

СИСТЕМАТИКА

Е. М. Аветисян

К палиносистематике рода *Heterosargium* DC.

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР А. Л. Тахтаджяном 7. X 1959)

Крупный знаток семейства *Boagigiaceae* М. Г. Попов неоднократно отмечал, что род *Heterosargium* заслуживает особо детального морфологического, цитологического, эмбриологического и систематико-географического изучения^(1,2). Учитывая некоторую неясность в систематическом положении этого рода в семействе *Boagigiaceae*, мы и решили исследовать род *Heterosargium* с палинологической точки зрения. Нами изучена пыльца всех шести видов рода, а также использованы данные наших исследований по семейству бурачниковых⁽³⁾. Обработка велась упрощенным ацетолизным методом⁽⁴⁾.

Род *Heterosargium* впервые был выделен Декандоллем⁽⁵⁾ из рода *Lappula* Moench., в котором он составил отдельную, секцию *Heterosargium*, установленную Гюрке⁽⁶⁾. После Декандолля, Буассье⁽⁷⁾, Кунце⁽⁸⁾, Липский⁽⁹⁾, Кузнецов⁽¹⁰⁾ вновь объединили род *Heterosargium* с родом *Lappula*. Однако, ряд ботаников справедливо указывали на необоснованность соединения этого рода с родом *Lappula*. Например, Воронов⁽¹¹⁾ писал: „Принимая во внимание своеобразное строение плода у групп форм, отнесенных к секции *Heterosargium* рода *Lappula*, группу эту лучше рассматривать как особый род“. Брандт⁽¹²⁾ восстановил этот род, его самостоятельность принимают также Ледебур⁽¹³⁾, Попов⁽²⁾, Гроссгейм⁽¹⁴⁾, Закиров⁽¹⁵⁾.

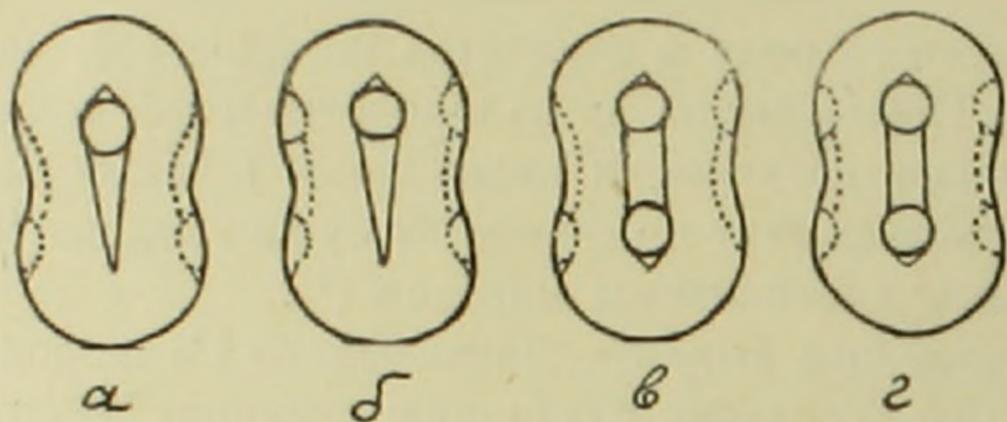
Наши данные по родам *Heterosargium* и *Lappula* показали, что они резко отличаются по морфологии пыльцы. Пыльцевые зерна *Heterosargium* трехборозднопоровые (3—зоникольпоратные). Борозды длинные, концы их соединяются на обоих полюсах, поры расположены в центре борозд в экваториальной части зерен: форма пыльцы почти коконообразная, поверхность сэкзины гладкая (фиг. 1).

Пыльцевые зерна рода *Lappula* шестибороздные, причем из шести борозд только три имеют поры, поровые и беспоровые чередуются (гетерокольчатая пыльца). Поры расположены по одной*, очень редко (*L. sinatica* (DC.) Aschers), по две в каждой поровой борозде.

* *L. barbata* (MB.) Gürke, *L. drobovii* n. Pop., *L. consaguineum* (F. et Mey.) Gürke, *L. heteracantha* (Ldb.) Gürke, *L. kulikalonica* Zak., *L. marginata* (MB.) Gürke, *L. stricta* (Ldb.) Gürke, *L. spinocarpos* (Forsk.) Aschers.

или же одна борозда однопоровая, а две другие двухпоровые* и наконец одна борозда может иметь по две поры, а две остальные борозды по одной поре**. При всех случаях поры расположены по обе стороны от экватора. Форма зерен коконообразная, сэкзина гладкая (фиг. 2).

Как видно из вышеизложенного, пыльцевые зерна родов *Heterosagium* и *Lappula* принадлежат к совершенно разным морфологическим типам пыльцы, которые трудно вынести непосредственно друг от друга. В общей схеме эволюции пыльцы бурачниковых эти два типа представляют совершенно разные этапы специализации спородермы. Тип пыльцы рода *Lappula* (наличие беспоровых и поровых борозд) характерен для всех родов триб: *Eritrichieae*, *Synoglosseae*, некоторых *Lithospermeae* и *Rochellieae*. Совершенно тождественно с родом *Lappula* пыльцу имеют роды *Eritrichium* Schrad., *Amblynotus* Johnst., *Rochellia* Rchb. Что же касается пыльцевых зерен рода *Heterosagium*, то подобный тип зерен не встречается во всем



Фиг. 1. Расположение пор у видов *Lappula* (как срастание концов борозд, коконообразная форма и др.) не характерна для пыльцы этих родов.

Хотя трехборозднопоровый общий тип и встречается в сем. бурачниковых, однако трехборозднопоровость в сочетании с остальными признаками (как срастание концов борозд, коконообразная форма и др.) не характерна для пыльцы этих родов. Таким образом, роды *Heterosagium* и *Lappula* по строению пыльцевых зерен представляют совершенно разные типы, что лишний раз подтверждает самостоятельность рода *Heterosagium* DC. Виды же рода *Heterosagium**** имели очень сходную пыльцу, незначительные различия между которыми выражались в общих размерах зерен и в степени сужения с экватора.

Трехборозднопоровая линия развития пыльцы, т. е. та линия, к которой принадлежат пыльцевые зерна рода *Heterosagium*, берет начало от тропических представителей семейства. Трехборозднопоровые микроспоры имеют: род *Patagonula* L., некоторые виды рода *Cordia*, напр. *C. scabrada* Mart., *C. alliodora* (R. et Pav.) Cham. и *C. abyssinica* R. Br. из подсемейства *Cordioloideae*, а также р.р. *Pteleocarpus* Oliv. и *Poskea* Vatke из подсемейства *Ehretioideae*. Из „истинных“ бурач-

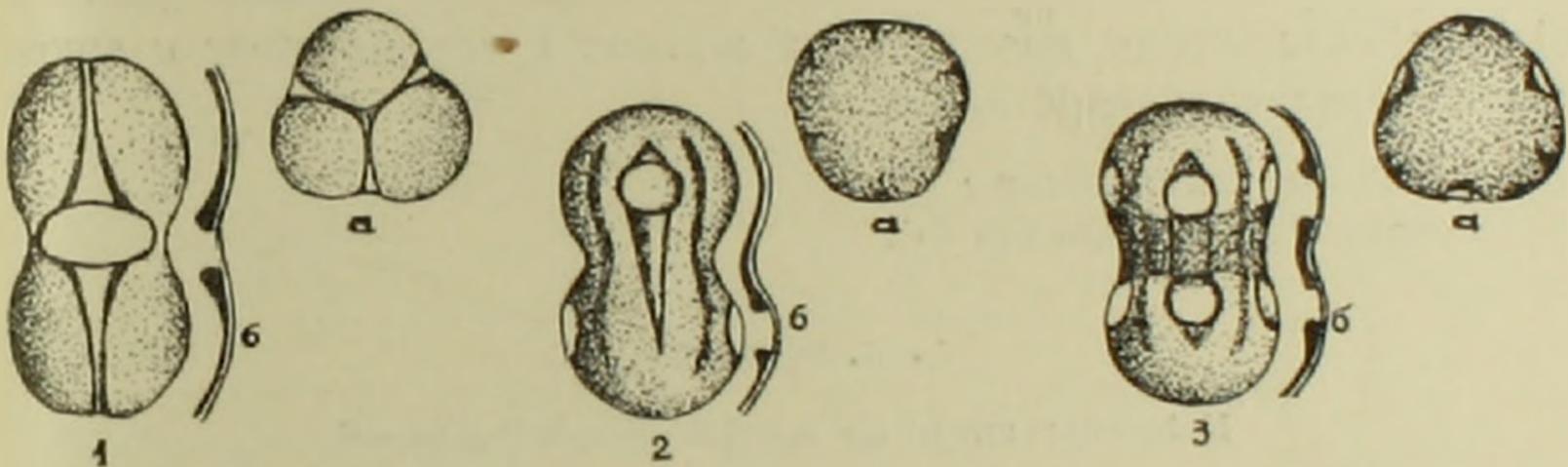
* *L. aktaviensis* M. Pop., *L. semiglabra* (Ldb.) Gürke, *L. sessiliflora* (Boiss.) Gürke.

** *L. macrantha* (Ldb.) Gürke, *L. patula* (Lehm.) Aschers., *L. saxatilis* Kuhn., *L. semiglabra* (Ldb.) Gürke, *L. tenuis* (Ldb.) Gürke.

*** *H. echinophorum* (Pall.) Brand, *H. laevigatum* (Kar. et Kir.) DC., *H. macrocarpum* Zak., *H. oligacanthum* (Boiss.) Bornm., *H. rigidum* DC., *H. szowitzianum* (Fisch. et Mey.) DC.

никовых такие пыльцевые зерна свойственны родам *Caccinia* Savi, *Trichodesma* R. Br., *Craniospermum* Lehm., *Lycopsis* L.

Интересно, что пыльцевые зерна всех упомянутых родов хотя и являются трехборозднопоровыми, но морфологически сильно различаются. При этом пыльцевые зерна *Heterocaryum* можно считать одним из специализированных типов в этой линии развития. От пыльцевых зерен тропических представителей семейства зерна рода *Heterocaryum* отличаются гладкой экзиной и мелкими размерами. Как нами было показано ранее, поверхность экзины пыльцы тропических родов и видов покрыта шипами (*C. scabrida*, *C. alliadora*), зернышками (*Poskea* Vatke) или сеткой (*Cordia abyssinica*, р.р. *Pteleocarpus* Oliv., *Patagonula*). Величина пыльцевых зерен видов *Heterocaryum* 14—16 μ , в то время как тропических представителей не менее 30, а иногда доходит даже до 50 μ . От родов *Poskea*, *Caccinia* и *Trichodesma* зерна рода *Heterocaryum* отличаются большей специализацией пор. Если у этих родов поры слабо дифференцированы в бороздах, у *Heterocaryum* они резко отграничены. Наконец, от пыльцевых зерен всех родов трехборозднопорового типа (кроме рода *Caccinia*) род *Heterocaryum* отличается срастанием концов борозд на двух полюсах зерен. Срастание концов борозд наблюдается и на зернах некоторых видов рода *Opontia*—*O. baldschuanicum* Lipsky, *O. caucasicum* Levin и др. Однако у последних борозды срастаются лишь на одном полюсе⁽³⁾.



Фиг. 2. 1—*Heterocaryum schowitsianum* (F. et M.) DC. 1a—вид сбоку, 1б—оптический разрез экзины; 2—*Lappula tianshanicum* M. Pop. et Zak; 2a—вид сбоку, 2б—оптический разрез экзины; 3—*Lappula sinaica* (DC.) Aschers. 3a—вид сбоку, 3б—оптический разрез экзины.

В этом отношении оригинальное положение занимают пыльцевые зерна рода *Caccinia* Savi. Среди всех бурачниковых только у зерен рода *Caccinia* концы трех борозд срастаются на обоих полюсах, хотя, как было выше отмечено, поры в бороздах у *Caccinia* еще очень слабо выражены.

Согласно концепции М. Г. Попова⁽¹⁵⁾, род *Heterocaryum* как од-нолетник является последним звеном какой-то „филии“ нити эволюции, которая идет от древнего тропического типа (кордиевого?) к многолетней траве *Heterocaryum*. Непосредственным предком рода *Heterocaryum* Попов считал род *Trichodesma*, который, в свою очередь,

филогенетически сближается с родом *Suchtelenia* Kar. Вторым предком рода по его же мнению является род *Caccinia*. При этом род *Heterocaryum* сближается с родом *Trichodesma* одинаковой формой гинобазиса, а с родом *Caccinia* зигоморфностью (венчик у *Caccinia*, плод у *Heterocaryum*).

Данные морфологии пыльцевых зерен показывают, что род *Heterocaryum*, как и роды *Caccinia* и *Trichodesma* принадлежит к одной трехборозднопоровой линии развития пыльцевых зерен. Эта линия действительно морфологически сближается с тропическими подсемействами, однако не только с подсемейством *Cordioloideae*, как думал М. Г. Попов, но также и с подсемейством *Erethioideae*. На основании морфологии пыльцевых зерен род *Heterocaryum* трудно связать с р. р. *Caccinia* и *Trichodesma*, ибо, если сравнением концов борозд он более сближается с р. *Caccinia*, то степень дифференциации пор более близок к роду *Trichodesma*. Во всяком случае, более низкий уровень специализации микроспор родов *Caccinia* и *Trichodesma*, по сравнению с родом *Heterocaryum*, говорит об их сравнительной примитивности в данной линии развития. Эволюция пыльцы шла в этой линии развития в сторону дифференциации пор в бороздах, сглаживания поверхности экзины и уменьшения общих размеров.

Род же *Suchtelenia*, который на основании сходства строения гинобазиса сближается с родом *Heterocaryum* (15), по строению пыльцевых зерен резко отличается от последнего. Тип пыльцы рода *Suchtelenia* совершенно иного происхождения и принадлежит к другой не трехборозднопоровой линии.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Ե. Մ. ԱՎԵՏԻՍՅԱՆ

Heterocaryum ցեղի պալիֆոսֆորոսեմաթիկան

Աշխատանքում կիրառված է բույսերի սիստեմատիկայի նորադույն մեթոդներից մեկը՝ ծաղկեփոշու մորֆոլոգիական ուսումնասիրությունը. ցեղի սիստեմատիկայի որոշ հարցերի պարզարանման համար՝ *Heterocaryum* ցեղը մի շարք բուսաբանների կողմից միացվում է *Lappula* ցեղի հետ, սակայն այս ցեղի պտղի յուրահատուկ կառուցվածքը հիմն է տալիս մի այլ շարք բուսաբաններին նրան համարելու ինքնուրույն ցեղ: Մեր ուսումնասիրություններից պարզվում է, որ *Lappula* և *Heterocaryum* ցեղերը ծաղկեփոշու կառուցվածքով միանգամայն տարրերվում են միմյանցից: Այս փաստը մինչ այժմ եղած մյուս տվյալների հետ միասին որոշակիորեն խոսում է *Heterocaryum* ցեղի ինքնուրույնության օգտին:

Աշխատանքում արվում են հետևություններ նաև փոշեհատիկների զարգացման տվյալ ուղղության մասին, որն օգնում է հասկանալու ցեղի ֆիլոգենետիկ կապերը:

ЛИТЕРАТУРА — ԿՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ М. Г. Попов, Сем. Boraginaceae. Фл. СССР, 19, М.—Л., 1953. ² М. Г. Попов, Бот. мат. фл. Кавк., 4, 2, 167, 1913. ³ Е. М. Аветисян, Морфология микроспор бурачниковых, Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 10, 7, 1956. ⁴ Е. М. Аветисян, Упрощенный

цветолизный метод обработки пыльцы, Бот. журн. 35, 4, 385, 1950. ⁵ De Kandolle, Prodrornus, X, 144, 1846. ⁶ M. Gürke, in Engler und Prantl, Die Naturlichen Pflanzenfamilien, 4, За. 106, 1827. ⁷ E. Bolssier, „Flora Orientalis, 4, 247, 1879. ⁸ O. Kuntze, Тр. Бот. сада, XXVI, 1887. ⁹ В. И. Липский, Тр. Бот. сада, 26, 1910. ¹⁰ Н. Н. Кузнецов, Мат. Фл. Кавк., 4, 2, 167, 1913. ¹¹ Ю. Н. Воронов, Schedae ad Herb. Fl. Cauc., N 181. ¹² A. B. Brand, In Engler Pflanzenreich, 4, 252, 1931. ¹³ С. F. Ledebour, Flora Rossica, III, 162, 1847—1849. ¹⁴ А. А. Гроссгейм, Определитель Фл. Кавк., 286, М., 1949. ¹⁵ К. З. Закиров, Материалы к флоре Зеравшана, сем. бурачниковых, Тр. Узбек. гос. Ун-та, нов., сер. № 28, 15, 2, 6.