

6. Цвелев Н. Н. Флора СССР 23, 377—387, М.—Л., 1963.
7. Boissier E. Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum, ser. 2, 3, 68, 1956.
8. Boissier E. Flora Orientalis., 3, 623, 1875.
9. Dostal J. Flora Europaea., 4, 263, 1976.
10. Franchet A. Plantes du Turkestan Mission Capus. Paris, 103, 1883.
11. Huber-Morath A. Bauhinia, 13, 6, 370, 1979.
12. Huber-Morath A. Candollea, 35, 569—608, 1980.
13. Huber-Morath A. Bauhinia, 14, 72, 77—80, 1981.
14. Lázaro-Ibiza B. Contribuciones a la flora de la Peninsula Iberica, Madrid, 11, 29, 152—155, 1900.
15. Rechinger K. H. Fed. Rep., 48, 51—53, 152—153, 1940.
16. Wagenitz G. Bot. Jahrb., 82, 137—215, 1963.
17. Wagenitz G. Flora of Turkey, Edinburgh, 5, 484, 1975.
18. Wagenitz G. Flora Iranica, 139b, 327—331, 1980.
19. Wagenitz G. Proc. Roy. Soc. Edinb., 89, B, 11—21, 1986.

Поступило 5.XII 1989 г.

Биолог. журн. Армения, № 3, (43), 1990

УДК 588.948.2:581.33

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ОРХИДНЫХ КАВКАЗА

Е. М. АВЕТИСЯН, А. К. МЕХАКЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

Приводится краткая палиноморфологическая характеристика кавказских представителей семейства *Orchidaceae*, основанная на детальном исследовании пыльцы 22 родов и 38 видов.

Բերվում է *Orchidaceae* ընտանիքի կովկասյան ներկայացուցիչների համառոտ պալինոլոգիական բնութագիրը՝ հիմնված 22 ջրերի և 38 տեսակների մազկախույն մանրամասն ուսումնասիրության վրա:

Short palynological characteristics of Caucasian representatives of the family *Orchidaceae*, based on the detailed study of the pollen of 22 genera and 38 species, is given.

Палиноморфология—сем. *Orchidaceae*—Флора Кавказа.

Среди многих семейств цветковых растений, имеющих пыльцевые соединения в виде диад, тетрад и полиад, пыльцевые зерна семейства *Orchidaceae*, как и *Asclepiadaceae*, выделяются наличием полиада, представляющих собой скопление полиад, состоящих из одиночных пыльцевых зерен, диад, тетрад, а иногда и более крупных комочков—массул. Наряду с полиадами, у некоторых подсемейств орхидных встречаются также одиночные пыльцевые зерна (монады). Намечая эволюционные направления пыльцевых соединений покрытосеменных, Walker и Doyle [14] высказали мнение, что полиада и массулы представляют более подвинутые типы соединения, при этом не исключая возможность того, что в некоторых линиях полиады могут вторично дать начало тетрадам или даже монадам.

Описание пыльцевых зерен представителей семейства орхидных имеется как в ранних, так [7, 10, 11] и во многих более поздних работах [2, 3, 4, 8]. Новую и весьма ценную информацию о внешнем и внутреннем строении оболочки пыльца семейства *Orchidaceae* внесли исследования, проведенные с помощью электронных микроскопов (СЭМ и ТЭМ) [12, 13, 15]. В результате этих исследований на фоне апертурного однообразия выявлено значительное разнообразие структуры экзины. При обобщении литературных сведений по ультраструктуре экзины (800 видов и 350 родов, охватывающих все трибы и подсемейства) Burns-Balogh [9] указывает на несколько возможных путей эволюции стенки пыльца в семействе *Orchidaceae*. При этом наличие сходных структурных типов экзины в разных группах орхидных придает вторичный характер, что затрудняет применение данного признака в филогении семейства. Автор также отмечает, что направления эволюционного развития стенки пыльца орхидных не соответствует таковым двудольных и, возможно, даже однодольных.

Во Флоре Кавказа пыльцевые зерна орхидных исследуются впервые. Надеемся, что наши данные внесут свою долю в изучение палиноморфологии этого обширного (750 родов и 20000 видов) семейства.

Материал и методика. Материал для исследований был взят из честного и общего гербария Института ботаники АН АрмССР. Препараты пыльцевых зерен готовили двумя методами: окрашиванием основным фуксином [5] для установления формы и размеров поллад и упрощенным ацетилизным методом [1] в основном для свободных пыльцевых зерен, так как при этом методе поллады обычно разрушаются. Препараты пыльца хранятся в паллиотеке при отделе систематики и географии растений Института ботаники АН АрмССР.

Результаты и обсуждение. На Кавказе произрастают 56 видов семейства *Orchidaceae*, принадлежащих к 22 родам [6], охватывающих представителей всех подсемейств: *Cypripedioideae*, *Neottioideae*, *Orchidoideae*, *Epidendroideae*, *Vandelloideae*, кроме *Apostasioideae*.

Пыльцу исследованных родов и видов по характеру собранности можно разделить на три группы.

Группа I—Пыльцевые зерна в монадах, обычно 1-лептомные, редко 1-бороздные (род *Cypripedium*), более или менее эллипсоидальные, скульптура экзины обычно сетчатая, редко—зернистая.

1. Род *Cephalanthera* Rich.

C. damascentum (Mill.) Druce —Лептома удлиненная, п. о. 27,5 мкм, э. д. 21,0 мкм, скульптура экзины сетчатая крупно—на дистальной и мелко—на проксимальной стороне, стенки ячеек толстые, ячей угловато-округлые, с зернышками на углах, покров толстый.

Изученный образец: ERE 118993.

C. longifolia (L.) Frisch. —Лептома удлиненно-округлая, п. о. 31,2 мкм, э. д. 24,5 мкм, скульптура экзины сетчатая, ячей сетки очень крупные

Изученный образец: ERE 129642.

C. rubra (L.) Rich. —Лептома очень удлиненная, п. п. 28,0 мкм, э. д. 22,5 мкм, ячей сетки очень крупные, округлые.

Изученный образец: ERE 119018 (рис. 1:1).

2. Род *Limodorum* Boehm.

L. abortivum (L.) Sw. — Лептотма угловато-округлая, п. о. 33,5 мкм, э. д. 28,0 мкм, скульптура экзины очень крупносетчатая, стенки ячеей очень толстые, из крупных расставленных бугорков.

Изученный образец: ERE 118974.

3. Род *Cypripedium* L.

C. calceolus L. — Борозды узкие, короткие, п. о. 28,8 мкм, э. д. 22,0 мкм, скульптура экзины очень мелко-густозернистая, покров тонкий.

Изученный образец: ERE 13318 (рис. 1:2).

Группа II — Пыльцевые зерна собраны в тетраэдрических или тетрагональных тетрадах. Отдельные пыльцевые зерна дистально-1-поросые, поры крупные — 5,5—7,0 мкм, округлые или редко удлинённые, скульптура экзины крупносетчатая, тонко- или толсто-покровная (1,5—3,0 мкм).

4. Род *Epipactis* Zinn.

E. helleborinae (L.) Crantz. — Тетрагональные тетрады 45,0—60,0 мкм в диаметре. Поры округлые, скульптура экзины мелкочаечная, ячеи сетки угловатые, стенки ячеи тонкие, слабоизвилистые, с зернышками на них.

Изученный образец: ERE 118963.

E. microphylla (Etem.) Sw. — Тетраэдрические тетрады 43,0—68,0 мкм. Поры округлые, ячеи сетки угловатые, с зернышками на углах.

Изученный образец: ERE 118956 (рис. 1:3).

E. palustris (L.) Crantz. — Тетрагональные тетрады 42,0—49,5 мкм в диаметре, ячеи сетки продолговато-угловатые, стенки ячеи тонкие, извилистые, с зернышками на них.

Изученный образец: ERE 13357.

5. Род *Listera* R. Br.

L. ovata (L.) Br. — Тетрагональные тетрады 26,5—43,0 мкм в диаметре. Отдельные пыльцевые зерна поровидные, скульптура экзины очень крупносетчатая, стенки ячеи толстые, извилистые, прерывистые, из тесно расположенных бугорков на них.

Изученный образец: ERE 118349.

6. Род *Neottia* Guett.

N. nidus-avis (L.) Rich. — Тетрагональные тетрады 43,0—64,0 мкм в диаметре. Отдельные пыльцевые зерна поровидные, скульптура экзины очень крупно-неравномерно-сетчатая, стенки ячеи экзины толстые, извилистые, из крупных расставленных бугорков на них, ячеи угловатые.

Изученный образец: ERE 118319.

7. Род *Spiranthes* Rich.

S. spiralis (L.) Chevall. — Тетрагональные тетрады 35,0—40,0 мкм в диаметре, редко ромбондальные 32,0—17,0 мкм в диаметре (отдельные и э. удлинённые). Скульптура экзины сетчатая, стенки ячеи угловато-округлые, из однорядных, местами двурядных зернышек.

Изученный образец: ERE 58757.

Группа III.—Пыльцевые зерна собраны в полиады самых разных размеров и форм: от очень продолговатых до очень широко пирамидальных, редко полиады у основания ножковидно суженные (род *Ophrys*). Полиады состоят из монад или тетрад. Отдельные пыльцевые зерна обычно безапертурные, а редко—с поровыми апертурой. Скульптура экзины сетчатая, зернистая или гладкая.

Подгруппа I.—Полиады состоят из монад.

8. Род *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski

D. umbrosa (Kar. et Kir.) Nevski — Полиады 170,0—197,0 мкм, из почти округлых монад, 15,0—20,5 мкм скульптура экзины мелкозернистая.

D. flavescens C. Koch. Holub. — Полиады 275,0—330,0 мкм, из эллипсоидальных монад, 22,0×19,5 мкм, скульптура экзины гладкая.

Изученный образец: ERE 136777.

D. urvilleana (Stendel.) Bauman et Künkele — Полиады 220,7—240,0 мкм из угловато-округлых монад, 14,0—20,5 мкм, скульптура экзины гладкая.

Изученный образец: ERE 136774.

9. Род *Goodyera* R. Br.

G. repens (L.) R. Br. — Полиады рыхлые, 180,0—235,0 мкм, из удлиненно-угловатых монад, 26,0×20,0 мкм, скульптура экзины мелко-равномерно-сетчатая, стенки ячеей толстые, ячеей округло-овальные.

Изученный образец: ERE 28021.

10. Род *Corallorhiza* Chatel.

C. trifida Chatel. — Полиады, 160,0—170,0 мкм, из рыхлых удлиненных монад, 20,5×35,0 мкм, скульптура экзины гладкая.

Изученный образец: ERE 118105.

11. Род *Platanthera* Rich.

P. chlorantha (Cist.) Reichenb. — Полиады рыхлые, 220,0—250,0 мкм, из удлиненно-угловатых монад, 27,0×14,5 мкм, скульптура экзины почти гладкая.

Изученный образец: ERE 119102.

12. Род *Coeloglossum* C. Hartm.

C. viride (L.) C. Hartm. — Полиады 150,0—182,0 мкм, из плотно расположенных эллипсоидальных монад, 20,0×12,5 мкм, скульптура экзины рыхло-крупно-сетчатая, стенки ячеей тонкие, извилистые, из отдельных зернышек.

Изученный образец: ERE 111087.

13. Род *Steveniella* Schlechter

S. satyrioides (Stev.) Schlechter — Полиады рыхлые, 230,0—260,0 мкм, из угловато-округлых монад, 12,5—14,0 мкм, скульптура экзины

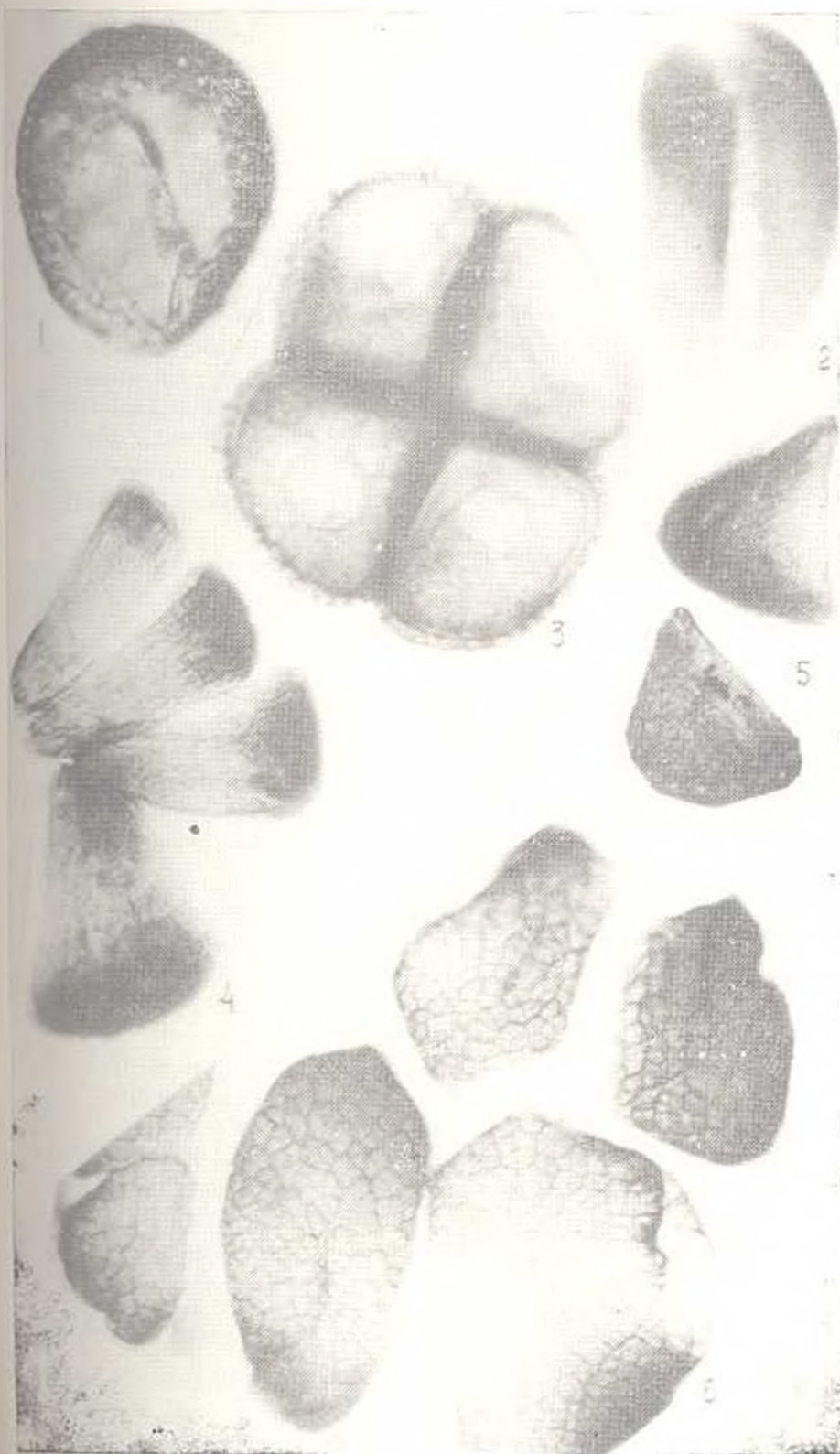


Рис. 1. Типы пылевых зерен орхидных. 1 — шаровидная монада *Serapianthus rubra*, 2 — бороздчатая монада *Cypripedium calceolus*, 3 — поровая тетрада *Epipactis microphylla*, 4 — полииннума *Orchis provincialis*, 5 — *Ophrys caucasea*, 6 — массада — *Epipogium aphyllum*.

мелко-рыхло-сетчатая, стенки ячеей очень тонкие, извилистые, с 1—2 зернышками в ячейках.

Изученный образец: ERE 31318.

14. Род *Orchis* L.

O. coriophora L.—Полнады рыхлые, 230,0—265,0 мкм, из угловато-округлых монад, 13,5—15,5 мкм, скульптура экзины густозернистая.

Изученный образец: ERE 119136.

O. mascula (L.) L.—Полнады 270,0—330,0 мкм, из удлинённо-угловатых монад, 22,5×10,0 мкм, скульптура экзины гладкая.

Изученный образец: ERE 126709.

O. punctata Stev. ex Lindl.—Полнады 200,0—295,0 мкм, из плотно расположенных угловато-удлинённых монад, 14,0×11,0 мкм, скульптура экзины густозернистая, зернышки в коротких рядах.

Изученный образец: ERE 128201.

O. purpurea Hudson—Полнады 210,0—295,0 мкм, из плотно расположенных эллипсоидальных монад, 15,0×11,0 мкм, скульптура экзины густозернистая.

Изученный образец: ERE 128171.

O. simia Lam.—Полнады рыхлые, 280,0—310,0 мкм, из удлинённых монад, 24,5×11,0 мкм, скульптура экзины крупноячеистая, стенки ячеей извилистые, тонкие.

Изученный образец: ERE 119153.

O. stevenii Reichenb.—Плоды 170,0—233,0 мкм, из плотно расположенных удлинённо-угловатых монад, 25,0×12,0 мкм, скульптура экзины крупносетчатая, стенки ячеей тонкие, извилистые, из отдельных зернышек.

Изученный образец: ERE 128167.

O. tridentata Scop.—Полнады 255,0—270,0 мкм, из плотно расположенных эллипсоидальных монад, 16,0×10,0 мкм, скульптура экзины густозернистая.

Изученный образец: ERE 119230.

O. palustris Jacq.—Полнады рыхлые, 215,0—230,0 мкм, из удлинённо-угловатых монад, 18,0×14,0 мкм, скульптура экзины зернистая.

Изученный образец: ERE 18869.

O. provincialis Balb.—Полнады 305,0—340,0 мкм, из округло-угловатых монад, 16,5×13,0 мкм, скульптура экзины сетчатая, стенки ячеей из плотно расположенных зернышек.

Изученный образец: ERE 62716 (рис. 1:4).

O. ustulata L.—Полнады 185,0—230,0 мкм, из плотно расположенных монад, 11,5×8,0 мкм, скульптура экзины гладкая.

Изученный образец: ERE 7279.

15. Род *Serapias* L.

S. vomeraceae (Burm.) Brlg.—Полнады 315,0—350,0 мкм, из тетраэдрических тетрад 40,0—45,0 мкм, скульптура экзины густо-мелкозернистая.

Изученный образец: 30810.

Подгруппа II.—В полнадах пылевые зерна собраны в тетрадах. Отдельные пылевые зерна безапертурные, редко дистально-1-поровые, поры округлые, крупные, 5,5—7,5 мкм в диаметре.

16. Род *Anacamptis* Fieb.

A. pyramidalis (L.) Rich.—Полнады 195,0—215,0 мкм, из тетраэдрических тетрад, 40,0—60,0 мкм в диаметре, скульптура экзины неравномерносетчатая, стенки ячеей толстые, извилистые, ячей угловатые.

Изученный образец: ERE 124457.

17. Род *Eripogium* R. Br.

E. aphyllum (E. W. Schmidt) Sw.—Пыльцевые зерна в массах разных размеров, 290,0—350,0 мкм, из тетраэдрических тетрад, 45,0—52,0 мкм в диаметре, отдельные п. з. 1-поровые, скульптура экзины зернистая.

Изученный образец: ERE 18800 (рис. 1:6).

18. Род *Gymnadenia* R. Br.

G. conopsea (L.) R. Br.—Полнады рыхлые, 150,0—170,0 мкм, из тетраэдрических тетрад, 25,5—40,0 мкм в диаметре, скульптура экзины почти равномерносетчатая, стенки ячеей толстые, из мелких зернышек на них.

Изученный образец: ERE 119239.

19. Род *Herminium* Guen.

H. caprinum (Bieb.) C. Koch.—Полнады 275,0—350,0 мкм, из тетрагональных тетрад, 35,5—39,0 мкм в диаметре, отдельные п. з. 1-поровые, скульптура экзины зернистая, зернышки рядами.

Изученный образец: ERE 13365.

20. Род *Himantoglossum* Koch.

H. caprinum (Bieb.) C. Koch.—Полнады 275,0—350,0 мкм, из тетрагональных тетрад, 35,5—39,0 мкм в диаметре, отдельные п. з. 1-поровые, скульптура экзины зернистая, зернышки рядами.

Изученный образец: ERE 32693.

21. Род *Ophrys* L.

O. caucasica Woronow.—Полнады с ножкой, 385,0—430,0 мкм, из ромбодальных тетрад, 46,0—51,5 мкм в диаметре, скульптура экзины почти гладкая.

Изученный образец: ERE 96113 (рис. 1:5).

O. oestriifera Bieb.—Полнады 380,0—450,0 мкм, из тетрагональных тетрад, 40,0—43,0 мкм в диаметре, скульптура экзины почти гладкая.

Изученный образец: ERE 123187.

22. Род *Traunsteinera* Reichenb.

T. sphaerica (Bleb.) Schlechter.—Полнады 155,0—180,0 мкм, из ромбодальных тетрад, 35,0—38,0 мкм в диаметре, скульптура экзины почти равномерносетчатая, ячей сетки округло-угловатые, стенки ячеей из отдельных зернышек на них.

Изученный образец: ERE 88111.

Обобщение результатов наших исследований сводится к следующему.

На материале в объеме флоры Кавказа подсемейства различаются по типу собранности пыльцы: в виде монад — *Cypripedioideae* (*Cypripedium*), массул — *Epiaendroideae* (*Epipogium*) и полиад — *Vandoideae* (*Corallorhiza*). Подсемейство *Orchidoideae* однотипное — пыльцевые зерна собраны в полиады — (*Gymnadenia*, *Platanthera*, *Coeloglossum*, *Traunsteinera*, *Serapias*, *Herminium*, *Ophrys*, *Anacamptis*, *Himantoglossum*, *Steveniella*, *Orchis*, *Dactylorhiza*). В подсемействе *Neottioideae* (*Listera*, *Neottia*, *Goodyera*, *Spiranthes*, *Limodorum*, *Cephalanthera*, *Epipactis*) пыльцевые зерна собраны как в тетрады, так и в полиады, встречаются также и монады.

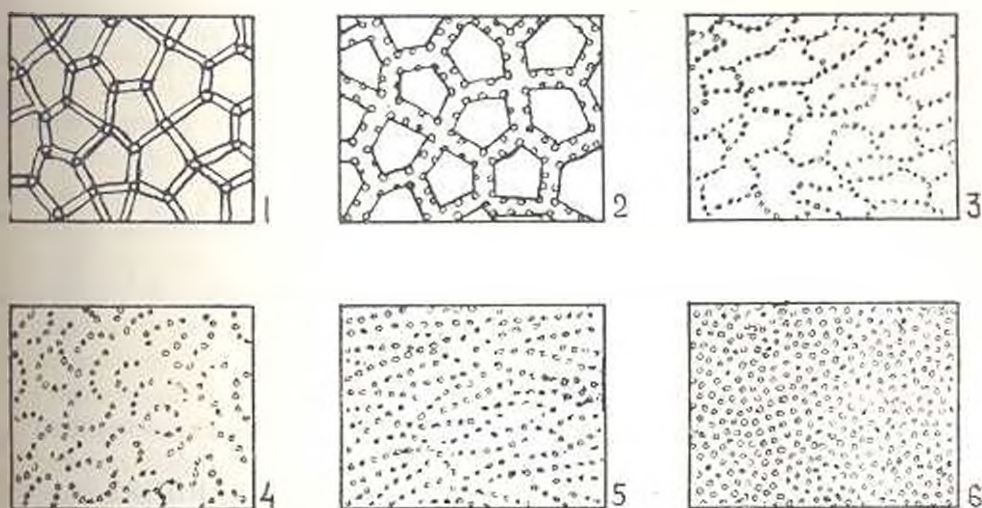


Рис. 2. Основные скульптурные типы пыльцевых зерен орхидных. 1—однорядно-зернисто-сетчатая, 2—двурядно-зернисто-сетчатая, 3—волнисто-густо-зернисто-сетчатая, 4—прерывисто-зернисто-сетчатая, 5—струбчатозернистая, 6—зернистая.

Полиады по форме и размерам в свою очередь можно группировать следующим образом:

1. Полиады ширококонические или округло-цилиндрические, без заметного утолщения на одном конце (*Coeloglossum*, *Traunsteinera*, *Anacamptis*, *Dactylorhiza*).

2. Полиады удлинненно-конические, наглядно суженные на одном конце (*Goodyera*, *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Steveniella*, *Ophrys*, *Orchis*).

3. Полиады в виде бесформенных скоплений — массул (*Epipogium*).

Одиночные пыльцевые зерна как свободные, так и в тетрадах обычно имеют апертуры, тогда как в полиадах они редко бывают с апертурами.

Скульптура экзипы пыльцевых зерен изученных нами видов отличается небольшим разнообразием сетчатой скульптуры (рис. 2: 1, 2,

3, 4), реже она бывает струйчатой (рис. 2, 5) еще более редко зернистой (рис. 2: 6) или почти гладкой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аветисян Е. М. Бот. журн., 35, 4, 385, 1950.
2. Аветисян Е. М., Мехакян А. К. Флора Армении, 10.
3. Куприянова Л. А. и др. В кн.: Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР, 151—158, Л., 1983.
4. Рябкова Л. С. Паллинография флоры Таджикской ССР, 59—65, Л., 1987.
5. Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. ДАН СССР, 75, 1, 125—126, 1950.
6. Торосян Г. К. Автореф. канд. дисс., Ереван, 1987.
7. Эрджан Г. Морфология пыльцы и систематика раст., М., 1956.
8. Bronckers F. Palynologie Africana., 5, (Bull. J. C. A. N. Sci.), 29, 2, 171—520, 1967.
9. Burns—Bulogh P. Amer. J. Bot., 70, 9, 1301—1312, 1983.
10. Fritzsche J. Über den Pollen Mem. Acad. Sci. St. Petersburg, 3, 619—770, 1837.
11. Mohl H. Sur la structure et les formes des grains de Pollen Ann. Sci. Nat. Bot. Ser., 2, 3, 220—236, 1835.
12. Newton G. D. and Williams N. H. Pollen morphology of the Cypripedioideae and Apostasioideae (Orchidaceae), Selbyana, 2, 169—182, 1978.
13. Schill R. and Pfeiffer W. Pollen Spores, 19, 5—118, 1977.
14. Walker J. W. and Doyle J. A. Palynology Ann. Bot. Gard., 62, 3, 651—721, 1975.
15. Williams N. H. and Broome C. R. Amer. Orch. Bull., 47, 69—707, 1976.

Получено 11.XII 1981 г.

Биол. журн. Армения, № 3.(43), 1990

УДК 581.9(479.25)

ОБ АВТОХТОННОЙ И АЛЛОХТОННОЙ ТЕНДЕНЦИЯХ В РАЗВИТИИ ФЛОРЫ СТЕПЕЙ АРМЯНСКОЙ ССР

Г. М. ФАПВУШ

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

Рассчитаны показатели автономности флор степей отдельных флористических районов Армении. Показано, что в процессе становления флоры Армении миграционные и видообразовательные процессы были почти уравновешены, а в становлении флоры степей преобладала автохтонная тенденция.

Հաշվարկվել են Հայաստանի առանձին ֆլորիստիկ իրջանների տափաստանների ֆլորաների ավտոնոմ ցուցանիշները: Ցույց է տրվել, որ Հայաստանի ֆլորայի ձևավորման պրոցեսում միգրացիոն և տառակառուցման պրոցեսները հավասարակշռված են, իսկ տափաստանների ֆլորաների ձևավորման մեջ գերակշռել է ավտոխոն տենդենցը:

The autonomy indices of steppe floras of different floristic regions of Armenia are calculated. It is demonstrated that in the formation of Armenian flora on the whole the migrations and speciations are almost balanced, while in the formation of steppe flora the autochthonal process predominates.