

В. Ш. АГАБАБЯН

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ПЫЛЬЦЫ И СИСТЕМАТИКА  
СЕМЕЙСТВА ZYGOPHYLLACEAE

Впервые парнолистниковые были выделены в самостоятельное семейство Р. Брауном [5]. Позднее оно было признано и поддержано Декандолом [7], Бентамом и Гукером [11], Энглером [9], Хатчинсоном [12], Тахтаджяном [14] и рядом других авторов. Большинство из них отмечает тесные родственные связи, существующие между семействами *Zygophyllaceae* с одной стороны и *Rutaceae*, *Speogaceae*, *Simarubaceae*, *Burseraceae* с другой. Байон [6] рассматривал семейство *Zygophyllaceae* в качестве подсемейства в семействе *Rutaceae*, включая сюда же семейство *Speogaceae* и *Simarubaceae*. Такой же точки зрения на систематическое положение парнолистниковых придерживался Жюсье. Эти взгляды явились следствием переоценки существующих совпадений в строении цветка *Zygophyllaceae* и *Rutaceae*. Оба семейства хорошо отличаются друг от друга наличием у *Rutaceae* масляных ходов [9], хотя по многим другим морфологическим признакам они тесно связаны и их следует относить к одному кругу родства. Несколько отличную трактовку родственных связей приводят Тахтаджян [14] и Хатчинсон [12]. Семейство *Rutaceae* Тахтаджян относит к порядку *Rutales*, а семейство *Zygophyllaceae* к порядку *Geraniales*, однако при этом он подчеркивает, что между этими двумя порядками существуют тесные родственные связи. Хатчинсон включает семейство *Zygophyllaceae* в порядок *Malpigiales*, относя семейство *Rutaceae* к порядку *Rutales*, одновременно он выделяет также самостоятельный порядок *Geraniales*. Следует отметить, что в системе, предложенной Хатчинсоном, эти порядки стоят довольно далеко друг от друга.

Систематическое положение семейства *Zygophyllaceae* и его родственные связи до настоящего времени нельзя считать решенными, поэтому понятна высокая таксономическая ценность палиноморфологических данных для выяснения систематических взаимоотношений как всего семейства *Zygophyllaceae* в целом, так и отдельных групп, входящих в него. В систематической трактовке семейства *Zygophyllaceae*, предложенной Энглером [9], оно имеет семь подсемейств. Изучение представителей этих подсемейств с палиносистематической точки зрения представляет большой интерес. В пределах семейства *Zygophyllaceae* оказалось возможным выделить несколько хорошо отличающихся морфологических типов пыльцевых зерен.

### I. Тип *Chitonia*

Пыльцевые зерна, принадлежащие к типу *Chitonia*, меридионально 3 бороздные (3-zonicolpate).

Пыльцевые зерна родов, относящихся к этому типу, имеют характерное строение борозд, чем они отличаются от остальных представителей семейства *Zygophyllaceae*. Борозды типа *Chitonia* широкие, длинные, с неровными краями. Пор или поровидных зон утонченной мембраны борозд не наблюдается. Мембрана борозд двухслойная. Сэкзина, покрывающая борозду, утончена по сравнению с сэкзиной мезокольпиумов и здесь не удается различить слои экт— и эндсэкзины. Нэкзина, наоборот, под бороздами несколько утолщается. Поверхность пыльцевых зерен имеет сетчатый узор. Ячейки сетки мельчают в направлении борозд и апокольпиумов, распадаются на отдельные гранулы, которыми покрыта также мембрана борозд.

К этому типу относятся пыльцевые зерна родов *Chitonia*, *Seetzenia*, *Sisyndite*, *Viscalnoa*.

### II. Тип *Zygophyllum*

Пыльцевые зерна, принадлежащие к типу *Zygophyllum*, меридионально 3-борозднопоровые (3-zonicolporate). В большинстве случаев пыльцевые зерна этого типа имеют хорошо выраженные борозды и поры, расположенные в экваториальной плоскости. Мембрана борозд образована редуцированным до крайней степени слоем сэкзины, хорошо развитым слоем нэкзины, которую подстилает интина, в некоторых случаях утолщающаяся. Пора является обычно зоной очень утонченной, а иногда даже полностью редуцированной нэкзины. Мембрана борозд и пор, как правило, лишена скульптурных элементов. Пыльцевые зерна, принадлежащие к этому типу, имеют сфероидальную или эллипсоидальную или слегка сдавленную форму. Скульптурное покрытие пыльцевого зерна обычно сетчатое или гранулированное.

К этому типу относятся пыльцевые зерна родов *Peganum*, *Sericodes*, *Tetradiclis*, *Augea*, *Zygophyllum*, *Miltianthus*, *Gualacum*, *Bulnesia*, *Neoluederitzia*, *Tetraena*.

### III. Тип *Nitraria*

Пыльцевые зерна, принадлежащие к типу *Nitraria*, меридионально 3-борозднопоровые (3-zonicolporate). Пыльцевые зерна этого типа встречаются только у представителей рода *Nitraria* и имеют ряд характерных особенностей: эллипсоидальную форму, оттянутые апокольпиумы (за счет утолщения тегиллюма на полюсах), борозды, сужающиеся в экваториальной зоне и имеющие утолщения по краям, поры, вытянутые в экваториальной плоскости и прикрытые с боков утолщенными краями борозд. Пыльцевые зерна рода *Nitraria* имеют с полюса округло-треугольное очертание.

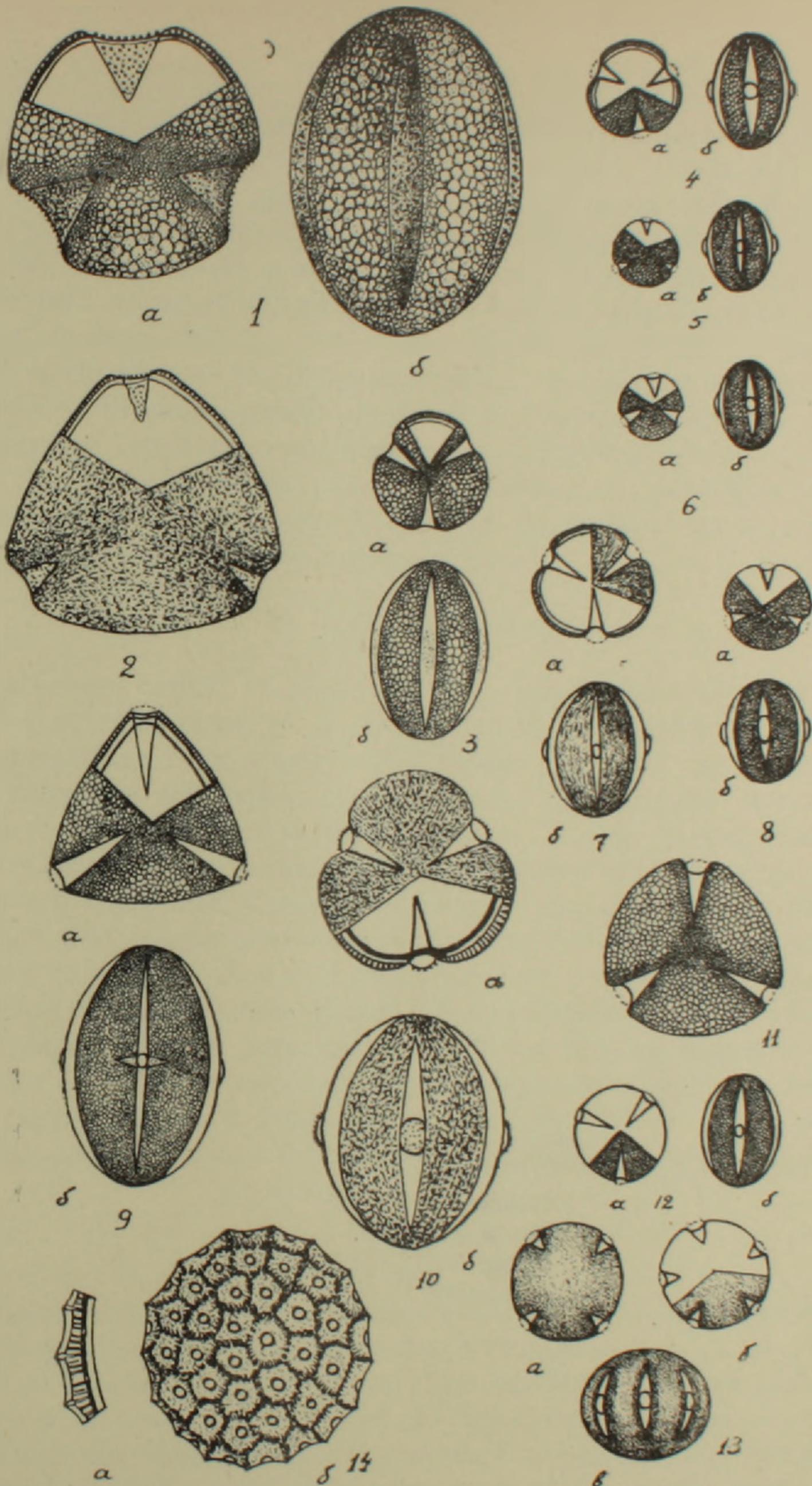


Таблица I. 1. а, б.—*Chitonia mexicana*; 2—*Seetzenia africana*; 3. а, б.—*Fagonia cretica*; 4 а, б.—*Zygophyllum minutum*; 5. а, б.—*Guilacum coulteri*; 6. а, б.—*Tetraena mongolica*; 7. а, б.—*Tetradiclis tenella*; 8. а, б.—*Bulnesia arborea*; 9. а, б.—*Nit-raria schoberi*; 10. а, б.—*Balanites aegyptiaca*; 11. а.—*Peganum mexicanum*; 12. а, б.—*Porlteria hydrometrica*; 13. а, б, в.—*Porlteria lorentzii*; 14. а, б.—*Tribulus terrestris*.

#### IV. Тип *Balanites*

Пыльцевые зерна, принадлежащие к типу *Balanites*, меридионально 3-борозднопоровые (3—zonicolporate). По ряду морфологических признаков тип *Balanites* хорошо отличается от типов *Zygophyllum* и *Nitraria*, что является следствием того изолированного положения, которое этот род занимает в семействе *Zygophyllaceae*. Пыльцевые зерна этого типа почти сфероидальные, с полюса округло-треугольные. Борозды короткие, узкие (имеют тенденцию к редукции), с хорошо выраженными порами. Поры продолговатые, несколько вытянутые в меридиональном направлении, мембрана пор покрыта мелкими гранулами. Сэкзина струйчато-гранулированная (особенно отчетливо струйчатость заметна в апокольпиумах; в мезокольпиумах струйчатый рисунок переходит в неясную сетку). Сэкзина покровная, толстая, почти в два раза превышает по толщине экзину.

#### V. Тип *Porlieria*

Пыльцевые зерна, принадлежащие к типу *Porlieria*, меридионально 4—5-борозднопоровые (4—5—zonicolporate). Борозды пыльцевых зерен, принадлежащих к этому типу, характеризуются явной тенденцией к редукции, их края слегка неровные. Поры хорошо выражены, по ширине не превышают борозд. Мембрана пор и борозд гладкая (иногда можно заметить неясную гранулированность). Апокольпиумы несколько утолщенные. Спородерма почти гладкая (неясносетчатая), с крайне слабо выраженными скульптурными элементами. Этот тип мы встречаем только у *Porlieria lorentzii*. Следует отметить, что другие представители рода *Porlieria* имеют неустановившийся тип апертур. Так, у *P. angustifolia* мы встречаем диморфную пыльцу, отличающуюся от пыльцы *P. lorentzii* (меридионально 3-борозднопоровую и билатерально-симметричную, 3 бороздную). Пыльцевые зерна *P. hydrometrisa* имеют меридионально 3-борозднопоровую пыльцу типа *Zygophyllum*.

#### VI. Тип *Tribulus*

Пыльцевые зерна, принадлежащие к типу *Tribulus*, сфероидальные, рассеянно-многопоровые (raporate). Многочисленные поры расположены в центре ячеей изогнутоперегородчатой сетки. Поры образуют сквозные отверстия в спородерме и только сверху прикрыты тегиллярным слоем.

Сэкзина толстопокровная, столбчатая. Столбики двух типов: крупные, с ромбовидными головками, погруженными в тегиллюм, и мелкие, с почти совсем неразвитыми головками. Крупные столбики образуют стенки ячеей сетки и в проекции выглядят как крупные гранулы. Мелкие столбики как бы подпирают тегиллюм и в проекции образуют мелкогранулярное покрытие дна ячеей сетки.

К этому своеобразному типу принадлежат пыльцевые зерна родов *Tribulus*, *Kelleronia*, *Kallstroemia*.

Таким образом, в пределах семейства *Zygophyllaceae* удалось установить шесть, хорошо отличающихся, морфологических типов пыльцевых зерен. Эволюционно наиболее примитивным следует считать тип *Chitonla* (меридионально 3-бороздный), который в процессе эволюции приводит к образованию пыльцевых зерен типа *Zygophyllum* (меридионально 3 борозднопоровых). Пыльцевые зерна родов, отнесенных к типу *Zygophyllum*, имеют все переходы от зерен апертуры, которые еще не имеют четкой дифференциации на борозды и поры (борозднопоровидные), к зернам, у которых борозды и поры развиты очень хорошо, имеют четкое очертание и, наконец, к апертурам, у которых с одновременной специализацией пор наблюдается редукция борозд. Тип *Zygophyllum* мог служить исходным также для рассеянно-многопорового типа *Tribulus*. Пыльцевые зерна типа *Nitraria* и *Balanites* по всей вероятности, представляют боковые и очень специализированные ветви эволюции. Неустановившийся тип пыльцевых зерен, встречающийся у рода *Porlieria*, очевидно, мог послужить связующим звеном между семействами *Zygophyllaceae* с одной стороны и *Speogaseae*, *Meliaceae* и некоторыми *Rutaceae* с другой.

Энглер [9], подчеркивая систематическую гетерогенность семейства *Zygophyllaceae*, выделял в его пределах семь подсемейств: *Peganolideae*, *Chitonioideae*, *Tetradiclioideae*, *Balanitoideae*\*, *Augeoideae*, *Zygophylloideae*, *Nitrariolideae*, подчеркивая при этом тесные родственные связи этого семейства с семейством *Rutaceae* (оба этих семейства Энглер относил к порядку *Geraniales*). Изучение представителей этих подсемейств с палиносистематической точки зрения представляет большой интерес и может послужить уточнению систематического положения отдельных групп.

Семейство *Zygophyllaceae* в системе стоит ближе всего к *Rutaceae*, но отличается от него отсутствием масляных ходов. Руководствуясь этим признаком, Энглер [9] отнес роды *Peganum* и *Tetradiclis* к семейству *Zygophyllaceae*, одновременно указывая на них как на возможное связующее звено между семействами *Rutaceae* и *Zygophyllaceae*. Данные палиноморфологии не противоречат такой трактовке систематического положения родов *Peganum* и *Tetradiclis*. Пыльцевые зерна, сходные по строению с зернами этих родов, мы встречаем как в семействе *Zygophyllaceae* (подсемейство *Zygophylloideae*, триба *Zygophylleae*), так и у некоторых представителей семейства *Rutaceae* (триба *Ruteae*). Сходную оценку систематического положения родов *Peganum* и *Tetradiclis* в системе дают Хатчинсон [12] и Тахтаджян [14].

\* Подсемейство *Balanitoideae* было выделено в самостоятельное семейство Хатчинсоном [12] и Тахтаджяном [14]. Первый относит его к порядку *Malpighiales*, второй к *Geraniales*.

Интересно в систематическом отношении подсемейство *Chitonioideae*. Согласно Энглеру (l. c.), это подсемейство делится на две трибы: *Chitonieae* (с родами *Chitonia* и *Viscainoa*) и *Sericodeae* (с одним родом *Sericodes*). Палиноморфологическое изучение этих родов пока-

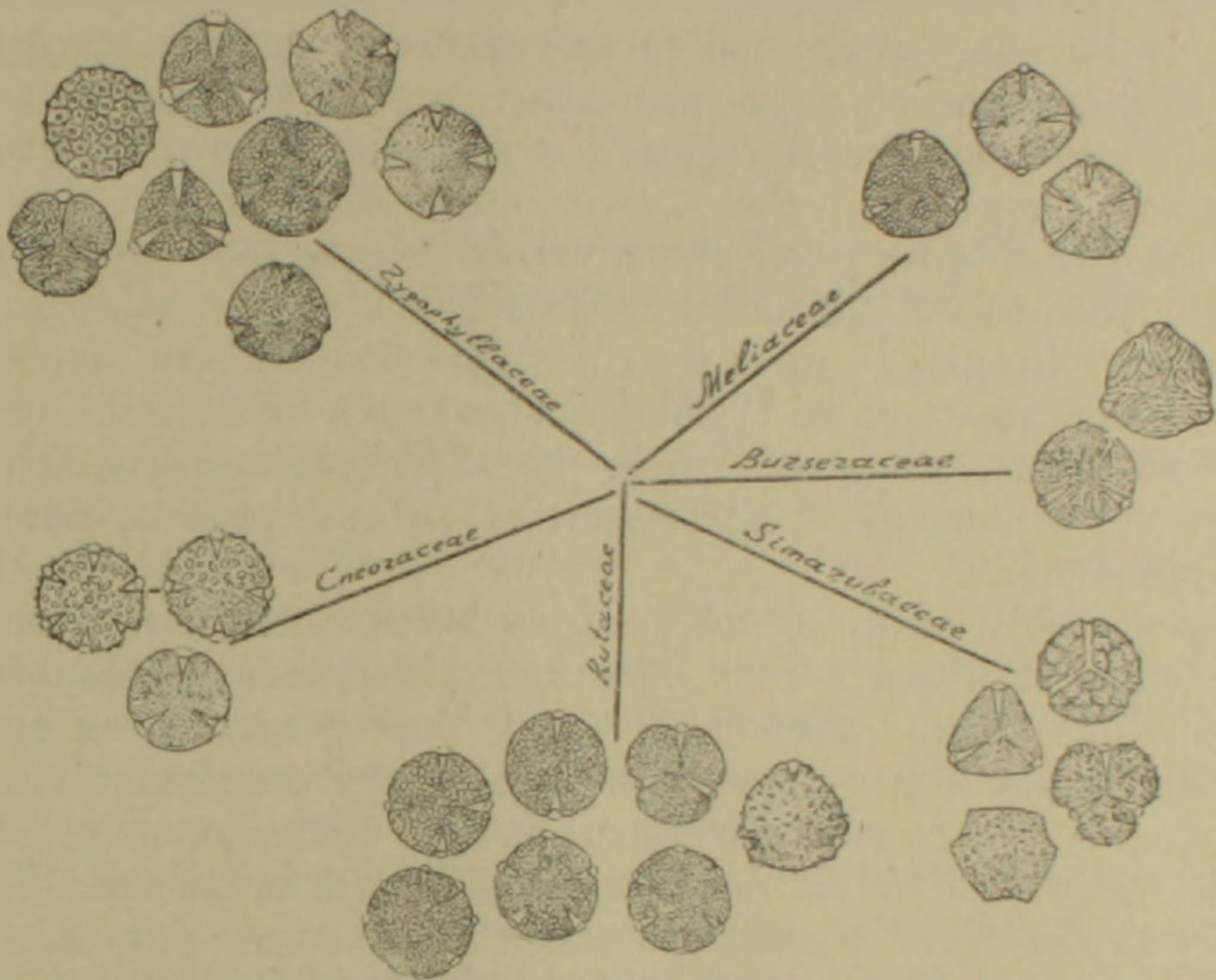


Схема родственных связей в порядке *Geraniales* (применительно к системе Энглера, 1931).

зало, что такое разделение вполне оправдано. Роды *Chitonia* и *Viscainoa* имеют пыльцевые зерна, принадлежащие к одному и тому же морфологическому типу, в то время как род *Sericodes* по строению пыльцевых зерен резко от них отличается. Сходство в строении пыльцевых зерен родов *Chitonia* и *Viscainoa* простирается до деталей (характер строения борозд, гранулярного покрытия мембраны, скульптурной орнаментации пыльцевого зерна и т. д.). По строению пыльцевых зерен трибу *Chitonieae* следует считать примитивнее трибы *Sericodeae*. На четкое отличие этих двух триб указывает также Эрдтман [10].

Подсемейство *Zygophylloideae* палинологически гетерогенно. Трибы *Zygophylleae* и *Tribuleae* резко отличаются друг от друга. Роды *Fagonia*, *Seetzenia* (подтриба *Fagoniinae*), *Porlieria* (подтриба *Zygophyllinae*) были включены Энглером (l. c.) в трибу *Zygophylleae*, однако по строению пыльцевых зерен они стоят особняком и их положение в системе следует рассматривать как довольно неопределенное. Большинство же родов, включаемых в трибу *Zygophylleae*, имеет пыльцевые зерна типа *Zygophyllum*. Пыльцевые зерна этого типа имеет также подсемейство *Augeoideae*, с которым триба *Zygophylleae* тесно

связана. Вторая триба Tribuleae (подтриба Tribulinae) по строению своих пыльцевых зерен резко отличается от всех остальных представителей семейства Zygothylaceae. Рассеянно-многопоровые пыльцевые зерна родов Tribulus, Kallstroemia, Kellersonia не встречаются больше ни в одной из групп семейства парнолистниковых, поэтому установление родственных связей этой группы родов представляется затруднительным. Сходное строение пыльцевых зерен встречается у рода Viviania (семейство Geraniaceae) и у некоторых родов семейства Polemoniaceae, (например, у Phlox, Gymnosteris, Cobaea).

Пыльцевые зерна родов Neoluederitzia и Sisyndite (триба Tribuleae, подтриба Neoluederitzlinae) принадлежат к разным морфологическим типам. Пыльцевые зерна рода Sisyndite сходны по строению с пыльцевыми зернами родов Chitonia и Viscainoa и относятся к одному и тому же морфологическому типу. Род Neoluederitzia имеет пыльцевые зерна однотипные с большинством родов трибы Zygothylaceae (тип Zygothylum).

Выделение отдельного подсемейства Nitrarioideae палинологически оправдано наличием у рода Nitraria своеобразного морфологического типа пыльцевых зерен [4]. Через род Nitraria по строению пыльцевых зерен можно установить связь между семействами Zygothylaceae, Erythrohylaceae и Irvingiaceae. На вероятность подобных родственных связей указывают Тахтаджян [14] и Хатчинсон [12].

Очень интересен в систематическом отношении род Balanites, многими авторами [8, 12, 14] возводимый в ранг самостоятельного семейства. По строению своих специализированных пыльцевых зерен род Balanites занимает довольно изолированное положение в семействе Zygothylaceae, и его очевидно можно было бы сближать с семейством Simarubaceae (род Harissonia).

### З а к л ю ч е н и е

В результате палиноморфологического изучения семейства Zygothylaceae выяснилось, что в его пределах представляется возможным выделить шесть основных морфологических типов пыльцевых зерен. Сопоставление данных по строению пыльцевых зерен с анализом систематической трактовки, предложенной для этого семейства Энглером и другими авторами, показало, что данные палиноморфологии могут оказаться весьма полезными для внесения соответствующих корректив и с ними необходимо считаться. Изучение пыльцы семейства Zygothylaceae показало справедливость систематической трактовки большинства изученных родов, как это предлагает делать Энглер [9]. Данные палиноморфологического анализа дают также основание для пересмотра систематического положения некоторых групп семейства. В частности, следует обратить особое внимание на систематическую трактовку родов Sericodes, Seetzenia, Porlleria, так и родов Neoluederitzia и Sisyndite с одной стороны, и родов Tribulus, Kallstroemia,

Kelleronia с другой, относимых к одному кругу родства. Данные по морфологии пыльцы подтверждают то изолированное положение, которое обычно приписывается родам Nitraria и Balanites в системе семейства Zygophyllaceae.

Ботанический институт  
АН АрмССР

Поступило 7 III 1964

Վ. Շ. ԱՂԱՔԱՔՅԱՆ

ZYGOPHYLLACEAE ԸՆՏԱՆԻՔԻ ԾԱՂԿԱՓՈՇՈՒ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՏԻՊԵՐԸ  
ԵՎ ԸՆՏԱՆԻՔԻ ՍԻՍՏԵՄԱՏԻԿԱՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Zygophyllaceae ընտանիքի պալինոմորֆոլոգիական ուսումնասիրության հստակագրով պարզվել է, որ նրա սահմաններում հնարավոր է առանձնացնել փոշեհատիկների վեց մորֆոլոգիական տիպեր: Փոշեհատիկների կազմության տվյալների ու այդ ընտանիքի համար էնզիմների և այլ հեղինակների կողմից առաջարկված սիստեմատիկական մեկնաբանման անալիզի համադրումը ցույց է տալիս, որ պալինոմորֆոլոգիայի տվյալները կարող են խիստ օգտակար լինել համապատասխան ուղղումներ մտցնելու համար, ուստի անհրաժեշտ է լրջորեն հաշվի առնել այդ տվյալները:

Մի կողմից՝ Zygophyllaceae ընտանիքի ծաղկափոշու ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս ուսումնասիրված ցեղերի մեծամասնության սիստեմատիկական մեկնաբանման արդարացիությունը, ինչպես այդ առաջարկում է անել էնզիմները [9], մյուս կողմից՝ պալինոմորֆոլոգիական անալիզի տվյալները հիմք են տալիս վերանայելու տվյալ ընտանիքի մի քանի խմբերի սիստեմատիկական դիրքը: Մասնավորապես, պետք է առանձնակի ուշադրություն դարձնել մի կողմից՝ Sericoides, Seetzenia, Porlieria, ինչպես նաև Neoluederitria և Sisyadite ցեղերի, մյուս կողմից՝ միևնույն ցեղակցական օղակին վերագրվող Tribulus, Kallstroemia, Kelleronia ցեղերի վրա: Ծաղկափոշու մորֆոլոգիական տվյալները հաստատում են այն մեկուսացած դիրքը, որը սովորաբար վերագրվում է Nitraria և Balanites ցեղերին՝ Zygophyllaceae ընտանիքի սիստեմում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Б о б р о в Е. Г. Сов. бот., 14, 1946.
2. К о м а р о в В. Л. Тр. СП.б. бот. сада, 29, 1, 1908.
3. П о п о в М. Г. Бюлл. САГУ, 11, 1925.
4. С л а д к о в А. Н. ДАН СССР, IXXXVIII, 3, 1953.
5. B r o w n R. In Flinders Voyage, 11, 1814.
6. B a i l l o n H. Hist. des pl., IV, 1873.
7. D e C a n d o l l e. Prodr., 1, 1824.
8. E n d l i c h e r S. Gen. pl., 1840.
9. E n g l e r A. N.--P., Band 19a, 11 aufl., 1931.
10. E r d t m a n G. Pollen morphology and plant taxonomy, 1952.
11. H o o k e r F. In Bentham et Hooker f. Gen. pl., 1862.
12. H u t c h i n s o n J. The families of flowering plants. II, 2nd ed., London, 1959.
13. J u s s i e u A. In Mem. du Mus., XII, 1825.
14. T a k h t a j a n A. Die Evolution der Angiospermen, 1959.