

150 Գր. դրձալով ճառագայթաճարելու դեպքում: Ցույց է տրվել, որ ճառագայթաճարումը հանդեցնում է քսինակական հատկանիշների փոփոխականության սահմանների ընդարձակմանը, նպաստում սելեկցիոն բարձրարժեք մուտանտների ստացմանը:

Հիբրիդների փոփոխականության հաճախականությունը և սպեկտրը նշանակալիորեն լայն են, քան սորտերինը: Մուտացիաների հաճախականությունը և սպեկտրը պայմանավորված են ելանյութի գենոտիպային առանձնահատկություններով:

COMPARATIVE STUDY OF SOFT WHEAT HYBRIDS AND SORTS. MUTABILITY DURING THE X-RAYS INFLUENCE ON SEEDS

S. P. SEMERJIAN, A. A. GU JIAN, A. G. SAHAKIAN

Irradiation increases the variability of quantitative signs, assists in the obtaining of selectionally expensive mutants. The hybrids have broad spectrum and high frequency of variability in comparison with initial sorts. In most cases the spectrum and frequency of mutations are defined by the genotypical peculiarity of the initial forms.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авакян В. А. Сб.: Мутагенез растений, вып. I, Ереван, 1971.
2. Авакян В. А. Сб.: Экспериментальный мутагенез растений, 2, Баку, 1974.
3. Авакян В. А. Роль генотипа в радиационном мутагенезе растений. Ереван, 1982.
4. Гаина Л. В. Тез. докл. симп. по с/х радиобиологии «Теоретические и практические аспекты использования ионизирующих излучений в сельском хозяйстве», Кишинев, 1976.
5. Гулян А. А., Семерджян С. П., Саалян А. Г. Научн. тр. НИИЗ МСХ АрмССР, сер. «Пшеница», Эчмиадзин, 1982.
6. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1979.
7. Енкин В. Б. Сб.: Теория химического мутагенеза. М., 1971
8. Пыльнев В. М., Литвиненко Н. А. Научно-техн. бюлл. Всесоюзн. сел.-ген. ин-та, вып. 26, Одесса, 1976.
9. Сальникова Т. В. Тез. докл. IV съезда ВОГИС, М., 1982.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVII, № 7, 1984

УДК 581.4.582.951.64

ПАЛИНОСИСТЕМАТИКА РОДА VERONICA L.

Л. К. МАНУКЯН

Приводятся результаты палинологического исследования 54-х видов рода *Veronica* L. По строению апертур установлено два типа пыльцы: 3-бороздный и 3-бороздно-поровидный. Внутри рода *Veronica* 3-бороздный тип пыльцы исходный. Установлены четкие границы для разграничения секций. Составлен ключ для определения пыльцы подродов и секций.

Ключевые слова: *Veronica*, палиносистематика, ультраструктура.

Род *Veronica* (около 300 видов) один из крупных палиноморфных родов семейства *Scrophulariaceae*, представители которого широко распространены во всех частях света, особенно в Европе и Азии, преимущественно в странах, прилегающих к Средиземноморью. Род представлен большей частью однолетними травами, частично полукустарниками, реже кустарниками и деревьями. Виды вероник очень полиморфны, из-за чего систематика рода весьма сложна и запутана.

В новейшей литературе, наряду с данными по систематике рода *Veronica* [9, 16, 17], цитологии, эмбриологии [2—7] и цитотаксономии [15], немало сведений, касающихся пыльцевых зерен. Однако палинологически род изучен далеко не полностью. Фрагментарные данные о строении пыльцы отдельных видов можно найти у Федоровой [14], Заклинской [10], Сладкова [12]. Более или менее подробное описание пыльцевых зерен пяти видов приводятся Алешиной [11]. Относительно полная характеристика пыльцы видов р. *Veronica* с указанием некоторых палинологических различий между видами и секциями дана Афанасьевой [5].

Основной целью настоящего исследования является палиноморфологическое изучение видов рода *Veronica* s. l. с попыткой выявления взаимосвязей между подродами и освещения некоторых спорных вопросов систематики.

В пределах Советского Союза р. *Veronica* представлен 142 видами, которые, согласно системе Борисовой [8], объединяются в 3 подрода: *Veronicella* (Fourr.) Boriss., *Paederotella* (Wulf) Boriss. и *Veronicastrum* (Heister) Boriss. Самый обширный по объему подрод *Veronicella* включает 10 секций, из которых нами исследована пыльца 54-х видов, относящихся к 9-ти секциям: *Veronica* Griseb. (4), *Pseudo-Lysimachia* C. Koch (13), *Omphalospora* Bess. (5), *Megasperma* (Lehm.) Boriss. (2), *Alsinebe* Griseb. (6), *Chamaedris* Griseb. (10), *Beccabunga* Griseb. (5), *Macrostemon* Boriss. (2), *Stenocarpum* Boriss. (1). Из подрода *Paederotella* (3 вида) изучена пыльца 2 видов, из подродов *Veronicastrum* — всех 4 видов, а также пыльца близких родов *Hebe* и *Leptandra*.

Материал и методика. Материал для исследования взят с гербарных образцов, хранящихся в гербариях БИН Еревана (ERE), Ленинграда (LE) и Тбилиси (ТБИ). Пыльца обработана двумя методами: упрощенным ацетоллизом [1] и окрашиванием основным фуксином [13]. Все микрофотографии пыльцевых зерен выполнены автором с помощью микрофотонасадки МФН-3 7× при 90×7. Электронные микрофотографии выполнены в Ленинграде сканирующим микроскопом JSM 35.

Результаты и обсуждение. По размерам, характеру скульптуры и, главным образом, по типу апертур мы выделили два основных типа пыльцы — бороздный и бороздно-поровидный, описание которых приводится ниже.

I ТИП—VERONICELLA (бороздный), рис. 1 (1—10), 2 (1—7).

Пыльцевые зерна крупные, полярная ось 21,2—40,2 мкм, экваториальный диаметр 22,0—52,4 мкм, обычно 3, реже 2 опоясывающие—4,5,6-морщинисто-бороздные (за исключением секции *Pseudo-Lysimachia*),

сплюсненно-сфероидальные или, редко, эллипсоидальные, в очертании с полюса 2, 3-(4,5,6)-лопастно-округлые, с экватора эллиптические. Борозды очень широкие, 6,0—17,5 мкм ширины, длинные, доходят до цент-

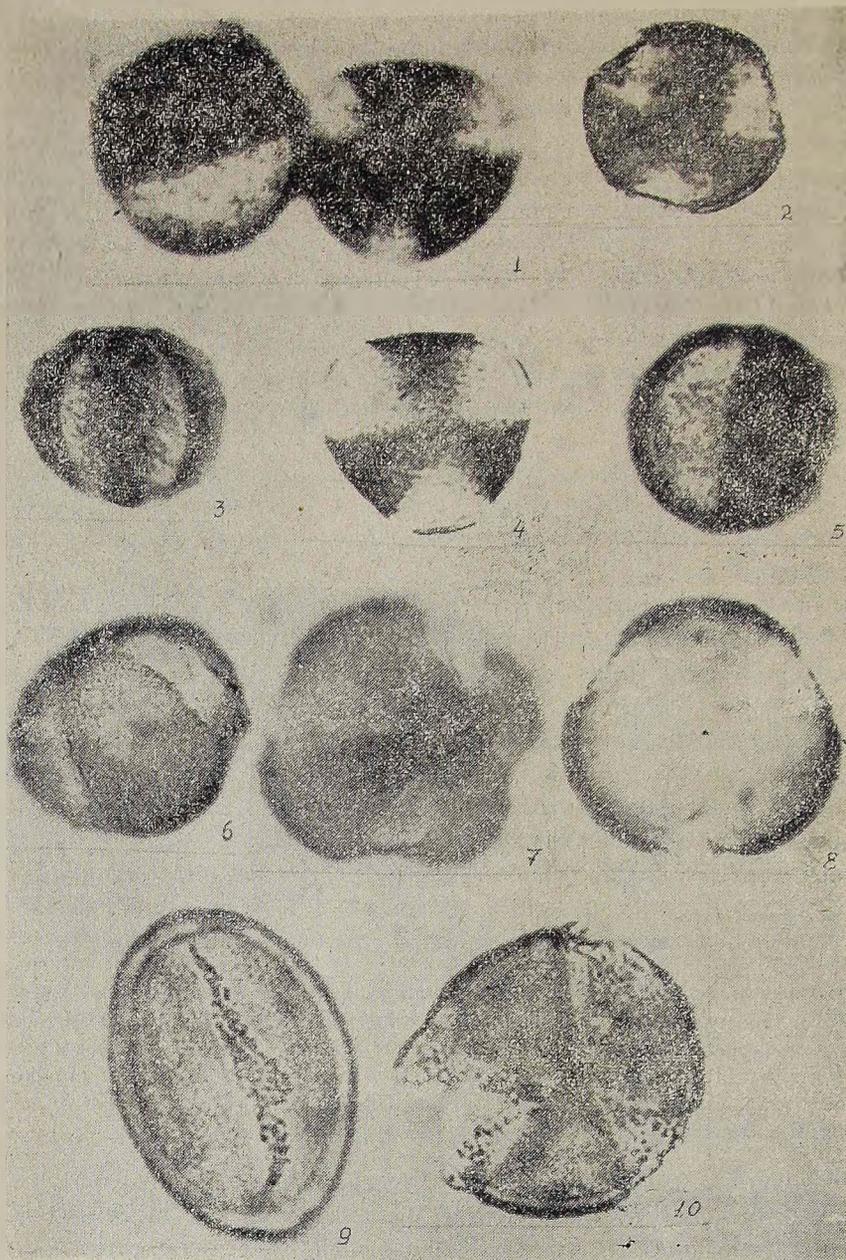


Рис. 1. Пыльцевые зерна. 1, 2—*Veronica serpillifolia* L.; 3, 4—*V. arvensis* L.; 5—*V. arguta-serrata* L.; 6--8—*V. gentianoides* Vahl.; 9, 10—*V. filiformis* Smith.

ра полюса, но не соединяются, большей частью с притупленными, изредка слегка заостренными концами. Края борозд тонкие, недифференцированные, мембрана тонкая, нежная, мелкобугорчатая или с крупны-

ми гетероморфными бугорками. Бугорки на мембране разбросанные, иногда собранные отдельными скоплениями в центре борозды, крупнее в 2—5 раз таковых на поверхности пыльцевого зерна. Диаметр апокольпиума 2,3—9,0 мкм, ширина мезокольпиума 9,0—29,6 мкм. Экзина более или менее тонкопоровая, трехслойная, 0,6—1,9 мкм. Скульптура мелко- или крупно-извилисто-бугорчатая, уменьшающаяся к бороздам и апокольпиумам. Ультраструктура извилисто-складчатая (тип рода *V. officinalis*, рис. 3, 4). Стерженьковый слой толще нижележащих, стерженьки иногда выражены нечетко, в виде штрихов или же толстые, расставленные с закругленными головками.

Данный тип пыльцы характерен для видов подродов *Veronicella* и *Paederotella*.

II ТИП VERONICASTRUM (бороздно-поровидный), рис. 2 (8—19).

Пыльцевые зерна мелкие, полярная ось 13,2—20,0 мкм, экваториальный диаметр 13,7—21,2 мкм, 3—4—бороздно-поровидные, слегка сплюсненно-сфероидальные или широко-эллипсоидальные, в очертании с полюса 3—4-лопастно-округлые, с экватора широко-эллиптические. Борозды узкие, 1,2—6,7 мкм ширины, длинные, глубоко погруженные, края борозд с незначительным утолщением; концы борозд клиновидно заостренные. Поры крупные, меридионально-овальные, 8,7—6,9×4,7—4,5 мкм, или вытянутые по экватору, 1,9—4,4×6,0—7,8 мкм. Края пор тонкие, неочерченные. Мембрана пор и борозд мелко-редко-бороздчатая, диаметр апокольпиума 1,2—8,6 мкм, диаметр мезокольпиума 8,2—18,6 мкм. Экзина тонкая, 0,8—1,6 мкм, трехслойная. Скульптура мелко-нравномерно-сетчатая, ячеек сетки уменьшаются к апертурам и апокольпиумам (подрод *Veronicastrum*) или бугорчатая с небольшой извилистостью (секция *Pseudo-Lysimachia*), стерженьковый слой очень тонкий, стерженьки слабо заметны. Ультраструктура толстостенносетчатая (рис. 3, (1—3, 6)) или извилисто-сетчатая (рис. 3, 5). Стерженьковый слой тонкий, едва заметный. Покров более или менее толстый.

Данный тип пыльцы характерен для подрода *Veronicastrum*, а также секции *Pseudo-Lysimachia* подрода *Veronicella*. К этому типу можно отнести род *Leptandra* (*L. virginica* Nutt. = *Veronicastrum virginicum* Farwell), пыльцевые зерна которого 3-бороздно-поровидные. Размерами пыльцевых зерен, слабо выраженной извилисто-бугорчатой скульптурой род *Leptandra* близок к представителям секции *Pseudo-Lysimachia*.

Приведенная палинологическая характеристика выявляет гетероморфность пыльцы внутри р. *Veronica*. Размеры пыльцевых зерен, характер апертур и скульптуры имеют диагностическое значение для распознавания подродов и секций.

В пределах подрода *Veronicella* особого внимания заслуживает секция *Pseudo-Lysimachia*, представители которой по строению апертур, а также по ультраструктуре (*V. spicata*) четко отличаются от видов остальных секций данного подрода. Следует отметить, что мелкими, 13,8—21,2 мкм, размерами, а также 3-бороздно-поровидным типом апер-

тур секция *Pseudo-Lysimachia* проявляет большое сходство с видами подрода *Veronicastrum*. Различие между ними сводится к характеру скульптуры: извилисто-бугорчатая у секции *Pseudo-Lysimachia* и не-

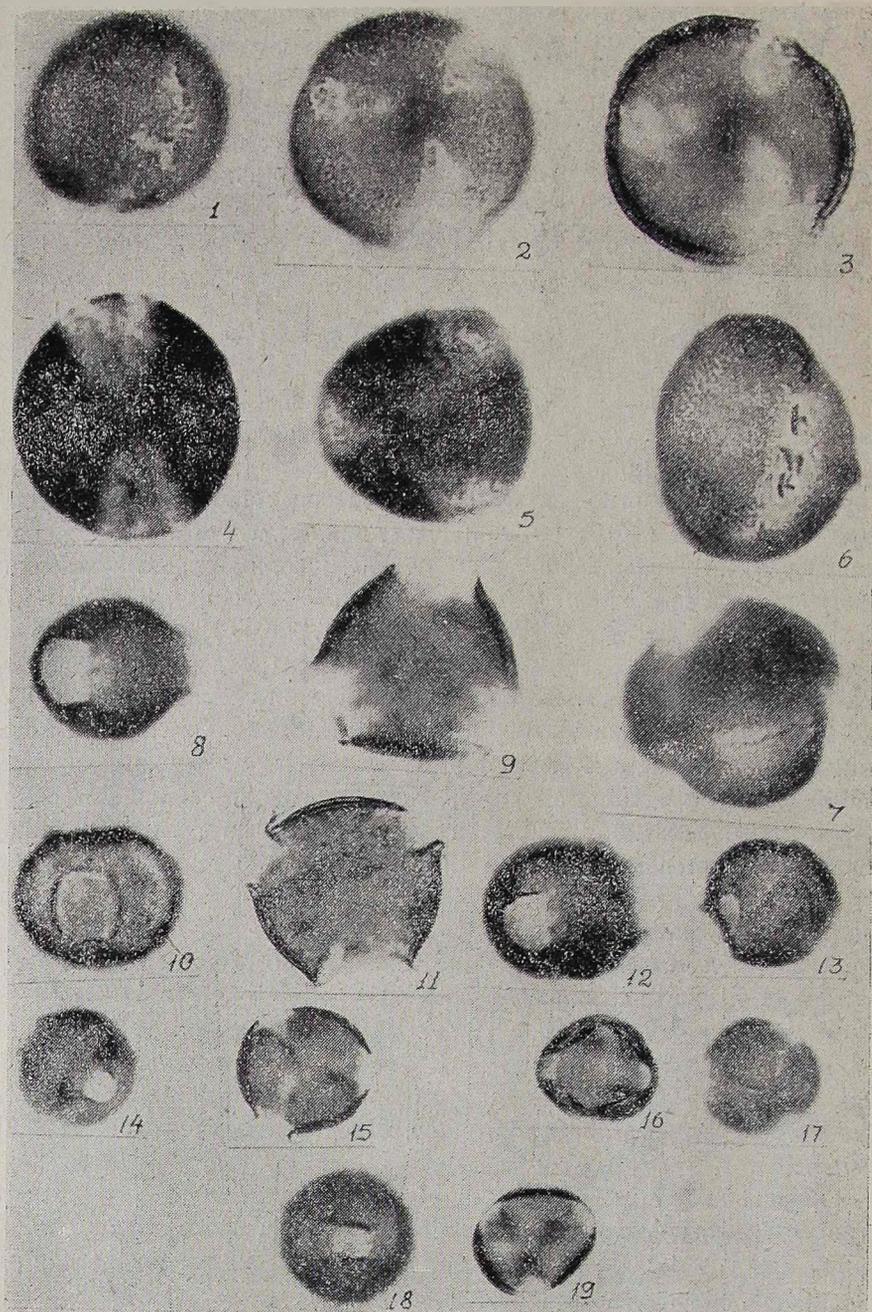


Рис. 2. Пыльцевые зерна. 1—3—*V. teberdensis* (Kem.—Nath.) Boriss.; 4—5—*V. orientalis* Mill. (двух-, трехбороздная пыльца); 6, 7—*Hebe andersonii* (Lindl.) Cock.; 8, 9, — *V. spicata* L.; 10, 11 — *V. pinnata* L.; 12 — *V. spuria* L.; 13— *sachalinensis* Boriss; 14, 15 — *V. tubiflora* Fisch. et May.; 16, 17 — *V. sibirica* L.; 18, 19 — *V. Lep-tandra virginica* Nutt.

равномерно-сетчатая у видов подрода *Veronicastrum*. Изученные нами виды секции *Pseudo-Lysimachia* по строению пыльцы совершенно однотипны. Палинологическое однообразие секции *Pseudo-Lysimachia* согласуется с эмбриологическими данными, согласно которым виды дан-

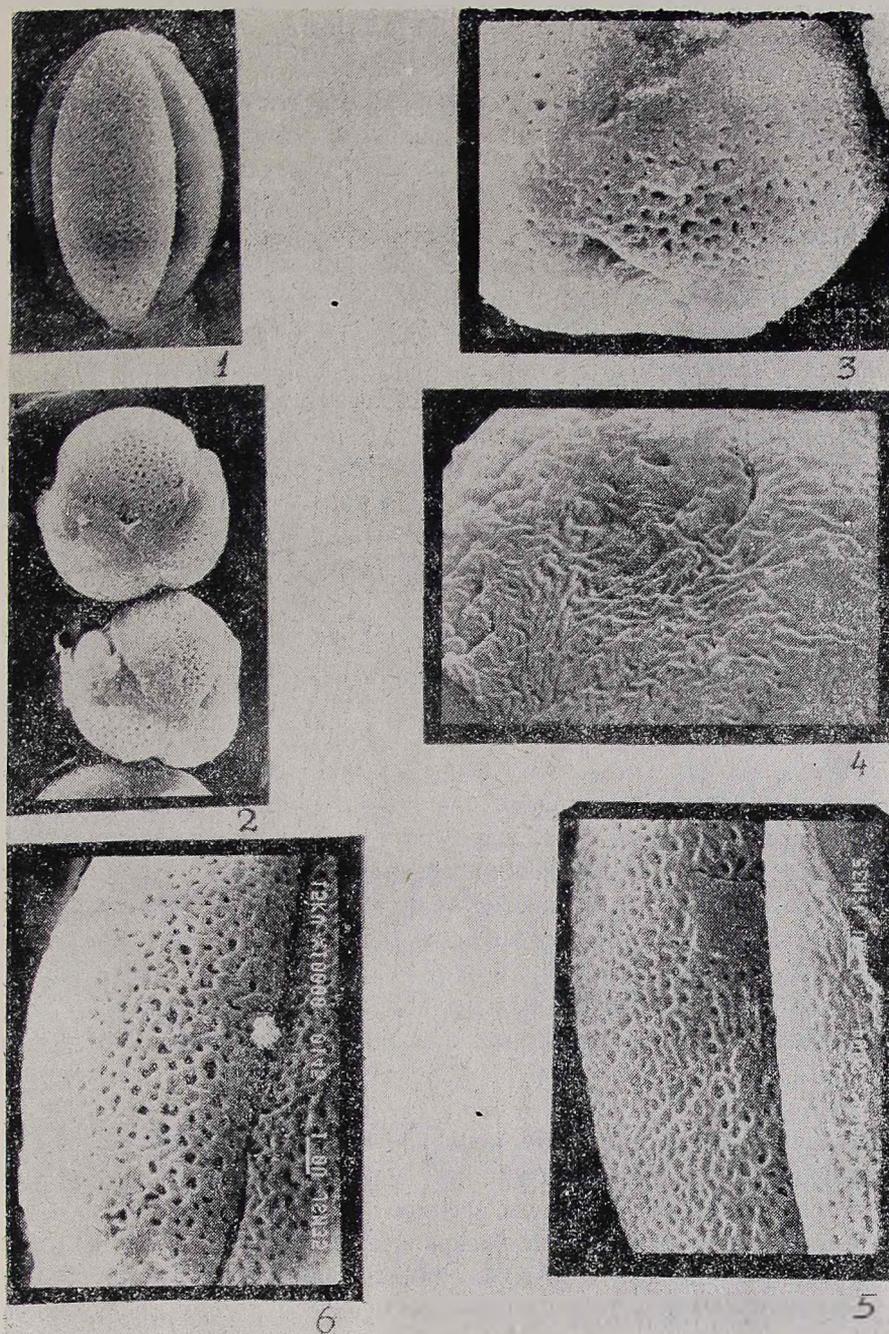


Рис. 3. Ультраструктура пыльцы некоторых представителей рода *Veronica* L. 1—3—*V. sibirica* а, б—общий вид с экватора и полюса $\times 4000$: в—разночечная $\times 10000$: 4—*V. officinalis* извилисто-складчатая $\times 10000$: 5—*V. spicata* извилисто-сетчатая $\times 10000$: 6—*V. sachalinensis* сетчатая $\times 10000$.

ной секции характеризуются однотипностью в развитии и строении эндосперма и эндоспермальных гаусториев [5]. Палиноморфологическая обособленность секции *Pseudo-Lysimachia* подтверждается также данными макроморфологии [16], кариологии [6], эмбриологии [4], которые служат основанием для выделения секции *Pseudo-Lysimachia* в самостоятельный род *Pseudo-Lysimachion* [15, 18].

Некоторые морфологические особенности представителей секции *Pseudo-Lysimachia* позволяют Ремпу [19] считать ее примитивной. Это, однако, не подтверждается нашими данными, так как бороздно-поровидный тип пыльцы является производным бороздного, свойственного представителям всех остальных секций подрода *Veronicella*. В пользу этого говорит и тот факт, что у единственного исследованного нами вида новозеландского древнего рода *Hebe* (*H. andersonii* Lindl.) Cock, близкого к *Veronica*, пыльца также бороздного типа — 3-бороздная.

Виды подродов *Veronicella* и *Paederotella* проявляют большое сходство в размерах пыльцевых зерен, характере апертур и в ряде других признаков. Различие заключается лишь в том, что бугорки на мембранах борозды в подрode *Veronicella* (исключая секцию *Pseudo-Lysimachia*) крупные, гетероморфные, в 2—5 раз крупнее бугорков на поверхности пыльцевого зерна (*V. filiformis*, *V. polita*, *V. biloba*, *V. arvensis* и др.), в то время как у зерен подрода *Paederotella* мембрана борозды и общая поверхность скульптурированы одинаково — мелко-бугорчатые.

Таким образом, бороздный тип характерен для подродов *Paederotella* и *Veronicella* (кроме секции *Pseudo-Lysimachia*), бороздно-поровидный — для подрода *Veronicastrum* и секции *Pseudo-Lysimachia* подрода *Veronicella*.

Интересно отметить, что у исследованных представителей секции *Pseudo-Lysimachia* (подрод *Veronicella*), подрода *Veronicastrum* и рода *Leptandra* нами прослежена корреляция между трехбороздно-поровидным типом пыльцы и колосовидной формой соцветия. Поскольку терминальное колосовидное соцветие является более специализированным, то сочетание с бороздно-поровидным типом пыльцы является еще одним доводом в пользу продвинутости данного типа.

Ключ для определения пыльцы подродов р. *Veronica*.

1. Пыльцевые зерна 3-бороздные, борозды широкие, 6,0—17,5 мкм ширины, с тонкими недифференцированными краями; мембрана борозд разнобугорчатая 2
- Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровидные, борозды узкие, 2,5—6,7 мкм ширины, с утолщенными краями; мембрана борозд и пор одинаково скульптурированная—мелко-редкобугорчатая 3.
2. Мембрана борозд и общая поверхность пыльцевых зерен скульптурированы не одинаково: бугорки на мембранах борозды крупные, гетероморфные и в 2—5 раз крупнее бугорков на общей поверхности пыльцевого зерна подрод *Veronicella*,
кроме секции *Pseudo-Lysimachia*.
- Мембрана борозд и общая поверхность пыльцевых зерен скульптурированы одинаково подрод *Paederotella*.

3. Скульптура более или менее крупно-извилисто-бугорчатосетчатая
—Скульптура очень мелко-тонкостенносетчатая

подрод *Veronicastrum*.

Институт ботаники АН Армянской ССР

Поступило 29.VII 1983 г.

VERONICA L. ՅԵՂԻ ՊԱԼԻՆՈՍԻՍԵՄԱՏԻԿԱՆ

1. Կ. ՄԱՆՈՒԿՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է *Veronica* ջեղի 54 տեսակների պալինոմորֆոլոգիան. վեր է հանվել ծաղկափոշու ապերտուրայի երկու տիպ՝ եռակոսանի, որը բնորոշ է *Paederotella* և *Veronicella* ենթացեղերի բոլոր տեսակներին (բացառությամբ *Pseudo—Lysimachia սեկցիայի*) և եռակոսածյանցքանման՝ հատուկ *Veronicastrum* ենթացեղին և *Pseudo—Lysimachia սեկցիային*:

Ստացված տվյալները վկայում են, որ *Pseudo—Lysimachia սեկցիան* կարելի է դիտել որպես առանձին *Pseudolysimachion Opiz* ջող, ինչպես այդ ընդունված է մի շարք սիստեմատիկների կողմից:

Պալինոմորֆոլոգիական տվյալները խոսում են նաև *Veronicastrum* ենթացեղը *Veronica* ջեղի սահմաններից դուրս դիտելու օգտին:

Հոդվածում բերվում է *Veronica* ջեղի ենթացեղերի ծաղկափոշու որոշման բանալին՝ ըստ ապերտուրայի և սկոլպտուրայի տիպերի:

PALINOSYSTEMATICS OF THE GENUS *VERONICA* L.

L. K. MANUKIAN

As a result of palinological research of 54 species of the genus *Veronica* the heteromorphy of the pollen has been established. Two types of pollen grains have been discovered: tricolporate—typical of the genera *Paederotella* and *Veronicella* (with the exception of the section *Pseudo—Lysimachia*) and tricolporoidate—typical of the subgenus *Veronicastrum* and the section *Pseudo—Lysimachia*. The results are in favour of separation of the section *Pseudo—Lysimachia* as a genus *Pseudolysimachion Opiz*. The key for the determination of the pollen of subgenera and section is given.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аветисян Е. М. Бот. журн., 35, 4, 1950.
2. Афанасьева Н. Г. Тез. 5-го совещ. Эмбриология. Л., 1963.
3. Афанасьева Н. Г. Биол. науки, вып. 3, 1973.
4. Афанасьева Н. Г. Бот. журн., 52, 2, 1971.
5. Афанасьева Н. Г. Эмбриология вероник (р. *Veronica* L.). Казань, 1976.
6. Афанасьева Н. Г. и Мешкова Л. З. Бот. журн., 46, 2, 1961.
7. Афанасьева Н. Г., Михайлова Е. И., Мешкова Л. З. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, вып. 1, 1966.
8. Флора СССР, 22, М.—Л., 1955.
9. Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., 1978.

10. *Заклинская Е. Д.* В кн.: Пыльцевой анализ. М., 1950.
11. *Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* Пыльца двудольных растений. Л., 1978.
12. *Сладков А. Н.* Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. М., 1962.
13. *Смолянинова Л. А., Голубкова В. Ф.* ДАН СССР, 7, 1, 1950.
14. *Феодорова Р. С.* В сб.: Флора и растительность Юго-Востока СССР. Вып. 1, Саратов, 1972.
15. *Fischer M. A.* Aus. dem Botanischen Institute der Universität. Wien, 1974.
16. *Fischer M. A.* p. *Veronica*. В кн.: Rechingen Fl. Iranica, 147, 1981.
17. *Fischer M. A.* p. *Veronica*. В кн.: P. H. Davis. Fl. of Turkey, 6. Edinburgh, 1979.
18. *Opiz P. M.* Natural., 9, 1825.
19. *Römpf H.* Fedde Report, 59, 1928.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVII, № 7, 1984

УДК 581.526.56

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ «КРАТЕРА» ГОРЫ АРАГАЦ

С. А. БАЛОЯН

Растительность «кратера» горы Арагац в основном представлена открытыми группировками, расположенными на скалах, осыпях, россыпях и щебнистых склонах. Растительность склонов «кратера» резко различается, что обусловлено неодинаковым прогреванием и увлажнением. В «кратере» можно проследить исходные стадии образования ковровых и луговых фитоценозов.

Ключевые слова: «кратер» г. Арагац, растительность.

Природно-территориальный комплекс массива г. Арагац характеризуется различными ценоотическими условиями. Своеобразными чертами сложения растительных группировок отличается «кратер». Это единственный участок горы, не испытавший антропогенного воздействия.

В вершинной части г. Арагац насчитывается 9 цирков, отделенных друг от друга узкими кряжами и седловинами. Крупнейший из них — «кратер» — окружен четырьмя вершинами и имеет глубину более 400 м, ширина достигает 4 км. Он представляет собой типичный ледниковый цирк, в верховье измененный ледником речной долины антиклинального строения [6]. Абсолютная высота дна этого полуамфитеатра около 3500 м над ур. м. В «кратере» имеются два умирающих ледника: один спускается с перевальной седловины (3750 м над ур. м.) между южной и западной вершинами и оканчивается на высоте 3550 м над ур. м.; к северу от него с вершины 4013 м спускается второй ледник, конец которого лежит на высоте 3600 м.

В ботанической литературе Армении нет специальных работ, касающихся кратеров. Многочисленные исследователи Арагаца [1—5, 7—10] больше внимания уделяли альпийским коврам, распространенным на высоте 3100—3500 м над ур. м. Эпизодические посещения отдельных исследователей ограничивались только сбором гербария, либо они совпадали с концом августа или с началом сентября, когда многие растения там уже кончают вегетацию.