

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА RESEDA L.

Е. М. АВЕТИСЯН, А. К. МЕХАКЯН

В работе приводятся результаты палиноморфологического исследования 27 видов рода *Reseda*, представляющие интерес в связи с малонизученностью и своеобразием строения апертур пыльцевых зерен. Внутри бороздно-оровидного типа установлены три морфологических подтипа и выявлены эволюционные взаимоотношения между ними. Обнаружено соответствие между подтипами пыльцы изученных видов и секционным делением рода по системе Декандоля.

Ключевые слова: *Reseda* L., пыльцевое зерно, апертюра, ора.

Под *Reseda*, включающий 60 видов [10], самый крупный в семействе *Resedaceae*. Палиноморфология этого рода изучена слабо. Краткие сведения о пыльце трех видов приведены Эрдтманом [7], а у Куприяновой и Алешинной [3] имеется более подробное описание *R. lutea*.

Скудность данных, а также неидентичность приведенных описаний заставили нас детально изучить пыльцу видов данного рода в более широком объеме. Нами исследовалась пыльца 27 видов рода *Reseda* из флоры Европы, частично Советского Союза и Турции [6, 8, 11].

Материал и методика. Материалом для исследования служили гербарные образцы Гербариев Ботанического института АН СССР (LE) и Института ботаники АН АрмССР (ERE). Пользовались в основном световым микроскопом МБИ-3 и электронным сканирующим микроскопом «Swyscan 100/2». Для изучения пыльцы на световом микроскопе были применены метод окрашивания фуксином [5] и упрощенный ацетоллизный метод [1]. При ацетоллизной обработке эндэксина путем нагревания доводится до темно-коричневого цвета. При этом четко вырисовываются утолщения эндэксина, имеющие диагностическое значение, а также формы ячеек сетки, характер скульптурных элементов, а в оптическом разрезе — и границы отдельных слоев экзины.

При окрашивании фуксином в виде светлых зон выступают границы апикальных концов ор, искажающиеся при ацетоллизной обработке. Установление формы и измерения лучше проводить на зернах, окрашенных фуксином, однако измерение отдельных слоев экзины легко удастся на ацетоллизированных препаратах.

При приготовлении препаратов для просмотра в сканирующем электронном микроскопе пыльцу извлекали из пыльников и наносили на специальный столик в каплю этилового спирта (96%). После испарения спирта столик с пылью устанавливали в напылитель и в вакууме производили напыление золота.

Результаты и обсуждение. Эрдтман [7] считает апертюры пыльцевых зерен изученных им видов *R. lutea*, *R. luteola*, *R. suffruticosa* бороздно-поровидными. Однако на приводимом им изображении пыльцы *R. suffruticosa* внутри поровидной области имеются две почти округлые зоны, не отмеченные им в описании. Позднее Куприянова и Алешинна

[3] отнесли пыльцу *R. lutea* к более сложному бороздно-оровому типу, с меридионально вытянутыми орами.

Апертуры пыльцевых зерен рода *Reseda* отличаются, безусловно, необычным строением (рис. 1). Это вызвано меридиональным расположением ор в борозде, а также и характером их строения. Как известно, составными частями сложной поры-оры считаются экваториальное устье и более или менее округлое отверстие в мембране—экзитус [2, 4].

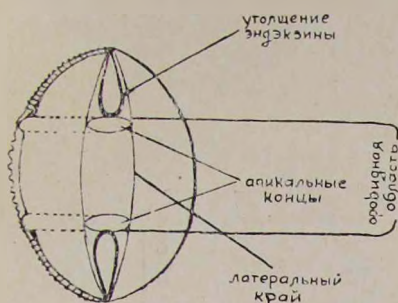


Рис. 1. Схема строения апертуры пыльцы рода *Reseda*.

У зерен большинства изученных нами видов этого рода большая вытянутость оровидной области вдоль борозды, отдаленность апикальных концов, нечеткость латеральных краев, недифференцированность экзитуса дают основание отнести их скорее к бороздно-оровидному типу. Апертуры этих видов представляют как бы переход к бороздно-оровому типу. Пыльца небольшой группы ближе к бороздно-оровому типу. Однако особенности строения

апертур пыльцы всего рода позволяют считать их своеобразной модификацией бороздно-орового (?) типа.

Тип *Reseda*. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровидные, бороздно-оровые, узко- или широкоэллипсоидальные, редко сплюсненно сфероидальные, с полюсов округлые или 3-лопастно-округлые. Оры меридионально вытянутые с нечетко выраженными латеральными краями и более или менее отдаленными от экватора апикальными концами, выделяются в бороздах зернистой или крупно-фрагментированной скульптурой мембраны. Борозды длинные или очень длинные, к концам суживающиеся более или менее притупленные. Эктэксина 0,5—1,0 мкм, толще эндэксины, надпокров тонкий до очень тонкого. Скульптура сетчатая. Стерженьковый слой из палочковидных, к концам утолщенных более или менее сближенных стерженьков. Эндэксина 0,2—0,7 мкм, к границе ор в виде более или менее утолщенных полукругов. Интина обычно равномерная.

Ультраструктура оболочки пыльцы (СЭМ) изучена только у *R. lutea*—борозды очень длинные, сильноуглубленные на концах, мембрана скульптурирована мелкими округлыми выростами, мембрана оровидных участков с тупыми выростами разной формы и величины, скульптура эксины мелкая, равномерно сетчатая, ячейки сетки угловато-округлые с толстыми перегородками (рис. 4, а, b, c, d).

1 подтип *Inboga*. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровидные, оровидная область сильно вытянутая почти по всей длине борозды, кроме самых концов, апикальные концы сближены к полюсам; эндэксинные утолщения в виде маленьких более или менее выраженных полукругов.

В подтип входят виды одной из подсекций, входящих в секцию *Resedastrum* (табл. 1, рис. 3, а, b, c).

Изученные образцы: *R. alopecuroides* Boiss. Upper Jordan Valley, 1945, M. Zohary and N. Feinbrun (ERE, 31230). *R. arabica* Boiss. Алжир, (LE, 648). *R. brevipedunculata* Rusch. Дагестан, 1880, Busch (LE.) *R. globulosa* Fisch. et C. A. Mey. Azerbajdzhan, Kazach, 1934, A. Kolakovsky, (ERE, 8621). *R. hemithamnoides* Czernjak, Таджикистан, Ба-

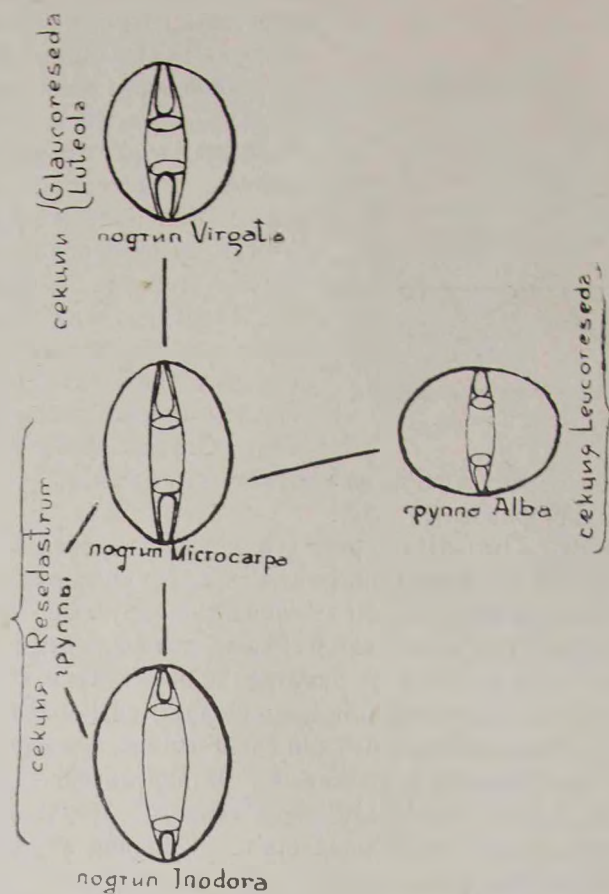


Рис. 2. Эволюционные взаимоотношения подтипов пыльцы.

батар, 1938, (LE). *R. inodora* Reichenb. Austro—Hungarica (LE, 2512). *R. jacquinii* Reichenb. Nimes, 1945, S. Narinian (ERE, 8623). *R. lutea* L. Армения, Дараларез, 1933, (ERE, 20533). *R. odorata* L. Ekaterinoslaw, culta, 1905, A. Grossheim (ERE, 8645). *R. orientalis* Boiss. Syria, Ramath-Gan, Tel-Aviv, 1928, N. Feinbrun, M. Zohary et D. Soltschansky (ERE, 8646). *R. phyteuma* L. Южная Франция, окр. города Montrells, 1945, S. Narinian (ERE, 8647). *R. stricta* Pers. Rogueta prei Almeria, E. Bourgeon. *R. truncata* Fisch. et C. A. Mey., Bordo, Werden (LE).

2 подтип *Microcarpa*. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровидные, оровидная область занимает 1/2 часть борозды; апикальные концы сближены к экватору; эндэкиновые утолщения хорошо выражены, очень

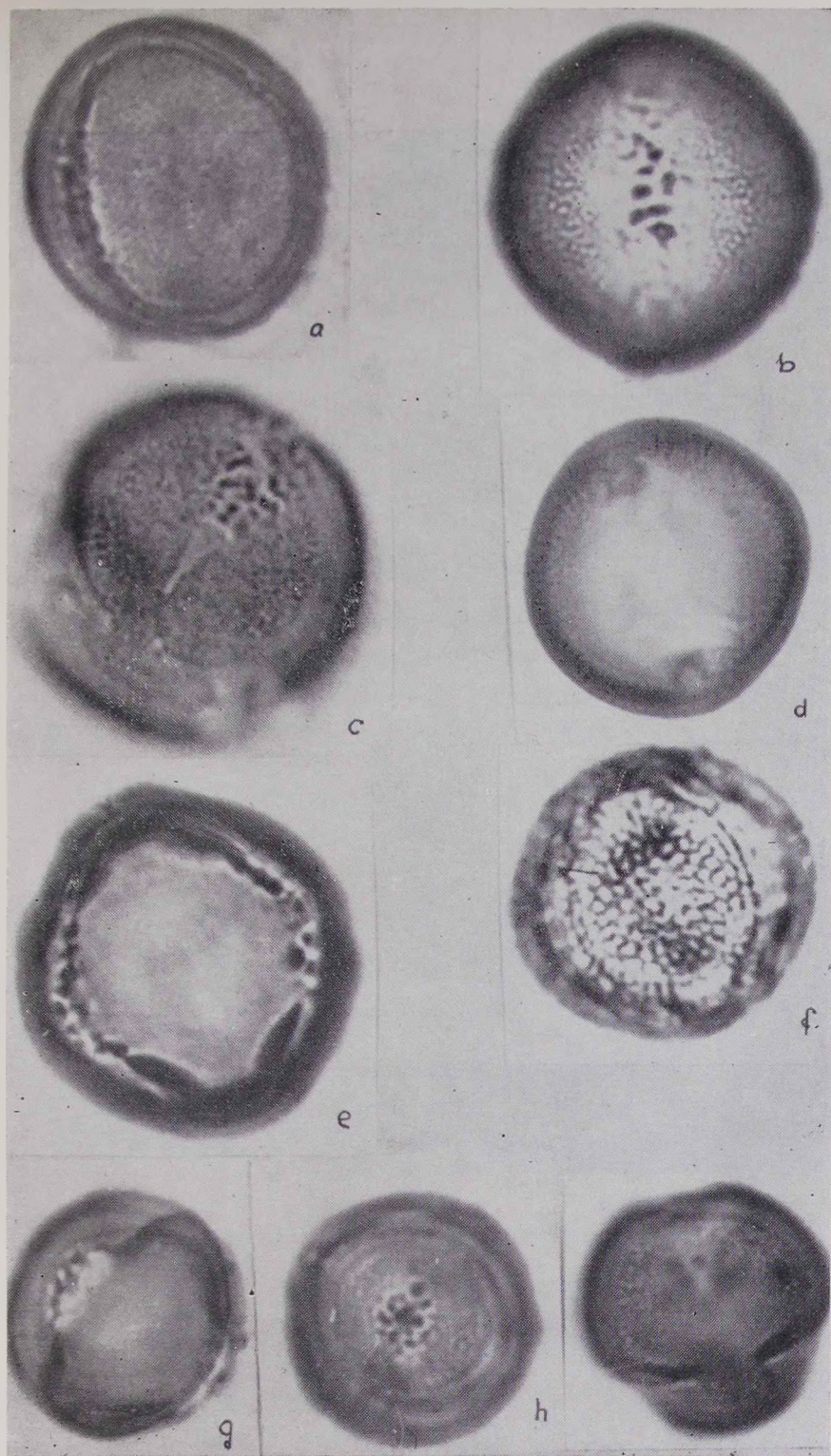


Рис. 3. Пыльцевые зерна видов *Reseda* при световом микрофотографировании. а, б — *Reseda inodora* Reichenb., экваториальное положение; с — вид с полюса; д, е — *R. microcarpa* Muell. экваториальное положение; ф — *R. alba* L., вид в экваториальном положении; г, h — *R. virgata* Boiss. et Reut., экваториальное положение, i — вид с полюса $\times 1350$.

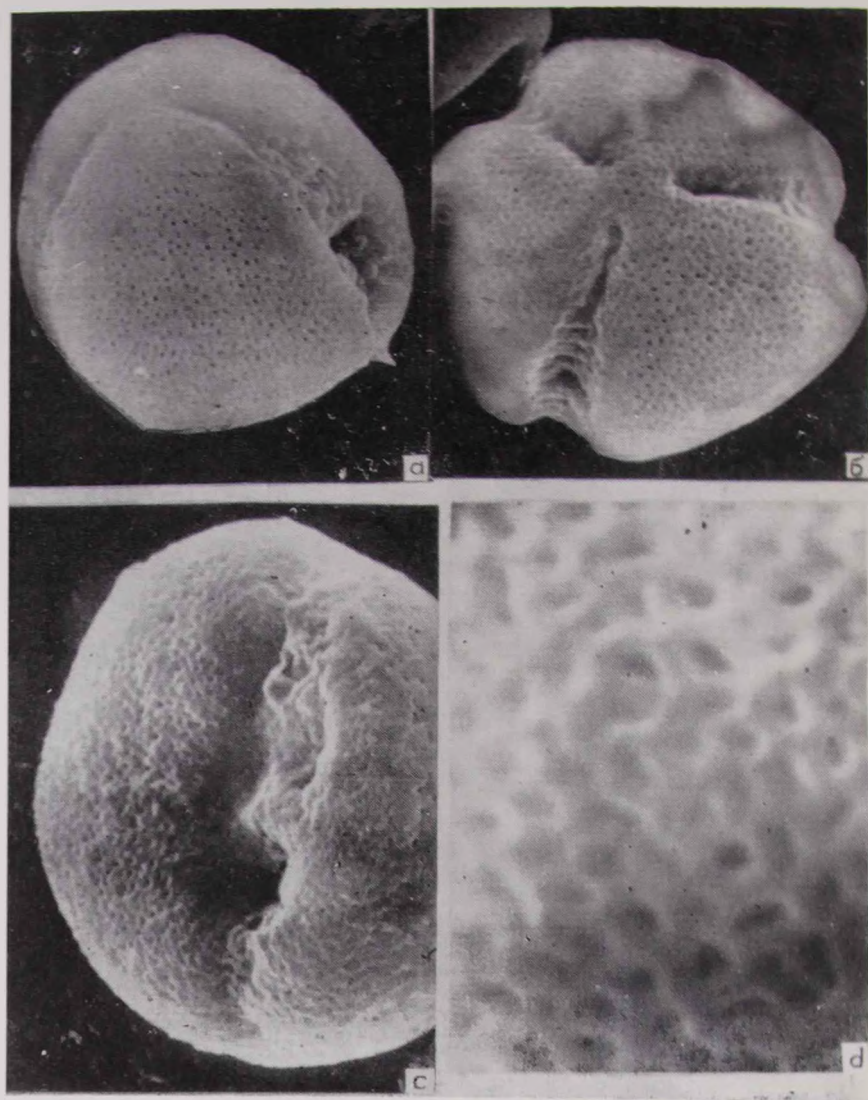


Рис. 4. Ультраструктура пыльцевых зерен *Reseda lutea* в сканирующем электронном микроскопе. а—пыльцевое зерно с полуэкваториальной стороны $\times 3500$, стрелка—мембрана ор с крупными тупыми выростами; б—отдельное зерно в полярном положении $\times 5000$; в—пыльца с экваториальной стороны $\times 5000$; д—фрагмент сетчатой структуры экзины $\times 10000$.

Таблица I

Сравнительные данные признаков пыльцы изученных видов

Название видов	В очертании		Р, мкм	Е, мкм	Диаметр апо- кольп, мкм	Э к з и н а		
	с экватора	с полюса				характер сетчатости	толщина, мкм	
							эктэкзи- на	эндэкзи- на
Подтип Inodora								
R. alopecurus	узкоэллиптическая	почти округлая	27,5	19,5	4,8—6,0	четкая, мелкая, равномерная	1,2	0,3
R. arabica	широкоэллиптическая	почти округлая	30,8	26,1	6,3—7,0	крупная, неравномерная	0,9	0,4
R. brevipedunculata	широкоэллиптическая	округлая	19,0	17,0	2,6—3,2	очень мелкая	0,8	0,4
R. globulosa	широкоэллиптическая	округлая	23,0	22,0	3,2—3,5	четкая, очень мелкая, неравномерная	0,8	0,4
R. hemithamnoides	широкоэллиптическая	округлая	19,0	17,0	2,6—3,2	очень мелкая	0,8	0,4
R. inodora	широкоэллиптическая	округлая	23,0	21,5	4,3—5,2	четкая, мелкая, равномерная	0,7	0,3
R. jacquinii	широкоэллиптическая	округлая	26,0	25,0	6,0—7,5	мелкая, равномерная	0,7	0,3
R. lutea	широкоэллиптическая	слабо 3-гранноокруглая	26,0	24,0	2,0—3,5	мелкая, равномерная	1,0	0,4
R. odorata	широкоэллиптическая	почти округлая	28,1	21,4	8,4—9,0	четкая, мелкая, равномерная	0,7	0,3
R. orientalis	широкоэллиптическая	3-лопастн. округлая	27,0	22,3	5,6—6,0	очень мелкая, равномерная	1,1	0,6
R. phyteuma	широкоэллиптическая	округлая	25,5	23,2	8,2—9,5	мелкая, равномерная	0,6	0,2
R. stricta	широкоэллиптическая	округлая	26,5	23,0	5,0—6,5	крупная, неравномерная	1,3	0,2
R. truncata	широкоэллиптическая	3-гранноокруглая	25,0	24,0	2,8—3,0	четкая, очень мелкая	0,7	0,3

Таблица 2

Сравнительные данные признаков пыльников изученных видов

Название видов	В очертании		Р, мкм	Е, мкм	Диаметр апо- кольп, мкм	характер сетчатости	Э к з и м п л	
	с экватора	с полюса					толщина, мкм	
							эктэкс- зина	эндэкс- ина
Подтип Microcarpa								
R. aucheri	широкоэллиптическая	слабо 3-гранноокруглая	22,5	20,5	4,0—4,5	четкая, мелкая, равномерная	0,5	0,3
R. chrySTALLina	широкоэллиптическая	слабо 3-гранноокруглая	22,0	20,4	3,9—4,4	четкая, мелкая, равномерная	0,8	0,2
R. lanceolata	широкоэллиптическая	3-лопастная округлая	19,5	17,0	2,7—3,0	мелкая, равномерная	0,8	0,2
R. microcarpa	широкоэллиптическая	округлая	19,0	17,0	4,4—5,2	очень мелкая, равномерная	0,5	0,2
R. muricata	широкоэллиптическая	округлая	17,0	15,7	4,2—5,4	четкая, равномерная	0,8	0,3
R. scoparia	широкоэллиптическая	3-лопастная округлая	16,5	15,0	3,5—4,0	очень мелкая, равномерная	0,8	0,3
R. stenostachya	широкоэллиптическая	3-лопастная округлая	17,5	14,5	4,5—5,0	очень мелкая, равномерная	0,7	0,2
Группа Alba								
R. alba	сплюсненно-сфероидальная	3-лопастная округлая	21,0	23,5	4,5—5,0	очень крупная, равномерная	1,0	0,3
R. decursiva	сплюсненно-сфероидальная	округлая	19,0	26,0	3,0—3,5	очень крупная, равномерная	0,8	0,2

Таблица 3

Сравнительные данные пыльников изученных видов

Название видов	В очертании		Р, мкм	Е, мкм	Диаметр апокольп, мкм	Э к з и м п л характер сетчатости	Э к з и м п л толщина, мкм	
	с экватора	с полюса					эктэксина	эндэксина
Подтип Virgata								
R. complicata	сплюсненно-сфероидальная	округлая	16,0	19,5	2,5—3,2	очень мелкая, равномерная	0,9	0,2
R. glauca	широкоэллиптическая	округлая	24,0	18,0	3,5—4,2	четкая, мелкая, равномерная	0,8	0,2
R. gredensis	широкоэллиптическая	округлая	22,5	18,0	3,5—4,0	мелкая, равномерная	0,8	0,3
R. virgata	широкоэллиптическая	округлая	19,2	15,0	5,0—6,0	четкая, мелкая, равномерная	0,6	0,2
R. luteola	широкоэллиптическая	округлая	17,5	14,0	6,0—6,5	мелкая, равномерная	0,7	0,3

удлиненные; скульптура мелкосетчатая, ячейки сетки тонкостенные, 0,4—0,5 мкм в диаметре.

В подтип входят виды одной из подсекций, входящих в секцию *Resedastrum* (табл. 2, рис. 3, d, e).

В подтипе *Microcarpa* мы выделяем группу *Alba*—форма зерен сплюсненно-сфероидальная, скульптура поверхности крупно неравномерно сетчатая, ячейки сетки толстостенные, 0,9—1,1 мкм в диаметре. В группу входят виды секции *Leucocoreseda* (табл. 2, рис. 3, f).

Изученные образцы: *R. aucheri* Boiss. Бухарское ханство, кишлак Сангтара 1913, (LE). *R. chrystallina* Webb. et Berth. Canary Isles (LE). *R. lanceolata* Lag. Grenada 1852, (LE). *R. microcarpa* Muell. Arg Хахичеван (ERE, 8644). *R. muricata* Presl. Judea, 1932, N. Feinbrun, C. Bumstein et J. Amdursky, (ERE, 8643). *R. scoparia* Brouss. et Willd. Ins. Madera, Las Paulos, 1901, Bornmuller, (ERE, 8648). *R. stenostachya* Boiss. Southern and of the Dead Sea, Wadi Ficra, 1938, Evenari, A. Grizi, (ERE, 31231). *R. alba* L. Jerusalem, 1930, M. Zohary, J. Amdursky, (ERE, 8617). *R. decursiva* Forsk., Arab. 1952, I. D. Angelis (ERE, 26346).

3 подтип *Virgata*—пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые. Ора широкоэллиптическая, почти округлая, занимает 1/3—1/4 борозды, апикальные концы сильно сближены к экватору. Эндэксиновые утолщения хорошо выраженные, удлиненные.

В этот подтип входят виды секции *Glaucocoreseda* (табл. 3, рис. 4).

Изученные образцы: *R. complicata* Bory, Hispan, (LE, 7685). *R. glauca* L. Gallia, 1902, E. I. Neuraut, (ERE, 32690). *R. gredensis* Muell.-Arg. Hispan, 1863, E. Bourgeon, (LE, 2396). *R. luteola* L. Caucas. Tiflis, Gori, A. Grossheim (ERE, 8641). *R. virgata* Boiss. et Reut. Мадрид, 1854, (LE).

Установленные нами подтипы пыльцы очень близки между собой и представляют собой непосредственный переход от одного к другому. Взаимоотношения между ними показаны на рис. 2.

Исходной, вероятно, является пыльца подтипа *Inodora*, в бороздах которой намечается тенденция к оровидности. Это выражается в закладывании у самых концов борозд эндэксиновых утолщений, определяющих границу ор в бороздах, непосредственно ниже которых формируются небольшие утонченные зоны экт- и эндэксины, соответствующие апикальным концам ор. Такие апертуры сильноудлиненные, бороздно-видные и их скорее всего можно считать борозднооровидными.

В дальнейшем у зерен подтипа *Microcarpa* как апикальные концы ор, так и эндэксиновые утолщения продвинуты к экватору, что приводит к уменьшению экзитуса. Наряду с этим, у видов группы *Alba* этого же подтипа значительно увеличена сетчатая скульптура.

Наконец, у зерен более продвинутого подтипа *Virgata* в результате еще большего сближения апикальных концов ора сильно укорачивается и принимает широкоэллиптическую форму. Таким образом, морфологическая эволюция внутри рода направлена по линии уменьшения

оровидной области в борозде и локализации скульптуры на их мембранах.

Описанный тип образования оровых апертур весьма оригинален и, безусловно, представляет научный интерес.

При сопоставлении результатов наших исследований с системой рода, принятой Декандалем [9], выявлено следующее:

а) подтипы *Inodora* и *Microsagra* соответствуют двум группам секции *Resedastrum*.

б) группа *Alba* подтипа *Microsagra* характерна для секции *Leucoreseda*.

в) подтип *Virgata* объединяет виды секции *Luteola*, *Glaucoreseda*.

Следует указать и то, что намеченное нами направление развития пыльцы внутри рода согласуется с последовательностью секций, принятой Декандалем (*Leucoreseda*, *Resedastrum*, *Glaucoreseda*, *Luteola*) и не соответствуют таковой, приводимой Р. Ф. Уео во флоре Европы [11]. Палиноморфология рода *Reseda* расширяет наши знания о путях образования сложных апертур пыльцы в различных группах цветковых растений.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 20.III 1980 г.

RESEDA L. ՅԵՂԻ ՊԱԼԻՆՈՄՈՐՓՈԼՈԴԻԱՆ

Ե. Մ. ԱՎԵՏԻՍԻԱՆ, Ա. Կ. ՄԵԿԽԱԿԻԱՆ

Հոդվածում բերվում են *Reseda* ցեղի 27 տեսակների պալինամորֆոլոգիական ուսումնասիրության արդյունքները: Նկարագրվում է ծաղկափոշու ապերտուրայի յուրօրինակ և բարդ կառուցվածքը:

Հստ ապերտուրայի կառուցվածքի ցեղի ներսում հայտնաբերվել են մորֆոլոգիական 3 ենթատիպ, նշվել նրանց միջև եղած փոխհարաբերությունները:

Բացահայտվել է ծաղկափոշու բարդ ապերտուրայի ձևավորման հաղվադիպ տիպ: Այն ընթացել է ակոսի մեջ բարդ ձևանցքի աստիճանական փոքրացմամբ և նրանց վրա որոշակի սկուպտուրայի կենտրոնացմամբ:

Գոյություն ունի համապատասխանություն ուսումնասիրված տեսակների ծաղկափոշու ենթատիպերի և Դեկանդոլի կողմից ցեղի ներսում սահմանված սեկցիոն բաժանման միջև:

PALLYNOMORPHOLOGY OF GENUS *RESEDA* L.

E. M. AVETISIAN, A. K. MEKHAKIAN

Pallynomorphology of 27 species of the genus *Reseda* have been investigated. The original and composed structures of pollen apertures have been described. Within colporate type in the genus three morphological subtypes and evolutionary interrelations between them have been established. Data concerning links between pollen subtypes and genus section division by De Candolle are also brought.

1. Аветисян Е. М. Бот. журн., 35, 4, 385, 1950.
2. Кремн О. У. Палинологическая энциклопедия. М., 1967.
3. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений. Л., 1978.
4. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л., 1967.
5. Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. ДАН СССР, 75, 1, 125—126, 1950.
6. Черняковская Е. Г. Род *Reseda* L. В кн.: Флора СССР, 8, М.—Л., 1939.
7. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений. М., 1956.
8. Coode M. I. E. Flora of Turkey and east Aegean islands, 1, Edinburgh, 1965.
9. De Candolle A. Prodromus...., 16, Paris, 1864.
10. Willis J. C. A dictionary of the flowering plants and fern, Cambridge, The university press, 1966.
11. Yeo P. F. Flora Europea, 1, Cambridge, 1964.