

Сообщения

СТРОЕНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
РОДА *TACCA* (ТАССАСЕАЕ) И БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ К НЕМУ РОДОВ

© 2019 г. В. Ф. Тарасевич

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
197376, Россия, С.-Петербург, ул. проф. Попова, 2

e-mail: tarasevichvf@mail.ru

Поступила в редакцию 17.08.2018 г.

После доработки 12.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.

С помощью светового (СМ), электронных сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов изучена пыльца 6 видов рода *Tacca* сем. Тассасеае. Палинологические данные подтверждают мнение о том, что семейство представлено одним родом *Tacca*. Ультраструктура оболочки пыльцевого зерна, имеющая по своему таксономическому значению ранг рода, показывает, что различий в строении ее у *Tacca chantrieri* и *T. plantaginea*, рассматриваемого как самостоятельный монотипный род *Schizocapsa*, не обнаружено. Пыльцевые зерна *Tacca* крупные, 42–72 мкм дл. лодочковидные, билатерально-симметричные, дистально 1-бороздные. По характеру скульптуры, детали которой выявляются в СЭМ, изученные виды подразделяются на две группы. 1-я группа включает 4 вида: *T. leontipetaloides*, *T. integrifolia*, *T. plantaginea* и *T. parkeri*, с морщинистой скульптурой, 2-я – 2 вида: *T. chantrieri* и *T. palmata* со струйчатой скульптурой. Полученные данные свидетельствуют в пользу родства сем. *Taccaceae* с сем. *Convolvulaceae* и происхождении *Tacca* от предков типа *Aspidistreae* (*Aspidistra*).

Ключевые слова: пыльца, морфология, ультраструктура, *Taccaceae*, родственные связи

DOI: 10.1134/S000681361902008X

Семейство *Taccaceae*, в которое входил единственный род *Tacca*, было впервые признано и описано В. С. J. Dumortier (1829). Позже, на основании особенностей строения плодов, в составе семейства был описан еще один род – *Schizocapsa* (Hance, 1881). Однако до сих пор объем семейства понимается неоднозначно. Одни рассматривают его как монотипное с единственным родом *Tacca*, а другие – состоящим из двух родов: *Tacca* и *Schizocapsa*. Значительный вклад в изучение семейства *Taccaceae* внес Е. Drenth (1972), представивший монографическую обработку семейства, в которой он отвергает мнение о самостоятельности рода *Schizocapsa* и упраздняет его, считая, что отличия его от рода *Tacca* недостаточны для признания его в статусе рода. В работе А. Л. Тахтаджяна “Система магнолиофитов” (Takhtajan, 1987) в составе семейства приводятся оба рода. Однако в более поздней его работе, опубликованной спустя 20 лет, в которой им был разработан новый вариант системы цветковых растений (Takhtajan, 2009), семейство представлено единственным родом *Tacca*, а род *Schizocapsa*, признаваемый ранее как самостоятельный, вошел в него на положении секции.

По характеру строения листьев и наличию или отсутствию прицветников семейство подразделяется на три секции. Однако это деление признается не всеми систематиками, в том числе и монографом этого семейства.

Такковые — многолетние травы с ползучими и клубневидными корневищами. Согласно монографической обработке семейства (Drenth, 1972) в составе рода *Tacca* насчитывается 10 видов, 9 из них имеют пантропический ареал (преимущественно Южная и Юго-Восточная Азия до Соломоновых островов) с основным центром, где сосредоточено большинство видов. Ареал только одного вида *T. parkeri* Seem. приурочен к тропикам Южной Америки (Венесуэла, Гайана, Колумбия и Северная Бразилия).

Из всех признаваемых видов наибольший по площади ареал имеет *T. leontopetaloides* (L.) Kuntze. Он простирается от западного побережья тропической Африки до острова Пасхи, включая Мадагаскар, Сейшельские и Маскаренские острова, Юго-Западную и Южную Азию, о. Шри-Ланка, Малазию, Северную Австралию и острова Океании. Остальные 8 видов обитают преимущественно в Южной и Юго-Восточной Азии и доходят на востоке до Соломоновых островов. В *T. leontopetaloides* в качестве синонимов входят ранее описанные как самостоятельные виды *T. hawaiiensis*, *T. pinnatifida* и *T. involucrata*, иллюстрации пыльцы которых приводятся в данной работе с целью выявления их сходства. Меньшую территорию занимает *Tacca integrifolia*, распространение которой приурочено к Юго-Восточной Азии. В нее вошли как синонимы *T. laevis* и *T. cristata*. Также были изучены виды *T. chantrieri*, *T. plantaginea* и *T. palmata*.

Среди систематиков нет единого мнения не только в отношении объема семейства *Taccaceae*, но дискутируется вопрос о его положении и родственных связях среди однодольных растений. Так Н. N. L. Reichenbach (1828), а вслед за ним и J. Lindley (1846) помещали его рядом с *Araceae*, S. L. Endlicher (1836) около *Dioscoreaceae*, C. S. Kunth (1850), G. Bentham (1877) и др. между *Amaryllidaceae* и *Dioscoreaceae*, указывая на близкое родство с *Amaryllidaceae*. Монограф этого семейства Е. Drenth (1972) склонен также поддерживать последнюю точку зрения, ссылаясь на сходство в общем облике растений, зонтиковидном расположении цветков в обертках и одноклеточном зародыше. К. Sussenguth (1921) располагал его близ *Aristolochiaceae*.

Тахтаджян (Takhtajan, 1966), следуя Н. Hallier (1912) помещает сем. *Taccaceae* рядом с *Dioscoreaceae* и приходит к выводу о том, что они имеют общее происхождение. Однако, позже в работе “Система магнолиофитов” (Takhtajan, 1987), отмечая своеобразие семейства *Taccaceae*, он выделяет его в самостоятельный порядок и сближает по строению цветка через род *Aspidistra* с семейством *Convallariaceae*.

Как нам представляется, привлечение данных о морфологических особенностях пыльцевых зерен, изученных методами световой (СМ), сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) микроскопии, может представить определенный интерес для оценки родственных связей сем. *Taccaceae*.

Морфология пыльцы семейства почти не изучена. Известно описание пыльцы *Tacca cristata*, выполненное в разные годы Л. А. Куприяновой (Kupriianova, 1948) и G. Erdtman (1952). Значительно позже пыльца другого вида *T. leontopetaloides* была описана из 4 местонахождений Нигерии (Borokini, Ayodele, 2012). Все перечисленные виды были изучены с помощью светового микроскопа.

При описании пыльцевых зерен использована терминология, рекомендованная W. Punt et.al. (1994).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пыльца для исследования была взята из оранжереи Ботанического института РАН и с гербарных образцов LE. Из 10 признаваемых в настоящее время видов в роде *Tacca* (Drenth, 1972) нами была изучена пыльца 6 видов: *T. integrifolia*, *T. leontopetaloides*, *T. palmata*, *T. chantrieri*, *T. plantaginea*, *T. parkeri*. Кроме этих видов исследовалась пыльца 4 видов, ранее описанных систематиками как самостоятельные, но в монографии Drenth (1972) рассматриваемые в качестве синонимов — *T. hawaiiensis*, *T. involucrata*, *T. laevis*, *T. cristata*. Пыльца была изучена с помощью светового и сканирующего элек-

тронного микроскопов, а для видов *T. chantrieri* и *T. plantaginea* (*Schizocapsa*) были выполнены ультратонкие срезы через оболочку пыльцевого зерна для выяснения их родовой самостоятельности. Кроме этих объектов в СМ, СЭМ и ТЭМ были изучены пыльцевые зерна и срезы оболочки некоторых представителей других семейств: *Araceae* (*Orontium aquaticum*), *Convallariaceae* (*Aspidistra elatior*, *A. lurida*), *Stemonaceae* (*Stemona tuberosa*), *Dioscoreaceae* (*Dioscorea sylvatica*), *Conostylidaceae* (*Conostylis bealiana*), *Agistolochiaceae* (*Aristolochia siphon*, *A. tagala*), которые разными ботаниками сближались с сем. Такковых и имеют близкие по морфологии пыльцевые зерна. Для исследования в СМ пыльца предварительно обрабатывалась по общепринятой в палинологических исследованиях ацетолитной методике G. Erdtman (1952). Для съемки в СЭМ JSM-35 пыльца наносилась на столики после ацетолитной обработки, а для некоторых таксонов без дополнительной обработки. Для получения ультратонких срезов пыльники фиксировали глутар-альдегидом, проводили через серию спиртов и ацетонов и заключали в смолу аралдит. Ультратонкие срезы, полученные на ультратоме Reichert, были отконтрастированы в уранил-ацетате и цитрате свинца. Исследование полученного материала проводилось в просвечивающем электронном микроскопе Tesla BS-500.

ИССЛЕДОВАННЫЕ ОБРАЗЦЫ

Tacca integrifolia Ham. ex Hook. f. Вьетнам, Там Дао, 1989. *T. cristata* Horto Bot. Petropolitano, 28.V. 1887. *T. laevis* Roxb. Herb. Hort. Bot. Calcuttensis. Assam coll. Colonel Jenkins. *T. leontopetaloides* (L.) Kuntze. "Zambia", Plants of Fiji, A. C. Smith, 1947, n 6742. *T. palmata* Blume. Vietnam prov. Vungtau-Condau. Bay Canh., n 377, 1989.06.17. Averyanov L., Kudryavtzeva E. *T. chantrieri* Andrè. Оранжерея БИН, № 18890; Вьетнам, Там Дао, 1981, 15. VI. N 876, LX-VN эксп. *T. parkeri* Seem. British Guiana, 9 III 1946. *T. plantaginea* (Hance) Drenth Оранжерея БИН. *T. involucrata* Schum et Thonn. Flora von Callabat Umgegend von Matamma, 1865 Dr. G. Schweinfurth, n 595. *T. pinnatifida* J. R. Forst. et G. Forst. Malay Peninsula, Herb. Griffith, n 6025. *T. hawaiiensis* H. Limpr. Herb. Acad. Petrop. *Orontium aquaticum* L. Flora of Alabama. James W. Hardin, Wilbur H. Duncan 29 March 1953, n 14928. *Stemona tuberosa* Lour. Indo-China, Taai Wong Mo Shan near Chuk-phai Ha-coi Tonkin, W. Y. Tsang May 8-June 22 1939, n 28968. *Conostylis aculeata* R. Br. Herb. Acad. Petrop. Nova Holland. occid. Preiss 1845, n 1395. *Dioscorea sylvatica* Eckl. China, Kwangsi Shop man Taai Shan, Tsang W.T. May 27 1933, n 22391. *Aspidistra elatior* Blume. Оранжерея БИН РАН. *Aristolochia siphon* L'Hér. Herb. Cham. *A. tagala* Cham. Philippines, Morong, prov. Rizal, Maximo Ramos, Aug. 1906, n 1433.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительно-палинологическое исследование 6 видов рода *Tacca* (*T. integrifolia*, *T. leontopetaloides*, *T. palmata*, *T. chantrieri*, *T. plantaginea*, *T. parkeri*) и некоторых их синонимов позволило составить характеристику рода.

Пыльцевые зерна крупные, 42–72 мкм дл., лодочковидные, билатерально-симметричные, дистально 1-бороздные, редко с 3-лучевой щелью. Борозда варьирует от узкой до широко раскрытой и доходит до концов пыльцевого зерна, с ровными краями, закругленными или острыми концами. У 3-лучевых зерен щель в очертании треугольная, широко раскрытая. Мембрана апертур гладкая. Скульптура морщинистая или струйчатая. Экзина тонкая, 1.1–2.0 мкм толщиной.

Для выяснения родственных отношений рода *Tacca* и ранее рассматривавшегося в качестве самостоятельного рода *Schizocapsa* (*Tacca plantaginea*) приводятся ультратонкие срезы. На них видно, что строение экзины пыльцевых зерен *Tacca chantrieri* тектатно-колумеллярное, колумеллы длинные, в основании несколько утолщенные, не сливающиеся друг с другом (табл. I, 3–5). В результате такого расположения они

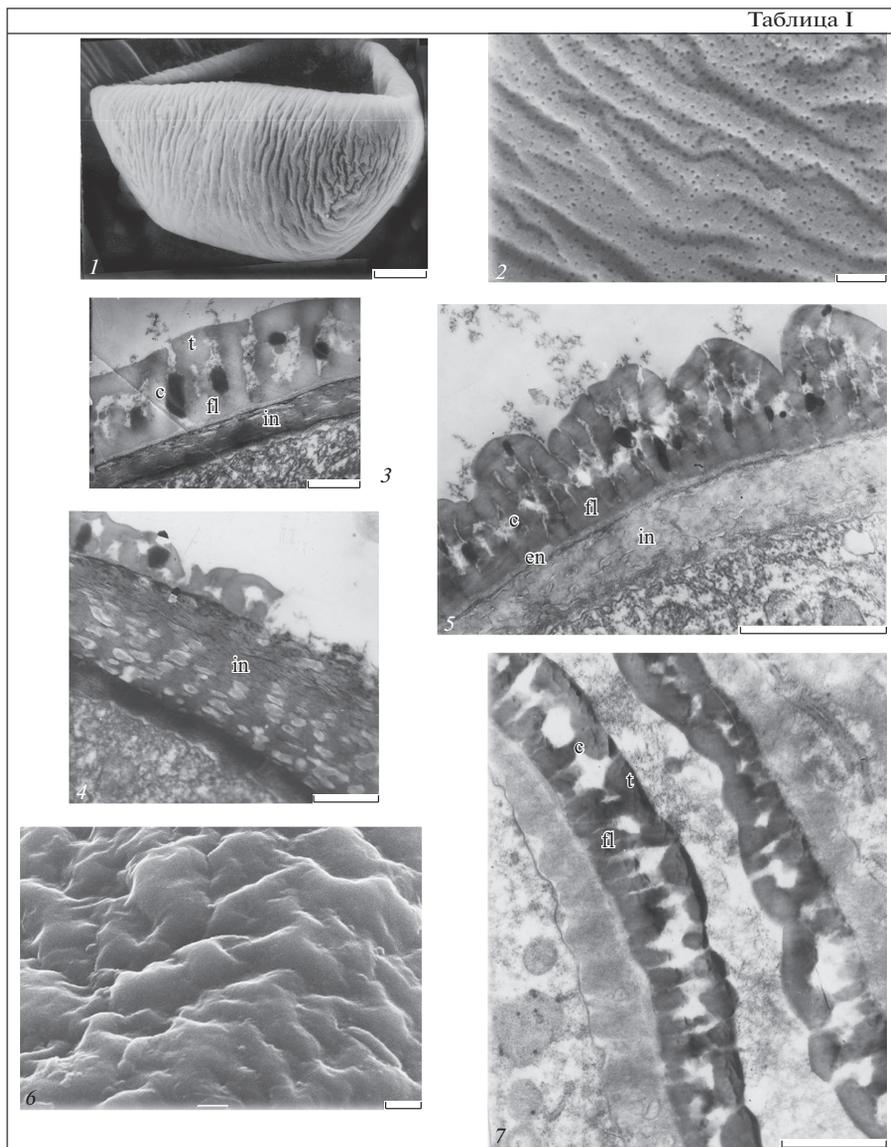


Таблица I. Пыльцевые зерна *Tacca chantrieri* и *Tacca (Scizocapsa) plantaginea* в электронных сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) микроскопах.

1–5 – *T. chantrieri* (1 – общий вид сбоку, 2 – деталь струйчатой скульптуры в СЭМ, 3–5 – фрагменты срезов пыльцевого зерна в ТЭМ (3 – поперечный срез, 4 – продольный срез, 5 – фрагмент преапертурной области, где сильно утолщена интина). 6, 7 – *T. (Scizocapsa) plantaginea* (6 – деталь морщинистой скульптуры в СЭМ, 7 – фрагмент среза пыльцевого зерна в ТЭМ).

Масштабные линейки: 1 – 10 мкм; 2, 3, 4, 6 – 1 мкм; 5, 7 – 2 мкм.

Условные обозначения: t – тектум, fl – подстилающий слой, c – колумелла, en – эндэксина, in – интина.

Table I. Pollen grains of *Tacca chantrieri* и *Tacca (Scizocapsa) plantaginea* in electron scanning (SEM) and transmission (TEM) microscopes.

1–5 – *T. chantrieri* (1 – general side view, 2 – detail of striate sculpture in SEM, 3–5 – fragments of sections pollen grain in TEM (3 – section across pollen grain, 4 – section along pollen grain, 5 – fragment of preaperture area, intine is strong thick). 6, 7 – *T. (Scizocapsa) plantaginea* (6 – detail of rugulate sculpture in SEM, 7 – fragment of section pollen grain in TEM).

Scale bars: 1 – 10 μm; 2, 3, 4, 6 – 1 μm; 5, 7 – 2 μm.

Abbreviation: t – tectum, fl – foot layer, c – columella, en – endexine, in – intine.

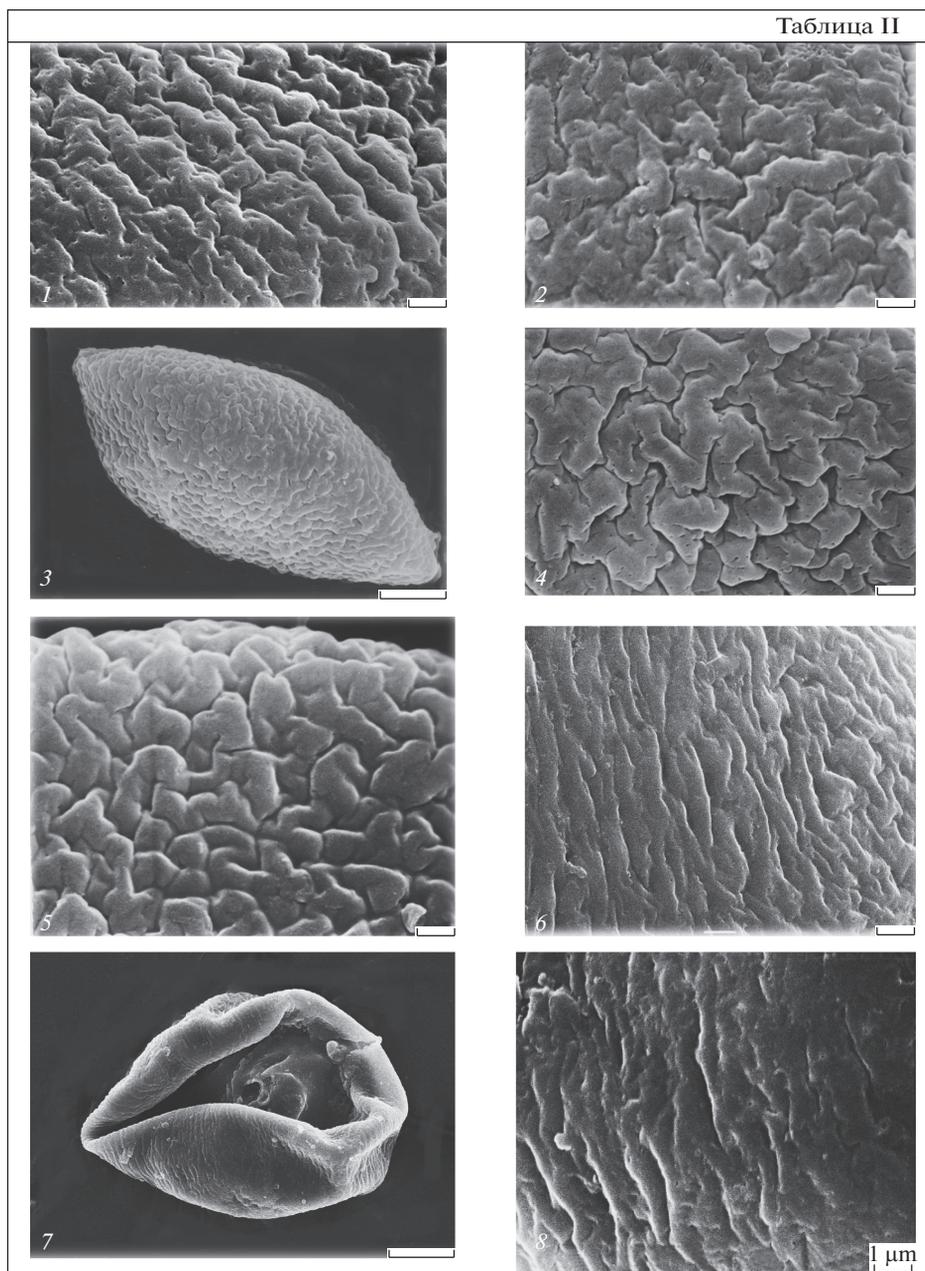


Таблица II. Общий вид пыльцевых зерен *Tacca* и детали скульптуры в СЭМ.

1 – *T. integrifolia* – деталь скульптуры; 2 – *T. cristata* – деталь скульптуры; 3, 5 – *T. hawaensis* (3 – общий вид, 5 – деталь скульптуры); 4 – *T. involucrata* – деталь скульптуры; 6 – *T. palmata* – деталь скульптуры; 7, 8 – *T. laevis* (7 – деталь скульптуры, 8 – общий вид с полюса).

Масштабные линейки: 1, 2, 4, 5, 6, 8 – 1 мкм, 3, 7 – 10 мкм.

Table II. General view of pollen grain *Tacca* and detail of sculpture in SEM.

1 – *T. integrifolia* – detail of sculpture; 2 – *T. cristata* – detail of sculpture; 3, 5 – *T. hawaensis* (3 – general view, 5 – detail of sculpture); 4 – *T. involucrata* – detail of sculpture; 6 – *T. palmata* – detail of sculpture; 7, 8 – *T. laevis* (7 – detail of sculpture, 8 – general view from the pole).

Scale bars: 1, 2, 4, 5, 6, 8 – 1 μm , 3, 7 – 10 μm .

не образуют непрерывного монолитного подстилающего слоя, который можно наблюдать у многих цветковых растений. Каждая из колумелл, не сливаясь в основании с соседней колумеллой, сохраняет свою самостоятельность. Тектум равномерно перфорированный. В интерколумеллярной области отчетливо просматриваются капли жирового вещества, являющегося элементом трифины. Колумеллярный слой подстилается тонкой эндэкиной, имеющей ламеллярно-гранулярную структуру. Ламеллы в количестве 1–2 очень тонкие, не всегда хорошо различимые. Интина двухслойная. Наружный ее слой (эксинтина) мощный, фибриллярный, с полостями овальными, округлыми или других очертаний, часто ориентированными параллельно поверхности интины, заполненные липидным веществом. Внутренний слой интины (эуинтина) тонкий, фибриллярно-гранулярный. Таким образом, ультраструктура оболочки пыльцевых зерен *Tacca* свидетельствует о некоторых особенностях, присущих этому роду, которые состоят в наличии своеобразного подстилающего слоя, тонкой ламеллярной эндэкины и полостной эксинтины. С палинологической точки зрения род *Scizocapsa* по ультраструктуре оболочки сходен с *T. chantrieri* и отличается лишь более тонкой экзиной, тогда как соотношение и структура слоев, слагающих ее (тектума, колумелл, подстилающего слоя, эндэкины), а также интины такое же (табл. I, 7). Особенности строения оболочки на срезах пыльцевых зерен характеризуют, как правило, ранг не ниже уровня рода. Видовые же признаки отражены в строении тектума, скульптура которого выявляется в световом и особенно в деталях в сканирующем электронном микроскопе. Таким образом, ультраструктура оболочки пыльцевых зерен *S. plantaginea* не обнаруживает каких-либо существенных особенностей, позволяющих рассматривать его в качестве самостоятельного рода.

Ниже приводятся описания морфологических особенностей пыльцы изученных видов *Tacca*.

Tacca integrifolia Ham. ex Hook.f. (табл. II, 1)

Пыльцевые зерна дистально 1-бороздные, лодочковидные, билатерально-симметричные, широкоэллипсоидальные; в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; киль отсутствует; полярная ось 33–41.2 мкм, большой экваториальный диаметр 61–74 мкм, малый экваториальный диаметр 38–41.5 мкм. Борозда длинная, неширокая, погруженная, мембрана гладкая. Экзина 1.7 мкм толщиной. Скульптура морщинистая, морщины извилистые, иногда ориентированы параллельно.

Примечание. Пыльца *T. cristata* (табл. II, 2), являющегося синонимом этого вида, очень близка к описанному виду, но несколько отличается от него более мелкими размерами: полярная ось 23–37 мкм, большой экваториальный диаметр 50–58 мкм, малый экваториальный диаметр 33.6–38.8 мкм. Возможно, это является результатом вариабельности вида. В препарате отмечается большое количество стерильной пыльцы.

Tacca palmata Blume (табл. II, 6; табл. III, 4, 6)

Пыльцевые зерна крупные, дистально 1-бороздные, лодочковидные, билатерально-симметричные, широкоэллипсоидальные; в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; полярная ось 38–47.8 мкм, большой экваториальный диаметр 65.9–77.1 мкм, малый экваториальный диаметр 40.3–42.5 мкм. Киль отсутствует. Борозда длинная, от узкой 1 мкм шириной до широкой, около 6 мкм, погруженная, мембрана гладкая. Экзина 0.9 мкм толщиной. Скульптура струйчатая. При изучении в СЭМ наблюдаются длинные струи иногда дихотомически ветвящиеся, довольно плотно прилегающие друг к другу, покрытые частыми мелкими перфорациями.

Tacca parkeri Seem (табл. III, 7, 8)

Пыльцевые зерна крупные, дистально 1-бороздные, лодочковидные, билатерально-симметричные, широко эллипсоидальные; в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; киль отсутствует; полярная ось 27.4–32.5 мкм, большой экваториальный диаметр (39) 61.6–66.3 мкм, малый экваториальный диаметр (20.3) 27.3–39.6 мкм. Борозда длинная, около 3.2 мкм шириной, мембрана гладкая. Экзина 1.1 мкм толщиной. Скульптура в СЭМ морщинистая, морщины длинные, рыхло расположенные.

Tacca leontopetaloides (L.) Kuntze (табл. III, 1)

Пыльцевые зерна дистально 1-бороздные, лодочковидные, билатерально-симметричные, широкоэллипсоидальные; в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; киль отсутствует; полярная ось 38–39.5 мкм, большой экваториальный диаметр 42–52 мкм, малый экваториальный диаметр 33–44 мкм. Борозда длинная, широкая, около 6 мкм шириной, погруженная, мембрана гладкая. Экзина 1.0 мкм толщиной. Скульптура морщинистая, морщины несколько упорядоченные, ориентированы более или менее параллельно, извилистые, иногда длинные, плотно прилегающие друг к другу. Поверхность покрыта мелкими перфорациями.

Примечание. Описанные ранее как самостоятельные виды *T. involocrata* Schum et Thonn. (табл. II, 4), *T. pinnatifida* J. R. Forst. et G. Forst. (табл. III, 2) и *T. hawaiiensis* H. Limpr. (табл. II, 3, 5), а ныне отнесенные в синонимы *T. leontopetaloides* имеют большое сходство между собой и несколько отличаются от описанного образца этого вида более сильно выраженной извилистостью морщин и отсутствием некоторой их направленности.

Tacca chantrieri André (табл. I, 1, 2)

Пыльцевые зерна дистально 1-бороздные, лодочковидные, билатерально-симметричные, широкоэллипсоидальные; в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; полярная ось 32.3–37.3 мкм, большой экваториальный диаметр 51.7–62.7 мкм, малый экваториальный диаметр 34.1–39.5 мкм. Киль отсутствует. Борозда длинная, погруженная, мембрана гладкая. Экзина 2.4 мкм толщиной. Скульптура струйчатая, струи длинные, плотно расположенные.

Из описанных видов большое сходство между собой по характеру скульптуры проявляют 4 изученных вида: *T. leontipetaloides*, *T. integrifolia*, *T. plantaginea* и *T. parkeri*, которые имеют морщинистую скульптуру. С палинологической точки зрения они могут быть объединены в одну группу. Однако необходимо заметить, что среди них несколько выделяется американский вид – *T. parkeri*. Другую группу образуют виды *T. chantrieri* и *T. palmata* со струйчатой скульптурой.

Tacca laevis Roxb. (табл. II, 7, 8)

Пыльцевые зерна крупные, дистально 1-бороздные, лодочковидные, билатерально-симметричные, широко эллипсоидальные; в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; киль отсутствует; полярная ось 27.4–28.5 мкм, большой экваториальный диаметр 60.6–74.9 мкм, малый экваториальный диаметр 36–52.7 мкм. Борозда длинная, от узкой до широкой, около 1.7–7.0 мкм шириной, погруженная, мембрана гладкая. Экзина 2.4 мкм толщиной. Скульптура в СЭМ струйчатая, струи, разного размера, длинные и короткие, рыхло расположенные, покрытые мелкими перфорациями.

Вид *T. laevis* был включен Drenth (1972) в качестве синонима в *T. integrifolia*. Однако пыльца его имеет значительные отличия от таковой у *T. integrifolia*, что выражается в

Таблица III

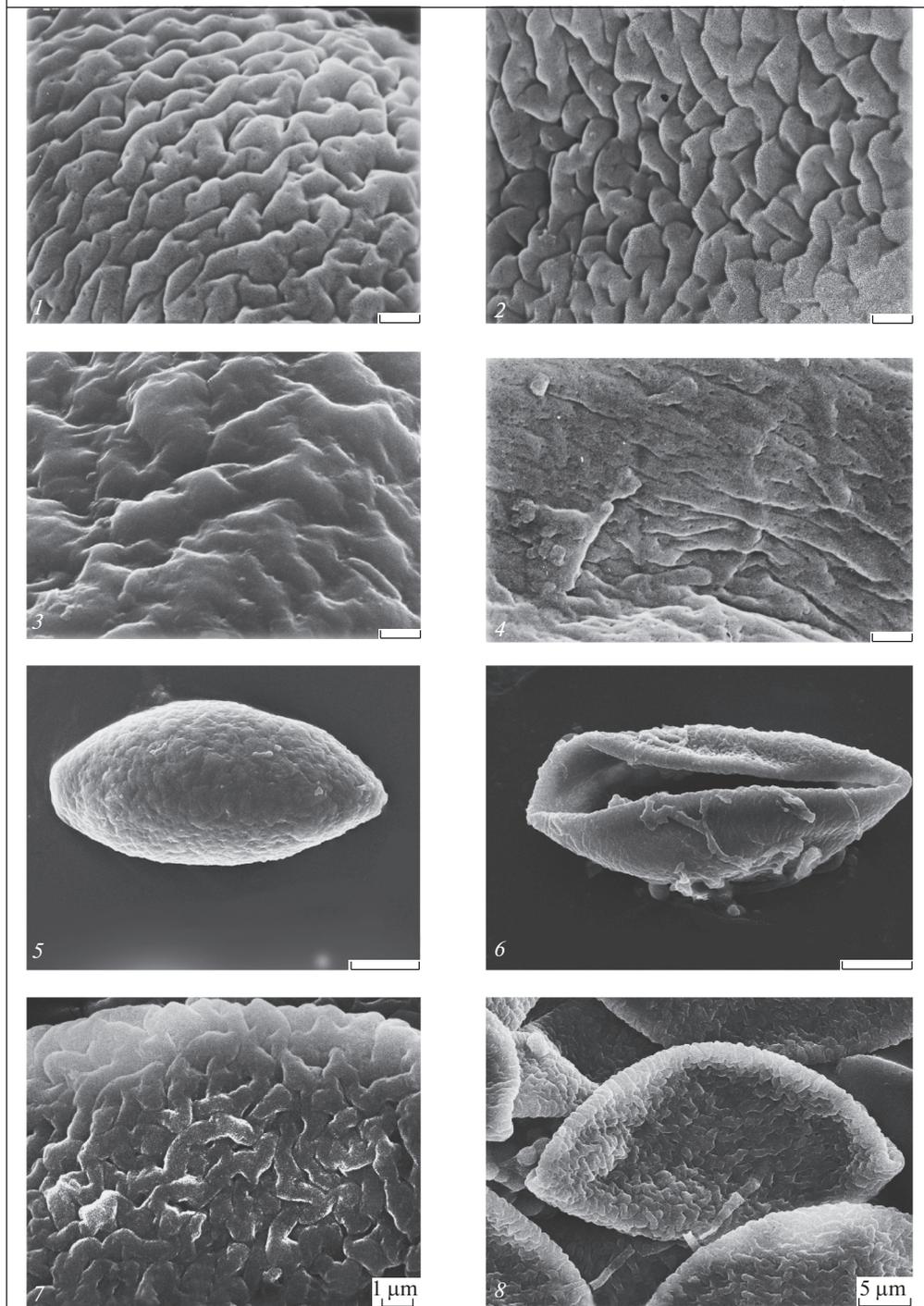


Таблица III. Общий вид пыльцевых зерен *Tacca* и детали скульптуры в СЭМ.

1 – *T. leontopetaloides* – деталь скульптуры; 2 – *T. pinnatifida* – деталь скульптуры; 3, 5 – *T. plantaginea* (3 – деталь скульптуры, 5 – общий вид с полюса); 4, 6 – *T. palmata* (4 – деталь скульптуры; 6 – общий вид); 7, 8 – *T. parkeri* (7 – общий вид с экватора, 8 – деталь скульптуры).

Масштабные линейки: 1, 2, 3, 4, 7 – 1 мкм; 8 – 5 мкм, 5, 6 – 10 мкм.

Table III. General view of pollen grain *Tacca* and details of sculpture in SEM.

1 – *T. leontopetaloides* – detail of sculpture; 2 – *T. pinnatifida* – detail of sculpture; 3, 5 – *T. plantaginea* (3 – detail of sculpture, 5 – general view from the pole); 4, 6 – *T. palmata* (4 – detail of sculpture; 6 – general view); 7, 8 – *T. parkeri* (7 – view from the equator, 8 – detail of sculpture).

Scale bars: 1, 2, 3, 4, 7 – 1 μm , 8 – 5 μm , 5, 6 – 10 μm .

характере струйчатого рисунка поверхности. Струи длинные, не извилистые. Вид обитает в Индии.

Для выяснения филогенетических связей сем. Такковых с другими семействами, с которыми оно сближалось разными исследователями, нами было проведено сравнение ультраструктурных особенностей оболочек пыльцевых зерен *Tacca* с таковой некоторых представителей сем. Agaceae, Dioscoreaceae, Stemonaceae, Conostyloidaceae, Convallariaceae, Aristolochiaceae. Для исследования выбирались роды и виды, имеющие определенное сходство в скульптуре поверхности. Однако нужно заметить, что внешнее сходство еще не является свидетельством их близкого родства, а может быть следствием параллельной эволюции. Тогда как сходство во внутренней структуре слоев экзины, выявляющееся на ультратонких срезах, по нашему мнению, является весомым и сравнительно надежным признаком при установлении родственных связей тех или иных таксонов.

Reichenbach (1828), а вслед за ним и Lindley (1846) помещали Тассасеае рядом с Агасеае. К мнению об их родстве склонялся и Drenth (1972). Поскольку семейство это было основательно изучено нами в палинологическом отношении с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ (Tarasevich, 1988, 1989, 2008), то мы можем высказать свою точку зрения относительно родства этих семейств на основании строения пыльцы. Определенное внешнее сходство можно обнаружить, например, при сравнении морщинистой скульптуры *T. integrifolia* с таковой у *Orontium aquaticum*.

Пыльцевые зерна этого вида крупные, дистально 1-бороздные, билатерально-симметричные, лодочковидные; полярная ось 29.1–36.0 мкм, большой экваториальный диаметр (52.1) 55.2–60.4 мкм, малый экваториальный диаметр 33.2–36.0 мкм. Борозда длинная, щелевидная. Экзина 1.4 мкм толщиной. Скульптура неясно морщинистая, с мелкими частыми перфорациями (табл. IV, 2, 3).

При определенном внешнем сходстве пыльцы представителей *Tacca* с пыльцой *O. aquaticum* обнаруживаются принципиальные отличия в строении их оболочек на ультратонких срезах (ТЭМ). Экзина *O. aquaticum* характеризуется мощным тектумом, который в несколько раз толще подстилающего слоя, своеобразными колумеллами, короткими, мощными, представляющими как бы свисающие расширения тектума внутрь, смыкающиеся, а иногда не смыкающиеся с тонким подстилающим слоем. Эндэкзина тонкая, гранулярно-ламеллярная. Интина ламеллярная, бесполостная (табл. IV, 1). Роды *Pothos*, *Gymnostachys*, *Zamioculcas*, *Monstera* и др. также отличаются от видов *Tacca* как скульптурой поверхности, так и структурой слоев экзины.

Тахтаджян (1987) в монографии “Система магнолиофитов” порядок Тассасеае помещает рядом с порядком Dioscoreales, куда вошли семейства Dioscoreaceae, Stemonaceae и др. Возможное родство с некоторыми представителями этих семейств нами обсуждается ниже.

Весьма интересным в отношении родства с сем. Тассасеае представляет входящее в пор. Dioscoreales – сем. Stemonaceae, которое по палинологическим особенностям занимает особое положение.

Таблица IV

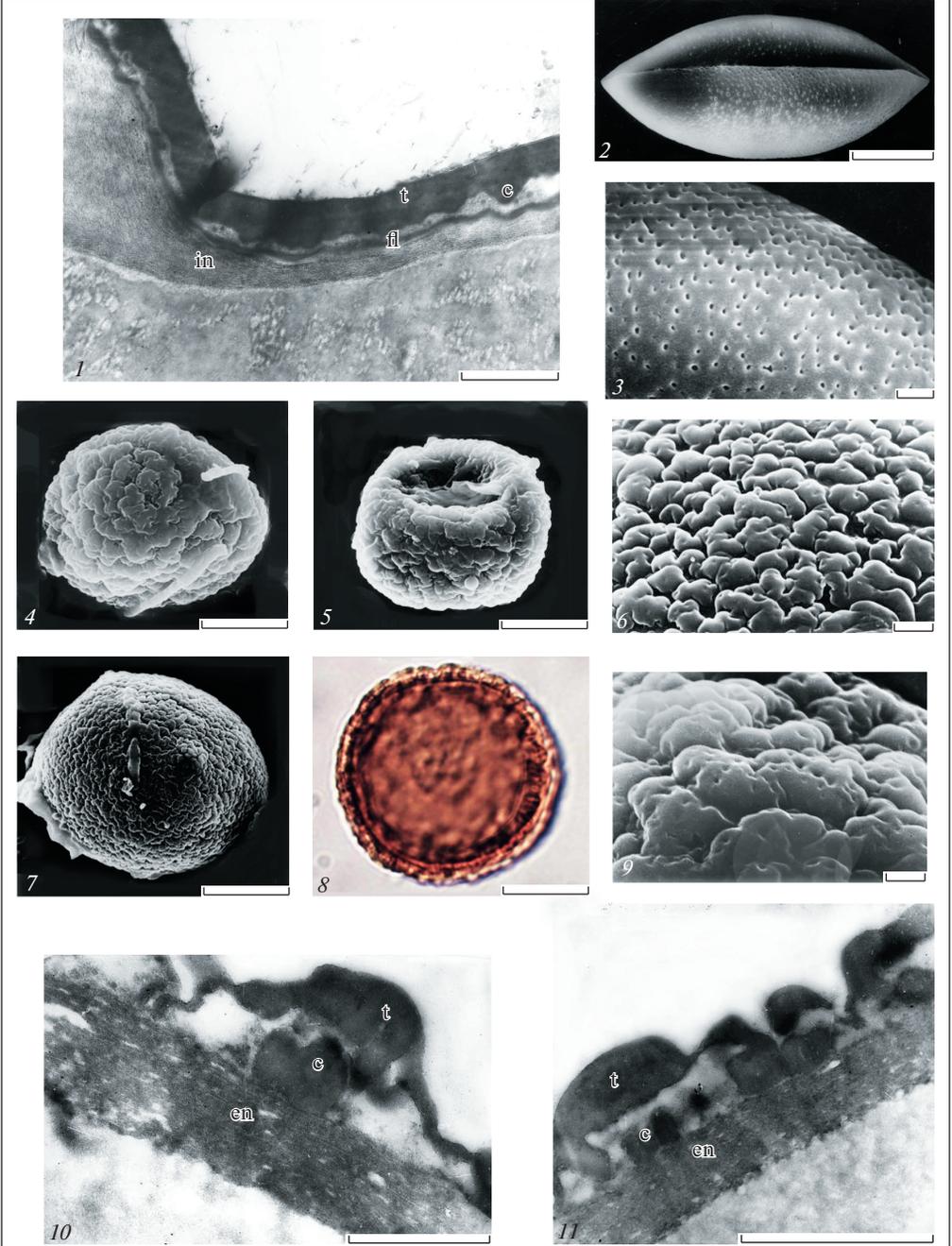


Таблица IV. Пыльцевые зерна *Orontium aquaticum* и *Aristolochia* в световом (СМ) и электронных сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) микроскопах.

1, 2, 3 – пыльцевые зерна *O. aquaticum* (1 – срез пыльцевого зерна в ТЭМ, 2 – общий вид сбоку, 3 – деталь скульптуры в СЭМ). 4, 5, 8–11 – *A. siphon* (4, 5 – общий вид в СЭМ, 8 – общий вид в СМ, 9 – деталь скульптуры в СЭМ, 10, 11 – фрагменты среза пыльцевого зерна в ТЭМ). 6, 7 – *A. tagala* (6 – деталь скульптуры, 7 – общий вид в СЭМ).

Масштабные линейки: 1, 10, 11 – 3 мкм, 2, 4, 5, 7, 8 – 10 мкм; 3, 6, 9 – 1 мкм.

Abbreviation: the same as on the Table III.

Table IV. Pollen grains of *Orontium aquaticum* and *Aristolochia* in light (LM) and electron scanning (SEM) and transmission (TEM) microscopes.

1, 2, 3 – pollen grains *O. aquaticum* (1 – section of pollen grain in TEM, 2 – side view, 3 – detail of sculpture in SEM), 4, 5, 8–11 – *A. siphon* (4, 5 – general view in SEM, 8 – general view in LM, 9 – detail sculpture in SEM, 10, 11 – fragments of section of pollen grains in TEM). 6, 7 – *A. tagala* (6 – detail of sculpture, 7 – general view in SEM).

Scale bars: 1, 10, 11 – 3 μm, 2, 4, 5, 7, 8 – 10 μm; 3, 6, 9 – 1 μm.

Abbreviation: the same as on the Table III.

Пыльцевые зерна *Stemona tuberosa* некрупные, 1-бороздные, билатерально-симметричные, лодочковидные, килеватые, киль тупой; в очертании с полюса эллиптические, с экватора плоско-выпуклые; полярная ось 27.0–28.7 мкм, большой экваториальный диаметр 33.6–35.4 мкм, малый экваториальный диаметр 27.5–28.1 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая, около 3.7 мкм шир., покрыта гладкой, тонкой мембраной, которая легко рвется. Экзина 1.7 мкм толщиной. Скульптура сетчатая, наряду с замкнутыми ячейками, присутствуют разомкнутые, в просветах ячеек наблюдаются мелкие гранулы (табл. V, 1, 2, 4, 7).

По характеру ультраструктуры слоев экзины *Stemona* принадлежит особому типу. На срезах, как и у предыдущих таксонов, экзина тектатно-колумеллятная, но в отличие от них тектум сильно рассеченный (табл. V, 3, 5, 6, 8). Обращает на себя внимание строение колумелл, которые устроены довольно сложно по сравнению с колумеллами других, рассматриваемых нами таксонов. Колонки колумелл состоят из двух частей. Нижняя часть их обычная прямостоящая, а верхняя (наружная) сильно ветвящаяся. Подстилающий слой тонкий монолитный. Эндэкина представлена в виде тонкого слоя, имеющего ламеллатно-гранулярную структуру. Такая сложная ультраструктура эктэзины характерна в целом для этого рода. Она выявлена и у других видов, таких как *S. curtusii* Hook f., *S. japonica* Franch. et Sav. и *S. lucida* (R. Br.) Duyfjes (Ham R. W. J. M. van der, 1994).

Особенности строения сложно устроенных колумелл, а также непрерывный подстилающий слой свидетельствуют о больших отличиях этого рода от рода *Tacca*.

G. Bentham (1877) и другие ботаники указывали на близкое родство *Tacca* с семейством Amaryllidaceae. Пыльца изученного нами рода *Conostylis*, относившегося ранее F. Pax (1887) к семейству Amaryllidaceae, а позже включенного в сем. Nymphaeaceae подсем. Conostylidoideae (Takhtajan, 2009; Pierce, Simpson, 2009) отличается от пыльцы рода *Tacca* не только по рисунку поверхности эктэзины, но и имеет необычное строение экзины.

Пыльцевые зерна *C. aculeata* R. Br. 2-, редко 3-апертурные, билатерально-симметричные, эллипсоидальные; в очертании с полюса эллиптические, с экватора плоско-выпуклые; полярная ось 15.9–22.6 мкм, э. д. 21.8–24.8 мкм. Апертуры поровые, крупные, округлые, диаметром 10.8–13.1 мкм располагаются на концах пыльцевого зерна. После ацетолитической обработки иногда сохраняются фрагменты мембраны, покрывающей апертуру. Экзина 2.0 мкм толщиной. Скульптура мелкобугорчатая. Бугорки плот-

Таблица V

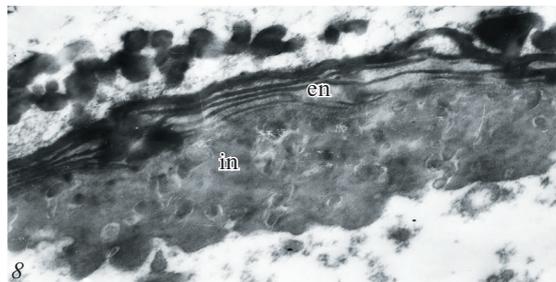
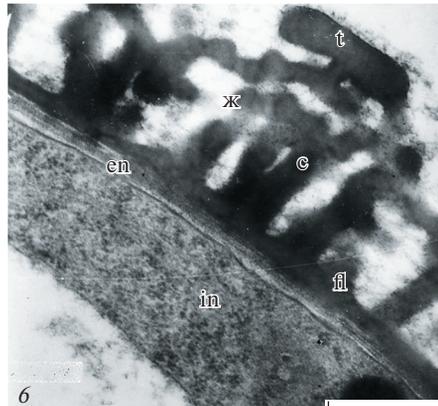
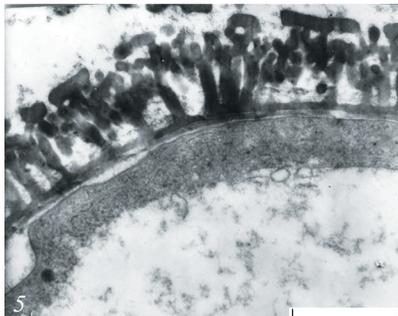
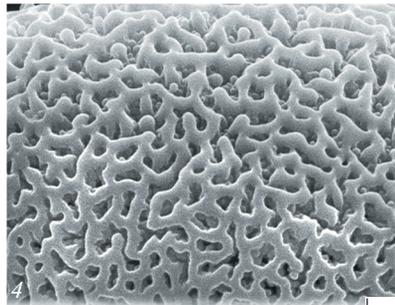
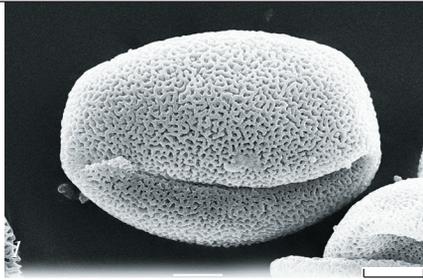


Таблица V. Пыльцевые зерна *Stemona tuberosa* в световом (СМ) и электронном сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) микроскопах.

1, 4 – вид пыльцевого зерна в СЭМ (1 – общий вид сбоку, 4 – деталь скульптуры), 2, 7 – общий вид в СМ, виден отчетливо выраженный киль. 3, 5, 6, 8 – срезы в ТЭМ (3 – общий вид, 5, 6 – колумеллы и мощная интина, 8 – преапертурная область с мощными ламеллами эндэксины в количестве до 5).

Масштабные линейки: 1 – 5 мкм; 2, 7 – 10 мкм; 3 – 20 мкм, 4, 6 – 1 мкм, 5 – 2 мкм, 8 – 2 мкм.

Условные обозначения те же, что на табл. I.

Table V. Pollen grains of *Stemona tuberosa* in light (LM) and electron scanning (SEM) and transmission (TEM) microscopes.

1, 4 – view of pollen grains in SEM (1 – side view, 4 – detail of sculpture), 2, 7 – general view with clear keel in LM. 3, 5, 6, 8 – general view and fragments of section of pollen grains in TEM (3 – general view, 5, 6 – columellas and strong intina, 8 – pre-aperturate area with distinct lamellas of endexine about 5).

Scale bars: 1 – 5 μm; 2, 7 – 10 μm; 3 – 20 μm; 4, 6 – 1 μm; 5, 8 – 2 μm.

Abbreviation: the same as on the Table I.

но расположены, соединяясь друг с другом могут образовывать короткие толстые морщины (табл. VI, 1–3, 6, 7).

Ультраструктура оболочки очень необычная. Она принадлежит к особому типу, отличному от Тассасеае, а также выше- и нижеописанных таксонов. Обращают на себя внимание особенности в строении эктэксины, которая не дифференцирована на тектум, колумеллы и подстилающий слой. Она выглядит гомогенной, пронизанной узкими каналами разной ширины. Общий тип строения пыльцевых зерен также необычный для однодольных, для которых часто характерна 1-бороздная апертура, протягивающаяся от одного конца зерна к другому, как например, это наблюдается у *Tacca*. У изученного нами вида *C. aculeata* 2 апертуры крупные, округлые, в очертании выглядят как поры, расположенные на концах пыльцевого зерна. Иногда в препарате встречаются пыльцевые зерна, у которых обнаруживаются 3 таких апертуры (табл. VI, 3).

Число апертур в роде *Conostylis* подвержено сильной вариации. В работе N. Pierce, M. Simpson (2009) приводится таблица, которая иллюстрирует соотношение 2, 3 и 4-поровых апертур для 42 видов этого рода. У большей части видов преобладают 2-поровые апертуры. Однако процент 3-поровых апертур колеблется от 8% до 93%, и даже у одного вида – *C. phathyantha* Diels пыльцевые зерна многопоровые. Для *C. aculeata* было установлено соотношение 2 и 3-х поровых зерен как 96.7% к 3.3%, т.е. встречаемость 3-поровых зерен у этого вида очень редкая. Гетероморфизм, выявленный в числе апертур, редко наблюдается у однодольных растений. Надо заметить, что род *Conostylis* представлен большим числом видов и является эндемиком, произрастающим в Западной Австралии (Pierce, Simpson, 2009).

Этот тип (поровый) является довольно редким у однодольных растений, он присущ в основном двудольным. Среди однодольных, как пример, можно назвать два семейства, такие как ароидные и частуховые. Среди ароидных поровый тип представлен единственным родом *Anthurium*, все виды которого имеют поровые апертуры в количестве от (1)2 до 9 (Tarasevich, 1989). У частуховых число пор значительно большее, оно может достигать 22 (35) (Kurgianova, 1983). Однако морфологически это совсем другой тип пыльцевых зерен. Прежде всего они сфероидальные, радиально-симметричные с порами более или менее равномерно расположенными по поверхности пыльцевого зерна, в отличие от билатерально-симметричных зерен у *Conostylis*.

Совокупность всех этих признаков свидетельствует, по нашему мнению, об особом положении рода и его далеких родственных связях с сем. Тассасеае.

В работе M.G. Simpson (1983) приводится пыльца *C. bealiana* F. Muell., входящего в трибу Conostyllideae, рассматриваемую в составе сем. Наемодогасеае. На срезе пыльцевого зерна отчетливо видно, что эктэксина не дифференцирована на тектум, колу-

Таблица VI

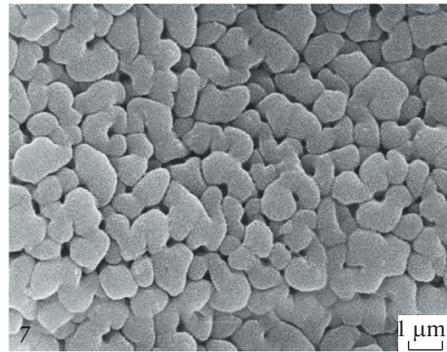
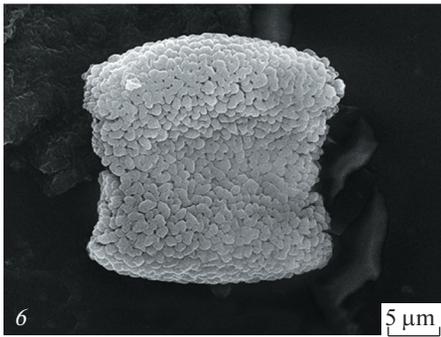
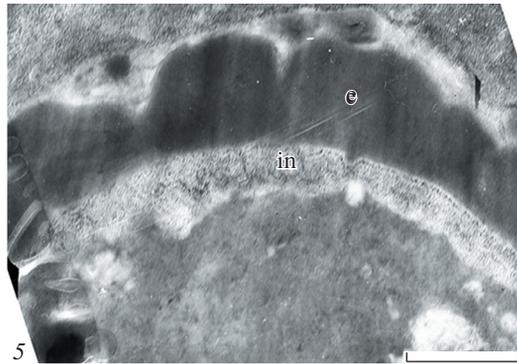
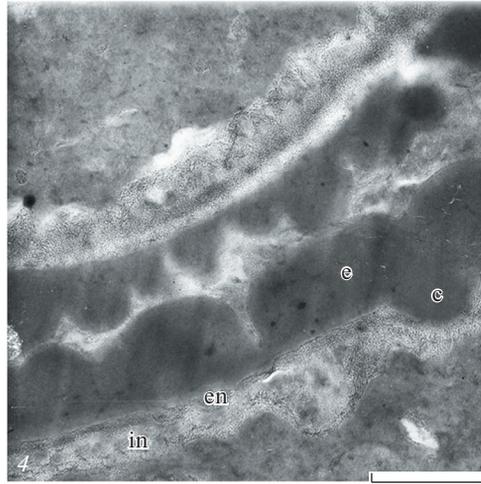
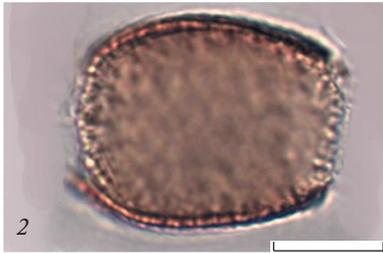


Таблица VI. Пыльцевые зерна *Conostylis aculeata* в световом (LM) и электронных сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) микроскопах.

1–3 – общий вид пыльцевого зерна в СМ (1, 2 – 2-апертурное пыльцевое зерно, вид с полюса, 3 – 3-апертурное пыльцевое зерно, вид с экватора), 6, 7 – вид пыльцевого зерна в СЭМ (6 – общий вид 2-апертурного пыльцевого зерна, 7 – деталь бугорчатой скульптуры), 4, 5 – фрагменты срезов пыльцевого зерна в ТЭМ.

Масштабные линейки: 1–3, 6 – 5 мкм, 4, 5 – 2 мкм, 7 – 1 мкм.

Условные обозначения те же, что на табл. III.

Table VI. Pollen grains of *Conostylis aculeata* in light (LM) and electron scanning (SEM) and transmission (TEM) microscopes.

1–3 – view of pollen grain in LM (1, 2 – view from the pole, 2-aperture pollen grain, 3 – 3-aperture pollen grain, view from the equator), 6, 7 – view in SEM (6 – general view of 2-aperture pollen grain, 7 – detail of tuberculate sculpture), 5, 6 – fragments of sections of pollen grains in TEM.

Scale bars: 1–3, 6 – 5 μm, 4, 5 – 2 μm, 7 – 1 μm.

Abbreviation: the same as on the Table III.

меллы и подстилающий слой, как и у исследованного нами в ТЭМ вида *C. aculeata*. Автор обработки семейства указывает на то, что двухслойной экзины у этого рода не наблюдалось и поэтому относит ее к 2-слойной со знаком вопроса. Тем не менее, на одной из приводимых иллюстраций (табл. 9, G) видны слабые папиллярные образования на внутренней поверхности тектума. В целом экзина выглядит гомогенной, нерасчлененной на слои, пронизанной каналами разной ширины и проявляет сходство с экзиной, изученной нами у вида *C. aculeata*. Для всех представителей семейства характерно отсутствие подстилающего слоя. На основании срезов и схемы строения оболочки пыльцевых зерен представителей семейства Simpson (1983) описывает расположенные под тектумом папиллярные элементы экзины, но не указывает, к какому слою они принадлежат. По нашему мнению, они могут быть в разной степени своеобразно выраженными колонками колумелл. Необходимо заметить, что подобные, не совсем типичные по очертанию колонки колумелл, наблюдались нами в сем. *Araceae* (*Orontium*, *Calla*). В настоящей статье их можно видеть на табл. IV, 1 у *Orontium aquaticum*. На срезе, выполненном нами для *Conostylis aculeata* на табл. VI, 5 видна аналогичная, довольно хорошо выраженная папилла. На иллюстрациях срезов пыльцевых зерен других представленных в работе родов обнаруживается, что эти образования хорошо развиты у некоторых родов (Simpson, 1983). Так, 3-х слойная экзина, состоящая из хорошо выраженных слоев: тектума, колумелл и непрерывного подстилающего слоя, наблюдается у монотипных родов *Lanaria* (*L. lanata* (L.) Dur. et Schinz., *Schiekia* (*S. orinocensis* (Kunth) Meism.) и *Lophiola* (*L. aurea* Ker.-Gawler).

Еще одно семейство – *Dioscoreaceae*, часто помещали около *Taccaceae* (Endlicher, 1836; Takhtajan, 1966; 2009). Эту точку зрения также разделял монограф этого семейства Drenth (1972).

Особенности строения пыльцевых зерен *Dioscorea* были изучены нами на примере *D. sylvatica* Eckl. Морфология их свидетельствует о том, что они дистально 2-бороздные, эллипсоидальные, билатерально-симметричные, с длинными бороздами. В очертании с полюса и с экватора эллиптические; полярная ось 18.1–23.2 мкм, большой экваториальный диаметр 27.8–32.6 (34.0) мкм, малый экваториальный диаметр 21.4–25.4 мкм. Экзина тонкая, 1.5 мкм толщиной. Скульптура морщинистая, морщины узкие, чаще длинные, местами разделенные очень узкими морщинками, что особенно отчетливо выявляется при исследовании в СЭМ (табл. VII, 2, 4–8).

Известно, что скульптура поверхности экзины в роде *Dioscorea* характеризуется разнообразием, а также наличием у пыльцевых зерен одной или двух борозд (Schols et al., 2001, 2003).

Более тонкие, но весьма существенные особенности были обнаружены нами при изучении ультратонких срезов в ТЭМ (табл. VII, 1, 3). Выяснилось, что принципиаль-

Таблица VII

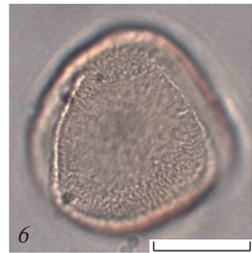
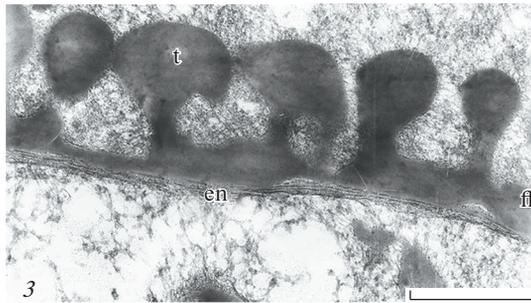
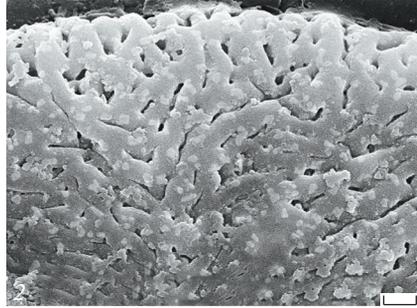
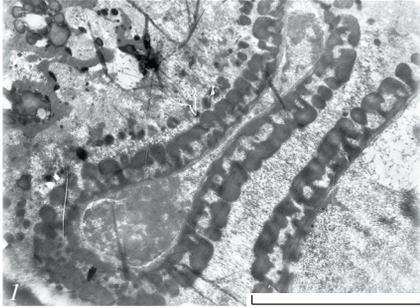


Таблица VII. Пыльцевые зерна *Dioscorea sylvatica* в световом (СМ) и электронных сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) микроскопах

1, 3 – *D. sylvatica* – срезы в ТЭМ (1 – общий вид, 3 – фрагмент среза). 2 – деталь перфорированно-морщинистой скульптуры, 4 – общий вид пыльцевого зерна в СЭМ. 5–8 – общий вид в СМ (5, 6 – вид с полюса, видны две борозды, 7, 8 – вид со стороны борозды).

Масштабные линейки: 1, 4 – 5 мкм; 2, 3 – 1 мкм; 5–8 – 10 мкм.

Условные обозначения те же, что на табл. III.

Table VII. Pollen grains of *Dioscorea sylvatica* in light (LM) and electron scanning (SEM) and transmission (TEM) microscopes.

1, 3 – *D. sylvatica* – sections in TEM (1 – general view, 3 – fragment of section). 2 – detail of perforate-regular sculpture, 4 – general view in SEM. 5–8 – general view in LM (5, 6 – view from the pole, visible 2 furrows, 7, 8 – the view of the side of the furrow).

Scale bars: 1, 4 – 5 μm; 2, 3 – 1 μm; 5–8 – 10 μm.

Abbreviation: the same as on the Table III.

ные различия в строении экзины при сравнении *Dioscorea* с *Tacca* наблюдаются в характере эктэксины, которая у *Dioscorea* представлена непрерывным монолитным подстилающим слоем, довольно короткими колонками колумелл и прерывистым тектуром, сложенным округлыми головками колумелл. Весьма похожее строение оболочки экзины наблюдается у *D. brigesii* Griseb. ex Kunth (Schols et al., 2003).

Четко выраженные различия в строении подстилающего слоя эктэксины у *Tacca* и *Dioscorea* свидетельствуют, на наш взгляд, о далеких родственных связях между ними.

Еще одним семейством, с которым сближался род *Tacca* является весьма своеобразное по строению пыльцы сем. Aristolochiaceae (Sussenguth, 1921). Правда, хотя в настоящее время в системе Тахтаджяна (Takhtajan, 2007) они стоят очень далеко, тем не менее, мы провели сравнение пыльцы некоторых его представителей в свете предполагаемого родства с сем. Taccaceae.

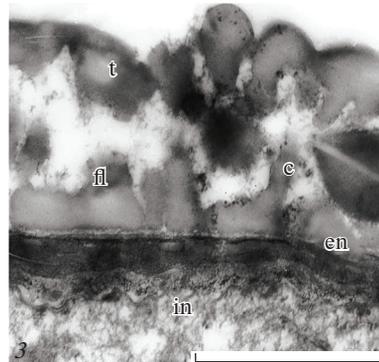
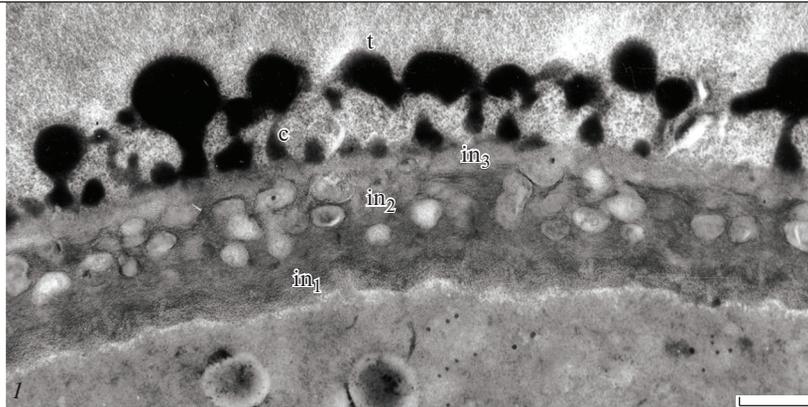
Пыльцевые зерна *A. siphon* L'Hér. безапертурные, сфероидальные, 29.1–39.1 мкм в диаметре, в очертании округлые. Экзина толстая, 3.2 мкм толщиной. Скульптура крупнобугорчатая, бугры разной формы и очертаний, часто соединяющиеся друг с другом и образующие короткие извилины (табл. IV, 4, 5, 8, 9).

К тому же типу принадлежит пыльца другого изученного нами вида *A. tagala* (табл. IV, 6, 7), имеющего такую же бугорчатую поверхность, но отличающуюся более мелкими и равномерно расположенными бугорками.

Особенностью пыльцы рода *Aristolochia* является отсутствие апертур (Erdtman, 1952; Agababyan, 1969; Mudler, 2003 и др.). Не являются исключением и два изученных нами вида. Однако в литературе имеются сведения о том, что иногда наряду с безапертурными пыльцевыми зернами могут изредка встречаться 1- и 2-бороздные. Они были обнаружены у видов *A. contorta* Bunge и *A. manshuriensis* Kom. (Nakonechnaya, Kalachev, 2018). Другое интересное явление описывает С. В. Полева (Polevova, 2015) при исследовании зрелых пыльцевых зерен *A. manshuriensis* и *A. clematites*. У последнего вида наблюдалось утолщение интины, покрытое прерывистой экзиной, что может быть интерпретировано, по мнению исследовавшего ее автора, как апертурное образование – борозда.

На срезах оболочки *A. siphon* выявляется текстурно-колумеллятная эктэксина, которая имеет довольно сложное строение (табл. VI, 10, 11). Она состоит из прерывистого покрова и мощных по толщине, иногда крупных грануловидных колумелл. Подстилающий слой редуцирован или, возможно, очень тонкий, по контрастности одинаковый с эндэксиной, что не позволяет их разделить. Эндэксина представлена пачкой тонких ламелл. Таким образом, между пыльцевыми зернами *Tacca* и *Aristolochia* мало общего и особенно их отличает толщина и структура эндэксины.

Таблица VIII



A. elatior

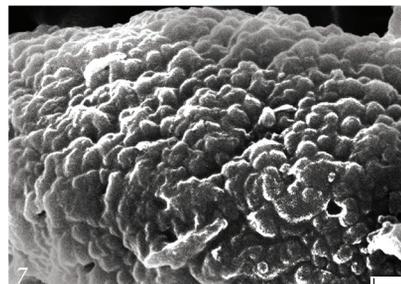
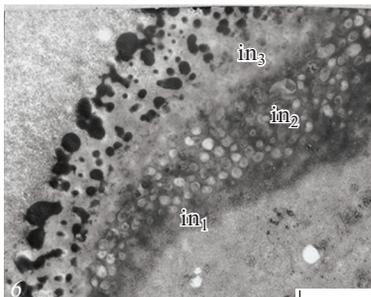


Таблица VIII. Пыльцевые зерна *Aspidistra elatior*, *A. lurida* и *Tacca chantrieri* в световом (СМ) и электронных сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) микроскопах.

1, 4–7 – *A. elatior* (1 – фрагмент среза пыльцевого зерна в ТЭМ, 4 – общий вид в СМ, 5, 7 – общий вид и деталь бугорчатой скульптуры в СЭМ, 6 – срез через борозду, видно мощное утолщение 3-слойной интины (онкус, Куприянова, 1948). 2 – общий вид пыльцевого зерна *A. lurida* в СМ, видна борозда, 3 – *T. chantrieri* – фрагмент среза пыльцевого зерна в ТЭМ, дано для сравнения.

Масштабные линейки: 1, 3, 7 – 1 мкм; 2, 4, 5 – 10 мкм; 6 – 2 мкм.

Условные обозначения те же, что на табл. III.

Table VIII. Pollen grains of *Aspidistra elatior*, *A. lurida* and *Tacca chantrieri* in light (LM) and electron scanning (SEM) and transmission (TEM) microscopes.

1, 4–7 – *A. elatior* (1 – fragment of section in TEM, 4 – general view in LM, 5, 7 – general view and detail of tuberculate sculpture in SEM, 6 – section through furrow, visible strong powerful thickening of 3-layer intina (oncus, Куприянова, 1948). 2 – general view of *A. lurida* in LM, visible furrow, 3 – *T. chantrieri* fragment of section in TEM, is given for comparison.

Scale bars: 1, 3, 7 – 1 μm; 2, 4, 5 – 10 μm; 6 – 2 μm.

Abbreviation: the same as on the Table III.

Особый интерес в свете родственных связей с палинологической точки зрения представляет мнение Тахтаджяна (Takhtajan, 1987), следовавшего J. P. Lotsy (Lotsy, 1911) о том, что сем. Тассасеае близко связано с сем. Convallariaceae, а именно с родом *Aspidistra*. Мнение основано на сходстве в строении цветка. Род *Aspidistra* представлен большим числом видов. Однако в палинологическом отношении он является малоизученным. Erdtman (1952) приводит размер пыльцевого зерна *A. elatior* Blume (47 мкм) и в целом определяет пыльцевые зерна как безапертурные. Три вида этого рода были изучены В. Н. Косенко (Kosenko, 2001) с помощью СМ и СЭМ. На этом основании ею приводится обобщенное описание рода *Aspidistra*.

Нами были изучены *A. elatior* на оранжерейном материале и *A. lurida* Ker Gawl. на гербарном с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ (табл. VIII).

Пыльцевые зерна *A. elatior* безбороздные, сфероидальные, диаметром. 41.0–47.9 мкм. Экзина 1.7 мкм толщиной. Скульптура мелкобугорчатая, бугорки рыхло расположенные, разных размеров.

На срезах оболочки было обнаружено, что эктэкзина состоит из 3 слоев и может быть отнесена к тектатно-колумеллятному типу. Тектум перфорированный, составленный округлыми головками колумелл. Колумеллы по расположению сближенные или реже расставленные, тонкие в средней части, булавовидные в основании. В основании они свободные и поэтому не образуют непрерывного подстилающего слоя, что отличает этот род от всех вышеописанных таксонов. Такая особенность в его строении сближает его с *Tacca*. Эндэкзина тонкая, плохо просматривается. Как и у *Tacca*, интина трехслойная с округлыми или овальными в сечении полостями, наблюдаемыми в среднем слое и фибриллярная во внутреннем и внешнем. Таким образом, строение оболочки как в общем плане, так и по структуре слагающих ее слоев очень сходное у сравниваемых родов *Tacca* и *Aspidistra*, что, несомненно, говорит об их более близком родстве по сравнению с выше рассмотренными таксонами из разных семейств и поддерживает точку зрения Lotsy (1911), а вслед за ним Тахтаджяна (Takhtajan, 1987) о помещении *Tacca* рядом с *Aspidistra*. Вместе с тем обращает на себя внимание, что между ними есть отличия в форме пыльцевых зерен и наличии апертур. У лодочковидного пыльцевого зерна *Tacca* 1-бороздная апертура протягивается от одного до другого конца. У *Aspidistra* практически пыльцевые зерна сфероидальные, безбороздные, т.е. апертура претерпела редукцию, а зерно трансформировалось в иную – сфероидальную форму. Хотя, по-видимому, среди безапертурных зерен как их описывают Erdtman (1952) и Косенко (Kosenko, 2001) редко, но встречаются зерна с очень узкой, плохо различимой бороздой. Такое зерно встретилось нам при просмотре в све-

товом микроскопе препарата *A. lurida* (табл. VIII, 2). В базе PalDat (<https://www.pal-dat.org>) приведено изображение пыльцевого зерна вида *A. elatior*, в экзине которого присутствует неотчетливая борозда в виде узкой полоски, хотя и довольно слабо выделяющейся. Такая особенность борозды связана с тем, что мембрана, покрывающая борозду, имеет такую же скульптуру, как общая поверхность пыльцевого зерна. Однако авторами зерно указывается как безапертурное. Наше мнение относительно наличия у редких зерен борозды подтверждается полученным ультратонким срезом оболочки, который прошел через апертуру такого редкого 1-бороздного пыльцевого зерна (табл. VIII, 6). В таблице VIII дополнительно к описанному образцу *A. elatior* приведена фотография в световом микроскопе пыльцевого зерна *A. lurida* (табл. VIII, 2), где, по нашему мнению, видна апертура.

Ультратонкие срезы пыльцы *A. lurida* приведены в работе К. Furness, P. Rudal (1999). Они сходны с теми, которые получены нами для *A. elatior*. Интересно наблюдение авторов относительно строения интины *A. lurida*, которая имеет полости, как и у изученного нами вида *A. elatior*. Они называют их везикулами. Везикулы наблюдались ими у недавно распустившихся цветков, а у более поздних они превращаются в каналы, достигающие экзины, т. е. везикулярная или полостная интина становится канальчатой. По предположению авторов это явление связано с готовностью зерна образовать пыльцевую трубку, хотя роста пыльцевой трубки они не наблюдали.

Анализ ультраструктуры пыльцевых зерен, с которыми сближался род *Tacca*, позволяет с определенной степенью достоверности на основании характера эктэксины и эндэксины высказать предположение об их эволюционных взаимоотношениях. Элементы, которые участвуют в построении эктэксин — колумеллы. Как известно, колумелла имеет вид гантели, которая состоит из колонки и двух шаровидных образований — головок, различное сочетание которых образует верхний слой — тектум или покров и внутренний слой — подстилающий, которые соединяются колонками. Такое классическое строение имеет эктэксина у *Aspidistra*, с хорошо выраженными гантелевидными колумеллами. Следующим в ряду изученных таксонов стоит *Tacca*, у которой шаровидные образования, образующие подстилающий слой, сближены сильно, они соприкасаются друг с другом, иногда очень плотно, хотя и сохраняют свою автономность. Такое же строение имеет и тектум. Но форма образований не шаровидная. Она становится вытянутой. Дальнейшая трансформация подстилающего слоя наблюдается у *Dioscorea*, где подстилающий слой сплошной, монолитный вследствие того, что происходит полное слияние формирующих его шаровидных образований. К этому же типу принадлежит и эктэксина представителя сем. Ароидных *Orontium aquaticum*. Самым продвинутым среди изученных таксонов является *Stemona*. Несмотря на то, что пыльцевые зерна этого рода имеют непрерывный тонкий подстилающий слой, как у вышеописанных таксонов, особенности ее эктэксин касаются слоя колонок колумелл, соединяющих тектум и подстилающий слой. Колонки имеют весьма оригинальное строение: они состоят из двух частей. Нижняя их часть, прилегающая к подстилающему слою, обычная прямостоящая, длинная, а верхняя (наружная) более короткая, сильно ветвящаяся (табл. V, 5, 6). Особое место занимает род *Conostylis*, у которого нет дифференциации экзины на слои (табл. VI, 4, 5).

ВЫВОДЫ

Палинологические данные подтверждают впервые высказанное Drenth (1972) мнение о том, что семейство Тассасеае представлено одним родом *Tacca*. Ультраструктура оболочки пыльцевого зерна, имеющая по своему таксономическому значению ранг рода, показывает, что различий в строении ее у *Tacca chantrieri* и *T. plantaginea*, рассматриваемого как самостоятельный монотипный род *Schizocapsa*, не обнаружено.

Виды, входящие в состав рода *Tacca*, по характеру скульптуры поверхности пыльцевых зерен, можно подразделить на 2 группы. 1-я группа включает 4 вида: *T. leontopetaloides*, *T. integrifolia*, *T. plantaginea* и *T. parkeri*, которые имеют морщинистую скульптуру, 2-я – 2 вида: *T. chantrieri* и *T. palmata* со струйчатой скульптурой.

В процессе проведенных исследований выявлено, что таксоны, с которыми сближался род *Tacca*, весьма различны по организации как эктэзины, так и эндэкзины.

Полученные палинологические данные свидетельствуют в пользу высказанного Lotsy (1911), а позже поддержанного Тахтаджяном (Takhtajan, 1987) мнения о близком родстве сем. Тассасеае с сем. Convolvulaceae и происхождении *Tacca* от предков типа *Aspidistreae* (*Aspidistra*). Род *Aspidistra* является более продвинутым в эволюционном отношении в сравнении с *Tacca*. В отличие от 1-бороздных лодочковидных пыльцевых зерен *Tacca* у *Aspidistra* они преобразовались в сфероидальные, безбороздные (не считая редких, по-видимому, 1-бороздных, подтвержденных данными ТЭМ). Благодаря этим особенностям род *Aspidistra*, по-нашему мнению, занимает более высокое эволюционное положение по сравнению с *Tacca*, что не противоречит точке зрения о происхождении *Tacca* от предков *Aspidistra*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании Палинологической лаборатории и Центра коллективного пользования (ЦКП) БИН РАН. Автор выражает свою искреннюю признательность инженеру Л.А. Карцевой за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Agababayan] Агабабян В.С. 1969. Морфология пыльцы некоторых примитивных покрытосеменных. – Биол. журн. Армении (22): 54–66.
- Bentham G. 1877. On the distribution of the Monocotyledonous orders into Primary groups, etc. – Journ. Linn. Soc. Bot. 15: 494.
- Borokini T.I., Ayodele A.E. 2012. Pollen morphology of *Tacca leontopetaloides* (L.) Kuntze in Nigeria. – African J. Plant Sc. 6 (1): 43–47.
- Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L., Rudall P.J. 1998. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa. – Grana. 37 (6): 321–336.
- Drenth E. 1972. A revision of the family Taccaceae. – Blumea. 20 (2): 367–406.
- Dumortier B.C.J. 1829. Analyse des familles des plantes avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent. Tournay: 57–58.
- Endlicher S.L. 1836. Genera Plantarum. Wien. 159 p.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Waltham. 539 p.
- Furness C.A., Rudal P.J. 1999. Inaperturate pollen in Monocotyledons. International Journ. of plant sciences. 160 (2): 395–414.
- Hallier H. 1912. *L'origine et le système phylétique des* Angiosperms exposés à l'aide de leur arbre généalogique. – Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles. III (1): 146–234.
- Ham R.W.J.M. van der. 1994. Pollen morphology of the Stemonaceae and Pentastemonaceae. – Acta Botanica Gallica, 141 (2): 285–293.
- Hance J. 1881. *Scizocapsa plantaginea*. – J. Bot. 19: 292.
- [Kosenko] Косенко В.Н. 2001. Палинологические данные к систематике надпорядка Lilianae – Бот. журн. 86 (8): 1–17.
- Kunth C.S. 1850. Enumeratio Plantarum. Stulgardiae; Tubingae. 5: 457–466.
- [Kurgianova] Куприянова Л.А. 1948. Морфология пыльцы однодольных растений. – Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР сер. 1. 7: 163–262.
- [Kurgianova] Куприянова Л.А. 1983. Сем. Alismataceae Vent. – Частуховые. – В кн.: Бобров А.Е., Литвинцева М.В., Куприянова Л.А., Тарасевич В.Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры Европейской части СССР. Л. С. 70–74.
- Lindley J. 1846. The vegetable kingdom. London: 149–150.
- Lotsy J.P. 1911. Vorträge über Botanische Stammesgeschichte: Cormophyta Sphonogamia. Jena. 3(15): 826–829.

- Mulder Ch. 2003. Aristolochiaceae. The Northwest European Pollen Flora, 62. Review of Palaeobotany and Palynology. 123: 47–55.
- Nakonechnaya O.V., Kalachev A.V. 2018. Pollen ultrastructure in *Aristolochia manshuriensis* and *A. contorta* (Aristolochiaceae). – *Protoplasma*. 255 (5): 1309–1316.
- PalDat – Palynological database <https://www.paldat.org>.
- Pax F. 1887. Taccaceae. – In: A. Engler und R. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. II (5): 127–130.
- Pierce N., Simpson M.G. 2009. Polyaperturate pollen types and ratios of heteromorphism in the monocot genus *Conostylis* (Haemodoraceae). – *Australian Systematic Botany*. 22 (1): 16–30.
- [Polevova] Полевава С.В. 2017. Темпы развития спородермы *Aristolochia clematites* L. и *Aristolochia manshuriensis* Kom. – Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел биол. 122 (4): 96–101.
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. 1994. Glossary of pollen and spore terminology. LPP Contr. Ser. 1. Utrecht. 71 p.
- Reichenbach H.N.L. 1828. *Conspectus Regni Vegetabilis*: 44.
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Huysmans S., Smets E. 2001. Morphology of pollen and orbicules in some *Dioscorea* (Dioscoreaceae) species and its systematic implications. – *Bot. J. Linnean Soc.* 136 (3): 295–311.
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Huysmans S., Smets E. 2003. Pollen morphology of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) and its relation to systematics. – *Bot. J. Linnean Soc.* 143 (4): 375–390.
- Simpson M.G. 1983. Pollen ultrastructure of the Haemodoraceae and its taxonomic significance. *Grana*. 22 (2): 79–103.
- Suessenguth K. 1921. Beitrage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. *Beih.* – *Bot. Cen-tr.* Bl. 38 (2): 64–67.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.–Л. 611 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1987. Система Магнолиофитов. Л. 440 с.
- Takhtajan A.L. 2009. *Flowering Plants*. Springer Verlag. 918 p.
- [Tarasevich] Тарасевич В.Ф. 1988. Особенности морфологии ребристой пыльцы Агасеае. – В сб.: Палинология в СССР. Статьи советских палинологов к VII Международному конгрессу. Брисбен, Австралия. С. 58–61.
- [Tarasevich] Тарасевич В.Ф. 1989. Ультраструктура пыльцевых зерен рода *Anthurium* (Агасеае) в связи с систематикой. – *Бот. журн.* 74 (3): 314–324.
- [Tarasevich] Тарасевич В.Ф. 2008. Об эволюционных уровнях в семействе Агасеае по палинологическим данным. – В сб.: Палинология: стратиграфия и геоэкология. Научные труды XII Всероссийской палинологической конференции. СПб. Том 1. С. 115–121.

STRUCTURE OF POLLEN GRAINS OF THE SOME SPECIES OF GENUS *TACCA* (TACCACEAE) AND CLOSELY RELATED GENERA

V. F. Tarasevich

*Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Prof. Popova Str. 2, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: tarasevichvf@mail.ru*

With the help of light (LM), electronic scanning (SEM) and transmission (TEM) microscopes the pollen of 6 species of *Tacca* of the Taccaceae family was studied. The palynological data confirm opinion that the family is represented by one genus of *Tacca*. Ultrastructure of the shell of the pollen grain with the taxonomic significance of the rank of genus shows that the differences in the structure of it at the *Tacca chantrieri* and *T. plantaginea*, considered as a distinct monotypic genus *Schizocapsa* was not found. Pollen grains are large, 42–72 μm long, boatlike, bilaterally symmetric, distal 1-aperturate. By the nature of the sculpture, the details of which are revealed in the SEM, the studied species are divided into two groups. Group 1 includes 4 species: *T. leontopetaloides*, *T. integrifolia*, *T. plantaginea* and *T. parkeri*, which have a rugulate sculpture, group 2 consists of 2 species: *T. chantrieri* and *T. palmata* with striate sculpture. The obtained data support the opinion on the relationship of Taccaceae with *Convolvulaceae* and origin of the *Tacca* from ancestors of the type *Aspidistrea* (*Aspidistra*).

Keywords: pollen grains, morphology, ultrastructure, Taccaceae, relationships

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out with the equipment of the Laboratory of Palynology and of the Center for collective use of Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences.

Author expresses appreciation to the engineer L.A. Kartseva for work assistance with a scanning electron microscope.

REFERENCES

- Agababyan V.S. 1969. Morfologia piltsi nekotorykh primitivnykh pokritosemennich [Pollen morphology of some primitive angiosperms]. – *Biologicheskii zhurn. Armenii*. (22): 54–66 (In Russ.).
- Bentham G. 1877. On the distribution of the Monocotyledonous orders into Primary groups, etc. – *J. Linn. Soc. Bot.* 15: 494.
- Borokini T.I., Ayodele A.E. 2012. Pollen morphology of *Tacca leontopetaloides* (L.) Kuntze in Nigeria. – *African J. Plant Science*. 6 (1): 43–47.
- Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L., Rudall P.J. 1998. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa. – *Grana*. 37 (6): 321–336.
- Drenth E. 1972. A revision of the family Taccaceae. – *Blumea*. 20 (2): 367–406.
- Dumortier B.C.J. 1829. Analyse des familles des plantes avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent. Tournay. P. 57–58.
- Endlicher S.L. 1836. *Genera Plantarum*. Wien: 159 p.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Waltham. 539 p.
- Furness C.A., Rudal P.J. 1999. Inaperturate pollen in Monocotyledons. – *Intrnational Journ. of plant sciences*. 160 (2): 395–414.
- Hallier H. 1912. L'origine et le système phylétique des Angiosperms exposés à l'aide de leur arbre généalogique. – *Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles, Série III. B. 1*: 146–234.
- Ham R.W. J. M. van der. 1994. Pollen morphology of the Stemonaceae and Pentastemonaceae. – *Acta Botanica Gallica*. 141 (2): 285–293.
- Hance J. 1881. *Scizocapsa plantaginea*. – *Journ. Bot.* 19: 292.
- Kosenko V.N. 2001. Palynological data on the superorder Lilianae. – *Bot. Zhurn.* 86 (8): 1–17 (In Russ.).
- Kunth C.S. 1850. *Enumeratio Plantarum. Stulgardiae; Tubingae*. 5: 457–466.
- Kuprianova L.A. 1983. Gen. Alismstaceae Vent. – Chastuhovye. – In: Bobrov A.E., Litvintseva M.V., Kuprianova L.A., Tarasevich V.F. *Sporae Pteridophytorum et pollen Gymnospermarum Monocotyledonearumque florum partis Europaea URSS*. [Spores Pteridophyta and pollen Gymnospermae and Monocotyledonae of flora of European part of SSSR]. Leningrad. P. 70–74 (In Russ.).
- Kuprianova L.A. Morfologia piltsi odnodolnix rastenii [Morphologia pollen of Monocotyledonae plants] – *Trudy Bot. Inst. im. V. L. Komarova Akad. Nauk SSSR. Ser. 1* (7): 163–262 (In Russ.).
- Lindley J. 1846. *The vegetable kingdom*. London. P. 149–150.
- Lotsy J.P. 1911. Vortrage über Botanische Stammesgeschichte: Cormophyta Sphongogamia. Jena. 3 (15): 826–829.
- Mulder Ch. 2003. *Aristolochiaceae. The Northwest European Pollen Flora*, 62. Review of Palaeobotany and Palynology. 123: 47–55.
- Nakonechnaya O.V., Kalachev A.V. 2018. Pollen ultrastructure in *Aristolochia manshuriensis* and *A. contorta* (Aristolochiaceae). *Protoplasma*. 255 (5): 1309–1316.
- PalDat – Palynological database <https://www.paldat.org>. *Aspidistra elatior*
- Pierce N., Simpson M.G. 2009. Polyaperturate pollen types and ratios of heteromorphism in the monocot genus *Conostylis* (Haemodoraceae). – *Australian Systematic Botany*. 22 (1): 16–30.
- Polevova S.V. 2017. Comparison of the Timing of the Sporoderm Development in *Aristolochia clematitis* L. and *Aristolochia manshuriensis* Kom. – *Bulletin Moskov. Soc. Natur.* 122 (4): 96–101.
- Reichenbach H. N. L. 1828. *Conspectus Regni Vegetabilis*. P. 44.
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Huysmans S., Smets E. 2003. Pollen morphology of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) and its relation to systematics. – *Bot. Journ. Linnean Soc.* 143 (4): 375–390.
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Huysmans S., Smets E. 2001. Morphology of pollen and orbicules in some *Dioscorea* (Dioscoreaceae) species and its systematic implications. – *Bot. J. Linnean Soc.* 136 (3): 295–311.
- Simpson M.G. 1983. Pollen ultrastructure of the Haemodoraceae and its taxonomic significance. – *Grana*. 22 (2): 79–103.
- Sussenguth K. 1921. Beiträge des systematischen Anschlusses der Monokotylen. *Beih. – Bot. Centr.* 38 (2): 64–67.
- Takhtajan A.L. 1966. *Systema et phylogenia Magnoliophytorum* [Systema and phylogenia of Magnoliophyta]. Moscow – Leningrad. 611p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1987. *Systema Magnoliophytorum*. [Systema of Magnoliophyta]. Leningrad. 440 p. (In Russ.).

Takhtajan A.L. 2009. Flowering Plants. Springer Verlag. 918 p.

Tarasevich V.F. 1988. Peculiarities of the morphology in ridge pollen grains in some representatives of Araceae. — In: Palynology in the URSS. Papers of Soviet Palynologists to the VII International Palynological Congress. Brisbane, Australia. P. 58–61 (In Russ.).

Tarasevich V.F. 1989. Pollen grain ultrastructure in the genus *Anturium* (Araceae) in connection in with systematics. — Bot. Zhurn. 74 (3): 314–24 (In Russ.).

Tarasevich V.F. 2008. About of evolutional levels in Araceae on the palynological data. — In: Palynology: Stratigraphy and geocology. Collection of Scientific Works of All-Russian Palynological conference. Saint-Peterburg. 1: 115–121 (In Russ.).

Pax F. 1887. Taccaceae. — In: A. Engler und R. Prantl. Die natürlichen Pflansenfamilien. II (5): 127–130.