

В. Ш. АГАБАБЯН

ЗАМЕТКИ О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ МИКРОСПОР MAGNOLIANAЕ

Значение сравнительной палиноморфологии для филогенетической систематики порядков, входящих в группу Magnolianaе*, трудно переоценить. Ей по праву принадлежит значительная роль при решении ряда принципиальных вопросов, касающихся происхождения покрытосеменных в целом, установления родственных связей в отдельных звеньях филогенетической системы, а также внутри отдельных таксонов, составляющих эти звенья.

Несмотря на сравнительную примитивность отдельных семейств, входящих в группу Magnolianaе, в ней намечено большинство направлений структурной специализации микроспор, характерных для покрытосеменных в целом. Очевидно, что уже на самых ранних этапах эволюция Magnolianaе протекала сравнительно быстро и в больших масштабах. Это привело к почти одновременному появлению в раннем мелу прототипов всех основных морфологических типов микроспор, свойственных покрытосеменным: полярноапертурных, зоноапертурных, панапертурных и инапертурных. Обилие морфологических типов, приуроченных к нижней, базальной части филогенетического дерева, свидетельствует о том, что здесь мы уже имеем дело с отдельными, специализированными линиями древнего филогенетического ствола, которые, обладая большой эволюционной пластичностью, избежали вымирания, хорошо приспособились к новым условиям среды и дали начало всему огромному разнообразию покрытосеменных.

В настоящее время большинство палинологов [7—9, 11, 13, 15, 17, 18, 25—32, 38, 42, 43] считает, что эволюционно наиболее примитивным типом микроспор покрытосеменных являются полярноапертурные, дистально-монокольчатые (анакольчатые) микроспоры. Монокольчатые микроспоры, с одиночной бороздой, расположенной на дистальной стороне, принадлежат к наиболее древнему типу, унаследованному покрытосеменными от своих голосеменных предков. Интересно отметить, что дистальные апертуры, названные Флорином [33] «бороздкой прорастания», прослеживаются уже у ряда палеозойских семенных папоротников. Роды *Telangium* и *Zeileria* из *Leginopteridaceae*, *Dolerotheca* из *Medulosaceae* наряду с тетрадным рубцом на проксимальном полюсе имели примитивную дистальную борозду. Некоторые из семенных па-

* В надпорядок Magnolianaе [16, 17] входят порядки Magnoliales, Laurales, Piperales, Aristolochiales, Nymphaeales, Nelumbonales, Illiciales, Ranunculales, Papaverales, Nepentales. Тип *Magnolia* L.

поротников имели микроспоры, у которых наряду с проксимальным рубцом имелись дистальные апертуры трехшелевого типа. Трехшелевой рубец и дистальная борозда есть и у ныне живущих родов *Osmunda* и *Loxogramme* [4, 8, 23]. Монокольпатный, дистальноапертурный тип является единственным, встречающимся как у голосеменных, наиболее близким к вероятным предкам покрытосеменных (*Bennettitales*, *Cycadales*, *Ginkgoales*), так и у наиболее древних покрытосеменных (*Magnoliales*). Различия в строении дистально-монокольпатных микроспор примитивных покрытосеменных группы *Magnoliales*, с одной стороны, и ряда голосеменных, таких, как беннеттитовые, цикадовые, гинкговые, с другой, столь незначительны, что общность происхождения этой модели микроспор не вызывает сомнения.

Микроспоры дистально-монокольпатного типа встречаются в семействах *Magnoliaceae* у родов *Magnolia*, *Liriodendron*, *Michelia*, *Manglietia*, *Talauma*, *Alcimandra*; *Canellaceae* у родов *Canella*, *Cinnamodendron*, *Cinnamosma*, *Capsicodendron*; *Degeneriaceae* у рода *Degeneria*; *Himantandraceae* у рода *Himantandra*; *Myristicaceae* у рода *Myristica*; *Austrobaileyaaceae* у рода *Austrobaileya*; *Saururaceae* у родов *Anemopsis*, *Houttuynia*, *Saururus*; *Chloranthaceae* у родов *Ascarina*, *Hedyosmum*; *Piperaceae* у родов *Piper*, *Heckeria*; *Nymphaeaceae* (*s. lat.*) у родов *Cabomba*, *Barclaya*, *Brassenia*, *Nuphar*.

Дистально-монокольпатный тип представлен в приведенных выше семействах многими типами специализации в параллельных и конвергентных линиях развития, находящихся приблизительно на одном уровне эволюции. Эволюционная пластичность дистально-монокольпатного типа микроспор значительно выше, чем предполагалось ранее, хотя число модификаций по сравнению с зоноапертурным и панапертурным типами незначительно. Наиболее примитивной моделью дистально-монокольпатных микроспор покрытосеменных являются микроспоры типа *Magnolia*. Микроспоры этого типа эллипсоидальные, дистально-монокольпатные (анакольпатные), разнополярные, удлинённой лодочковидной формы. Прорастание пыльцевой трубки происходит через борозду, которая одновременно выполняет функцию регуляции объема микроспоры. При высыхании гладкая, эластичная мембрана борозды, образованная утонченными слоями экзины и нэкзины, втягивается внутрь микроспоры, а края борозд при этом резко сближаются. При увлажнении края борозд широко раскрываются. Скульптурная орнаментация микроспор, за исключением зоны борозды, от слегка гранулированной до крупнозернистой, реже сетчатая или струйчатая. У многих родов из семейств, входящих в группу *Magnoliales*, наряду с удлинённой овальной бороздой обычного типа, расположенной на дистальном полюсе, встречается трехлучевая модель дистальной апертуры. Микроспоры этого типа имеются у родов *Piper*, *Anemopsis*, *Saururus*, *Warburgia*, *Canella*, *Capsicodendron*, *Pleodendron*. Трехлучевая модель дистальной апертуры встречается также у микроспор рода *Bubbia* (*Winteraceae*), соединенных в тетрады [40], о чем подробнее будет сказано ниже. Изучение морфологического строения

апертур у микроспор, имеющих дистальные трехлучевые апертуры, показало, что по строению они не отличаются от лодочковидных и являются их аберрантными формами. Исследованиями ряда авторов [1, 26, 41] было установлено, что у большинства из приведенных выше родов встречается четкий морфологический ряд, со всеми переходами от дистально-однобороздного к дистально-трехлучевому типу микроспор. Интересно отметить, что оба типа, дистально-однобороздный и дистально-трехлучевой, встречаются в одном и том же пыльнике. Из этого можно заключить, что образование дистально-трехлучевых микроспор не связано с коренными морфологическими перестройками. Филогенетическое значение дистально-трехлучевого деривата монокольчатного типа чрезвычайно велико.

Среди дистально-апертурных микроспор особое место занимают дистально-поровые микроспоры родов *Drimys*, *Lactoris* и *Bubbia*, соединенные в плотные, нераспадающиеся при созревании и обработке тетрады. Микроспоры рода *Drimys* соединены в плотные тетраэдрические тетрады, имеющие округлую форму. Отдельные микроспоры сплющены по трем плоскостям соприкосновения друг с другом. Поровидные апертуры расположены на дистальном полюсе, не имеют четко выраженного края, и их очертания довольно неопределенные. Микроспоры типа *Drimys* по некоторым морфологическим признакам принадлежат к одному из самых примитивных типов, встречающихся у покрытосеменных. Эрдтман [26] считает, что микроспоры рода *Drimys* имеют некоторые сходные черты с микроспорами родов *Schisandra* и *Illicium*, очевидно имея в виду довольно поверхностное сходство в строении спородермы, однако в более поздней работе [28], посвященной строению микроспор у *Drimys winteri*, о подобном сходстве не упоминается. Интересны в эволюционном отношении микроспоры рода *Bubbia*. В пределах одного вида *B. perrieri* [40] обнаружены все переходы от округлых дистально-поровых микроспор к микроспорам, имеющим поры с трехлучевым очертанием. У рода *Lactoris* отдельные микроспоры имеют цилиндрическую форму с расширением на дистальном полюсе в виде шляпки гриба. По строению апертур этот тип является более специализированным, чем типы *Drimys* и *Bubbia*.

Хатчинсон [35] считает *Lactoris* редуцированным дериватом *Drimys*, но, очевидно, здесь было бы правильнее говорить не о редукции, а о крайней специализации, что вполне подтверждается также строением микроспор этого рода. Этот род имеет микроспоры, не имеющие аналогов среди других семейств покрытосеменных, и его надо рассматривать в качестве «слепой» ветви «дримисовой» линии эволюции. Что касается родственных связей семейств *Winteraceae* и *Lactoridiaceae* с семейством *Magnoliaceae*, то сравнительно-морфологический анализ строения микроспор подтверждает ту точку зрения, что пути их эволюции разошлись на одном из самых ранних этапов эволюции. С палинологической точки зрения предпочтительнее точка зрения Ху [34], Новака [36], считающих семейство *Winteraceae* настолько обособленным, что предлагают выделить

его в отдельный порядок. В то же время сближение его с семейством Degeneriaceae [35], с палинологической точки зрения, не выдерживает критики.

Другой модификацией дистально-монокольчатного типа микроспор являются дистально-2(3)-кольчатные микроспоры семейств Calycanthaceae (роды *Calycanthus*, *Chimonanthus*), Monimiaceae (роды *Atherosperma*, *Doryphora*), Hydnoraceae (род *Hydnora*) и своеобразные микроспоры рода *Eupomatia*. Микроспоры этих родов билатерально-симметричные, морфологически разнополярные, сплюсненно-сфероидальные. По дистальной стороне микроспор *Calycanthus* и *Chimonanthus* проходит широкая, лишенная скульптурных элементов зона утонченной спородермы, выполняющая функцию регуляции объема микроспор. Проксимальная часть равномерно скульптурированная, четко отличающаяся по морфологии спородермы от дистальной. Тахтаджян [11] считает, что микроспоры *Calycanthus* 2-зонокольчатные (меридионально-бороздные) и возникли из 3-зонокольчатных путем редукции одной из борозд. С этим нельзя согласиться по следующим причинам: во-первых, у микроспор этого типа отчетливо выражена билатеральная симметрия, во-вторых, Эрдтман [26] у рода *Chimonanthus*, а мы [1] у рода *Calycanthus* обнаружили молодые микроспоры, соединенные в тетрады, не оставляющие сомнения относительно дистального расположения апертур у представителей семейства Calycanthaceae. Нельзя также согласиться с замечанием Куприяновой [9], относящей к дистально-2(3)-кольчатному типу микроспоры семейства *Cercidiphyllaceae*, которые, по нашим наблюдениям, принадлежат к 3-зонокольчатному типу, на что еще раньше указывал Эрдтман [26].

Микроспоры однодольных в своем большинстве принадлежат к дистально-монокольчатному типу и, как отмечает Куприянова [8], имеют несомненное сходство с дистально-монокольчатными микроспорами *Bennettitales* и *Cycadales*. В процессе эволюции у однодольных возникает трехщелевой тип, который в конечном этапе приводит к образованию морфологически очень интересного трехпорового типа, встречающегося в семействах *Orchidaceae*, *Amaryllidaceae* и *Araceae*. По данным Куприяновой [6—8], трехщелевые микроспоры однодольных являются эволюционно очень древними. Производный от них трехпоровый тип микроспор резко отличается от трехпоровых микроспор двудольных тем, что у однодольных две поры микроспор (в молодых нераспавшихся тетрадах), располагаются на латеральных плоскостях, а третья занимает полярное положение. Таким образом, в зрелых тетрадах перед распадом поровая зона располагается перпендикулярно к экватору. Микроспоры с таким типом расположения апертур не встречаются у представителей двудольных, что лишний раз подтверждает, что пути эволюции двудольных и однодольных разошлись на очень раннем этапе эволюции.

Важнейшим моментом в эволюции микроспор покрытосеменных было возникновение зонально-апертурного типа, с апертурами, пересекающими экваториальную плоскость под прямым углом. (борозды), или рас-

положенными в экваториальной плоскости (поры). Зонапертурная модель микроспор возникла уже на самом раннем этапе эволюции покрытосеменных и оказалась настолько удачной, что сохранилась даже у неко-

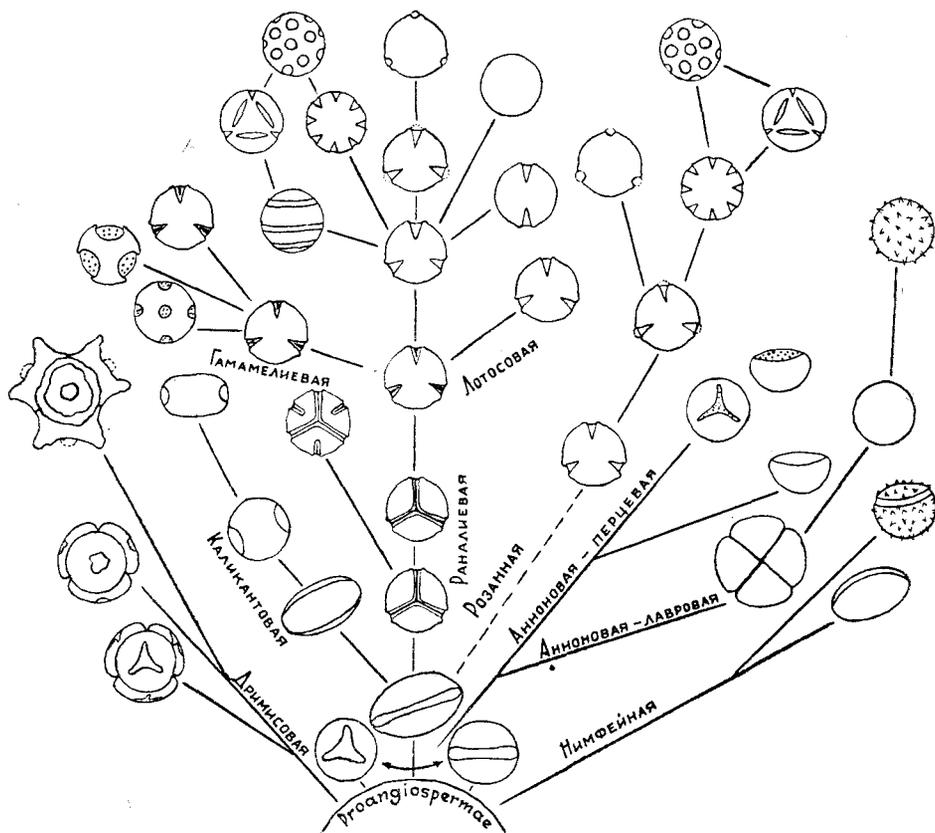


Рис. 1. Схема эволюции микроспор Magnoliatales.

торых из наиболее филогенетически подвинутых порядков, таких, как Araliales и Asterales, стоящих на вершине генеалогического древа. Зонапертурный тип и его дериваты свойственны только покрытосеменным и не встречаются более ни у одного из представителей других групп высших растений. Этот морфологический тип микроспор по праву можно назвать типом покрытосеменных. Отсутствие переходных форм между полярноапертурными и зонапертурными типами создает трудно объяснимый генетический разрыв («genetical rupture» по выражению Вудхауза). Одни авторы [5, 7, 8, 42, 43] придают большое эволюционное значение микроспорам типа *Schisandra* и *Illicium*. Другие [11—14, 26, 29—31] считают эту модель малоудачной боковой ветвью эволюции, не получившей дальнейшего развития. Вудхауз [42] считает, что монокольчатые, полярноапертурные микроспоры дали начало микроспорам типа *Schisandra*, от которых в свою очередь произошли зонапертурный и панапертурный типы микроспор. Микроспоры типа *Schisandra* сфероидальные, разнополярные, несколько сплюснутые с проксимальной стороны. Проксимальный полюс микроспор образован утонченной зоной спородермы, лишен-

ной скульптурных элементов. Борозды с мембранами аперкулоидного типа расположены меридионально (зонально). У большинства видов рода *Schisandra* имеется шесть борозд (исключение составляет *S. grandiflora*). Три из них длинные, сходящиеся у дистального полюса, где они, сливаясь, образуют трехлучевую фигуру или иногда бывают соединены колечком, имеющим округло-угловатое очертание того же строения, что и борозды. Между ними расположены три короткие, со свободными концами борозды, не отличающиеся по своему строению от длинных. И те, и другие расположены асимметрично по отношению к экваториальной плоскости. При этом длинные борозды несколько смещены к дистальному полюсу, а короткие к проксимальному. Прорастание пыльцевой трубки происходит на дистальном полюсе путем разрыва длинных борозд по линии трехлучевой фигуры. Короткие борозды не несут отчетливо выраженной функциональной нагрузки, хотя иногда разрыв и выход пыльцевой трубки происходят в зоне коротких борозд. Дистальная трехлучевая фигура гомологична дистальной борозде, функцию регуляции объема микроспоры выполняет утонченная зона на проксимальном полюсе. Тип *Schisandra* является по Козо-Полянскому [5] наиболее древним среди всех покрытосеменных. Из него в результате альтернативной дивергенции возникают как дистально-апертурный, монокольчатый (анакольчатый) тип, в случае заглухания коротких борозд и укорочения длинных, и меридионально-апертурный (зонокольчатый) тип, в случае редукции трехлучевой фигуры, из слившихся на дистальном полюсе длинных борозд. Микроспоры *Schisandra grandiflora* отличаются от микроспор других видов рода *Schisandra* наличием только длинных апертур, слившихся на дистальном полюсе концами. Коротких бороздок, характерных для других видов рода *Schisandra* здесь нет. Микроспоры «схизандрового» типа эволюционно тесно связаны с микроспорами рода *Illicium*. Микроспоры рода *Illicium* 3-зонокольчатые. Апертуры в виде трех длинных, узких меридиональных борозд с мембранами «аперкулоидного типа». В пределах рода *Illicium* встречаются микроспоры с апертурами двух типов: длинными бороздами, сливающимися концами на обоих полюсах (*I. floridanum*, *I. cambodianum*), и микроспоры с типично зонокольчатым типом апертур, концы которых свободные, не сливающиеся ни на одном из полюсов (*I. anisatum*, *I. simonsii*). Микроспоры типа *Schisandra grandiflora* имеют общее строение с микроспорами *Illicium floridanum* и *Illicium cambodianum*, а через них в свою очередь возникли типично зонокольчатые микроспоры *I. anisatum* и *I. simonsii* [1].

Как мы уже отмечали выше, важное эволюционное значение имеют микроспоры некоторых представителей семейств *Canellaceae* и *Piperaceae*. Наряду с обычным, дистально-монокольчатым типом апертур, у них часто встречаются аномальные микроспоры с дистально-трехлучевыми апертурами. Нахождение таких апертур у микроспор представителей семейств *Canellaceae* [1, 41] и *Piperaceae* позволяет представить эволюционный ряд микроспор в одной из ветвей группы *Magnoliales* от ана-

кольчатых к зонокольпатым следующим образом. Дистально-монокольпатный тип \rightleftharpoons дистально-трехлучевой тип (*Canella*) \rightarrow дистально-трехлучевой тип (*Schisandra grandiflora*), который в свою очередь привел к образованию двух эволюционных линий, одна из которых представлена обычными микроспорами рода *Schisandra*, имеющими шесть борозд, а вторая микроспорами типа *Illicium floridanum*, приведшими к типично 3-зонокольпатым микроспорам *Illicium anisatum*. Первая из этих двух линий в эволюционном отношении, очевидно, оказалась слепой, тогда как изучение микроспор рода *Illicium* показало, что они обладают высокой эволюционной пластичностью даже в пределах одного рода. Этот путь образования зоноапертурного типа микроспор характерен для «раналиевой» (в смысле Тахтаджяна [17]) линии эволюции двудольных. С ней теснейшим образом связана «гамамелидовая» линия, микроспоры многих семейств которой: *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Eupteleaceae* и некоторых *Hamamelidaceae* — обнаруживают несомненную общность в строении с микроспорами зонокольпатного типа сем. *Illiciaceae**.

Однако следует отметить, что подобный путь возникновения зоноапертурного типа у покрытосеменных не был единственным. Возникновение этого типа микроспор в «розанной» линии, по всей вероятности, могло осуществиться путем изменения всего хода онтогенетического развития, путем заложения вместо одной дистальной трех (но нередко двух, четырех, пяти и более) зонально расположенных апертур. На возможность такого происхождения зонокольпатного типа микроспор указывал Тахтаджян [11], который отмечал, что новые структуры могут возникать не суммированием наследственных вариаций, а вследствие изменения всего хода онтогенетического развития. При этом, чем крупнее наследственная вариация, тем на более ранней стадии она должна проявиться. Эволюционные изменения, такие, как возникновение зоноапертурного типа микроспор у покрытосеменных носят характер частного прогресса и играют большую роль в повышении общей организации организма. Необходимо отметить, что возникший зоноапертурный тип микроспор обладал высокой степенью эволюционной пластичности, обеспечившей возможность дальнейшей эволюции путем частных приспособлений на относительно постоянном уровне организации. К числу таких частных приспособлений, без резкого изменения общего уровня организации, следует отнести специализацию апертур и сэксинных элементов. Зоноапертурный тип характеризуется тем, что все апертуры функционирующие и выполняют одновременно две функции: служат местом выхода пыльцевой трубки и осуществляют регуляцию водного режима микроспоры. Первое обстоятельство важно в том отношении, что обеспечивает практически прорастание любой микроспоры, попавшей на рыльце,

* Страка [40], обнаружив у микроспор рода *Bibbia* (сем. *Winteraceae*) дистально-трехщелевые апертуры, предложил следующий эволюционный ряд морфологической изменчивости: дистально-монокольпатный тип \rightarrow дистально-трехщелевой тип (*Bibbia*) \rightarrow зонокольпатный тип.

вне зависимости от положения. Второе, не менее важное, обстоятельство обеспечивает сохранение жизнеспособности пыльцы независимо от условий внешней среды. Если учесть, что покрытосеменные являются обитателями всех климатических зон земного шара, за исключением Антарктики, то важность проблемы обеспечения водного режима микроспор становится очевидной.

Зоноапертурный тип и его дериваты встречаются у большинства порядков двудольных, в том числе входящих в группу Magnolianaе: Laurales, Piperales, Aristolochiales, Nelumbonales, Illiciales, Ranales, Papaverales, Sarraceniales. Можно предполагать, что возникновение зоноапертурного типа у двудольных в параллельных линиях эволюции происходило неоднократно. На основе признаков общего предка вполне вероятно независимое возникновение сходных признаков одновременно в нескольких родственных линиях [11, 14, 17, 39]. Сходства, обязанные параллельной эволюции, обычны для зоноапертурного типа микроспор покрытосеменных. На сходное обстоятельство, касающееся эволюции ксилемы у покрытосеменных, указывает Бейли [20].

Наиболее примитивной моделью зоноапертурного типа является зонотрикольпатная модель микроспор. Сами микроспоры при этом радиально-симметричные, сферондальные или эллипсоидальные, с тремя меридиональными бороздами (кольпами), пересекающими экваториальную плоскость под прямым углом. Эволюционно наиболее примитивными являются микроспоры, у которых борозды имеют толстую, мало дифференцированную мембрану, орнаментированную одинаково со всей поверхностью микроспоры. Прорастание пыльцевой трубки происходит путем разрыва мембраны борозды в любой точке. Микроспоры этого типа встречаются у семейств Nelumbonaceae (*Nelumbo*), Ranunculaceae (*Helleborus*), Lardizabalaceae (*Parvatia*, *Decaisnea*), Menispermaceae (*Stephania*), Rafflesiaceae (*Pilostyles*), Berberidaceae (*Leontice*), Papaveraceae (*Hypercoum*, *Platystemon*, *Romneya*, *Arctomecon*, *Glaucium*, *Papaver*, *Argemone*), Fumariaceae (*Dicentra*, *Corydalis*). По мере специализации микроспор зонокольпатного типа, мембрана борозд утончается, орнаментация исчезает вследствие редукции экзистивных элементов, а на мембране апертуры (обычно в центральной части борозды) образуется утонченная зона или специальное отверстие для выхода пыльцевой трубки. За остальной частью борозды остается функция регуляции водного режима микроспоры. Возникает зонокольпоратный тип микроспор. В основе зонокольпоратного типа лежат микроспоры, имеющие 3 меридиональных борозды с порами, расположенными в экваториальной плоскости. Их дальнейшая эволюция приводит к редукции меридиональных борозд и образованию зонопоратного типа, с порами, расположенными по экватору. Зонокольпоратные типы с иным числом апертур (от 2 до 28—30) имеют в своей основе 3-зонокольпоратный тип. Возникновение микроспор зонокольпоратного типа, так же как панкольпатного и панпоратного, как указывалось выше, носит характер частных приспособлений на относительно постоянном уровне организации. Возникновение одного морфологического типа микроспор из другого (например из

зонокольчатного зонопоратного, панкольчатного или панпоратного), очевидно, не связано с резким преобразованием структур, как это было в случае возникновения зонокольчатных микроспор. Доказательством этого служит, с одной стороны, наличие у одних и тех же родов ряда представителей семейств *Papaveraceae* и *Fumariaceae* (*Pteridophyllum*—3 (4), *Adlumia*—3 (6), *Corydalis*—3 (4, 6, 12) наряду с зоноапелтурными микроспорами, панапелтурных. Здесь происходит трансформация не только числа, но и пространственного расположения апелтур. С другой стороны, у рода *Huresoim* встречаются микроспоры переходные между двух- и трехбороздными, у которых две борозды развиты нормально, третья недоразвитая, ее редуцированные остатки встречаются в полярных областях [10]. Интересно отметить, что в группе *Magnolianaе* нет ни одного рода, у которого встречались бы одновременно микроспоры зонопоратного и панкольчатного типов. Это подтверждает ту точку зрения, что зонокольчатные и зонопоратные микроспоры по мере специализации теряют свою эволюционную пластичность. Таким образом, переход от 3-зонокольчатного типа к высокоспециализированным морфологическим типам: панкольчатному (сем. *Berberidaceae*, *Papaveraceae*), панпоратному (сем. *Trimeniaceae*, *Ranunculaceae*, *Menispermaceae*, *Fumariaceae*, *Papaveraceae*) в группе *Magnolianaе* осуществляется довольно просто. Несколько сложнее обстоит дело с микроспорами семейства *Berberidaceae*, имеющими спиральные апелтуры. Этот тип также, по всей вероятности, связан с зонокольчатными микроспорами. Установлению этой связи очень помогают гетероморфные микроспоры рода *Anemone* [26], у которого есть микроспоры меридионально-многобороздные (*A. hortensis*), морщинобороздные, панкольчатные (*A. alpina*, *A. angulosa*, *A. palmata*) и спиралевидные (*A. fulgens*).

Кроме разобранных выше типов микроспор, встречающихся у представителей семейств, входящих в группу *Magnolianaе*, необходимо остановиться еще на одном, во многих отношениях очень интересном морфологическом типе микроспор — инапелтурном. Микроспоры этого типа широко распространены у ряда семейств, входящих в группу *Magnolianaе*: *Lauraceae*, *Amborellaceae*, *Trimeniaceae*, *Monimiaceae*, *Gomortegaceae*, *Hernandiaceae*, *Peperomiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Annonaceae*. Особый интерес с палиноморфологической точки зрения представляет строение микроспор у некоторых родов семейства *Annonaceae* (*Annona*, *Asimina*, *Monodora*, *Xylopia*, *Rollinia*). По исследованиям некоторых авторов [13, 15, 17, 19, 21, 22, 26, 37] микроспоры ряда родов семейства *Annonaceae*, в том числе приведенные выше, имеют необычное для покрытосеменных расположение апелтур на проксимальной стороне микроспор (катакольчатное). Катакольчатный тип расположения апелтур является характерным для спор *Bryophyta* и *Pteridophyta*, не встречаясь более ни в одном из семейств голосеменных или покрытосеменных [1, 2, 30, 31].

Микроспоры у большинства из приведенных выше представителей семейства *Annonaceae* (*Annona*, *Monodora*, *Xylopia*, *Asimina*) имеют

микроспоры инапертурного типа, соединенные в изобилатеральные тетрады. Функцию гармомегата выполняет утонченная складчатая спородерма на проксимальной стороне микроспор. Строение спородермы на проксимальной стороне, особенно в местах контакта отдельных микроспор в тетрадах, резко отличается по строению спородермы от дистальной стороны. Сэкзинные слои и экзина сильно редуцированы и почти полностью отсутствуют на внутренней, проксимальной стороне микроспор, в зоне их контактов в тетраде. Тетрады или более крупные агрегаты, в которые иногда соединены микроспоры, при созревании и, в особенности при обработке сильнодействующей ацетолитной смесью, распадаются на отдельные, часто сильно деформированные микроспоры. При распаде тетрад разрыв спородермы происходит в тонкой эластичной зоне на проксимальной стороне микроспоры и носит характер механического повреждения. У всех родов (*Annona*, *Asimina*, *Monodora*, *Xylopia*), для микроспор которых можно с полной уверенностью говорить о «проксимальных» апертурах этого типа, ни разу не были обнаружены мембраны апертур (даже при окраске микроспор фуксином), а их конфигурация носила более или менее случайный характер. Прорастивая микроспоры рода *Annona*, удалось установить, что выход пыльцевой трубки при прорастании всегда происходит на дистальной стороне микроспоры, а утонченная спородерма проксимальной стороны выполняет функцию регуляции режима микроспоры [2].

Микроспоры инапертурного типа, как правило, сфероидальные, имеют сравнительно тонкую спородерму без апертур или иных специализированных участков, через которые происходит прорастание пыльцевой трубки. В эволюционном плане микроспоры этого типа следует рассматривать как особую линию эволюции, производную от монокольчатной. Об общности происхождения свидетельствует одинаковый ход микроспорогенеза у родов *Annona*, *Cananga*, *Asimina* и *Magnolia*, а также нахождение у родов *Mittrephora* и *Rollinia* инапертурных микроспор с структурами, напоминающими анакольчатные микроспоры других представителей семейств, входящих в группу *Magnolianaе*.

З а к л ю ч е н и е

Палиноморфологическое изучение микроспор семейств и порядков, входящих в группу *Magnolianaе*, дало очень много для установления родственных связей в базальной части филогенетического древа покрытосеменных. Группа *Magnolianaе* является палиноморфологически весьма гетерогенной и не может рассматриваться в качестве единой предковой группы для всех покрытосеменных. Как отмечает ряд авторов [13, 14, 17, 24, 44], среди современных покрытосеменных нет ни одной группы, которая сочетала бы в себе все признаки древнейшего гипотетического предка. С одной стороны, одновременное наличие большого числа архаических и прогрессивных признаков, а с другой—многообразие морфологических типов микроспор у семейств, входящих в группу *Magnolianaе*,

убедительно доказывают, что ныне мы имеем дело лишь с уцелевшими высокоспециализированными, генетически неоднородными остатками древнего филогенетического ствола «Proangiospermae», которые в результате сложившихся благоприятных условий избежали вымирания, дожили до наших дней и дали начало всему огромному разнообразию покрытосеменных.

Палиноморфологический анализ группы Magnolianaе дает основание для выделения следующих основных направлений эволюции микроспор в базальной части филогенетического древа покрытосеменных.

1. Раналиевая линия: Magnolia → Canella → Schisandra grandiflora(!) → Illicium floridanum → Illicium anisatum → Ranales и Papaverales.

2. Гамамелиевая линия: Magnolia → Canella → Schisandra grandiflora → Illicium floridanum → Illicium anisatum → Trochodendron → Cercidiphyllum → Euptelea → Hamamelidales.

3. Розанная линия: Magnolia - - - - Dilleniales → Rosales → Saxifragales.

4. Анноновая линия: Magnolia → Oxandra → Piperales.

→ Annona → Rollinia → Laurales.

5. Дримисовая линия: Drimys → Bubbia.

→ Lactoris.

6. Каликантовая линия: Magnolia → Calycanthus glaucus → Calycanthus floridus - - - - Eupomatiaceae (?).

7. Нимфейная линия: Magnolia - - - - Cabomba → Barclaya → Nymphaeaceae s. str.

8. Лotosовая линия: Magnolia - - - - Nelumbonales (линия, тесно связанная с гамамелиевой).

Из приведенной выше схемы явствует, что отдельные морфологические типы могут возникнуть независимо в параллельных и конвергентных линиях развития.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 18.XII 1967 г.

Վ. Շ. ԱՂԱԲԱԲՅԱՆ

ՆՇՈՒՄՆԵՐ MAGNOLIANAE ԽՄԲԻ ՄԻԿՐՈՍՊՈՐՆԵՐԻ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Magnolianaе խումբը պալինոմորֆոլոգիական տեսակետից խիստ հետևողական է և այն չի կարող դիտվել որպես ծածկասերմերի առաջացման միասնական ելակետային խումբ: Ինչպես ենթադրում են շատ բուսաբաններ, հանձին Magnolianaе-ի մենք ունենք Proangiospermae հնագույն ֆիլոգենետիկ խմբի, գենետիկորեն ոչ միատարր մնացորդներ, որոնք ապրել են մինչև մեր օրերը և սկիզբ են տվել ծածկասերմերի հսկայական բազմազանությանը: Պալինոմորֆոլոգիական անալիզի հիման վրա հեղինակը վեր է հանում միկրոսպորների զարգացման թվով 8 ուղղութիւնները, որոնցով ընթացել է այս խմբի

միկրոսպորների զարգացումը: Հիշված ուղղություններում կարելի է գտնել ծածկասերմերի միկրոսպորների մոտ հանդիպող բոլոր ձևերի նախատիպերը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агабабян В. Ш. Биол. журн. Армении, XIX, 11, 1966.
2. Агабабян В. Ш. Биол. журн. Армении, XX, 3, 1967.
3. Агабабян В. Ш. Биол. журн. Армении, XX, 12, 1967.
4. Бобров А. Е. Бот. журн., 51, 10, 1966.
5. Козо-Полянский Б. М. Усп. совр. биологии, XIX, 2, 1945.
6. Куприянова Л. А. Вopr. ботаники, 1, 1954.
7. Куприянова Л. А. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, вып. 7, 1948.
8. Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных, М.—Л., 1966.
9. Куприянова Л. А. Апертуры пыльцевых зерен и их эволюция у покрытосеменных растений (в кн. «Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики»), М., 1966.
10. Сагдуллаева А. Л. Проблемы ботаники, IV, 1959.
11. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных, М., 1948.
12. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений, Л., 1954.
13. Тахтаджян А. Л. Die Evolution der Angiospermen, Jena, 1959.
14. Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений, М., 1961.
15. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, М.—Л., 1964.
16. Тахтаджян А. Л. Тахон, 13, 5, 1964.
17. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений, М.—Л., 1966.
18. Тахтаджян А. Л. и Яценко-Хмелевский А. А. Изв. АН АрмССР, 5—6, 1945.
19. Bailey I., Nast C. I. Journ. of the Arnold Arbor., 24:3, 1943.
20. Bailey I. Journ. of Arnold Arbor., 38, 1957.
21. Canright J. Phytomorphology, 3:3, 1953.
22. Canright J. Grana pal., 4:1, 1963.
23. Chang Ju-lang. Acta botanica sinica, 2:1, 1963.
24. Eames A. J. Morphology of the Angiosperms, N. Y., 1961.
25. Erdtman G. An introduction to pollen analysis, Mass., 1943.
26. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952.
27. Erdtman G. Bot. not., 113:1, 1960.
28. Erdtman G. Grana pal., 5:1, 1964.
29. Erdtman G., Straka H. Geol. Fören. Stockh. Förländl., 83:1, 1961.
30. Erdtman G., Vishnu-Mittre. The Palaeobotanist, 5:2, 1956.
31. Erdtman G., Vishnu-Mittre. Grana pal., 1:3, 1958.
32. Faegri K., Iversen J. Textbook of modern pollen analysis, Copenhagen, 1 ed. 1950, II ed., 1964.
33. Florin R. Svensk. Bot. Tidskr., 31:3, 1937.
34. Hu Hsien-hsu. Sci. Rec. (Peking), 3, 1950.
35. Hutchinson J. The families of flowering plants, I. London, 1959.
36. Novak F. A. Vyssi rostliny, Praha, 1961.
37. Periasamy A., Swamy B. G. L. Phytomorphology, 9:3, 1959.
38. Pohl F. Beih. Bot. Zentralbl., 45:1, 1928.
39. Simpson G. G. Principles of animal taxonomy, N.—Y., 1961.
40. Straka H. Grana pal., 4:3, 1963.
41. Wilson T. Bot. gaz., 125:3, 1964.
42. Wodehouse R. Pollen grains, N.—Y., 1935.
43. Wodehouse R. Bot. Rev., 2:1—4, 1936.
44. Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen, 1959.