

УДК 581.33

МАТЕРИАЛЫ К ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОМУ ИЗУЧЕНИЮ
АРМЯНСКИХ ЛЮТИКОВ

В. Ш. АГАБАБЯН, С. С. МКРТЧЯН

В статье приведены данные палиноморфологического исследования 13 видов лютиков, произрастающих в Армении. Установлено, что многие из изученных видов обладают выраженным полиморфизмом. Полученные данные могут оказаться весьма полезными при выяснении таксономического положения отдельных видов в системе.

Род *Ranunculus* L. охватывает свыше 500 видов, произрастающих по всему земному шару, преимущественно в северном полушарии. Это многолетние и однолетние травы, представленные во флоре Армении большим числом полиморфных видов [1—3].

Лютиковые относятся к примитивным покрытосеменным с чрезвычайно пластичным типом пыльцы. Здесь можно проследить все более или менее четкие переходы от одного морфологического типа к другому, эволюцию слоев спородермы и т. д. [4—9]. Эти изменения коррелятивно связаны с такой же пластичностью других органов (например, нектарников, частей околоцветника и т. д.) [10]. Изучение такого полиморфного рода, каким является род *Ranunculus*, представляет особый интерес как с палиноморфологической, так и палиносистематической точек зрения. Дело в том, что в разное время и разными авторами делались многочисленные попытки разбивки этого рода на ряд более мелких. В разное время из него выделялись роды *Ficaria*, *Batrachium*, *Buschia*, которые принимались либо отвергались последующими исследователями. До сих пор нет твердого мнения относительно объема и видового состава рода *Ranunculus*. Особенно это бросается в глаза при исследовании кавказских, в частности армянских, лютиков, среди которых полиморфизм особенно сильно выражен. Эти соображения подтолкнули нас на исследование данной группы, так как даже в сравнительно недавно вышедших «Флоре Армении» и «Флоре Еревана» нашли отражение эти спорные положения [2, 3].

Материал и методика. Нами изучалась пыльца 13 видов рода *Ranunculus*, произрастающих на территории АрмССР. Материал был получен из гербария Института ботаники АН АрмССР, обработан упрощенным ацетолизным методом Аветисян [11] и методом окрашивания основным фуксином Смольяниновой и Голубковой [12], документирован микрофотографиями, выполненными при 7×100 с последующим 5× увеличением, а также снимками, сделанными на сканирующем микроскопе «Свискан» в Ботаническом институте им. Комарова АН СССР.

Секция *Chrysanthe*

R. герrens L.—Пыльцевые зерна меридионально—2-3-4-бороздные, борозднопоровые, многопоровые, сфероидальные, с полюса округлые; диаметр 52,5 мкм. Борозды и поры отличаются не только морфологическим разнообразием, но и своим пространственным расположением от меридионального до глобального. Борозды часто сливаются концами. Края борозд ровные, ширина борозды (у 3-бороздных) 3,4 мкм. Мембрана борозд и пор по центру гранулирована сравнительно крупными гранулами. Скульптура поверхности пыльцевого зерна густо гранулирована, отдельные гранулы часто сливаются. Слои спородермы хорошо выражены. Экзина толстая, четко дифференцированная на отдельные слои. Эктосэкзина, головки которой вместе с тегиллюмом образуют гранулы на поверхности пыльцевого зерна, подстилается столбиковым слоем эндосэкзины, которая образует основную толщу экзины. Нэкзина значительно тоньше экзины, однородная. Толщина слоев спородермы: эктосэкзины 0,2 мкм, эндосэкзины 0,2 мкм, базосэкзины 0,2 мкм, нэкзины 0,4 мкм, интины 0,5 мкм (табл. I, 1-6).

Исследованный образец: Степанаван, «Оран-Лори», берег озера, 1933, А. Тахтаджян, № 20429, (ERE).

Произрастает по берегам рек, ручьев, канав, на болотистых и влажных местах до среднего пояса.

Примечание: размеры пыльцевого зерна приведены для меридионально-трехбороздного типа, они могут существенно отличаться от зерен других типов.

R. caucasicus M B.—Пыльцевые зерна 3-бороздные, почти сфероидальные, с полюса округлые. Борозды длинные, широкие, края их ровные, концы заостренные. Мембрана борозд покрыта редко разбросанными крупными гранулами. Поверхность пыльцевого зерна густо гранулирована крупными гранулами. Спородерма с четко выраженными слоями, столбчатая. Экто- и базосэкзина значительно уступают по толщине столбчатому слою эндосэкзины. Нэкзина и интина примерно одной толщины, однородные (табл. I, 7-14).

Пыльцевые зерна из разных местообитаний довольно сильно отличаются размерами.

(в мкм)

Вид	Полярная ось	Экваториальный диаметр	Мезокольпум	Апокольпум	Ширина борозды	Толщина слоев спородермы				
						эктосэкзина	эндосэкзина	базосэкзина	нэкзина	интина
<i>R. caucasica</i>	36,4	43,0	9,6	5,5	7,2	0,2	1,2	0,3	0,5	0,6
<i>R. caucasica</i>	42,1	45,3	24,2	4,7	7,1	0,2	1,7	0,3	0,4	0,5

Исследованные образцы: 1. Агарак, 1948; 2. Джелал-оглы, 1922, Шелковников, 20423, (ERE).

Полиморфный вид встречается по опушкам, на лугах, в среднем и верхнем горном поясах.

R. terovensis Grossh.—Пыльцевые зерна меридионально-3-бороздные, почти сфероидальные, с полюса треугольно-округлые; полярная ось 41,0 мкм, экваториальный диаметр 39,4 мкм, отклонения от типа не встречаются. Борозды широкие, края ровные, концы закругленные; мезокольпий 21,1 мкм, ширина борозды 12,0 мкм, апокольпий 13,2 мкм. Скульптура поверхности пыльцевого зерна густогранулированная. Мембрана борозд редко, но крупногранулированная.

Спородерма толстая, четко выраженная, столбчатая. Толщина отдельных слоев спородермы: эктосэскины 0,2 мкм, эндосэскины 0,9 мкм, базосэскины 0,2 мкм, нэскины 0,7 мкм, интины 0,6 мкм (табл. I, 15-18).

Исследованный образец: АрмССР, Сиснанский р-он, 1966 г., А. Погсян, В. Манакян, № 86479, (ERE).

Произрастает на субальпийских и альпийских лугах.

R. aragazi Grossh.—Пыльцевые зерна 3-4-бороздные, почти сфероидальные, с полюса округлые; полярная ось 40,1 мкм, экваториальный диаметр 37,4 мкм. Борозды широкие, концы слегка закруглены, края неровные; мезокольпий 25,0 мкм, ширина борозды 6,7 мкм, апокольпий 9,4 мкм. Мембрана гранулирована мелкими гранулами, редко разбросанными по всей ее поверхности. Спородерма гранулирована, отдельные гранулы, сливаясь, образуют бородавки, часто похожие на мелкие шипики. Спородерма сравнительно толстая: эктосэскина 0,3 мкм, базосэскина 0,2 мкм, эндосэскина 2,5 мкм, нэскина 0,2 мкм, интина 0,7 мкм (табл. II, 1-5).

Исследованный образец: г. Арагац, р. Доли-чай, 1932 г., Е. А. и Н. А. Буш, № 21536, (ERE).

Произрастает на альпийских коврах.

Примечание: вид, морфологически близкий к *R. terovensis*, но четко отличающийся от него строением пыльцевых зерен.

R. brachylobus Boiss. et Hohen.—Пыльцевые зерна 3-бороздные, сфероидальные, с полюса треугольно-округлые. Борозды длинные, сравнительно широкие, края длинные, концы слегка закругленные. Мембрана борозд слабо гранулирована. Спородерма сравнительно толстая. Поверхность ее густо гранулирована. Гранулы крупные, бородавчатые. Слои эскины столбчатые (табл. II, 6-9).

Исследованные экземпляры: Зангезур, г. Хуступ, 1958 г., № 77925, Егорова, Еленевский; Новобаязет, Саманахач, 1927 г., Гроссгейм, № 20384, (ERE).

Произрастает близ ручьев, на влажных каменистых склонах и на лугах в альпийском поясе.

(в мкм)

Вид	Полярная ось	Экваториальный диаметр	Мезокольпум	Апокольпум	Ширина борозды	Толщина слоев спородермы				
						эктосэксина	эндосэксина	базосэксина	нэксина	интина
<i>R. brachylobus</i>	36,4	36,2	23,4	6,1	5,5	0,2	1,8	0,2	0,6	0,4
<i>R. brachylobus</i>	38,4	40,3	23,9	10,0	6,2	0,3	0,9	0,3	0,3	0,4

R. kotschyi Boiss.—Пыльцевые зерна от 2—3-бороздных до многобороздных, встречаются даже многопоровые, сфероидальные. Борозды разнообразны—от длинных и узких до коротких и широких. Мембрана как борозд, так и пор крупногранулированная. Края борозд нечеткие, концы заостренные. Пыльцевые зерна орнаментированы гранулами двух типов—крупными, сравнительно редкими, почти шиловидными и окружающими их многочисленными мелкими зернышками. Крупные шипы образованы слившимися головками столбиков и покрыты довольно толстым тегиллюмом. Слои сэксины четко выражены.

Палиноморфологически резко выраженный полиморфный тип, пыльца из разных местообитаний довольно сильно различается также своими размерами (табл. II, 10-18).

(в мкм)

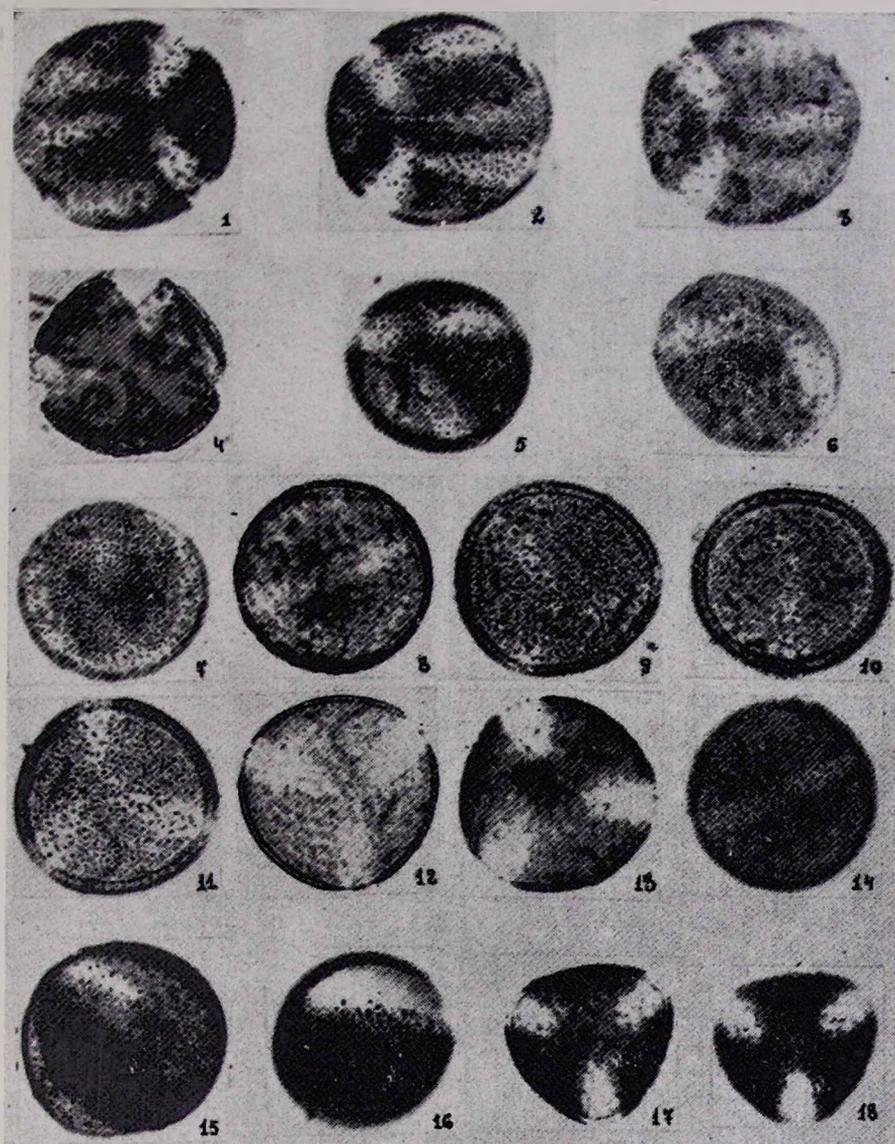
Вид	Полярная ось	Экваториальный диаметр	Мезокольпум	Апокольпум	Ширина борозды	Диаметр поры	Толщина слоев спородермы				
							эктосэксина	эндосэксина	базосэксина	нэксина	интина
<i>R. kotschyi</i>	32,5	33,8	22,5	7,3	4,5	5,0	0,2	1,2	0,3	0,4	0,5
<i>R. kotschyi</i>	27,3	22,4	14,0	18,5	4,8	—	0,3	1,1	0,2	0,6	0,6
<i>R. kotschyi</i>	36,6	35,2	—	—	3,7	—	0,2	1,6	0,2	0,4	0,3

Исследованные образцы: Джелал-оглы, на обрыве, 1920 г., Шелковников, № 20353; окр. Ереванского ботанического сада, 1940 г., Р. Карапетян, № 30790; Севан, 1930 г., О. Полянская, № 40018, (ERE).

Произрастает на сырых лугах и в садах.

Секция *Echinella*

R. arvensis L.—Пыльцевые зерна многопоровые (≈ 18), сфероидальные, диаметр пыльцевого зерна 72,6 мкм, шиловатые. Поры сравнительно крупные, диаметр 8,1 мкм. Края пор неровные, мембрана гранулированная, с редкими шипами. Общая поверхность пыльцевого зерна довольно густо покрыта мелкими шипиками конической формы с заостренными концами, при основании с небольшой бляшкой. Шипы



Т а б л и ц а I. 1—6 *R. repens* L., 7—14 *R. caucasicus* M. B., 15—18 *R. merovenis* Grossh,

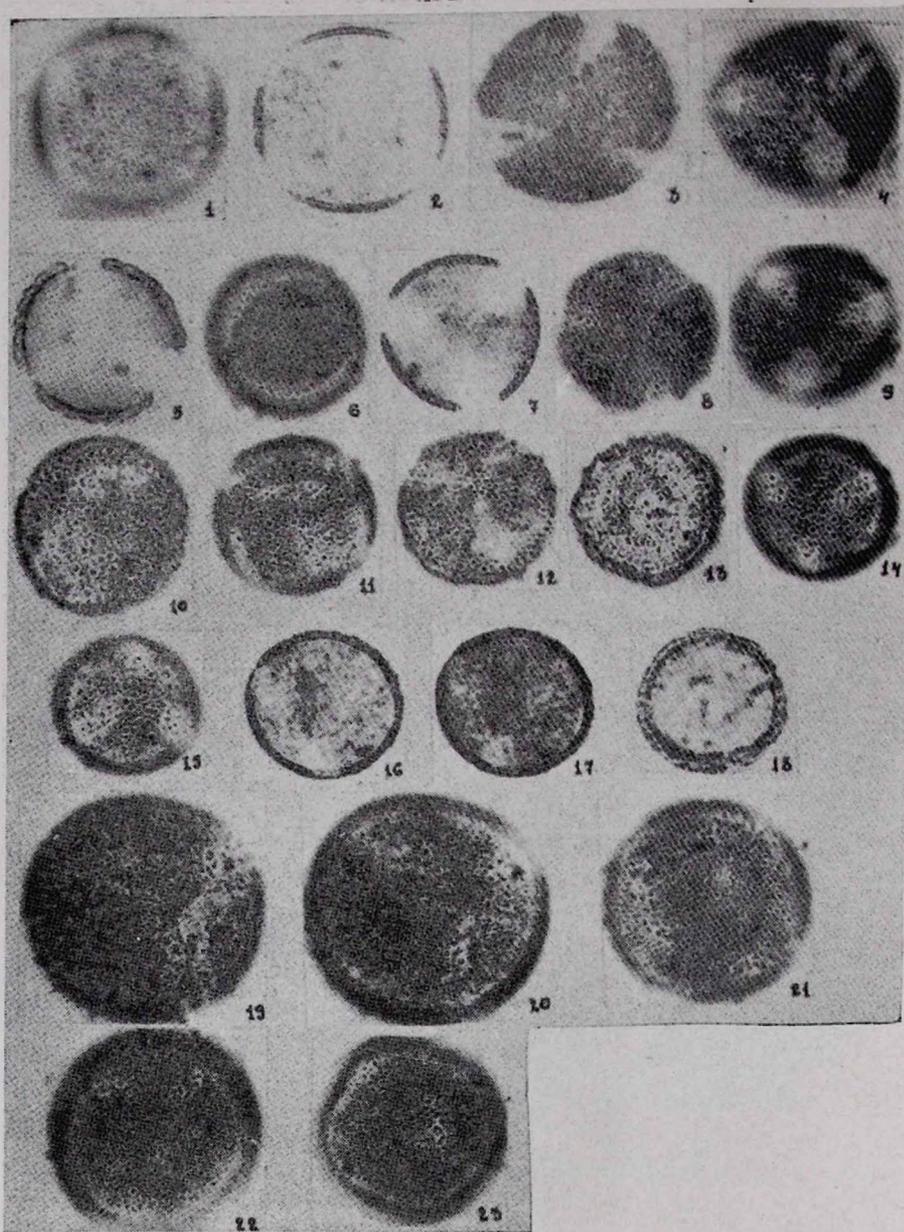


Таблица II. 1—5 *R. aragazi* Grossh., 6—9 *R. brachylobus* Boiss. et Hohen.,
 10—18 *R. kotschy* Boiss., 19—23 *R. illyricus* L.

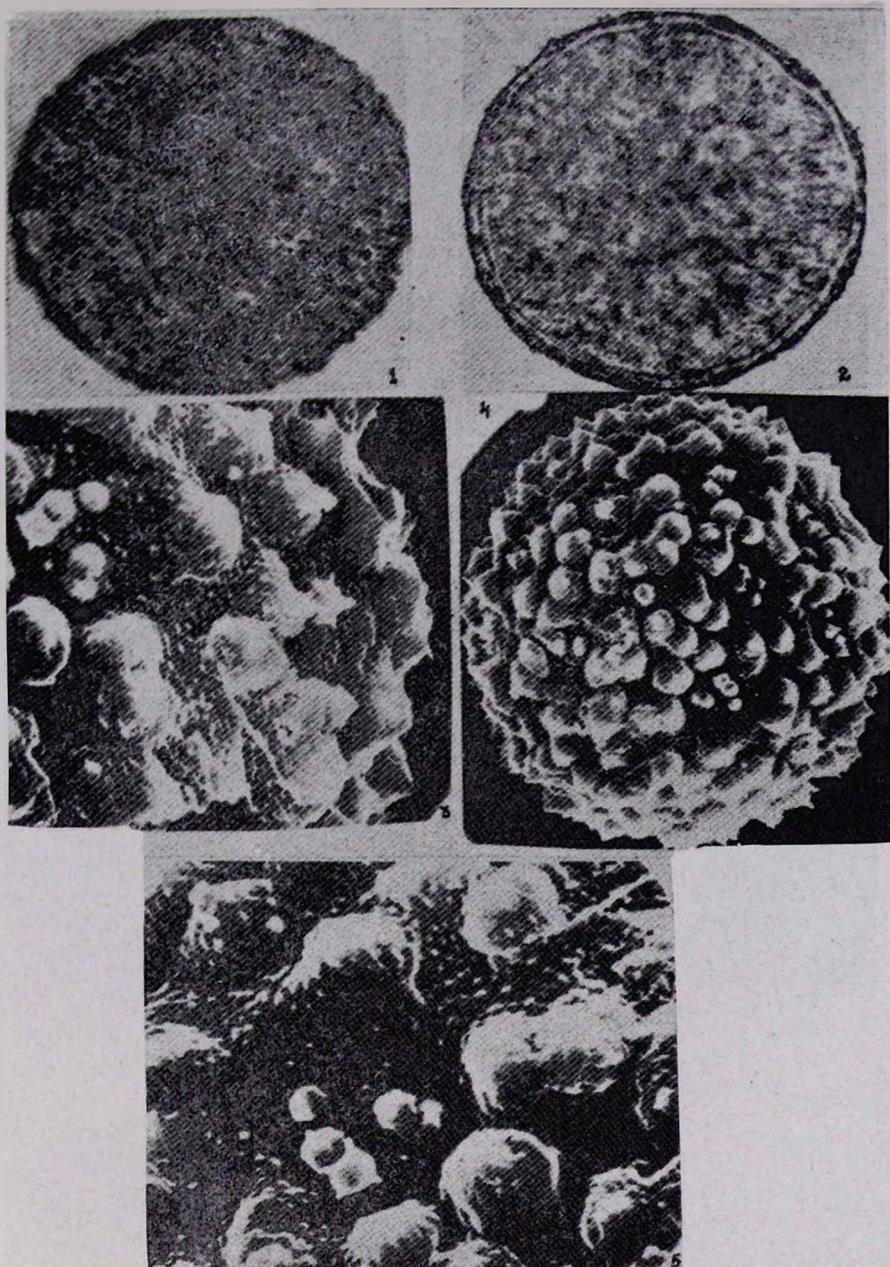


Таблица III. 1—5 *R. argensis* L., (1, 2 снимки сделаны на световом микроскопе, 3, 4, 5 — на сканирующей).

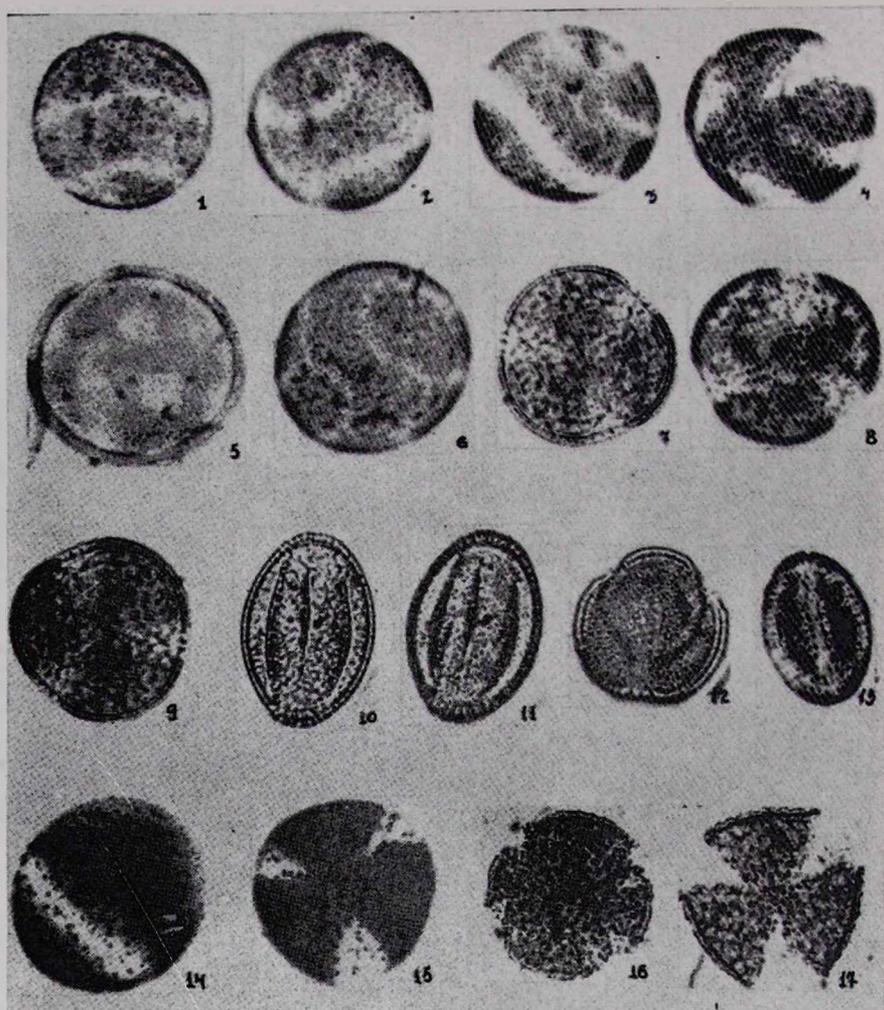


Таблица IV. 1—7 *R. lateriflorus* DC., 8—13 *R. sceleratus* L.,
 14—17 *R. trichophyllus* Chaix.

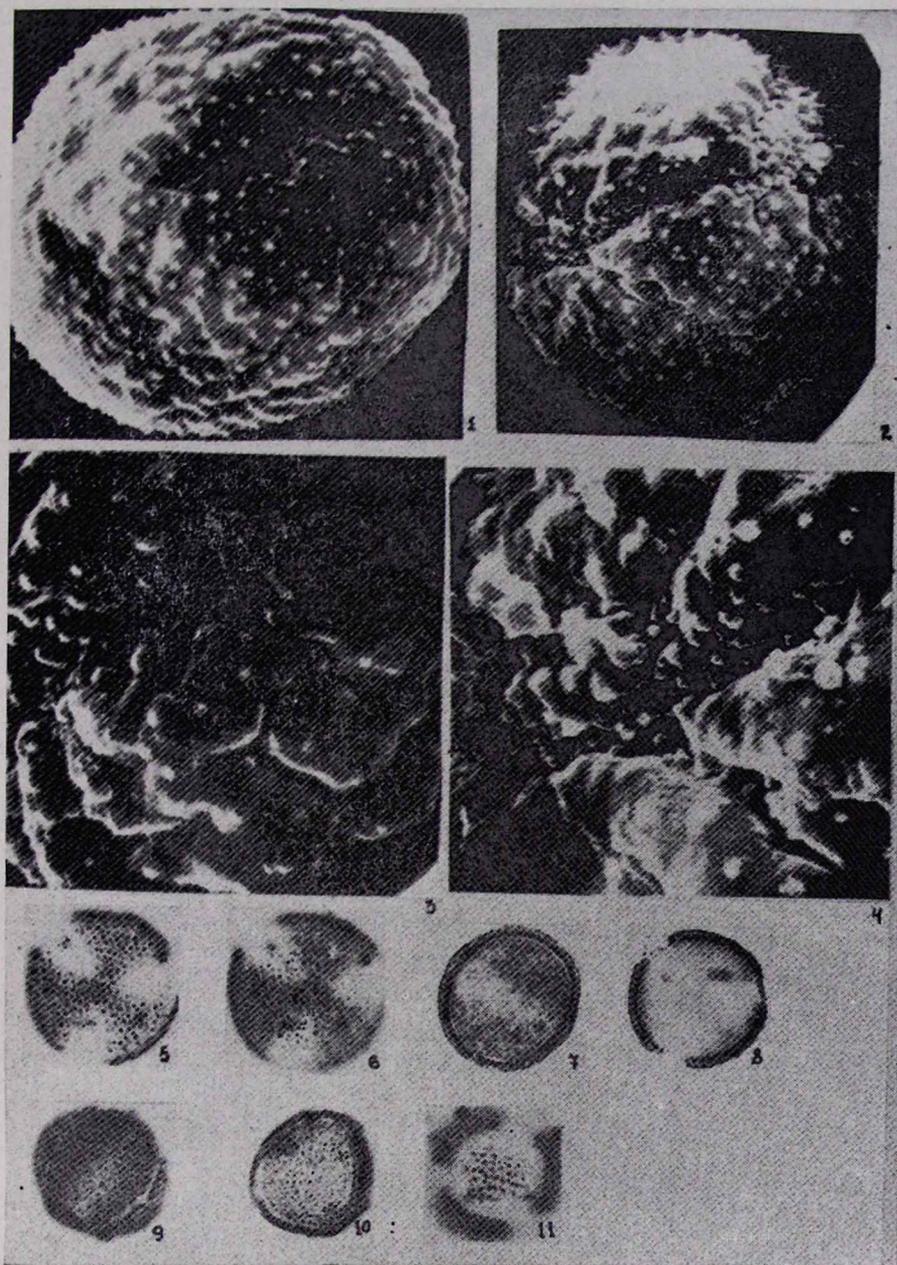


Таблица V. 1—11. *B. rionii* Lagg. = *Batrachium rionii* (Lagg.) Nym.
 (!—4 снимки сделаны на сканирующем, 5—11 — на световом микроскопе).

тегиллярного происхождения, высота 3,3 мкм. Сэкина сравнительно толстая. Межшиповое пространство гранулированное. Слои столбчатые, столбики двух типов—крупные, входящие головками в шипы, и мелкие, с редуцированными головками. Толщина слоев спородермы: эктосэкины 0,2 мкм, эндосэкины 2,8 мкм, базосэкины 0,2 мкм, нэкины 1,0 мкм, интины 0,8 мкм (табл. III, 1-5).

Исследованный образец: Котайкский район, 1960 г., Галстян, (ERE).

Произрастает на влажных местах, по берегам и в посевах, до среднего горного пояса.

Секция *Ranunculastrum*

R. illyricus L.—Пыльцевые зерна от зонокольчатых до панкольчатых, в основном многобороздные (12—14 борозд), но встречаются и 3-4-бороздные, сфероидальные, диаметр пыльцевого зерна 40,0 мкм, причем отличаются большим разнообразием—от очень крупных до сравнительно мелких (стерильных). Борозды сравнительно короткие, широкие, но встречаются и длинные, края их ровные, концы слегка закругленные, ширина до 3,7 мкм. Мембрана борозд редикогранулированная. Общая поверхность пыльцевого зерна густо гранулирована крупными гранулами. Сэкина сравнительно толстая, четко выраженная, столбчатая: эктосэкина 0,2 мкм, эндосэкина 1,6 мкм, базосэкина 0,2 мкм, нэкина 0,5 мкм, интина 0,5 мкм (табл. II, 19-23).

Исследованный образец: Гегамский хребет, с. Елиджа, 1969 г., Попова, № 92397, (ERE).

Произрастает в степях, среди степных кустарников, иногда на полях.

Секция *Flammula*

R. lateriflorus DC.—Пыльцевые зерна от меридионально-3-бороздных до многобороздных и многопоровых, сфероидальные. Борозды длинные, узкие, часто опоясывающие пыльцевое зерно. Края борозд ровные, концы закругленные. Мембрана борозд и пор гранулированная. Гранулы борозд и мембраны однотипные. Спородерма густогранулированная. Гранулы сравнительно крупные. Сэкина сравнительно толстая, слои выражены четко. Эктосэкина образована гранулами, покрытыми тегиллюмом, эндосэкина толстая, столбчатая (табл. IV, 1-7).

Образцы из разных местобитаний довольно хорошо различаются своими размерами.

(в мкм)

Вид	Диаметр пыльцевого зерна	Ширина борозды	Диаметр поры	Толщина слоев спородермы				
				эктосэкина	эндосэкина	базосэкина	нэкина	интина
<i>R. lateriflorus</i>	38,3	3,1	—	0,2	0,8	0,2	0,5	0,5
<i>R. lateriflorus</i>	40,3	—	5,8	0,2	0,7	0,2	0,6	0,8

Исследованные образцы: АрмССР, Азизбековский р-он, с. Сараван, оз. АР-Ярган, на болотах, 1973 г., Барсегян: Басаргечар, оз. Севан, Айрум, близ села Аштал, 1923 г., Гроссгейм, (ERE).

Произрастает на влажных местах, по берегам рек и в среднем горном поясе.

Секция *Hecatonla*

R. sceleratus L.—Пыльцевые зерна 3-бороздные, эллипсоидальные, с полюса треугольно-округлые: полярная ось 34,6 мкм, экваториальный диаметр 28,4 мкм. Борозды широкие, края неровные, концы пригупленные. Мембрана борозд гранулированная; мезокольпиум 19,7 мкм, апокольпиум 6,7 мкм, ширина борозды 16,1 мкм. Общая поверхность пыльцевого зерна густо гранулирована крупными гранулами. Сэкзина четко выражена, столбчатая. Интина проходит тонким слоем. Эктосэкзина 0,3 мкм, эндосэкзина 1,1 мкм, базосэкзина 0,3 мкм, нэкзина 0,5 мкм, интина 0,6 мкм (табл. IV, 8-13).

Исследованный образец: Басаргечар, Цовик, 1965 г., (ERE).

Встречается на заболоченных местах, по берегам рек.

Секция *Batrachium*

R. trichophyllus Chaix.—Пыльцевые зерна в основном 3-бороздные, но встречаются 2-, 4- (и более)бороздные, почти сфероидальные; полярная ось 41,0 мкм, экваториальный диаметр 40,3 мкм. Края борозд ровные, концы слегка закругленные. Мембрана борозд по краю покрыта крупными, почти шиповатыми гранулами. Мезокольпиум 28,8 мкм, апокольпиум 36,9 мкм, ширина борозды 7,1 мкм. Общая поверхность пыльцевого зерна покрыта шипиками. Сэкзина выражена хорошо, столбчатая; эктосэкзина 0,2 мкм, эндосэкзина 1,6 мкм, базосэкзина 0,3 мкм, нэкзина 0,4 мкм, интина 0,5 мкм (табл. IV, 14-17).

Исследованный образец: АрмССР, Азизбековский район, по дороге Егегнадзор—Джермук, 1967 г., Тахтаджян, Галстян, № 101710, (ERE).

Распространен в стоячих и медленно текущих водах, до верхнего горного пояса.

R. giopii Lagg.—Пыльцевые зерна 3-бороздные, сфероидальные, с полюса треугольно-округлые; полярная ось 28,2 мкм, экваториальный диаметр 32,2 мкм. Борозды сравнительно длинные, широкие, края ровные, концы закругленные. Мембрана гранулированная, нэкзина под апертурой слегка утолщена. Мезокольпиум 14,9 мкм, апокольпиум 7,2 мкм, ширина борозды 5,4 мкм. Поверхность пыльцевого зерна бородавчато гранулирована. Между многочисленными мелкими гранулами разбросаны более редкие бородавки. Слои сэкзины столбчатые. Столбчатость выражена хорошо. Покров довольно толстый и бородавки, очевидно, образуются за его счет. Эктосэкзина 0,2 мкм, эндосэкзина 0,4 мкм, базосэкзина 0,2 мкм, интина 0,3 мкм (табл. V, 1-11).

Исследованный образец: Занга, 1939, А. Федоров, (ERE).

Произрастает в стоячих и медленно текущих водах.

Изученные пыльцевые зерна 13 видов рода *Ranunculus* принадлежат к 6 секциям. При этом выяснилось, что некоторые виды отличаются широким полиморфизмом в строении пыльцевых зерен. Особенно интересен представитель секции *Chrysanthe*, широко распространенный во флоре Армении *R. геренс*. Пыльцевые зерна этого вида могут принадлежать почти ко всем морфологическим типам, от зонокольчатных до панпоратных. Интересно, что относящийся к этой же секции морфологически весьма полиморфный вид *R. caucasica* палинологически оказался однородным. Широко представленный во флоре Армении представитель секции *Echinella*—*R. arvensis* по строению панпоратных пыльцевых зерен стоит особняком. Это особенно интересно, если учесть, что в свое время делались попытки выделения этой секции *Echinella* в отдельный подрод *Pachyloma* Ovcz. [5]. Очень интересен в палиноморфологическом отношении *R. illyricus*, относящийся к секции *Ranunculastrum*, пыльцевые зерна которого отличаются крайним разнообразием. Интересно отметить, что типовое разнообразие пыльцевых зерен у *R. illyricus* зачастую встречается в пределах одного цветка. Очевидно, полиморфизм, характерный для этого вида в целом, не может служить основанием для выделения из него новых видов.

Секции *Flammula*, *Hecatonia* и *Batrachium* отличаются сравнительно однородной пылью, не выходящей за пределы меридионально-3-4-бороздного типа.

Армянский педагогический институт им. Х. Абовяна

Поступило 15.VII 1977 г.

ԳՈՐՏՆՈՒԿ ԳԵՂԻ ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ
ՓՈՇԵՆՆԱՏԻՎՆԵՐԻ ՊԱԼԻՆՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՅԻ ՄԱՍԻՆ

Վ. Շ. ԱԳԱԲԱԲՅԱՆ, Ս. Ս. ՄԿՐՏՉՅԱՆ

Հոդվածում բերվում են հայկական գորտնուկ ցեղի 13 տեսակների փոշեհատիկների ուսումնասիրության արդյունքները, որոնք ստացվել են լույսալին և էլեկտրոնային մանրադիտակների վրա:

Material on palynomorphological study of Armenian buttercups

V. S. Agababyan, S. S. Mkrtchyan

The data of palynomorphological studies of 13 species of Armenian buttercups are given in the paper. It is ascertained that many of the studied species have a strongly pronounced polymorphism. The obtained data may be very useful in clearing up the taxonomical state of separate species in the system.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Овчинников Г. Н. Флора СССР, 7: 475, Л., 1937.
2. Тахтаджян А. Л. Флора Армении I, сем. Ranunculaceae, Ереван, 1964.

3. Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972.
4. Аветисян Е. М. Изв. АН АрмССР, 8(6), 101—104, 1955.
5. Агабабян В. Ш. Пыльца примитивных покрытосеменных. Ереван, 1973.
6. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy, Stockholm, 1952.
7. Kumasawa M. Jap. Journ. Bot. 8(1), 1936.
8. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae, I, 1963.
9. Wodehouse R. P. Pollen grains in the identification and classification of plants. VII. The Ranunculaceae. Bull. Torrey Bot. Cl. 63, 495—514, 1936.
10. Аветисян Е. М., Иванова А. В. Изв. АН АрмССР, 6, 9, 1953.
11. Аветисян Е. М. Бот. журн., 35, 4, 1950.
12. Смольянинова А. А. и Голубкова В. Ф. ДАН СССР, 75, 1, 1950.