

*Биология*

УДК 581.331.2: 582.951.4

А. М. АЙРАПЕТЯН

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *CUSCUTA* L.

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология пыльцы 39 видов рода *Cuscuta* L. Полученные данные указывают на значительную близость подродов *Grammica* и *Cuscuta* по морфологическому типу пыльцы. В то же время представители подрода *Monogyna* занимают несколько изолированное положение в пределах всего рода *Cuscuta*, отличаясь как по типу апертур, так и по скульптуре экзины пыльцевых зерен.

**Введение.** Род *Cuscuta* L. – это однолетние, реже перезимовывающие безлистные и бескорневые облигатные паразитные растения с шнуровидными или нитевидными стеблями, обвивающимися вокруг растения-хозяина и присасывающимися к нему с помощью гаусторий. Объединяя примерно от 150 до 200 видов, данный род является космополитом, однако преобладающее число видов (до 140) произрастает на территории обеих Америк.

Ряд авторов рассматривает данный род в пределах отдельной трибы *Cuscuteae* (см., напр., [1–3]) или подсемейства *Cuscutoideae* [4, 5] в объеме семейства *Convolvulaceae* Juss. В 1829 г. род *Cuscuta* был выведен из пределов семейства *Convolvulaceae* и включен в состав отдельного монотипного сем. *Cuscutaceae* Dumort [6]. Данного подхода в отношении рода *Cuscuta* придерживается также и ряд других авторов [7–11].

В объеме самого рода *Cuscuta*, Энгельман [12], взяв за основу особенности морфологии столбика и рыльца, выделил три группы видов, которые позже были приняты монографом рода Юнкером [13] в качестве отдельных подродов. Так, представители подрода *Monogyna* характеризуются наличием единственного цельного или частично разделенного столбика и рылец различной формы. В то же время виды, относящиеся к под родам *Cuscuta* и *Grammica* (самого крупного подрода, включающего до 3/4 видов рода *Cuscuta*), имеют два столбика и отличаются друг от друга особенностями морфологического строения рыльца: удлинённые и линейные – у первого подрода, короткие и головчатые – у второго.

Палинологические исследования отдельных видов рода *Cuscuta* на уровне светового микроскопа (СМ) проводились в работах [14–19] и др. На

уровне сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) пыльца данного рода была изучена в работах [20–22]. В целом авторы отмечают в пределах рода *Cuscuta* два основных морфологических типа пыльцы, а именно: 1) меридионально-3(4)-длиннобороздные пыльцевые зерна (п.з.) с гранулярно-перфорированной (дырчатой или мелкосетчатой) скульптурой экзины и 2) меридионально-5–6-короткобороздные п.з. с гранулярно (шиповато)-сетчатой экзиной.

Основной целью настоящей работы является расширение и упорядочение круга палиноморфологических исследований по роду *Cuscuta*.

**Материал и методика исследований.** С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология пыльцы 39 видов рода *Cuscuta* L. В работе использован пыльцевой материал, полученный из гербариев Института ботаники НАН Армении, Ереван (ERE) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия (LE). Для изучения пыльцы на световом микроскопе PZO (Варшава) применялся метод окрашивания основным фуксином [23], а также упрощенный ацетолизный метод [24]. Изучение на СЭМ (Jeol, JSM-35; Jeol, JSM-6390) проводилось в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН г. Санкт-Петербурга. Обработка пыльцевых зерен для исследования на СЭМ осуществлялась методом вакуумного напыления золотом.

**Изученные образцы:** *C. abyssinica* A. Rich.: Flora von Uzumbara, N 9114, C. Holst (LE); *C. acutiloba* Engelm.: Rocky walls of open small canyon, 3000–3200 m. Plants of Peru, dep. Lima, Canta, N 14595, F.W. Pennele (LE); *C. adpressa* (= *C. compacta* Juss. = *Lepidanche adpressa* Engelm.) (IPNI): N. America, N не ук., ex Herb. A. Gray (LE); *C. africana* Choisy: Plantarum Africae Australis Extratropicae, N 5730, Burchell (LE); *C. americana* L.: Pl. of the West Indies, St. Vincent, St. George Parish, N 8246, R. Cooley (LE); *C. angulata* Engelm.: Plantae Schlechterianae Austro-Africanae, N 9506, O. Rivier (LE); *C. arabica* Fresen. (= *C. hyalina* Roth) (IPNI): Arabice “Dan el erneb” loco “Raphidim” Arabiae petraeae, N не ук., W. Schimper (LE); *C. breviflora* Vis. (= *C. australis* R.Br.) (IPNI): Transcaucasia, Guria, A. Grossheim (ERE, N 3513); *C. australis* R.Br.: Kt. Tessin, 150 m N vom casino Lido Ascona (Herb. Polytechnici helvetici turicensis), E. S. Buell (ERE, N 71577); *C. babylonica* Aucher ex Choisy: Pl. Palaestinae, Env. of Dead Sea, Kallia, R. Sroclov (ERE, N 76561); *C. campestris* Yunck.: Рязанск. обл., Спаский р-н, с. Киструс, по лев. бер. Оки, Tichomirov, Ableev, Degtjareva, Djachenko (ERE, N 57098); Армения, Азизбек. р-н, с. Караглух, Мулкиджанян, Асланян (ERE, N 131835); *C. cassytoides* Nees: Pl. Africae Australis, Grahams-town 800 m, N 2755, R. Schlechter (LE); *C. ceanothi* Behr (= *C. subinclusa* Dur. & Hilg.): USA, California, Marin County, N 69091, L. Rose (LE); *C. chinensis* Lam.: Pl. of the Peoples Rep. of China, Rancho Santa Ana Bot. gard., N 823–21, A. Liston, Li Bosheng, Kong Lingshao, L. Riesberg, Guo Ke, J. Morefield (LE); *C. cristata* Engelm.: Cordoba N 90, Lorentz (LE); *C. epilinum* Weihe: Fl. Galliae et Germaniae exs., N 495, F. G. Schultz (LE); *C. epithymum* (L.) Nath.: Армения, Егегнадз. р-н, Егегнадзор х Агавнадзор, Я. И. Мулкиджанян (ERE, N 106658); *C. europaea* L.: Тувинск. АССР, Кызыльский р-н, долина р. Ка-Хем, А. Куминова, С. Кипряенов (ERE, N 60665); *C. gigantea* Griff.: Afgani-

stan, N 5899, Herb. Griffith (LE); *C. gronovii* Willd.: Plantae Quebecenses (Canada), N не ук., R. Barnabe (LE); *C. indecora* Choisy var. *hispidula* (Engelm.) Yunck. Flora Texana exsiccata, N 664, F. Lindheimer (LE); *C. jalapensis* Schltldl.: Mexique, N 1955, M. Bourgeau (LE); *C. kotschyana* Boiss.: Армения, Арташат. р-он, Веди х Гелайсор, Бозбурун, пустыня, А. Тахтаджян, Я. Мулкиджанян, Э. Габриэлян (ERE, N 64434); *C. lehmanniana* Bunge: Узб. ССР, Ферган. обл., Сарикамыш, на р. Сыр-Дарья, В. Дробов (ERE, N 25726); Iter Turkestanicum, N 30, Taschkent (LE); *C. leucosphaera* Boiss. & Heldr. (= *C. planiflora* Ten.) (IPNI): Flora Graeca exs., N 517, T.G. Orphanides (LE); *C. lupuliformis* Krock.: Frankfurt, N не ук., D. Logger (LE); *C. micrantha* Choisy: Chili, Santiago, in collibus, N 489, Philippi (LE); *C. minor* Gilib. (= *C. planiflora* Ten.): Flavigny, France, N не ук., G. Desplantes (LE); *C. mitraeformis* Engelm. ex Hemsl.: Plantae Mexicanae, Maltrata, N 248, E. Kerber (LE); *C. monogyna* Vahl: Армения, Кафан. р-н, лев. бер. р. Цав, близ платан. роши, Мулкиджанян, Асланян (ERE, N 64862); *C. nitida* E. Mey.: Pl. Schlechterianae Austro-Africanae, Terra Capensis, N 7271 (LE); *C. obtusiflora* H. B. & K.: Boliviensium, Pl. Andium, N 1480, Mandon (LE); var *breviflora*: Flora Graeca Exsiccata, N 1136, T. G. Orphanides (LE); *C. odontolepis* Engelm.: N. Mexico, N 1624, C. Wright (LE); *C. odorata* Ruiz & Pav.: Pl. of Peru, Dep. of Lima, along Rio Chillan, N 14382, F. W. Pennel (LE); *C. pedicellata* Ledeb.: Fl. Palestinae, Shefela, Naama, N. Naftolsky (ERE, N 76562); Армения, Вединский р-н, с. Байибурт, А. Тахтаджян, Я. Мулкиджанян, Э. Габриэлян (ERE, N 66251); *C. reflexa* Roxb.: W. Himalaya, N 22072, J.F. Duthie (LE); *C. rostrata* Shuttlw. ex Engelm. & A. Gray: St. Louis, Mo., N не ук., G. Engelmann (LE); *C. salina* Engelm.: Fl. of California, Santa Cruz, N 2316, M.A. Jones (LE); *C. squamata* Engelm.: N. Mexico, N 1628, C. Wright (LE); *C. suaveolens* Ser.: Fl. Galliae et Germaniae exs., N 152, C. Billot (LE); *C. umbellata* H.B.K.: Pl. of Arizona, N 56098, W. Hess, C. Wilhelm (ERE).

Подродовое подразделение рода *Cuscuta* и распределение отдельных видов в пределах представленных подродов дается согласно системе Юнкера [13].

**Результаты и обсуждение.** Ниже приводится краткая палиноморфологическая характеристика отдельных подродов рода *Cuscuta*, а также ключи по типам пыльцы в пределах рода.

#### Род *Cuscuta* L.

1. П.з. меридионально-3(4)-бороздные, борозды длинные..... подроды *Grammica*, *Cuscuta*.
2. П. з. меридионально-3(4)-бороздные или меридионально-5,6-бороздные, борозды обычно недлинные или короткие.....подрод *Monogina*.

**I. Подрод *Grammica*.** Пыльцевые зерна подавляющего числа изученных видов меридионально-3-бороздные, иногда 3(4)-бороздные (*C. gronovii*) или 4(3)-бороздные (*C. cristata*). Форма п.з. продолговатая, широкоэллипсоидальная, сфероидальная или сплюсненно-сфероидальная, при этом различные вариации форм могут наблюдаться даже в пределах одного и того же образца. По общим размерам пыльца довольно мелкая, в пределах от 15,5–16,8 × 13,5–14,0 (мкм) (*C. americana*) до 24,4–25,0 × 30,0–31,2 (мкм) (*C. cristata*). Борозды длинные, довольно часто оперкулятные от узких, почти щелевидных до

широких с ровными или слабо волнистыми краями, концы борозд заостренные или закругленные. Толщина экзинового слоя варьирует в пределах от 1,2–1,4 мкм (*C. groenovii*) до 2,7–2,8 мкм (*C. jalapensis*). Скульптура экзины на уровне СМ мелкосетчатая или в виде выростов, однако данные, полученные с помощью СЭМ по ряду видов, позволили установить перфорированно(дырчато- или ямчато-)-шипиковатую или перфорировано-бугорчато-шипиковатую скульптуру экзины.

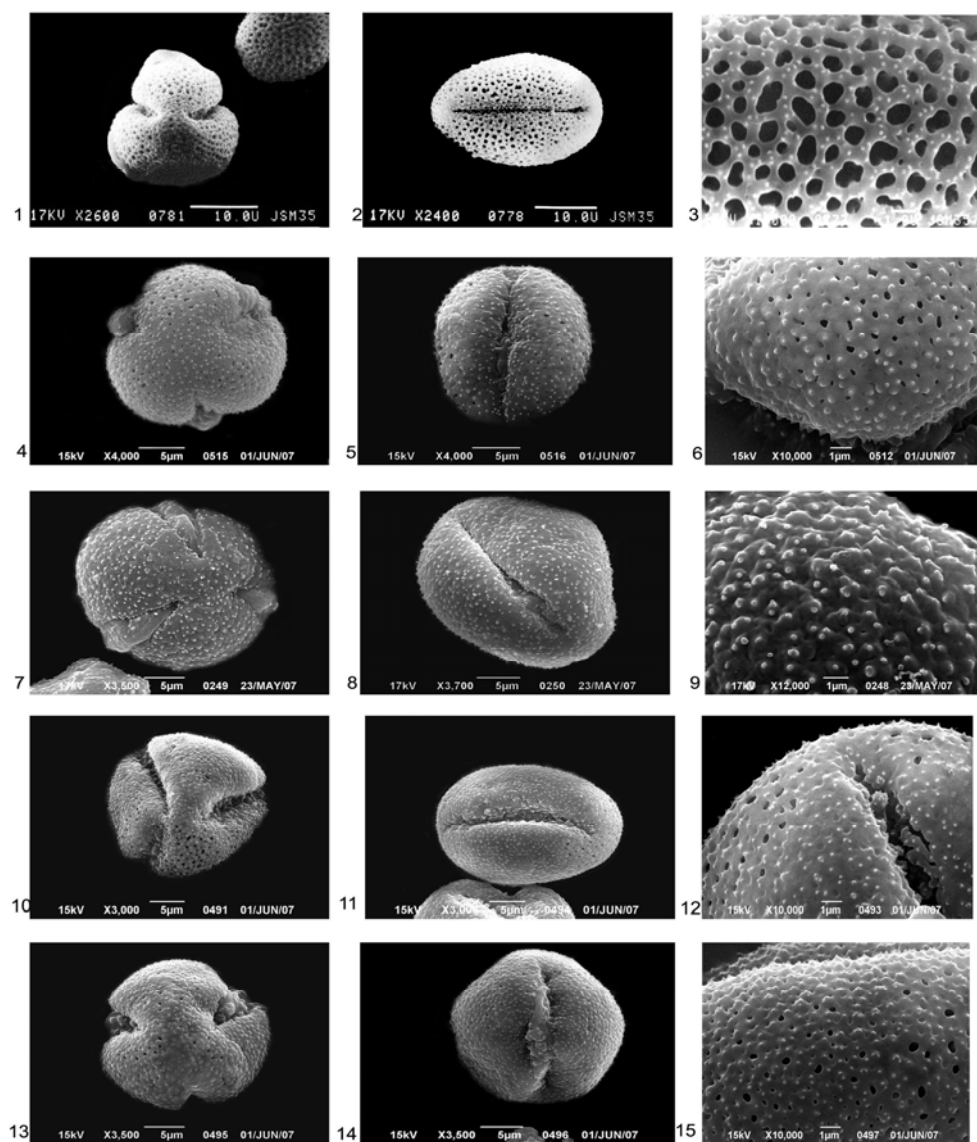


Таблица I. Микрофотографии пыльцевых зерен рода *Cuscuta* (СЭМ). Подрод *Grammica*: *C. adpressa* (1–3); *C. americana* (4–6); *C. arabica* (= *C. hyalina*) (7–9); *C. australis* (10–12); *C. campestris* (13–15). На таблицах I–III: 1, 4, 7, 10, 13 – вид с полюса; 2, 5, 8, 11, 14 – вид с экватора; 3, 6, 9, 12, 15 – скульптура экзины.

1. Скульптура экзины гранулярно-сетчатая (СЭМ).....  
 .....*C. adpressa* (табл. I, 1–3).
2. Скульптура экзины мелкосетчатая (СМ) или перфорированно  
 (дырчато-, ямчато-)-шипиковатая (СЭМ).....  
 .....*C. acutiloba*, *C. americana*  
 (табл. I, 4–6), *C. arabica* (= *C. hyalina*) (табл. I, 7–9), *C. australis* (табл. I, 10–  
 12), *C. campestris* (табл. I, 13–15), *C. ceanothi* (= *C. subinclusa*), *C. chinensis*  
 (табл. II, 1–3), *C. cristata*, *C. gronovii*, *C. indecora* var. *hispidula*, *C. jalapensis*,  
*C. micrantha*, *C. mitraeformis*, *C. obtusiflora*, *C. odontolepis*, *C. odorata*,  
*C. rostrata*, *C. salina*, *C. squamata* (табл. II, 4–6), *C. suaveolens*, *C. umbelata*.

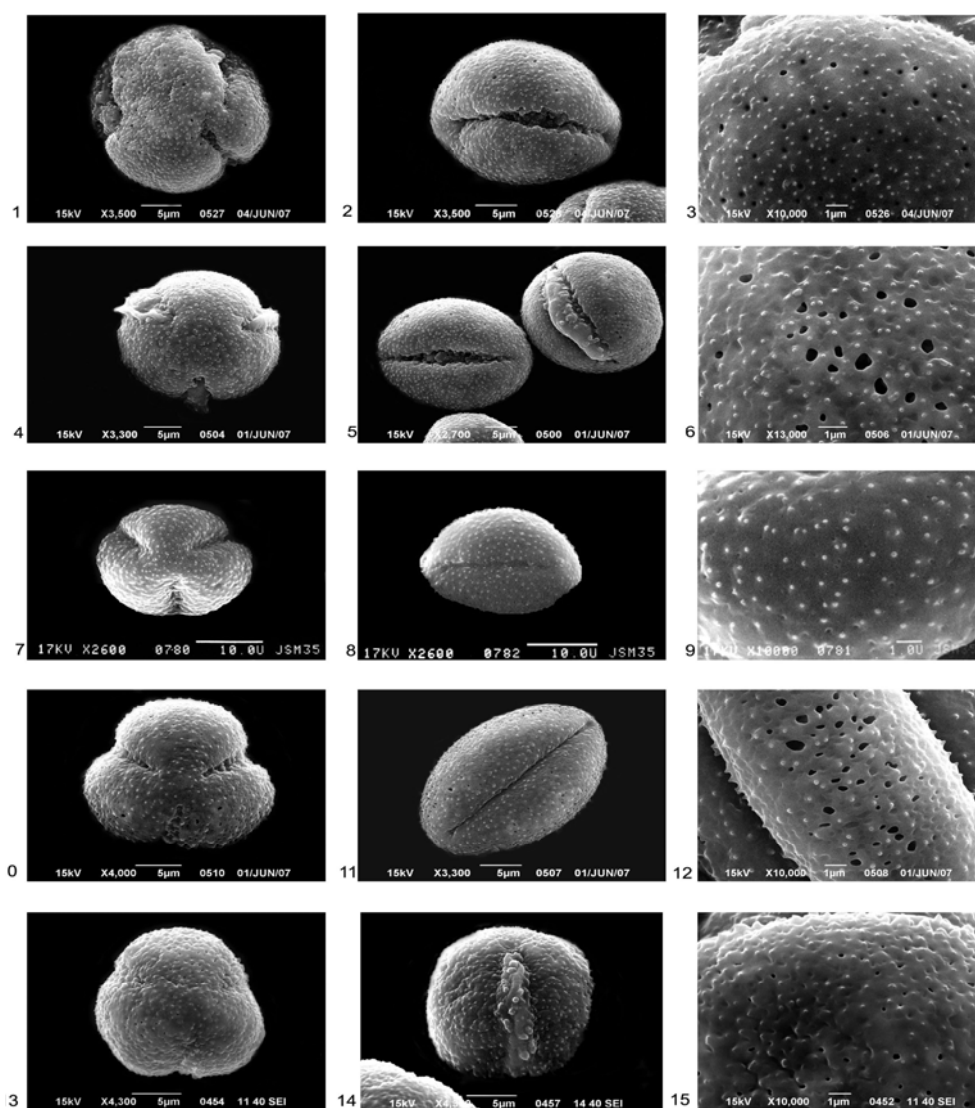


Таблица II. Микрофотографии пыльцевых зерен рода *Cuscuta* (СЭМ). Подрод *Grammica*: *C. chinensis* (1–3); *C. squamata* (4–6); подрод *Cuscuta*: *C. abyssinica* (7–9); *C. africana* (10–12); *C. epilinum* (13–15).

II. Подрод *Monogyna*. П.з. трех из шести изученных видов данного подрода характеризуются наличием меридиально-3-бороздных (*C. cassytoides*, *C. lupuliformis*, *C. monogyna*) апертур, у видов *C. lehmanniana* и *C. gigantea* выявлен меридиально-3,4-бороздный и меридиально-4-бороздный тип апертур соответственно. Довольно необычный не только для данного подрода, но и всего рода *Cuscuta* меридиально-5,6-бороздный тип апертур отмечен нами, а также рядом других исследователей для п.з. вида *C. reflexa*.

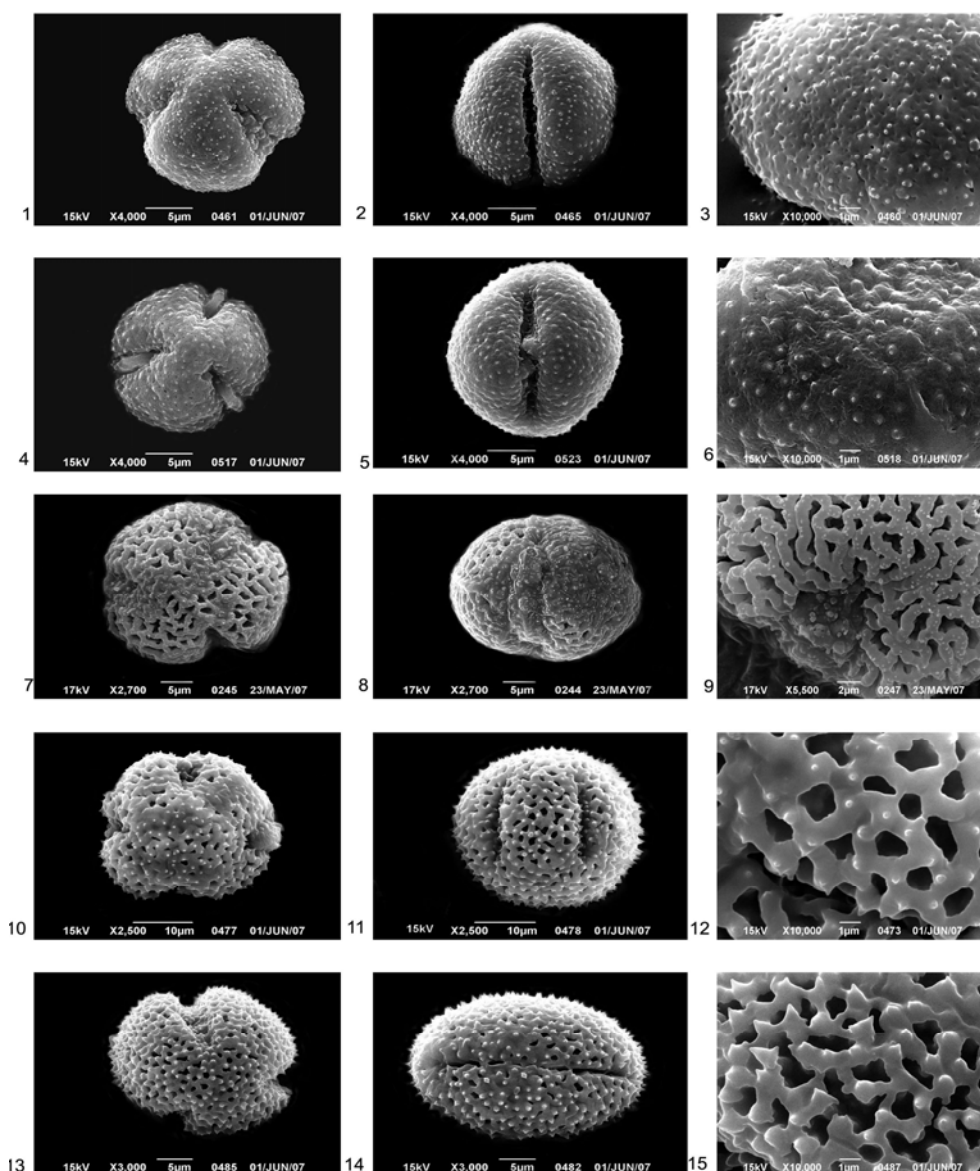


Таблица III. Микрофотографии пыльцевых зерен рода *Cuscuta* (СЭМ). Подрод *Cuscuta*: *C. europaea* (1–3); *C. pedicellata* (4–6); подрод *Monogyna*: *C. cassytoides* (7–9); *C. lehmanniana* (10–12); *C. monogyna* (13–15).

Форма п.з. в основном сфероидальная, лишь у вида *C. monogyna* также и продолговатая, а у *C. lupuliformis* – сплюсненно-сфероидальная. По своим общим размерам п.з. представителей данной группы несколько крупнее и варьируют в пределах 21,5–23,0 мкм в диаметре у сфероидальных п.з. вида *C. cassytoides* и 40,0–41,0×36,2–36,7 (мкм) у продолговатых п.з. *C. lupuliformis*. Борозды обычно недлинные или короткие, при этом последний вариант в пределах всего рода характерен лишь для видов данного подрода. Толщина экзины варьирует в пределах от 1,6–1,7 мкм у вида *C. gigantea* до 3,5–3,7 мкм у *C. cassytoides*. Скульптура экзины крупносетчатая, часто с крупными выростами на стенках ячеек сетки.

1. П.з. меридионально-3,4-бороздные:

а) борозды длинные или средней длины.....  
.....*C. cassytoides*, (табл. III, 7–9), *C. monogyna* (табл. III, 13–15);

б) борозды короткие .....  
..... *C. gigantea*, *C. lehmanniana*, (табл. III, 10–12), *C. lupuliformis*.

2. П.з. меридионально-5,6-бороздные, борозды короткие ..... *C. reflexa*.

III. **Подрод *Cuscuta***. П.з. всех 11 изученных видов меридионально-3-бороздные, в основном трехдольчатые. Форма п.з. варьирует от продолговатой до сфероидальной, у вида *C. nitida* – сплюсненно-сфероидальная. Общие размеры п.з. лежат в пределах от 14,7–15,9×12,6–14,0 (мкм) у вида *C. europaea* до 23,2–25,4 мкм в диаметре у *C. angulata*. Борозды длинные, неширокие, иногда узкие, почти щелевидные, часто оперкулятные, края борозд обычно слабоволнистые, концы заостренные. Толщина экзины варьирует в пределах от 1,2–1,5 мкм (*C. pedicellata*) до 2,4–2,5 мкм (*C. africana*). Скульптура экзины в основном мелкосетчатая (СМ) или перфорированно(дырчато)-шипиковатая, иногда перфорированно-бугорчато-шипиковатая (СЭМ).

Изученные виды подрода *Cuscuta*: *C. abyssinica* (табл. 2, 7–9), *C. africana* (табл. II, 10–12), *C. angulata*, *C. babylonica*, *C. epilinum* (табл. II, 13–15), *C. epithymum*, *C. europaea* (табл. III, 1–3), *C. kotschyana*, *C. leucosphaera* (= *C. minor* = *C. planiflora*), *C. nitida*, *C. pedicellata* (табл. III, 4–6).

**Выводы.** Проведенные исследования показали значительную близость подродов *Grammica* и *Cuscuta* по морфологическому типу пыльцы. У п.з. почти всех представителей обоих подродов отмечен схожий меридионально-3(4)-бороздный апертурный тип пыльцы и мелкосетчатая (на уровне СМ) или перфорированно(дырчато- или ямчато)-шипиковатая, или перфорированно-бугорчато-шипиковатая (на уровне СЭМ) скульптура экзины. Исключение составляет вид *C. adpressa* с его гранулярно-сетчатой скульптурой экзины (на уровне СЭМ), не характерной более ни одному из изученных видов из обоих подродов. Что же касается видов подрода *Monogina*, то по своему морфологическому типу пыльцы (борозды в основном недлинные или короткие, скульптура экзины сетчатая с выростами) виды данного подрода занимают несколько изолированное положение в пределах всего рода *Cuscuta*.

Институт ботаники НАН РА

Поступила 15.09.2009

#### ЛИТЕРАТУРА

1. **Choisy J.D.** *Convolvulaceae*. In: A. De Candolle. *Phrodromus Systematic Regni Vegetabilis*. Parisiis, 1845, v. 9, p. 323–465.

2. **Bentham G. & Hooker D.** Genera Plantarum. V. 2. London, 1873, p. 865–881.
3. **Hallier H.** Bot. Jarb. Sist. Bd. 16. 1893, s. 453–591.
4. **Peter A.** *Convolvulaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 3a. Leipzig, 1891, s. 1–40.
5. **Melchior H.** *Solanaceae*. In: Syllabus der Pflanzenfamilien. 12<sup>th</sup> ed. (ed. A. Engler). Berlin, 1964, № 2, p. 444–447.
6. **Dumortier B.C.** Analyse des Families des Plantes Avec L'indication des Principaux Genres Quis'y Rattachent. Paris: Tournay, 1829, 125 p.
7. **Dahlgren R.** Nord. J. Bot., 1983, v. 3, p. 119–149.
8. **Cronquist A.** The Evolution and Classification of Flowering Plants. The New York Botanical Garden, Bronx, NY, 1988, 555 p.
9. **Тахтаджян А.Л.** Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 1966, 611 с.
10. **Тахтаджян А.Л.** Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987, 439 с.
11. **Takhtajan A.** Diversity and Classification of Flowering Plants. NY, 1997, 663 p.
12. **Engelmann G.** Trans. Acad. Sci. St. Louis, 1859, v. 1, p. 453–523.
13. **Yuncker T.G.** Mem. Torrey Bot. Club, 1932, v. 18, p. 113–331.
14. **Чигуряева А.А.** Флора и растительность Юго-востока. Т. 1. Саратов, 1972, с. 29–62.
15. **Erdtman G.** Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952, 539 p.
16. **El-Ghazaly G.A.** Pollen Flora of Qatar. Univ. of Qatar, 1992, 429 p.
17. **Heusser C.I.** Pollen and Spores of Chile. Modern Types of the *Pteridophyta*, *Gymnospermae* and *Angiospermae*. Tucson. Ariz., 1971, 167 p.
18. **Nair P.K.K. & Rehman K.** Bull. of the National Botanic Gardens, 1963, № 83, p. 1 – 17.
19. **Laguardia A.M.** Morfologia Bol. Soc. Argent. Bot., 1961, v. 9, p. 187–197.
20. **Sengupta S.** Rev. Palaeobot. Palyn., 1972, v. 13, p. 157–212.
21. **Pedraza R.A.** Biotica, 1985, v. 10, № 2, p. 175–187.
22. **Andres I.M. & Heras J.G.** Lazaroa, 1986, v. 9, p. 83–95.
23. **Смольянинова Л.А., Голубкова В.Ф.** Докл. АН СССР, 1950, т. 75, № 1, с. 125–126.
24. **Аветисян Е.М.** Бот. журн., 1950, т. 35, № 4, с. 385–387.

Ա. Մ. ՀԱՅՐԱՊԵՏՅԱՆ

### *CUSCUTA* L. ՅԵՂԻ ԾԱՂԿԱՓՈՇՈՒ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՆ

#### Ամփոփում

Լուսային և սկաներային մանրադիտակների օգնությամբ կատարվել է *Cuscuta* L. ցեղի 39 տեսակի ծաղկափոշու պալինոմորֆոլոգիական ուսումնասիրություն: Ստացված տվյալները վկայում են *Grammica* և *Cuscuta* ենթացեղերի սերտ կապերի մասին ըստ ծաղկափոշու մորֆոլոգիական տիպերի: Միաժամանակ, պալինոմորֆոլոգիական ուսումնասիրությունների համաձայն, *Monogyna* ենթացեղի ներկայացուցիչները որոշակի մեկուսացված դիրք են զբաղեցնում *Cuscuta* ցեղի սահմաններում:

A. M. HAYRAPETYAN

### POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *CUSCUTA* L.

#### Summary

With the help of light and scanning electron microscopes the palynomorphological investigation of 39 species of the genus *Cuscuta* L. has been carried out. The data obtained specify the considerable affinity of the subgenera *Grammica* and *Cuscuta* on the morphological type of pollen. At the same time, according to the palynomorphological data, the species of subgenus *Monogyna* occupy some isolated position in the genus *Cuscuta*.