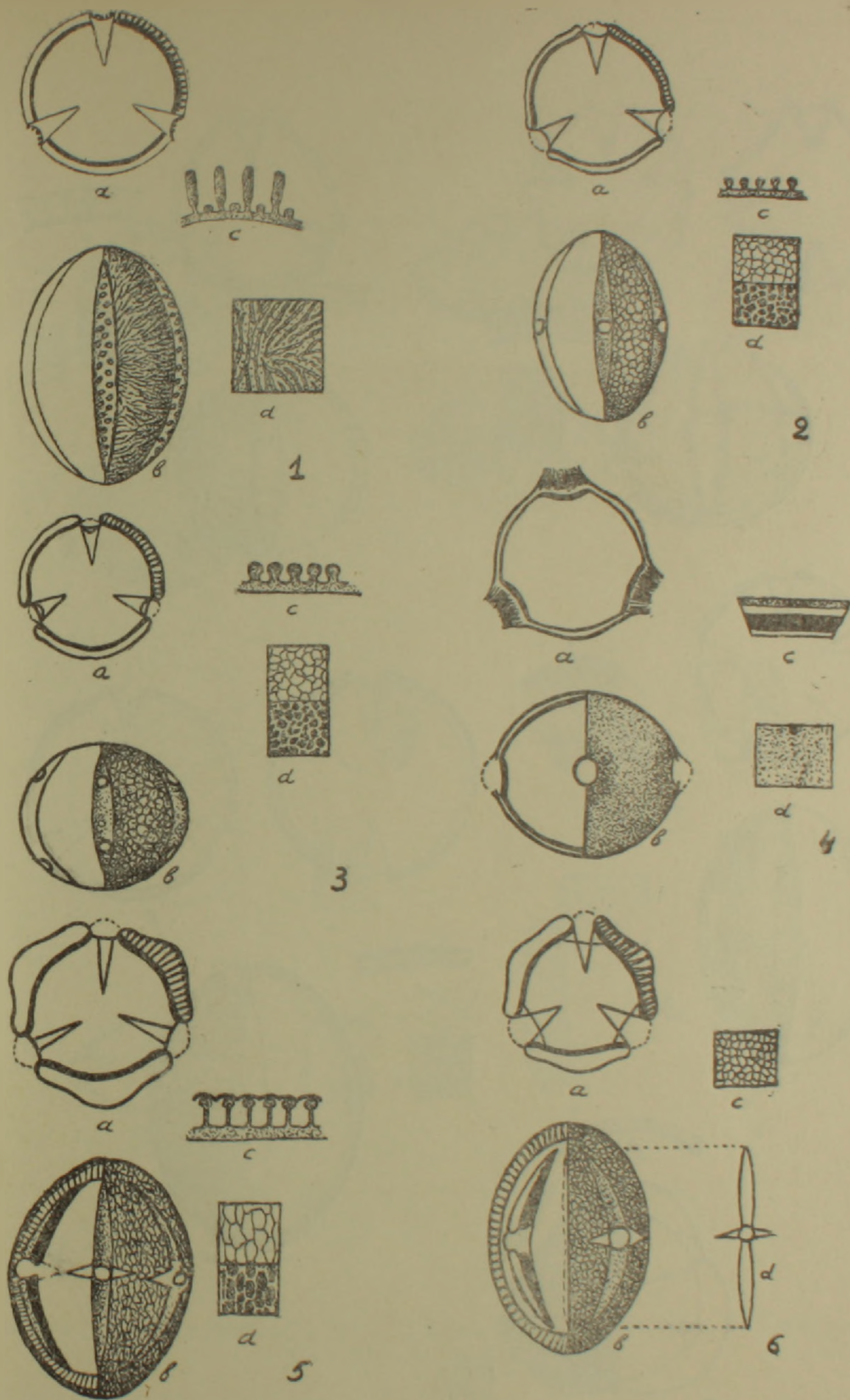


Таблица 1. Морфологические типы: 1) Saxifraga, 2) Boykinia, 3) Sullivania, 4) Polyosma, 5) Francoa, 6) Etimosyne.

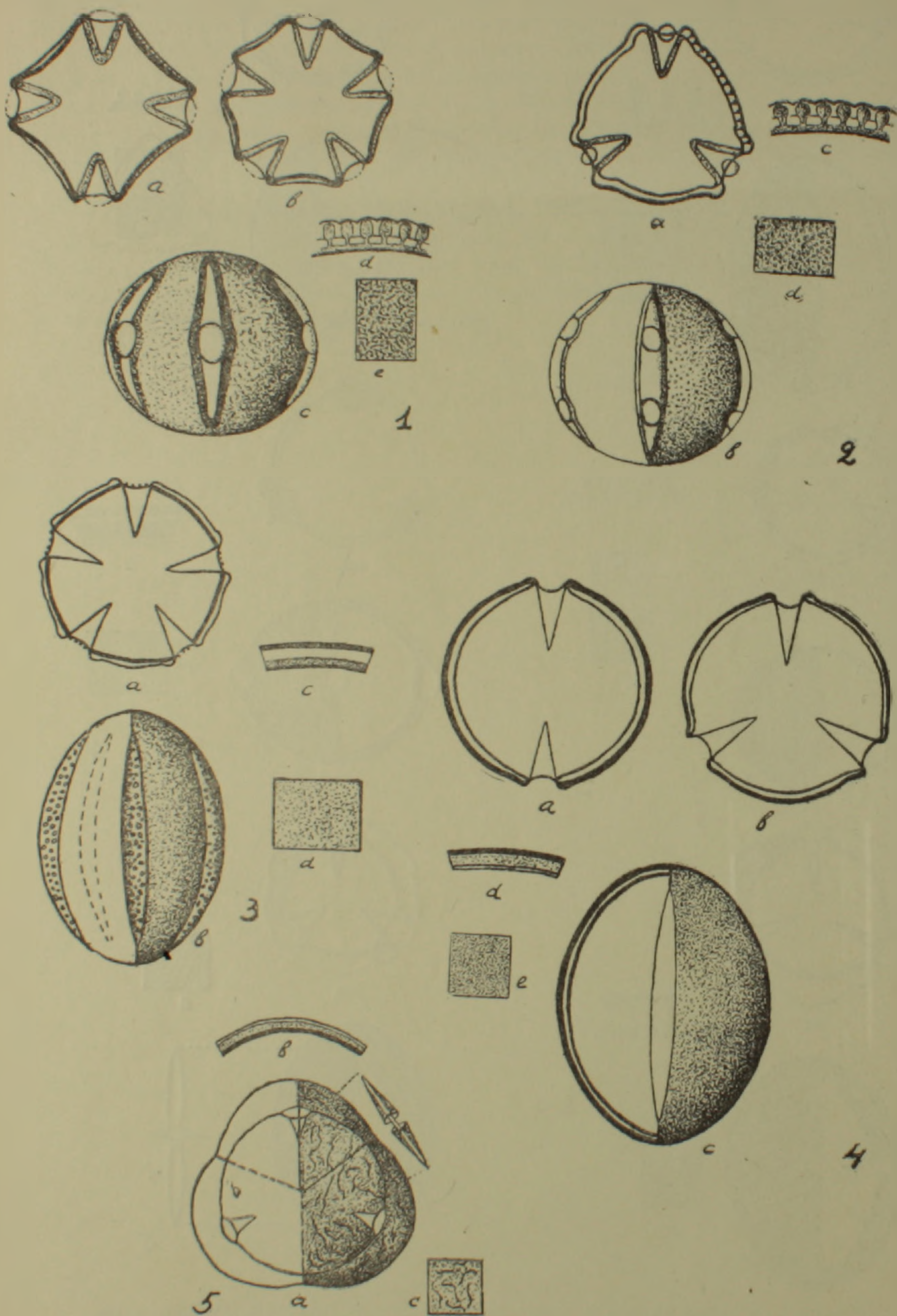


Таблица II. Морфологические типы: 1) *Ixerba*, 2) *Roussea*, 3) *Quintinia*, 4) *Phyllonoma*, 5) *Carpodetus*.

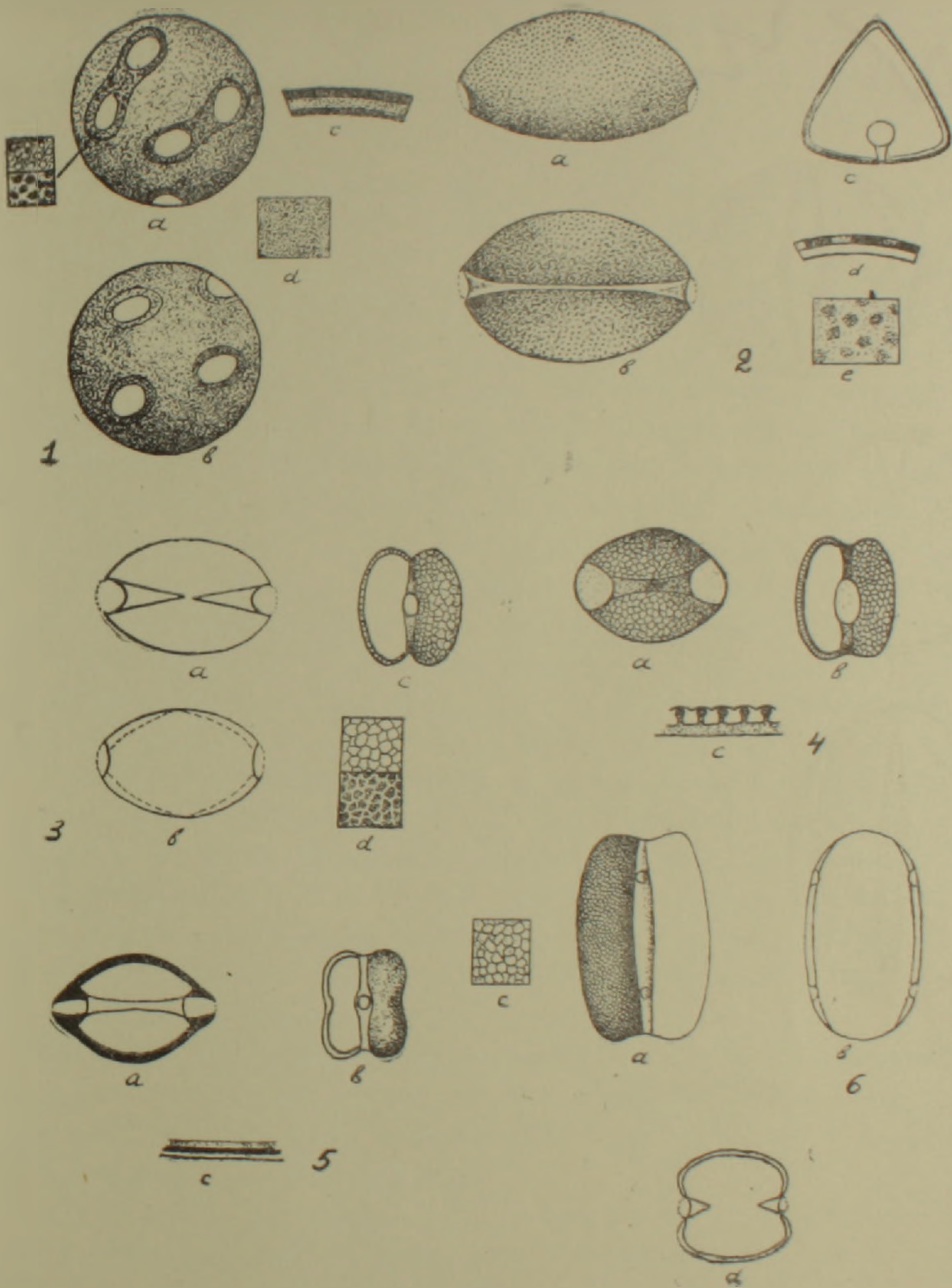


Таблица III. Морфологические типы: 1) Ribes, 2) Itza, 3) Eucyphia, 4) Geissols, 5) Cryptonita, 6) Baueri.