

О ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ СЕМЕЙСТВА GENTIANACEAE s. l.

В. Ш. АГАБАБЯН, К. Т. ТУМАНЯН

Приведена палиноморфологическая характеристика семейств Gentianaceae и Menyanthaceae. Выделены палиноморфологические типы, характерные для этих семейств, приведена их оценка с таксономической точки зрения.

*Ключевые слова:* горечавковые, пыльцевые зерна, палиноморфология, спородерма, апертура.

Обширное семейство Gentianaceae s. l. (включая Menyanthaceae) насчитывает свыше 1000 видов. Оно широко распространено по всему земному шару, произрастая в самых разнообразных климатических зонах от тундры и альп до тропиков и субтропиков Центральной и Южной Америки, Африки и Австралии. Особенно широко и разнообразно это семейство представлено в горных областях. Это однолетние и многолетние травы, полукустарники, кустарники, редко—деревья, чаще водные и болотные растения с супротивными очередными или мутовчатыми, обычно цельными, реже тройчатыми листьями без прилистников. Цветки четырех-, пятичленные, актиноморфные со сростнолепестным трубчатым или воронковидным венчиком. В бутоне доли венчика налегают одна на другую, образуя так называемое скрученное (у Menyanthes—створчатое) почкосложение. Тычинки прикреплены к грубке венчика. Гинецей паракарпный из двух плодолистиков с простым столбиком и нектарным диском при основании. Пыльцевые зерна необычайно разнообразные, хотя и принадлежат в основном к 3 (4) меридионально-апертурным типам. Плод—многосеменная коробочка, реже ягода. Семена с небольшим зародышем и обильным эндоспермом. Почти все представители семейства содержат гликозиды, имеющие горький вкус (исключение составляет сем. Menyanthaceae).

Семейство Gentianaceae s. l. представляет особый интерес с палиносистематической точки зрения. Необычайный полиморфизм пыльцевых зерен дает возможность использовать этот признак в качестве одного из основных при таксономических исследованиях в рамках этого семейства. Семейство Gentianaceae большинством авторов [7, 11, 12] подразделяется на ряд довольно хорошо различающихся, более или менее изолированных групп. Так, Гризобах [6] выделяет в семействе Gentianaceae 2 трибы: Gentianeae и Menyantheae, одновременно подразделяя Gentianeae на 4 подтрибы: Chironieae, Chloreae, Lisiantheae и

Swertieae. Бентам и Гукеп [7] выделяют в *Gentianaceae* 4 трибы — *Exaceae*, *Chironieae*, *Swertieae* и *Menyantheae*. Гильг, обработавший это семейство для энглеровского издания "Die natürlichen Pflanzenfamilien" [11], выделял два подсемейства *Gentianoideae* (с трибами *Gentianeae*, *Rusbyantheae*, *Helieae*, *Voyrieae*, *Leiphaimeae*) и *Menyanthoideae*. Позднее при переработке этого семейства для энглеровского "Syllabus-a" Вагениц [20], следуя Дюмортье [10], возвел *Menyanthaceae* в ранг самостоятельного семейства. Семейство *Menyanthaceae*, включающее сравнительно небольшое число родов, занимает обособленное положение и в новейших публикациях также рассматривается в качестве отдельного семейства [5, 6, 8, 9, 13, 18].

Семейство *Gentianaceae* s. str., охватывающее около 70 родов, является таксономически весьма гетерогенным и распадается на пять вполне естественных триб: *Gentianeae*, *Rusbyantheae*, *Helieae*, *Voyrieae*, *Leiphaimeae*. Значительный полиморфизм пыльцевых зерен в семействах *Gentianaceae* и *Menyanthaceae* позволяет выделить ряд морфологических типов и подтипов. Консервативность строения пыльцевых зерен, их приуроченность к определенным таксономическим единицам привлекали внимание многих систематиков, широко использовавших этот признак для решения конкретных таксономических задач [1—4, 11, 14—17]. Как правило, пыльцевые зерна семейства *Gentianaceae* и *Menyanthaceae* принадлежат к меридионально-апертурным типам. На основании изучения морфологии пыльцевых зерен отдельных родов нам удалось выделить многочисленные палиноморфологические типы. При этом использовались следующие морфологические признаки пыльцевых зерен: форма, симметрия и размеры, тип апертур и характер их пространственного расположения, характерные морфологические особенности строения спородермы. Ниже приводятся краткие описания выделенных типов пыльцевых зерен в семействах *Menyanthaceae* и *Gentianaceae* s. str..

Тип *Menyanthes*. Пыльцевые зерна эллипсоидальные с тремя (очень редко четырьмя) длинными меридиональными бороздами. Спородерма пыльцевых зерен этого типа имеет характерное штриховато-струйчатое строение. Штриховато-струйчатая структура спородермы образована эктосэкзинными отдельными продолговатыми переплетающимися элементами, образованными тесносближенными головками столбиков, покрытыми толстым перфорированным покровом. Борозды длинные, примитивного типа, без четко дифференцированного края. Мембрана апертур без каких-либо утонченных поровидных участков покрыта редуцированными остатками экзинных элементов (табл. 1, фиг. 1—5).

Тип *Nymphaoides*. Пыльцевые зерна сфероидальные или сплюсненно-сфероидальные с тремя (реже двумя или четырьмя) длинными бороздами, сливающимися на апокольпумах. Сливаясь на полюсах, борозды образуют характерную треугольную фигуру, которая полностью сохраняет тип строения и орнаментацию остальной части спородермы.

Мембрана борозд мелкогранулированная. Отдельные гранулы представляют редуцированные остатки экзинных элементов. Края борозд не имеют четко дифференцированных краев и лишены специализированных участков для прорастания пыльцевой трубки. Поверхность спородермы от струйчато-стриховатой до шпиковатой (у некоторых видов *Nymphoides*), (табл. 1, фиг. 6—7).

Тип *Gentiana*. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, сфероидальные или сплюсненно-сфероидальные, с тремя длинными, узкими меридиональными бороздами, часто имеющими плохо дифференцированную от остальной спородермы мембрану, со слегка намеченной, утонченной за счет редукции экзины зоной прорастания. Спородерма сетчатая, сетчато-струйчатая, струйчато-гранулированная. К этому типу относятся пыльцевые зерна родов *Crawfordia*, *Chironia*, (*C. linoides*), *Tripterosperrum*, *Eustoma*, (*E. exaltatum*), *Gentiana*, (*G. verna*, *G. decumbens*, *G. pontica*, *G. olivieri*), *Ixanthus*, *Jaeschkea* (табл. 1, фиг. 8—10).

Тип *Fragaria*. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, сфероидальные, сплюсненно-сфероидальные трех-, (четырёх) борозднопоровые. Апертуры с переходами от малоспециализированных длинных узких борозд с плохо дифференцированной порой до укороченных борозд с четко очерченными порами, часто окруженными по краю утолщенным валиком экзины. Спородерма гранулярная, сетчатая, струйчато-сетчатая. В пределах этого типа можно выделить ряд подтипов, связанных, однако, между собой переходными формами.

а. Подтип *Exacum*. Пыльцевые зерна с длинными заостренными на концах бороздами, имеющими округлые или слегка вытянутые в экваториальном направлении поры без четко дифференцированного края. Мембрана пор и борозд, как правило, лишена скульптурной орнаментации. Спородерма сетчатая. К этому подтипу относятся пыльцевые зерна родов *Fragaria*, *Geniostemon*, *Cicendia*, *Sabatia*, *Erithraea*, *Hoppea*, *Canscora*, *Bartonia*, *Exacum*, *Gentiana* (*G. umbellata*, *G. stylacea*), *Sweetia*, *Halenia* (табл. 2, фиг. 1—5, 12—14).

б. Подтип *Pleurogyna*. Пыльцевые зерна с резко укороченными бороздами, имеющими высокоспециализированные поры, окаймленные экзинным валиком. Спородерма гранулированная или сетчатая. Сюда относятся пыльцевые зерна родов *Pleurogyna*, *Entcostema*, *Tapeinostemon*, *Sabaia*, *Orphium*, *Lisianthus* (табл. 2, фиг. 6—11).

в. Подтип *Microcala*. Пыльцевые зерна с длинными, сливающимися на одном или обоих полюсах бороздами, имеющими поры. Треугольной фигуры (типа *Nymphoides*) на апокольпумах не образуется. Спородерма сетчатая или сетчато-струйчатая. Подобная пыльца характерна для родов *Microcala* и *Chlora* (табл. 3, фиг. 1—2, 3—4).

Тип *Tachia*. Пыльцевые зерна с почти полностью редуцированными бороздами. Поры хорошо развитые, окружены валиком из утолщенной экзины. Спородерма крупногранулированная, почти бородавчатая. К этому типу принадлежат пыльцевые зерна рода *Tachia*. По всей вероятности, к нему примыкает меридионально-3-борозднопоровый тип

пыльцевых зерен, свойственный роду *Rusbyanthus*. Спородерма у этого рода, так же как у *Tachia*, крупногранулированная или даже бородавчатая. С другой стороны, через этот тип можно установить вполне определенную связь с подтипом *Pleurogyna*, в частности с родом *Lisianthus* (табл. 3, фиг. 5—10).

Тип *Schultesia*. Пыльцевые зерна экваториально-трехпоровые, соединены в плотные нераспадающиеся тетрады. Спородерма крупносетчатая, покровная. Отдельные зерна в тетраде расположены согласно правилу Фишера. Пыльца этого типа встречается у родов *Schultesia*, *Coutoubea*, *Deianira*. (табл. 4, фиг. 1—7).

Тип *Voorgia*. Пыльцевые зерна мелкие, сплюсненно-сфероидальные, экваториально-трехпоровые (реже одно-, двух- или четырехпоровые). Поры с валликом по краю, расположены несколько асимметрично по отношению к полюсам. Пыльца этого типа характерна для родов *Voorgia* и *Leiphaimos* (табл. 4, фиг. 8—11).

Как нами уже неоднократно отмечалось, семейство *Gentianaceae* s. l. отличается поразительным полиморфизмом своих пыльцевых зерен. Полученные нами данные позволяют сделать интересные выводы относительно некоторых таксономических проблем этой группы. Особенно расширились эти возможности в связи с использованием сканирующего микроскопа. В результате нами были выделены в пределах семейства *Gentianaceae* s. l. шесть основных палиноморфологических типов.

Палиноморфологическое изучение семейства *Menyanthaceae* показало, что оно занимает довольно изолированное положение, отличаясь от горечавковых по ряду других морфологических и анатомических признаков, например, положению лепестков венчика в бутоне цветка (здесь он створчатый, а не скрученный как у горечавковых), отсутствием генциопикрина, типом эмбриогенеза и т. д. Эти данные в совокупности с данными морфологического анализа пыльцы позволили ряду авторов выделить *Menyanthaceae* в качестве самостоятельного семейства. Однако данные относительно этого семейства позволяют сделать вывод о его неоднородности: здесь нами были выделены два четко различающихся типа пыльцы. К первому из них относятся роды *Menyanthes* и *Fauria*. Второй тип охватывает пыльцевые зерна родов *Liparophyllum*, *Nymphoides* и *Villarsia*. Эти два типа не имеют аналогов среди других горечавковых. Следует отметить, что анализ строения пыльцевых зерен не дает основания для отнесения этого семейства к порядку *Polemoniales*, как это делают Кронквист [8], Дэвис и Каллен [9].

В семействе *Gentianaceae* s. str., охватывающем около 70 видов, нами выделены 5 палиноморфологических типов. Эта группа палиноморфологически хотя и является весьма гетерогенной, но тем не менее это не противоречит установлению в ее составе триб *Gentianeae*, *Rusbyanthaceae*, *Helieae*, *Voorgiaeae* и *Leiphaimeae*. Особый интерес среди выделенных палиноморфологических типов занимает тип *Fagoa* с тремя подтипами (*Echacum*, *Pleurogyna* и *Microcala*). Подтип *Echacum* связан с

подтипом *Pleurogyna* через роды *Neuroteca*, *Curtia*, *Goeppertia*, а с подтипом *Microcala* — через роды *Exacum*, *Centaurium* и *Erithraea*. При этом следует отметить, что эти пыльцевые зерна типа *Fagoa*, в целом составляют довольно однородную естественную в палиноморфологическом отношении группу, крайние формы которой связаны между собой рядом последовательных переходов.

Интересны пыльцевые зерна типа *Tachia*. К этому типу относятся пыльцевые зерна, свойственные роду *Rusbyanthus*, через которые можно установить связь этого типа с подтипом *Pleurogyna*.

Изолированное место в семействе занимает триба *Helieae*, большинство родов которой имеет пыльцевые зерна типа *Schultesia*. Эта группа гомогенная и четко отличается от других горечавковых своими пыльцевыми зернами, соединенными в плотные нераспадающиеся тетрады.

И, наконец, вряд ли с палиноморфологической точки зрения стоит выделять роды *Leiphaimos* и *Vougia* в отдельные трибы, как это делают Гильг [11] и Вагениц [20]. Изучение строения их пыльцевых зерен не дает основания для такого подразделения, скорее, наоборот, сближает их.

Таким образом, палиноморфологическое исследование семейства *Gentianaceae* s. str. позволяет сделать вывод, что естественные трибы, на которые оно распадается, во многом характеризуются специфическим строением его пыльцевых зерен.

Ереванский педагогический институт им. Х. Абовяна

Поступило 12.II 1980 г.

## GENTIANACEAE s. l. ՀԵՏԱՆԻՔԻ ՊԱԼԻՆԱ- ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՅԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

Վ. Շ. ԱԳԱԲԱՅԱՆ, Կ. Թ. ԹՈՒՄԱՆՅԱՆ

Հոդվածում բերվում են *Gentianaceae* և *Menyanthaceae* ընտանիքների պալինամորֆոլոգիայի վերաբերյալ ընդհանրացված տվյալներ: Առանձնացված են ծաղկափոշու պալինամորֆոլոգիական 7 տիպեր և տրված է նրանց տարսոնոմիական գնահատականը:

## NOTES ON THE PALYNOMORPHOLOGY OF THE FAMILY *GENTIANACEAE* s. l.

V. Sh. AGABABIAN, K. T. TUMANIAN

Generalized data on palynomorphological study of *Gentianaceae* and *Menyanthaceae* families are given. Seven palynomorphological types characteristic for the families have been isolated and their taxonomical evaluation made.

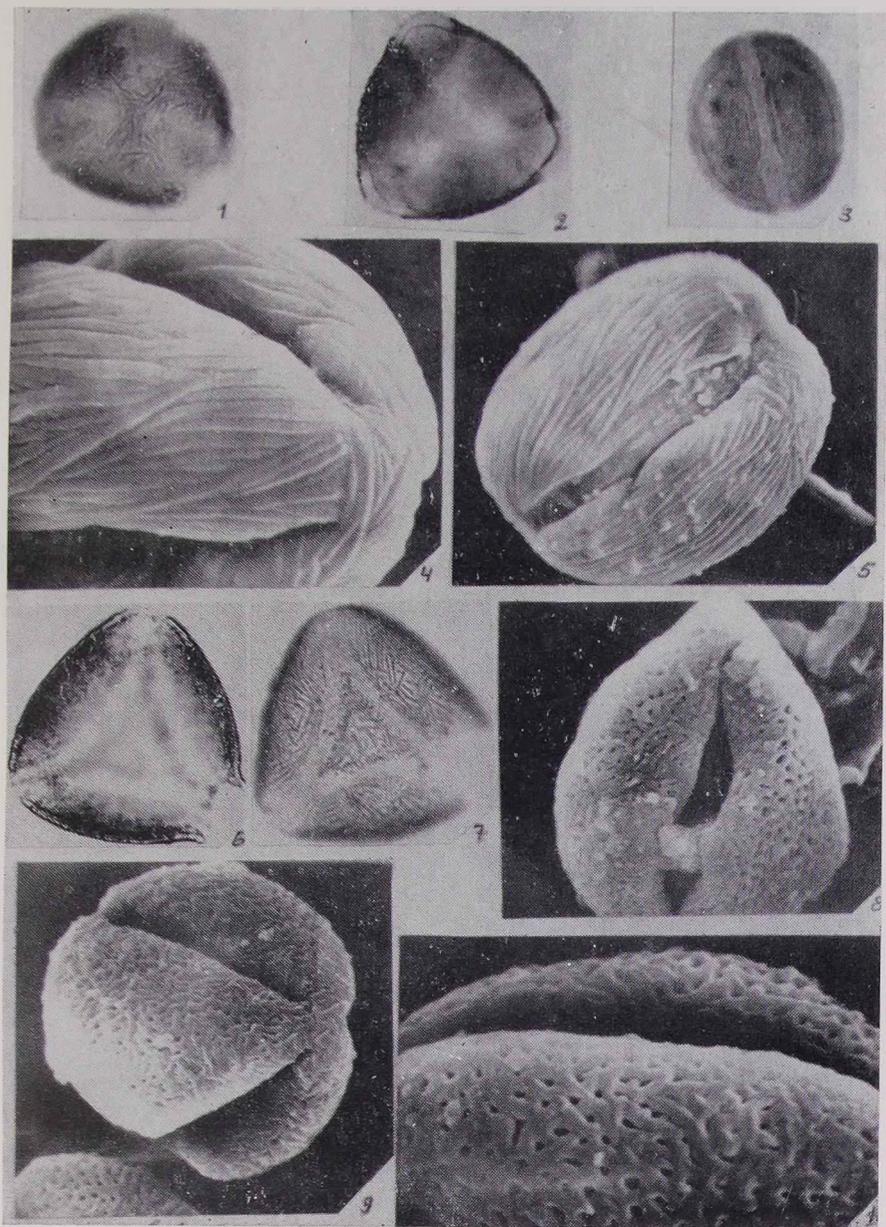


Табл. 1. *Menyanthes trifoliata*; 6-7 *Nymphoides peltata*;  
8-10 *Gentiana verna*.

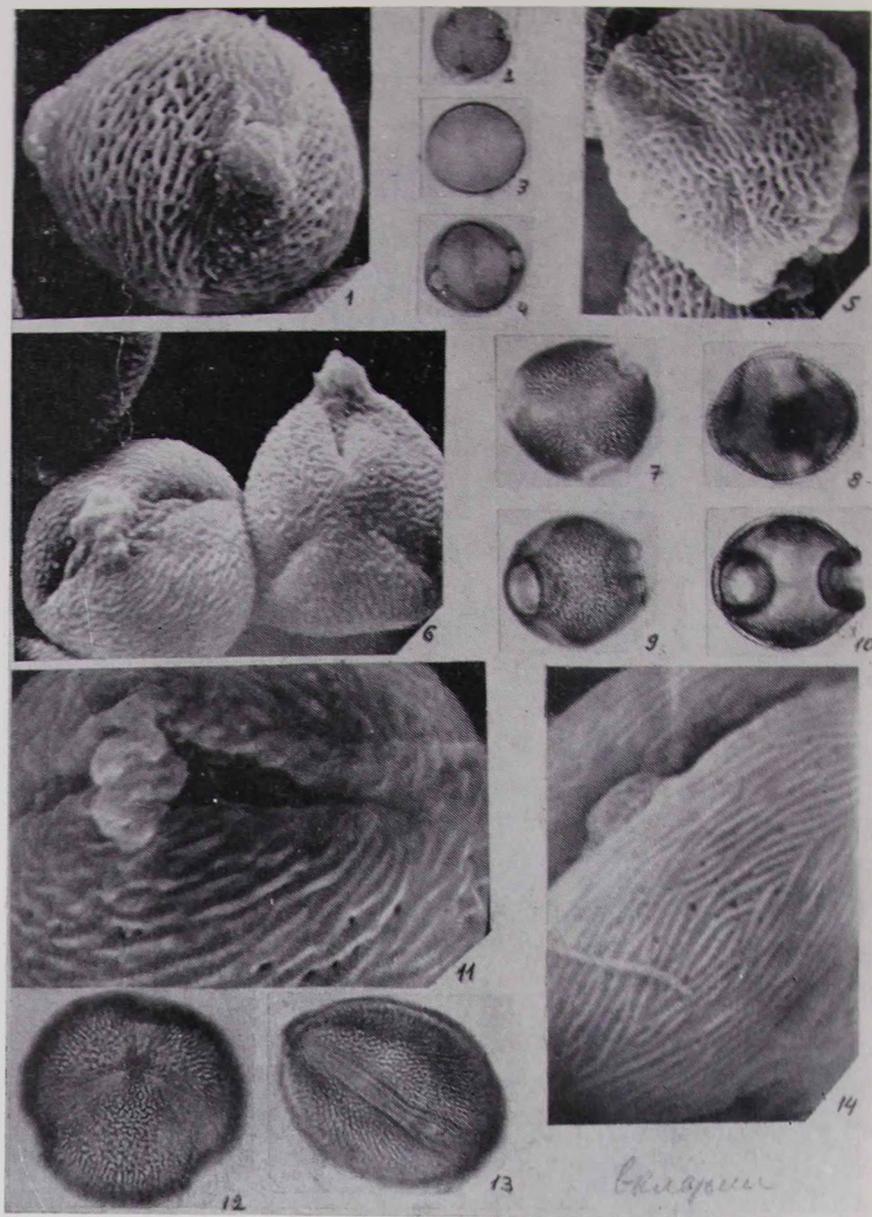


Табл. 2. 1—5 *Exacum affine*; 6—11 *Pleurogyna rotata*;  
12—14 *Canscora diffusa*.

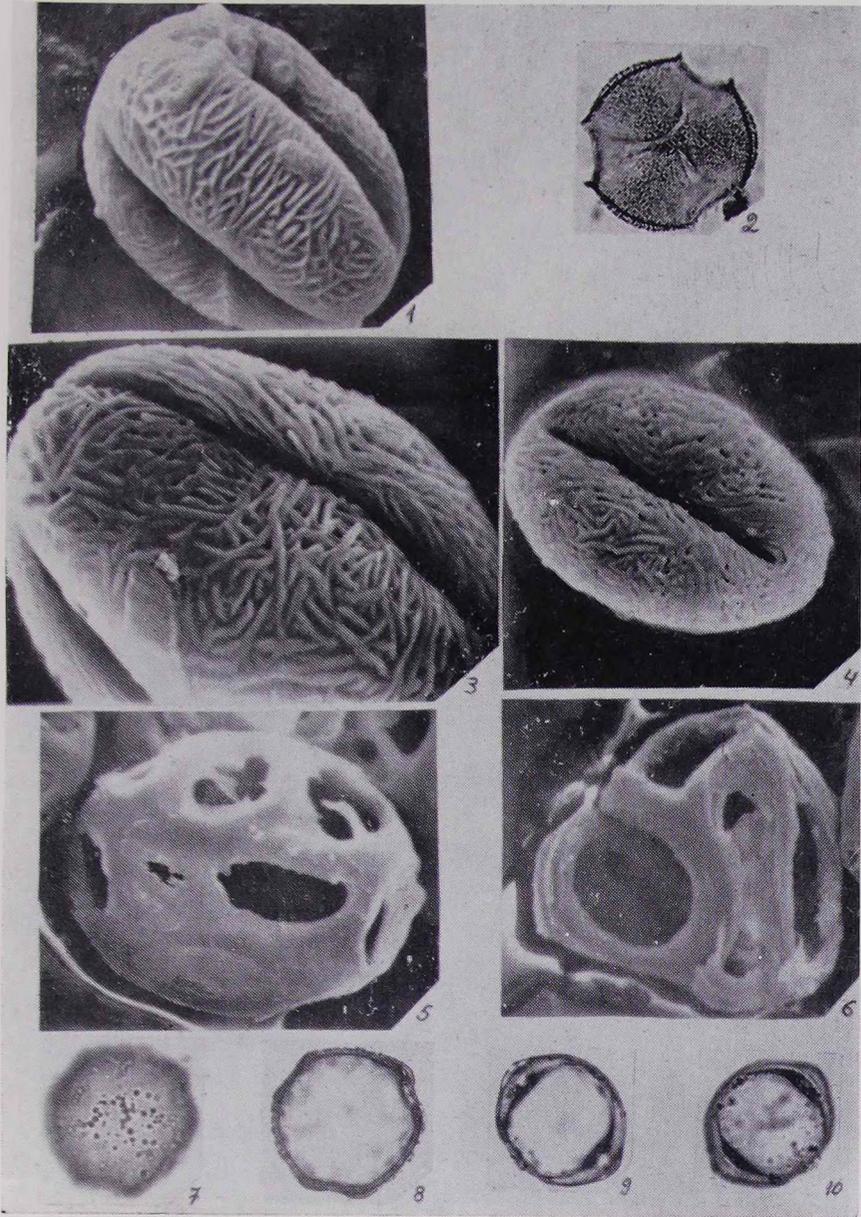


Табл. 3. 1—2 *Chlora perfoliata*; 3—4 *Microcala*; 5—10 *Tachia quianensis*.

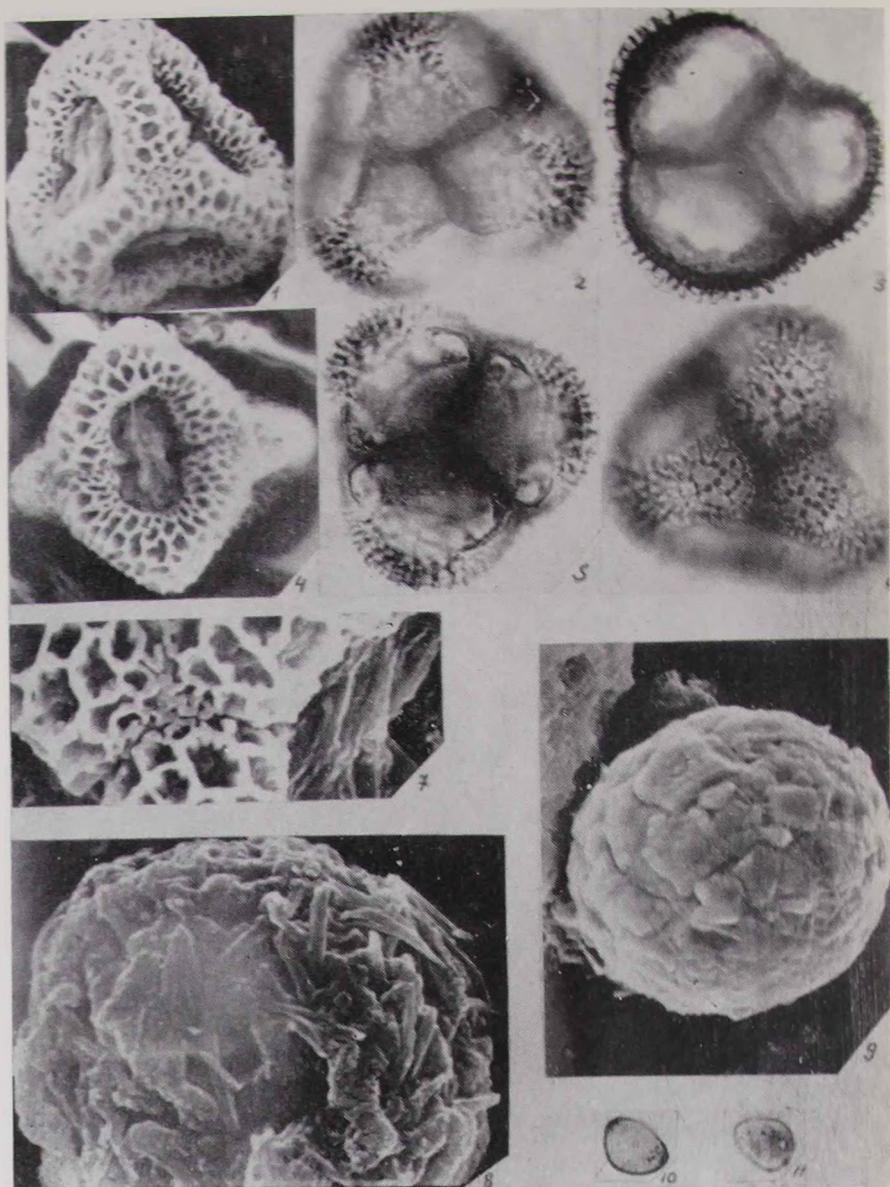


Табл. 4. 1-7 *Schultesia gracilis*; 8-11 *Voyria uniflora*.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агабабян В. Ш., Туманян К. Т. Биолог. ж. Армении, 29, 5, 1976.
2. Агабабян В. Ш., Туманян К. Т. Биолог. ж. Армении, 29, 7, 1976.
3. Агабабян В. Ш., Туманян К. Т. Биолог. ж. Армении, 30, 1, 1977.
4. Агабабян В. Ш., Туманян К. Т. Биолог. ж. Армении, 30, 8, 1977.
5. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966.
6. *Airy Shaw H. K.* in Willis, Adictionary ot the flowering plants and ferns. Camb-  
ridge, 1966.
7. *Bentham G. a Hooker J. D.* Genera Plantarum, 2; 799—820, London, 1876.
8. *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering clants, N.—Y., 1968.
9. *Davis P. H. a Cullen J.* The identification of flowering plant families (sec. ed.)  
Cambridge, 1979.
10. *Dumortier B. C.* Analyse des familles ees plantes. Tournay, [1829.
11. *Gillg E.* Gentianaceae (in Engler und Prantl. "Die Natürlichen Pflanzfamilien"),  
4 (2), 50—108, 1895.
12. *Grisebach A. H. R.* Geutianaceae (in A. P. de Candolle "Prodromus Systematis  
Naturalis Regni vegetabilis", 9), 1845.
13. *Hutchinson J.* Evolution and phylogeny of flowering plants, London, N.—J., 1969.
14. *Köhler A.* Mitteil Bot. Mus. Univ. Zurtch, 25, 1905.
15. *Nilsson S.* Gr. palynologica, 5:3, 1964.
16. *Nilsson S.* Gr. palynologica, 7:1. 1967.
17. *Nilsson S.* Тр. III Межд. палинологической конф., Новосибирск, 1971.
18. *Rothmaldr W.* Exkursionsflora, Berlin, 1976.
19. *Strasburger* Lehrbuch der Botanik, 31, Aufl. Stuttgart. N.—Y., 1979.
20. *Wogenitz G.* Reihe Gentianales in Engler "Syllabus der Pflanzfamilien II", 1964.

