

Л. А. КУПРИЯНОВА

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К ФИЛОГЕНИИ КЛАССА ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 7 VI 1954)

Настоящая работа является попыткой представить на основании данных палинологии филогенетические отношения в классе однодольных растений.

Наличие определенных морфологических особенностей пыльцевых зерен, как уже неоднократно указывалось, связано с систематическими группами. Каждое пыльцевое зерно несет признаки, характерные для семейства или рода, а в некоторых случаях можно отметить и видовые отличия, которые бывают большей частью количественными.

Следующими признаками пыльцы можно руководствоваться при установлении принадлежности ее к той или иной систематической группе: характер, расположение и количество отверстий или утонченных участков оболочки, особенности строения экзины, размер и форма пыльцевых зерен. Та или иная совокупность перечисленных особенностей, связанная с систематическим подразделением, представляет собой тип пыльцевого зерна.

Одним из основных интересовавших нас вопросов был вопрос о том, какой тип пыльцы и какие признаки ее можно считать наиболее примитивными в классе однодольных растений. Как выяснилось, наиболее примитивными пыльцевыми зернами следует считать трехщелевые однобороздные. Весьма существенно, что те и другие мы находим еще у беннетитов. Трехщелевое отверстие и одна борозда всегда расположены на дистальной стороне пыльцевого зерна. Щелевое отверстие есть сквозное отверстие в экзине, в то время как борозда — это более тонкий, эластичный ее участок.

Мы имели возможность наблюдать на препарате пыльцы, извлеченной из одного пыльника *Sabal Adansonii* Guerns., все переходы от трехщелевого отверстия к борозде. Среди пыльцы этого вида имелись зерна трехщелевые, зерна с одним лучом щели, двумя остальными лучами сильно укороченными и, наконец, зерна с одной щелью и одной бороздой. Из этого следует, что борозда — не что иное, как результат редукции трехщелевого отверстия.

Однобороздная пыльца широко распространена среди всех групп однодольных и некоторых семейств группы Polycarpicae, присуща представителям как тропической, так и умеренной зон обоих полушарий. Пыльца с трехщелевым отверстием известна только у некоторых древнейших семейств однодольных растений — пальмовых, лилейных, амариллисовых, у сем. Cyperaceae, а из двудольных — среди сем. Piperaceae (представителей тропической и субтропической зон Южного полушария).

Трехщелевую пыльцу, наиболее редкую у растений современной флоры, следует рассматривать как остаточную, наиболее архаичную.

Исследуя несколько генетически связанных групп семейств однодоль-

ных, мы заметили, что эти группы отличаются между собой различными путями изменения исходного типа пыльцы, что вызвано в некоторых случаях биологическими особенностями этих групп (см. схему рис. 1). В зависимости от того, посредством какого агента переносится пыльца, — при помощи ветра, насекомыми или водой, — строение пыльцевых зерен имеет соответствующие черты.

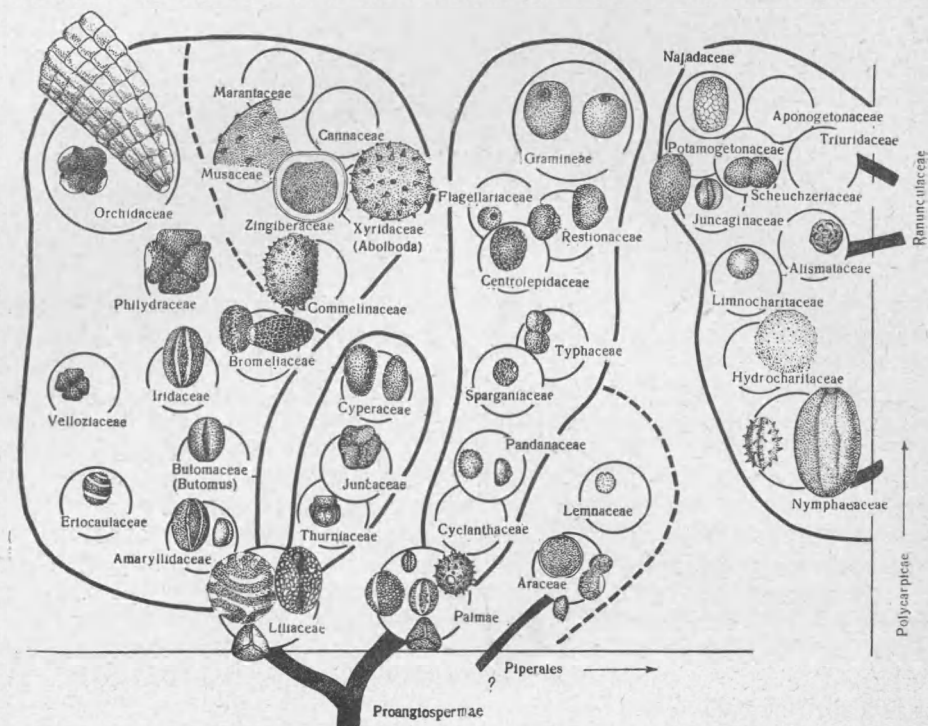


Рис. 1. Филогенетическая схема класса однодольных

Из того, что особенности строения пыльцевых зерен отвечают внешним условиям, не следует, однако, делать вывод об их очень большой пластичности. Наоборот, характер пыльцевых зерен чрезвычайно консервативен.

Для группы семейств — Liliaceae, Amaryllidaceae, Butomaceae (только род *Butomus*), Bromeliaceae, Iridaceae, Orchidaceae и некоторых других — характерны щелевые и однобороздные пыльцевые зерна, с экзиной, снабженной сетчатой скульптурой со стерженьковыми (колонковыми) стенками.

Особая группа семейств — Thurniaceae, Juncaceae, Cyperaceae — внешне вполне замкнутая, может быть, повидимому, поставлена ближе к лилейным.

Для семейств Commelinaceae, Mayacaceae, Xyridaceae (*Abolboda*), Zingiberaceae, Musaceae, Cannaceae и Marantaceae характерно присутствие особого однобороздного типа зерен, со скульптурной бороздковой мембраной; скульптура мембраны отлична от скульптуры остальной поверхности зерен, причем последняя не бывает сетчатой. Вероятна отдаленная связь этой группы с бромелиевыми.

Пыльца пальмовых носит черты наиболее примитивного строения, имея много общего с лилейными, и отличается от последних наличием очень своеобразного типа с одной сквозной порой. Наличие этого типа пыльцы у пальм связывает их с другой группой семейств, обладающих пыльцевыми зернами с такой же перфорированной порой: Pandanaceae,

Sparganiaceae, Typhaceae, Centrolepidaceae, Restionaceae, Flagellariaceae и Gramineae.

Повидимому, в особую группу могут быть выделены Araceae и Lemnaceae, среди которых отсутствуют пыльцевые зерна с трехщелевым отверстием. Наличие сетчатой структуры со сплошными стенками отличает их от лилейных. Присутствие у Lemnaceae однопоровой пыльцы сближает эту группу с Pandanaceae, Sparganiaceae и др. Некоторое сходство обнаруживается в строении однобороздных пыльцевых зерен ароидных с однобороздными зернами Piperaceae.

Семействам порядка Helobiae не свойственны трехщелевые пыльцевые зерна, крайне редко встречается здесь и однобороздная пыльца. Отсутствие первичных типов пыльцы указывает на производный характер группы Helobiae.

При наличии однобороздной пыльцы у родов Stratiotes и Aponogeton бороздная мембрана их бывает покрыта той же скульптурой, как и остальная поверхность зерен. При этом самым замечательным является нахождение многопоровой пыльцы с порами, расположенными по всей поверхности, что характерно для двудольных. Намечается связь пыльцы этой группы семейств с пылью Ranunculaceae и Nymphaeaceae.

Пыльцевые зерна сем. Butomaceae указывают на его гетерогенность. Пыльца рода Butomus неотличима от пыльцы амариллисовых. Наличие сетчатой скульптуры с отчетливыми стерженьковыми стенками подчеркивает эту связь.

Пыльца прочих родов сем. Butomaceae — Limnocharis, Tenagocharis и Hydrocleis — имеет совершенно особое строение. Пишон ⁽⁴⁾ и Эрдтман ⁽²⁾ сближают их с Alismataceae. В отличие от указанных авторов, мы не считаем возможным относить названные роды сем. Butomaceae к сем. Alismataceae даже в качестве особой трибы, как это делает Пишон. Особенно существенным, по нашему мнению, является то, что пыльца сем. Alismataceae имеет сложную текстуру экзины: внутренний эктэксинный слой ее состоит из плотно расположенных стерженьков, создающих пятнистый рисунок поверхности.

У пыльцы родов Limnocharis, Tenagocharis, Hydrocleis и др. экзина совершенно иного строения, эктэксина их гомогенная, не обладает текстурой, т. е. внутренним стерженьковым строением. Столь простое и достаточно характерное устройство экзины дает основание к сближению указанных родов Butomaceae в сем. Hydrocharitaceae. Идея связи Butomaceae и Hydrocharitaceae не нова.

Своеобразие родов Limnocharis, Tenagocharis, Hydrocleis и др. по строению пыльцы и по другим признакам настолько значительно, что заставляет нас выделить эти роды в особое сем. Limnocharitaceae Kuprian.

В свете изложенных данных может быть иначе освещен вопрос о филогении класса однодольных.

Во многих филогенетических схемах наиболее примитивными однодольными считаются болотниковые — Helobiae, а наиболее древними семействами этого порядка — семейства Alismataceae и Butomaceae.

Галлир ⁽³⁾ указывает на производность болотниковых на основании вторичности их апокарпии, редукции семян и существования переходов между видами. В то же время распространение представителей сем. Alismataceae в умеренном поясе не указывает на его древность. Невозможно также полагать, что травянистые растения стоячих вод севера и умеренного пояса могли быть исходными для всего класса однодольных, большинство которых неразрывно связано с тропической и субтропической зонами.

Пыльца порядка Helobiae ничем не отличима от пыльцы группы Polycarpicae. Порядок Helobiae является замкнутой, высокоспециализированной ветвью Polycarpicae, он тесно связан с семействами Nymphaeaceae и Ranunculaceae.

Наиболее древней группой однодольных растений, имеющей, может быть, не меньшую, чем *Polysargisae*, древность, нужно считать пальмы и лилейные, связанные со многими семействами однодольных растений.

Наши представления о филогенезе класса однодольных отражены в предлагаемой схеме, где ради большей выразительности опущены некоторые мелкие семейства.

Надо заметить, что в семействах однодольных растений, стоящих на более низком эволюционном уровне, наблюдается наибольшее разнообразие типов пыльцевых зерен. Так например, пыльца пальм и лилейных, как можно заметить из схемы, очень многообразна, в то время как пыльца злаков представлена одним типом.

Та же закономерность наблюдается и у двудольных растений: представители семейств группы *Polysargisae* имеют пыльцу крайне разнообразную, тогда как пыльца зонтичных, маревых, бобовых, сложноцветных довольно однообразна. Однако иногда многообразие типов пыльцы может свидетельствовать о сборности того или иного семейства.

На схеме отчетливо намечаются три линии развития.

Одна линия идет от лилейных по пути приспособления к насекомопылению. Здесь мы видим преобладание бороздной пыльцы крупных размеров с богатой орнаментацией или образование скоплений пыльцы в виде поллиний (у орхидей).

Другая линия развития идет от пальм по пути приспособления к ветропылению. Здесь преобладают пыльцевые зерна мелкие, с мало заметной орнаментацией, снабженные обычно одной порой. Обе эти линии первоначально были связаны между собой.

Третья линия непосредственно примыкает к двудольным (*Nymphaeaceae* и *Ranunculaceae*). Здесь развитие шло по пути приспособления к водным условиям жизни. В относящихся сюда группах преобладает пыльца с тонкой экзиной, без выходных отверстий. Здесь же находят место и группы с многопоровыми пыльцевыми зернами.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР

Поступило
22 II 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. А. Куприянова, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 7, 163 (1948).
² G. Erdtman, Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms, Stockholm, 1952. ³ H. Hallier, Arch. Néerl. des Sc. ex. et nat., sér. III B, 1 (1912).
⁴ M. Pichon, Notulae systematicae, 12, 3—4 (1946).