

Б. Ш. АГАБАВЯН, К. Т. ТУМАНЯН

МАТЕРИАЛЫ К ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОМУ ИЗУЧЕНИЮ
СЕМ. GENTIANACEAE (ПОДТРИБА GENTIANINAE). III

В статье приводятся результаты палиноморфологического изучения подтрибы Gentianinae, центральной в семействе Gentianaceae. Исследованием охвачены крупнейшие роды *Gentiana*, *Swertia* и *Halenia*.

Центральная подтриба семейства Gentianaceae включает большое число видов, произрастающих в самых различных экологических условиях. Палиноморфологические данные по подтрибе Gentianinae могут послужить очень важным доводом при систематической интерпретации всего семейства в целом.

Сем. GENTIANACEAE

Триба *Gentlineae*

Подтриба *Gentianinae*

Род *Crawfordia* Wall. (Табл. I, рис. 1—5)
C. angustata Clarke

Распространение: тропическая и субтропическая Азия.

Пыльцевые зерна эллипсоидальные, с полюса трехлопастные, меридионально-3-борозднопоровидные (3-зонокольпоратовидные).

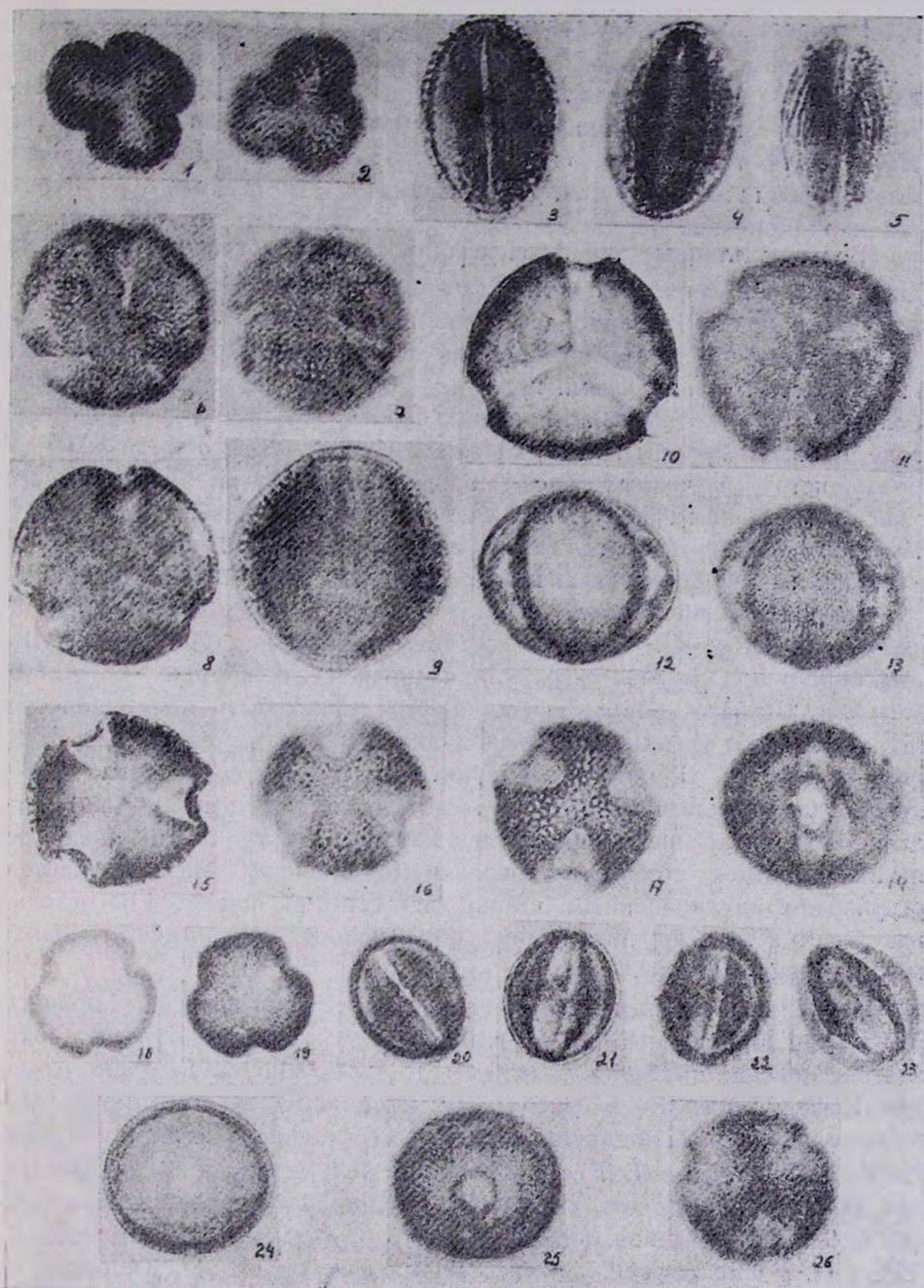
Борозды длинные, узкие, несколько прикрытые с боков складками сэкзины. В центре борозд слегка намечена небольшая округлая проростковая поровидная зона. Мембраны апертур гладкие.

Спородерма покровная, струйчатая, в мезокольпумах струйчато-сетчатая, отдельные скульптурные элементы имеют тенденцию к меридиональному расположению. Вокруг апертур струйчатые элементы распадаются на отдельные участки, образованные слившимися головками столбиков.

Размеры пыльцевых зерен: длина—46,5, ширина—29,6, диаметр апокольпиума—5,1 мк, ширина мезокольпиума—13,3, диаметр поровидной зоны—7,4 мк. Толщина слоев спородермы: сэкзины—2,2 мк (экт.—1,0 мк, энд.—0,7 мк, базо.—0,5 мк), нэкзины—0,7 мк, нитилы—0,3 мк.

Изученный образец: Азия (Р. С.).

Таблица I



1-5 *Crawfordia angustata* Clarke.; 6-9 *Gentiana amarella* L.; 10-14 *Gentiana acaulis* L.; 15-17 *Gentiana pontica* Solt.; 18-23 *Gentiana macrophylla* Pall.; 24-26 *Ixanthus viscosus* (Ait.) Griseb.

Род *Gentiana Tournef.* (Табл. I, рис. 6—23)

Распространение: умеренные зоны северного и южного полушарий.

Пыльцевые зерна эллипсоидальные (*G. axillaris*, *G. gelida*, *G. asclepladea*, *G. verna*, *G. macrophylla*), сферидальные (*G. cruciata*, *G. acaulis*, *G. amarella*), сплюсненно-сферидальные (*G. umbellata*, *G. septemfida*), с полюса округлые, округло-треугольные, меридионально-3-борозднопоровидные (*G. verna*, *G. decumbens*, *G. pontica*, *G. olivieri*) или меридионально-3-борозднопоровые (*G. umbellata*, *G. styriaca*).

Борозды длинные, широкие, с клиновидно заостренными концами (*G. acaulis*, *G. styriaca*, *G. axillaris*) или короткие, с притупленными округлыми концами, плохо дифференцированные от остальной спородермы (*G. umbellata*). У *G. macrophylla* и *G. verna* борозды со сближенными, часто параллельными краями. Поры или поровидные зоны небольшие, не выходящие за пределы борозд, часто в экваториальной зоне, с боков прикрытые складками сэксины (*G. grombezewskii*). У большинства изученных видов поровидная зона в виде утонченного участка мембраны образуется за счет редукции нэксины. При обработке пыльцевых зерен ацетоллизным методом мембрана заворачивается, создавая вокруг образовавшейся апертуры подобие валика.

Спородерма покровная, сетчатая (*G. verna*, *G. pontica*, *G. acaulis*, *G. axillaris*, *G. styriaca*), сетчато-струйчатая (*G. macrophylla*, *G. cruciata*) или струйчато-гранулированная (*G. decumbens*, *G. grombezewskii*). Сетчатое покрытие спородермы может быть мелкочаечным (*G. amarella*, *G. verna*) или крупночаечным, толстостенным (*G. axillaris*, *G. styriaca*, *G. pontica*). Стенки ячеек толстостенной сетки образованы двумя рядами столбиков, часто они бывают четковидные. Иногда сетчатое строение спородермы, характерное для мезокольпиев пыльцевых зерен, в области апокольпиев и вокруг борозд становится струйчато-гранулированным, стенки ячеек сетки распадаются на отдельные участки типа крупных гранул, образованных слившимися головками столбиков сэксины.

Изученные образцы: *G. asclepladea* L. Дорогобычская область, 29893, Э. Габриэлян (ERE). *G. scabra* Vge. Амурская область, окр. Благовещенска, 25506, V. Vassiliev (ERE). *G. septemfida* Pall. Армения, Кафан, 83847, В. Аветисян, (ERE). *G. gelida* M. B. Армения, Кировакан, 34921, А. Федоров, (ERE). *G. cruciata* Армения, Кафан, 93266, В. Аветисян, (ERE). *G. olivieri* Griseb. Армения, Веди, Боз-Бурун, 60572, А. Ахвердов, (ERE). *G. decumbens* Казахстан, Тарбагатай, 26999, Е. Степанов, (ERE). *G. macrophylla* Pall. Иркутск, 4401, (ERE). *G. grombezewskii* Kusnez. Наманган, 10729, О. Кнорринг и Т. Коко, (ERE). *G. acaulis* L. Герцеговина, 4381, Baenitz, (ERE). *G. verna* Армения, Запгезур, 87704, П. Гамбарян, (ERE). *G. verna* ssp. *pontica* Армения, Севан, 9277, Кара-Мурза, (ERE). *G. pontica* Soft. Гегамский хребет, 92389, Т. Попова, (ERE). *G. axillaris* Reichenb. Армения, Мегри, В. Аветисян, 77664, (ERE). *G. amarella* L. Tatrj

(в мк)

Вид	Размеры пыльцевых зерен					Толщина слоев спородермы				
	длина	ширина	диаметр пор	апоколь- пиум	мезоколь- пиум	сэкзина			нэкзина	интина
						экт—	энд—	базо—		
<i>G. asclepladea</i>	31,8	29,2	4,9	6,2	18,2	0,3	0,6	0,3	0,8	0,5
<i>G. scabra</i>	33,0	29,1	4,9	8,0	14,5	0,5	0,7	0,3	0,6	0,5
<i>G. septemfida</i>	32,9	33,0	4,5	8,1	18,0	0,4	0,8	0,3	0,7	0,6
<i>G. gellda</i>	43,3	30,3	5,9	6,7	9,7	0,4	0,9	0,3	1,1	0,5
<i>G. cruciata</i>	32,5	32,6	6,3	6,0	18,5	0,4	1,3	0,5	0,7	0,4
<i>G. olivieri</i>	35,3	34,3	6,0	9,6	23,3	0,5	1,1	0,4	0,9	0,5
<i>G. decumbens</i>	40,5	36,8	6,9	9,3	19,7	0,5	0,6	0,3	0,7	0,4
<i>G. macrophylla</i>	41,4	25,2	4,2	8,1	10,1	0,3	0,5	0,3	1,0	0,5
<i>G. grombczewskii</i>	42,8	28,5	4,5	8,8	11,1	0,5	0,7	0,2	0,7	0,4
<i>G. acaulis</i>	40,2	44,2	9,8	8,3	25,5	1,0	0,8	0,6	0,8	0,5
<i>G. verna</i>	47,1	20,2	6,9	6,7	11,7	0,5	0,7	0,3	0,6	0,4
<i>G. verna ssp. pontica</i>	39,6	31,7	5,9	10,4	12,3	0,6	0,7	0,4	0,7	0,4
<i>G. pontica</i>	38,2	34,3	7,3	10,8	15,0	0,9	0,6	0,6	0,9	0,3
<i>G. axillaris</i>	43,1	38,7	4,2	9,3	18,4	0,6	1,0	0,4	0,9	0,5
<i>G. amarella</i>	49,7	49,6	6,7	11,9	33,0	0,6	0,8	0,3	1,1	0,4
<i>G. styrliaca</i>	51,1	52,0	11,1	14,5	34,5	0,7	0,9	0,3	1,0	0,5
<i>G. campestris</i>	41,3	45,1	10,5	15,9	32,3	1,1	0,7	0,8	0,7	0,4
<i>G. umbellata</i>	39,5	42,5	12,0	16,8	27,5	0,8	0,7	0,5	1,5	0,7

Occid. 29889, S. Krzemieniowski (ERE). *G. styrliaca* Wettst. 4413, O. Krebs, (ERE). *G. campestris* L. Закарпатье, Раховский р-он, 29886, Э. Габриэлян, (ERE). *G. umbellata* M. В. Армения, Нор-Баязет, 74417, O. Zedelmejer (ERE).

Род *Ixanthus* Griseb. (табл. I, рис. 24—26)

I. viscosus (Ait.) Griseb.

Распространение: Канарские острова.

Пыльцевые зерна сплюсненно-сфероидальные, с полюса округло-треугольные, меридионально-3-борозднопоровые (3-зонокольпоратные).

Борозды длинные, широкие, на концах притупленные, плохо дифференцированные от остальной спородермы. Пора округлая, не выходит за пределы борозд, с небольшим нэкзинным утолщением по краю. Мембрана апертур гранулированная. Вокруг борозд имеется утонченная зона спородермы, образованная за счет редукции эндосэкзины.

Спородерма покровная, струйчато-сетчатая, мелкочаеистая. Стенки ячеек сетки образованы одним рядом столбиков. Вокруг борозд стенки ячеек распадаются на отдельные гранулы.

Размеры пыльцевых зерен: длина—33,0, ширина—18,9, диаметр апокольпиума—10,0 мк, ширина мезокольпиума—25,4, диаметр поры—7,9 мк. Толщина слоев спородермы: сэкзины—1,6 мк, (экт.—0,3, энд.—0,9, базо.—0,4 мк), нэкзины—1,0, интины—0,5 мк.

Изученный образец: Canara, (LE).

Род *Pleurogyna* Eschgsch. (табл. II, рис. 1—7)

Распространение: умеренные области Европы и Северной Америки.

Пыльцевые зерна сплюсненно-сферондальные, с полюса округло-треугольные, меридионально-3-борозднопоровые (*P. rotata*—экваториально-3-поровые).

Борозды у всех изученных видов в состоянии редукции (особенно у *P. rotata*, где по краям поры отмечены лишь небольшие участки, слабо напоминающие борозду). Поры хорошо развиты, окружены валиком в виде воротничка. Мембрана борозд и пор тонкогранулированная. Лучше всего борозда развита у *P. labahniana*.

Спородерма покровная, гранулированная: у *P. rotata* и *P. carinthiaca*—мелкогранулированная, у *P. labahniana*—крупногранулированная, где отдельные гранулы образованы из слившихся головками столбиков. Сэкина по толщине в 1,5 раза превышает экзину.

(в мк)

Вид	Размеры пыльцевых зерен					Толщина слоев спородермы				
	длина	ширина	диаметр пор	апоколь-пуп	мезоколь-пуп	сэкина			пекзина	интина
						экт—	энд—	базо—		
<i>P. rotata</i>	31,5	35,3	11,7	8,0	24,7	0,6	0,7	0,4	0,9	0,5
<i>P. labahniana</i>	40,5	37,3	11,0	10,0	27,0	0,8	0,8	0,3	0,6	0,4
<i>P. carinthiaca</i>	28,5	31,2	7,8	11,0	19,4	0,6	0,7	0,3	1,0	0,4

Изученные образцы: *P. rotata* (L.) Eschsch. Тибет, (LE). *P. carinthiaca* (Wulf.) Griseb. Таджикистан, Кнорринг, (LE). *P. labahniana* Vatke, Мадагаскар, (LE).

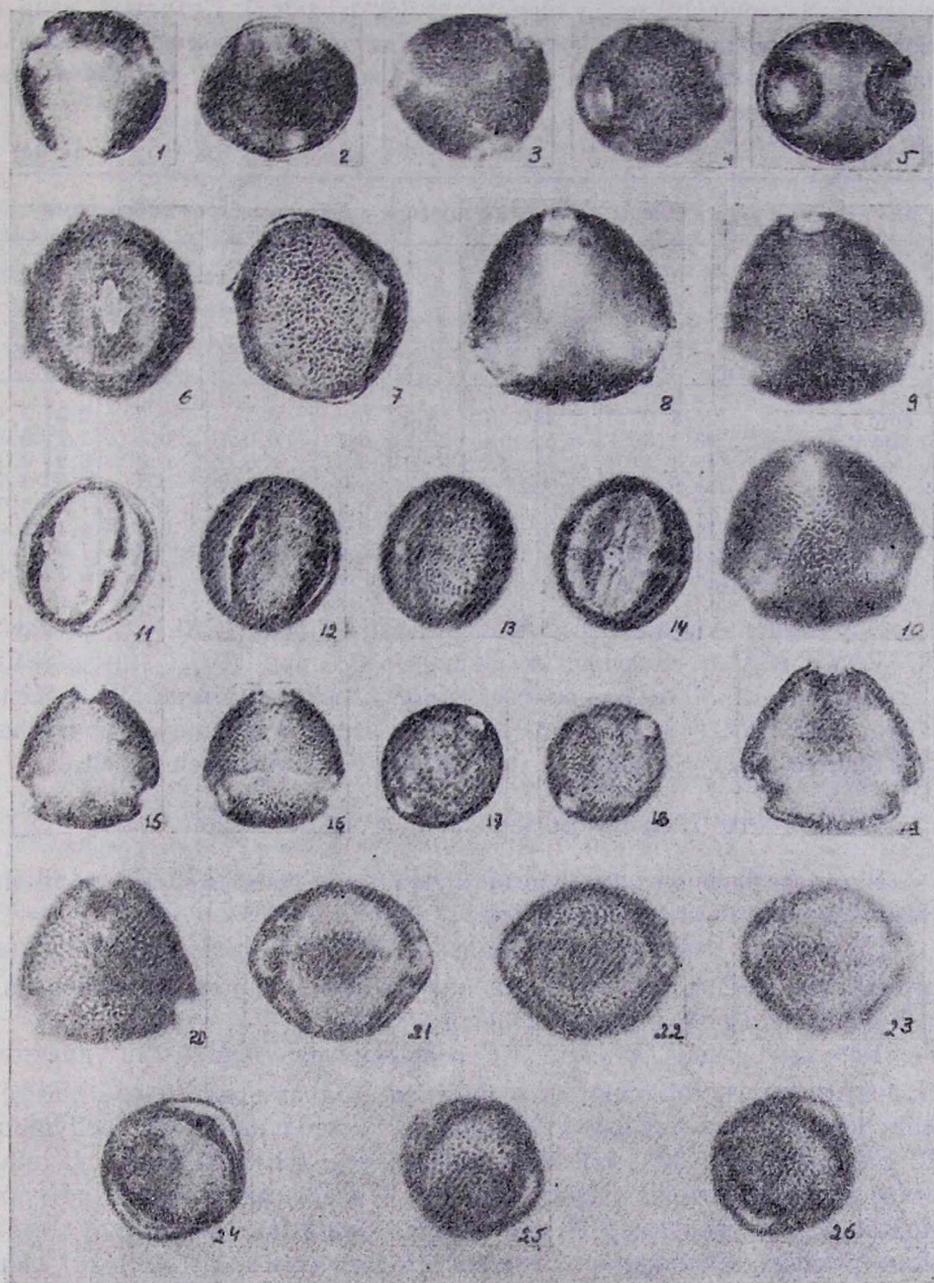
Род *Swertia* L. (табл. II, рис. 8—18)

Распространение: Европа, Азия, Америка и Африка.

Пыльцевые зерна эллипсоидальные (*S. connata*, *S. javanica*), сферондальные (*S. punctata*, *S. tetrapetala*), сплюсненно-сферондальные (*S. cordata*, *S. diluta*, *S. purpurescens*), с полюса округлые (*S. punctata*, *S. diluta*), округло-треугольные (*S. cordata*, *S. tetrapetala*, *S. purpurescens*), меридионально-3-борозднопоровые (3-зонокольпоратные).

Борозды длинные, узкие, с ровными сближенными краями (*S. punctata*, *S. perrenis*) или широкие, клиновидно-заостренные (*S. cordata*, *S. javanica*). У *S. tetrapetala*, *S. purpurescens* борозды широкие, короткие, с тенденцией к редукции. Поры хорошо выражены, округлые, без окаймляющего их валика, иногда несколько вытянутые в меридиональном направлении. Мембраны апертур гладкие (*S. perrenis*, *S. connata*) или мелкогранулированные (*S. purpurescens*, *S. tetrapetala*).

Таблица II



1—5 *Pleurogyna rotata*; 6—8 *Pleurogyna labahlana* Vothke; 8—10 *Swertia javanica* Bl.; 11—14 *Swertia connata* F. et M.; 15—18 *Swertia cordata* Clarke; 19—23 *Halenia brevicornis* (H. B. K.) Don; 24—26 *Halenia collettii* (Sm.) Griseb.

Спородерма покровная, мелкогранулированная (*S. punctata*, *S. purpurescens*), струйчато-гранулированная (*S. javanica*). Сетчатый узор в области апокольпиумов и вокруг борозд часто распадается на отдельные скульптурные гранулы, постепенно мельчающие. Слон сэкзины несколько толще нэкзины.

(в мк)

Вид	Размеры пыльцевых зерен					Толщина слоев спородермы				
	длина	ширина	диаметр пор	апокольпиум	мезокольпиум	сэкзина			нэкзина	инина
						экт—	энд—	базо—		
<i>S. cordata</i>	25,8	27,6	7,3	6,2	18,6	0,3	0,5	0,2	0,5	0,3
<i>S. javanica</i>	43,3	39,1	6,5	10,6	26,2	0,7	0,9	0,5	1,7	0,5
<i>S. punctata</i>	40,4	38,0	12,7	2,6	32,0	0,4	0,6	0,3	0,9	0,6
<i>S. connata</i>	33,8	29,5	5,0	7,1	12,4	0,3	0,5	0,3	0,9	0,5
<i>S. perrennis</i>	32,3	36,0	8,6	5,0	24,3	0,4	0,5	0,5	1,0	0,6
<i>S. diluta</i>	35,2	37,4	6,3	9,9	18,9	0,4	0,6	0,4	1,1	0,4
<i>S. tetrapetala</i>	34,8	36,7	5,3	9,3	25,0	0,5	0,5	0,3	1,0	0,5
<i>S. purpurescens</i>	34,0	36,5	7,6	9,0	28,9	0,3	0,5	0,2	0,7	0,4

Изученные образцы: *S. cordata* Clarke—Tibet, (CAL). *S. javanica* Bl—Jawa, (CAL). *S. punctata* Baumg.—Кубань, 1907, Busch (LE). *S. connata* F. et M. — Семиреченская обл., Джунгар Алатау, Б. А. Федченко, 1908, (LE). *S. perrennis* L. — Хр. Тарбагатай, пер. Уш-Бугак, Е. Степанов (LE). *S. diluta*, *S. tetrapetala*, *S. purpurescens* Wall.

Род *Halenia* Borkh (табл. II, рис. 19—26)

Распространение: умеренные полярные и высокогорные области Европы, Азии и Северной Америки.

Пыльцевые зерна эллипсоидальные (*H. rothrockii*), сфероидальные (*H. brevicornis*, *H. deflexa*), с полюса треугольные, меридионально-З-борозднопоровые (З-зонокольпоратные).

Борозды узкие, длинные, с ровными параллельными краями (*H. logicorum*, *H. rothrockii*) и округлыми концами или слабо дифференцированные от остальной спородермы с тенденцией к редукции (*H. brevicornis*, *H. deflexa*). В первом случае (*H. logicorum*, *H. rothrockii*) поры выражены значительно хуже и не имеют такого четкого очертания, как, например *H. brevicornis*. Мембрана апертур у всех видов гладкая. Спородерма сетчатая (*H. brevicornis*, *H. deflexa*) или крупногранулированная (*H. logicorum*, *H. rothrockii*). И в том и в другом случае апокольпиумы и зоны вокруг борозд гранулированные, причем гранулы значительно мельче, чем в мезокольпиумах.

Изученные образцы: *H. brevicornis* (H. B. K.) Don—Mexico, (LE). *H. deflexa* (Sm.) Griseb.—Plantae exsiccae Grayanae, (LE). *H. logicorum* M. et G.—Mexico, (LE). *H. rothrockii* Gray—Mexico, (LE).

(в мк)

Вид	Размеры пыльцевых зерен					Толщина слоев спородермы				
	длина	ширина	диаметр поп	апоколь- пуч	мезоколь- пуч	сэкзина			пэкзина	интина
						экт—	энд—	базо—		
<i>H. brevicornis</i>	33,2	38,0	8,5	10,5	26,1	0,7	0,8	0,3	0,6	0,4
<i>H. deflexa</i>	28,2	34,0	7,0	9,3	22,1	0,7	1,0	0,3	0,7	0,3
<i>H. logicornum</i>	37,0	39,0	7,3	16,0	21,0	0,8	1,0	0,4	1,3	0,4
<i>H. rothrockii</i>	37,9	34,8	6,3	11,7	18,7	0,5	0,6	0,3	0,8	0,4

Армянский педагогический институт
им. Х. Абовяна

Поступило 12.II 1976 г.

Վ. Շ. ԱՂԱՐԱԲՅԱՆ, Կ. Թ. ԹՈՒՄԱՆՅԱՆ

GENTIANACEAE ԸՆՏԱՆԻՔԻ ՊԱԼԻՆՈՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՆՅՈՒԹԵՐԸ (ԵՆԹԱՏՐԻԲԱ
GENTIANINAE). III

Ա մ փ ո փ ու մ

Հոդվածում տրված են բողբոջիների ընտանիքի Gentianinae ենթատրիբայի պալինոմորֆոլոգիական ուսումնասիրության արդյունքները: Նշված ենթատրիբայի մեջ են մտնում կարևորագույն ցեղեր *Gentiana*, *Swertia*, *Halenia*, որոնք ներկայացված են տեսակների մեծ թվով: Մաղկափոշու ուսումնասիրությունը հաստատեց նրանց պալինոմորֆոլոգիական հետերոմորֆոթյունը: