

ՀՀ ԳԱԱ Ա. ԹԱԽՏԱԶՅԱՆԻ ԱՆՎԱՆ ԲՈՒՍԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ

ՄՈՒՐԱԴՅԱՆ ԱԼՎԱՐԴ ՀՐԱՆՏԻ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՖԼՈՐԱՅԻ *IRIDACEAE* JUSS. ԸՆՏԱՆԻՔԻ

ՊԱԼԻՆՈԿԱՐԳԱԲԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ

Գ.00.05 - «Բուսաբանություն, սնկաբանություն, էկոլոգիա»

մասնագիտությամբ կենսաբանական գիտությունների թեկնածուի գիտական

աստիճանի հայցման ատենախոսության

ՍԵՂՄԱԳԻՐ

ԵՐԵՎԱՆ – 2023

ИНСТИТУТ БОТАНИКИ ИМЕНИ А. ТАХТАДЖЯНА НАН РА

МУРАДЯН АЛВАРД ГРАНТОВНА

ПАЛИНОСИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE* JUSS. ФЛОРЫ АРМЕНИИ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

по специальности 03.00.05 - "Ботаника, микология, экология"

ЕРЕВАН – 2023

Ատենախոսության թեման հաստատվել է ՀՀ ԳԱԱ Ա. Թախտաջյանի անվան
Բուսաբանության ինստիտուտում

Գիտական ղեկավար

Կենսաբանական գիտությունների դոկտոր՝

Ա.Մ. Հայրապետյան

Պաշտոնական ընդդիմախոսներ

Կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր՝

Գ.Մ. Ֆայվուշ

Կենսաբանական գիտությունների թեկնածու

Ա.Հ. Էլբակյան

Առաջատար կազմակերպություն՝ Երևանի պետական համալսարան
Պաշտպանությունը կայանալու է 2023 թ. սեպտեմբերի 12-ին, ժամը 14⁰⁰ -ին ՀՀ
ԳԱԱ Ա. Թախտաջյանի անվան Բուսաբանության ինստիտուտում գործող ՀՀ
ԲՈՎ-ի “Բուսաբանություն” 035 մասնագիտական խորհրդի նիստում:
Հասցեն՝ 0063, ք. Երևան, Աճառյան 1, ՀՀ ԳԱԱ Ա. Թախտաջյանի անվան
Բուսաբանության ինստիտուտ, E-mail: botanvinst@sci.am
Ատենախոսությանը կարելի է ծանոթանալ ՀՀ ԳԱԱ Ա. Թախտաջյանի անվան
Բուսաբանության ինստիտուտի գրադարանում և www.botanv.sci.am կայքում:

Սեղմագիրն առաքված է 2023 թ. հուլիսի 10-ին:

035 Մասնագիտական խորհրդի գիտական քարտուղար,

Կենսաբանական գիտությունների թեկնածու, դոցենտ՝

Տ.Հ. Հովակիմյան

Тема диссертации утверждена в Институте ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА
Научный руководитель:

Доктор биологических наук

А.М. Айрапетян

Официальные опоненты:

Доктор биологических наук, профессор

Г.М. Файвуш

Кандидат биологических наук

А.А. Элбакян

Ведущая организация: Ереванский государственный университет

Защита диссертации состоится 12-го сентября 2023 г. в 14⁰⁰ часов на заседании
Специализированного совета 035 по ботанике ВАК РА, действующего при
Институте ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА

Адрес: 0063, Ереван, ул. Ачарян 1, Институт ботаники им. А. Тахтаджяна
НАН РА, E-mail: botanvinst@sci.am

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института ботаники им.

А. Тахтаджяна НАН РА и на сайте www.botanv.sci.am

Автореферат диссертации разослан 10-го июля 2023 г.

Ученый секретарь специализированного совета 035,

Кандидат биологических наук, доцент

Ж.О. Овакимян

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Полиморфное, довольно крупное и широко распространенное семейство *Iridaceae* Juss. охватывает приблизительно 72-80 родов и около 2250-2300 видов. Ареал семейства очень велик, при этом ирисовые распределены довольно неравномерно. Наибольшим разнообразием выделяются две области: южноафриканская (45 родов и около 900 видов) и центрально-южноамериканская, а наименьшее количество представителей данного семейства встречается в Юго-Восточной и Южной Азии. Почти все ирисовые – многолетние корневищные, клубнелуковичные и луковичные травы. Исключением являются 3 южноафриканских рода из трибы *Nivenieae* – нивения (*Nivenia* Ventenat), витсения (*Witsenia* Thunb.) и клаттия (*Klattia* Baker), которые являются вечнозелеными полукустарниками (Цвелев, 1982).

В Армении семейство *Iridaceae* представлено 3 родами (*Iris* L., *Gladiolus* L., *Crocus* L.) и 29 видами многолетних трав (Флора Армении, 2001; Zubov & Bondarenko, 2018; Файвуш и др., 2020). Наибольшее таксономическое разнообразие отмечается для Дарелегисского и Лорийского флористических районов (Флора Армении, 2001; The Red Data Book of plants of RA, 2010).

Актуальность темы.

Поводом для начала исследований послужила недостаточная палиноморфологическая изученность семейства *Iridaceae* в Армении, а также значительное разнообразие пыльцы по типу апертур, общей форме, размерам и скульптуре экзины.

Цель и задачи исследования.

Целью настоящей работы является изучение морфологии пыльцевых зерен представителей семейства *Iridaceae* флоры Армении для решения некоторых вопросов систематики в пределах данной таксономической группы. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- полномасштабное исследование и уточнение палиноморфологических особенностей представителей семейства *Iridaceae* флоры Армении с использованием комплекса методов световой (СМ) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ);
- выявление ключевых диагностических признаков пыльцы, позволяющих провести разграничения между родами, а по возможности также и видами;
- использование ключевых диагностических признаков пыльцы для выявления возможных связей, а также степени гетерогенности отдельных родов в пределах данного семейства с палинологической точки зрения.

Научная новизна.

Впервые на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов детально изучена морфология пыльцевых зерен 28 из 29 видов из 3 родов семейства *Iridaceae* флоры Армении.

Проведенный нами сравнительно-морфологический анализ целого ряда признаков пыльцы в пределах отдельных родов выявил, что некоторые признаки могут быть использованы в качестве диагностических. Важно отметить, что расширенный статистический анализ также подтвердил достоверность приведенных ключевых признаков.

На основании диагностических признаков пыльцы впервые составлен ключ для определения представителей семейства *Iridaceae* флоры Армении.

Практическая и теоретическая значимость.

Описания пыльцы отдельных родов, ключ для идентификации отдельных таксонов и иллюстративный материал могут использоваться также и в практических целях при изучении ископаемой пыльцы, в мелиссопалинологии и др.

Апробация работы.

Результаты исследований доложены на Второй международной научно-практической конференции в г. Астрахань (2021) и заседании Ученого совета Института ботаники имени А. Тахтаджяна НАН РА (2023).

Публикации.

Результаты исследований обобщены в 9 научных публикациях, а именно 8 статьях и 1 тезисе.

Объем и структура работы.

Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы, изложена на 110 страницах, содержит 10 таблиц и 33 фототаблицы. Список литературы включает 170 наименований.

ГЛАВА 1.

АНАЛИЗ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ ПО СЕМЕЙСТВУ *IRIDACEAE* JUSS. (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Изучение таксономического состава семейства *Iridaceae* началось в первой трети XVII века Ж. Турнефором. В работе “*Elémens de botanique, ou Méthode pour connoître les Plantes*” (Turnefort, 1694) автор предложил классификацию, основанную на строении венчика цветка. В 50-х годах XVIII века К. Линней, представил большое число видов уже в первом издании «*Species Plantarum*» (Linnaeus, 1753).

В ранге семейства *Iridaceae* впервые был представлено А. L. Jussieu (1789). В системе G. Bentham and J. Hooker (1883) Ordo Iridae представлен более 700 видами, широко распространенными в умеренных и тропических регионах. В составе Iridae авторы рассматривают три трибы: *Moraeae*, *Sisyrinchiae*, *Ixieae*, из которых триба *Moraeae* представлена 12 родами, включая род *Iris*. Триба *Ixieae* охватывает 20 родов, и в том числе род *Gladiolus*. В составе трибы *Sisyrinchiae*, состоящей из 4 подтриб, авторы принимают 26 родов, при этом род *Crocus* включен в подтрибу *Croceae*. Указанное подразделение в дальнейшем принял также J. G. Baker (1892).

Ф. А. Рах (1888) предложил разделить семейство *Iridaceae* на 3 подсемейства, а именно, *Crocoideae*, *Iridoideae*, *Ixioideae*. Новый вариант классификации *Iridaceae* уже в XX веке впервые представил J. Hutchinson (1959), который разделил семейство на 11 триб.

В работе «Phylogeny and classification of *Iridaceae*» P. Goldblatt (1990) на основе кладистического анализа немолекулярных признаков выявил внутри семейства *Iridaceae* четыре отдельных подсемейства: *Isophysidoideae*, *Nivenioideae*, *Iridoideae* и *Ixioideae*. Несколько иной подход представлен в работе Г. Г. Оганезовой (2008), которая принимает в составе ирисовых 5 подсемейств, а именно *Isophysidoideae*, *Nivenioideae*, *Patersonioideae*, *Iridoideae* и *Ixioideae* (или *Crocoideae*).

А. Л. Тахтаджян разделил семейство *Iridaceae* вначале на 3 подсемейства (*Isophysidoideae*, *Iridoideae* и *Ixioideae*) (Тахтаджян, 1987) или *Iridoideae*, *Ixioideae*, *Nivenioideae* (Takhtajan, 1997), а затем на 4 (*Isophysidoideae*, *Nivenioideae*, *Iridoideae*, *Ixioideae*) (Takhtajan, 2009). При этом, в отличие от А. Cronquist (1968), считающего *Iridaceae* частью порядка *Liliales*, А. Л. Тахтаджян (1966, 1980, 1987, 1997, 2009) рассматривает *Iridaceae* в качестве самостоятельного семейства в пределах порядка *Iridales*. В то же время, согласно APG I-IV (1998, 2003, 2009, 2016), семейство *Iridaceae* входит в порядок *Asparagales*.

Помимо систематического обзора и таксономического состава семейства ирисовых, в настоящей главе приводятся также краткие сведения по кариологии, морфолого-анатомическим особенностям, местам обитания исследуемых видов, молекулярным исследованиям, биохимии и др.

Палинологические исследования семейства *Iridaceae* начались еще в середине 19 века (Mohl, 1834, 1835; Fritzsche, 1837; Chatin, 1870; Oetker, 1888; Guignard, 1915; Dykes, 1913). В дальнейшем исследования пыльцы на уровне светового микроскопа (СМ), а также сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) электронных микроскопов проводились как для всего семейства *Iridaceae* в целом, так и для отдельных подсемейств, родов, подродов или отдельных групп видов (Эрдтман 1956; Куприянова 1948, 1983; Родионенко, 1956, 1961, 1970; Сурова, 1975; Рябкова, 1987; Beug, 1961; Chuma, 1970; Ikuse, 1966; Schulze, 1964, 1971, Radulescu 1970, Valdes et al., 1987, Goldblatt, Le Thomas, 1992; Spasova, Todorova, 2012; Ефимов и др., 2012; Болтенков, Григорьева, 2012; Zhygalova et al, 2014; Калашник и др., 2014 и т. д.). В Армении результаты палинологических исследований семейства *Iridaceae* представлены в 10 томе «Флоры Армении», где дана краткая характеристика пыльцы отдельных родов ирисовых на уровне светового микроскопа (Аветисян и др., 2001). Сведения по пыльце представителей рода *Iris* флоры Армении с использованием светового (СМ), а также сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов приводятся также в работе Nauryapetyan, Avetisyan (2000).

ГЛАВА 2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для настоящих исследований послужила пыльца, полученная из гербарных образцов ирисовых Института Ботаники НАН Армении, а также из

личных сборов с живых растений в экспедиционных поездках и с территории Ереванского ботанического сада.

Исследование особенностей морфологии пыльцы проводилось с применением светового (СМ), а также сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов.

Для изучения на уровне светового микроскопа (AmScope 2000X LED) пыльцевые зерна были обработаны двумя основными методами, а именно, методом окрашивания основным фуксином (Смолянинова, Голубкова, 1950) и упрощенным ацетоллизным методом (Аветисян, 1950).

Микрофотографии пыльцы на уровне сканирующего электронного микроскопа (JEOL JSM-7000) были получены в Центре эколого-ноосферных исследований НАН РА (Ереван, Армения) методом вакуумного напыления золотом сухих неацетоллизированных пыльцевых зерен.

Статистический анализ для образцов всех изученных нами видов был проведен с помощью Microsoft Excel 2016 с использованием двух показателей: SD – стандартное отклонение и CV% – коэффициент вариации.

В целом изучены морфологические признаки пыльцы по 90 образцам 28 видов и двух подвидов из 3 родов семейства *Iridaceae* флоры Армении. Измерения проводились по 10 пыльцевым зернам каждого из исследуемых образцов.

В настоящей работе роды и виды в семействе *Iridaceae* представлены в соответствии с данными «Флоры Армении» (2001).

ГЛАВА 3.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE* JUSS. ФЛОРЫ АРМЕНИИ

Исследования показали, что представители всех трех родов семейства *Iridaceae* флоры Армении различаются по типу апертур, по форме и размерам, по толщине отдельных слоев спородермы, а также скульптуре экзины.

Апертуры. Для изученных образцов характерны дистально-1-бороздные, спиральноапертурные, сетчатоапертурные¹ пыльцевые зерна, а также с одной кольцевой бороздой.

Дистально-1-бороздные пыльцевые зерна характерны для представителей подродов *Iris* и *Limniris* (Tausch) Spach рода *Iris* L., а также для представителей рода *Gladiolus* L.

Спиральноапертурные пыльцевые зерна отмечаются у представителей рода *Crocus*.

Сетчатоапертурные пыльцевые зерна характерны для представителей подрода *Scorpiris* Spach рода *Iris*. Поверхность пыльцевых зерен состоит из щитков, разделенных участками утонченной экзины. Указанные участки утонченной экзины

¹ На поверхности пыльцевых зерен представителей подрода *Scorpiris* Spach рода *Iris* отмечаются сетчато расположенные утонченные участки экзины, окружающие округлые или угловато-округлые щитки. По всей вероятности, именно эти утонченные участки выполняют функции апертур, в связи с чем подобные пыльцевые зерна можно характеризовать как сетчатоапертурные, а не безапертурные, как это приводится в некоторых литературных источниках.

образуют сетчатую конфигурацию на поверхности пыльцевого зерна, а размеры и форма щитков могут варьировать даже в пределах различных образцов одного и того же вида.

У вида *Iris reticulata* M. Bieb. (подрод *Hermodactyloides* Spach) отмечаются пыльцевые зерна с одной кольцевой бороздой, делящей поверхность пыльцы на две равные или почти равные части (изредка пыльца дистально-1-бороздная).

Для пыльцевых зерен представителей подродов *Limniris* (кроме *I. lazica* Albov) и *Hermodactyloides* рода *Iris*, а также для всех представителей рода *Gladiolus* отмечается наличие оперкулума на поверхности бороздной мембраны. При этом у пыльцы видов из рода *Iris* оперкулум представлен отдельными фрагментами экзины с сетчатой скульптурой, в то время как у представителей рода *Gladiolus* оперкулум в виде двух параллельных ланцетовидных полос экзины.

Форма. У представителей подродов *Iris*, *Limniris* и *Hermodactyloides* рода *Iris* пыльцевые зерна эллипсоидальные, ассиметрично-лодочковидные, угловато-широкоэллипсоидальные или яйцевидные, иногда почти сфероидальные, часто килеватые, киль округлый или округло-угловатый; в очертании с полюса пыльцы эллиптическая.

У всех представителей рода *Gladiolus* пыльцевые зерна округло или вытянуто лодочковидные, килеватые, киль обычно широкий, округлый или округло-угловатый; в очертании с экватора пыльцевые зерна плоско- или двояковыпуклые, с полюса – эллиптические.

У обоих представителей рода *Crocus*, а также у видов подрода *Scorpiris* рода *Iris* пыльцевые зерна сфероидальные, в очертании округлые.

Размеры. Согласно классификации размеров пыльцевых зерен (Эрдтман, 1956), пыльца у представителей рода *Crocus* характеризуется в основном как крупная², и варьирует в пределах 56,0-87,9 мкм в диаметре.

У представителей рода *Gladiolus* пыльцевые зерна, исходя из длины большого экваториального диаметра (б. э. д.)³, средних размеров или крупные (43,4-77,2 мкм).

В пределах рода *Iris* дистально-1-бороздная пыльца по длине большого экваториального диаметра (б. э. д.) характеризуется в основном как крупная (50,8-83,2 мкм у представителей подрода *Limniris*), или крупная и очень крупная (62,2-115 мкм и 66,3-129,7 мкм у представителей подродов *Hermodactyloides* и *Iris* соответственно). Таким образом, наиболее крупная по размерам пыльца отмечается у видов подрода *Iris*, а более мелких размеров – у подрода *Limniris*.

Сетчатоапертурная пыльца видов подрода *Scorpiris* рода *Iris* характеризуется как крупная или очень крупная и варьирует в пределах 84,5-126,3 мкм в диаметре.

Экзина у пыльцевых зерен изученных представителей семейства *Iridaceae* 0,6-4,0 мкм толщины, столбчатый слой четко выражен (кроме видов рода *Crocus*),

² Согласно Эрдтману (1956), крупными считаются пыльцевые зерна, размеры которых колеблются в пределах 50-100 мкм, а очень крупные – 100-150 мкм.

³ В связи с тем, что при обработке пыльцы разными методами большой экваториальный диаметр был наименее подвержен изменениям, данный параметр был использован для характеристики размеров пыльцевых зерен и в дальнейшем рассматривался в качестве диагностического признака.

столбики обычно одиночные, регулярно расположенные, толстые или тонкие, длинные, часто с шаровидно закругленными головками, иногда расположены группами.

У пыльцевых зерен видов рода *Crocus* экзина тонкая – (0,6) 1,0 мкм, а толщина гиалинового слоя интины более трех раз превышает толщину экзины (особенно под апертурными участками), варьируя в пределах (0,8) 1,2-3,7 мкм.

У пыльцы видов рода *Gladiolus* толщина экзины 0,8-2,4 мкм.

Толщина экзинового слоя у пыльцевых зерен представителей подродов *Limniris*, *Hermodactyloides*, *Scorpiris* и *Iris* рода *Iris* 1,1-2,5 мкм, 1,6-2,0 мкм, 2,0-3,4 мкм и 1,5-4,0 мкм соответственно.

Скульптура экзины. У пыльцевых зерен представителей семейства *Iridaceae* отмечается значительное разнообразие типов скульптуры.

У пыльцы видов рода *Crocus* на уровне светового микроскопа (СМ) нами отмечена шипиковатая скульптура экзины. На уровне СЭМ скульптура экзины перфорированно-шипиковатая, изредка между шипами наблюдаются отдельные гранулы. Шипики прямые, конические.

У представителей рода *Gladiolus* на уровне СМ скульптура общей поверхности пыльцевых зерен и на бороздных оперкулах густо мелкогранулярная; на уровне СЭМ скульптура экзины, а также поверхности бороздных оперкулов перфорированно-шипиковатая, шипики конические, с заостренными, иногда слабо закругленными концами.

У пыльцы подавляющего большинства видов рода *Iris* (кроме *I. pumila* L.) скульптура экзины представлена различными вариациями сетчатости, ячеек сетки обычно сильно варьируют по своей форме и размерам, стенки ячеек иногда прерывистые. У видов *I. lycotis* Woronow, *I. elegantissima* Sosn. отдельные стенки со “вздутиями”, при этом у пыльцы *I. lycotis* “вздутия” сильно разросшиеся, образуют округлые или удлинённые надпокровные выросты (СЭМ).

У вида *I. pumila* нами выявлена извилисто-мелкоскладчатая скульптура экзины с булавовидными выростами (СМ), а на уровне СЭМ скульптура густо мелкобороздавчатая с булавовидными выростами различных размеров.

ГЛАВА 4.

ОПИСАНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE* JUSS. ФЛОРЫ АРМЕНИИ

В настоящей главе представлены описания морфологии пыльцевых зерен представителей семейства *Iridaceae* флоры Армении на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Краткие палиноморфологические данные по всем 28 изученным нами видам и двум подвидам представлены в таблицах 1-5 (см. далее), а микрофотографии пыльцевых зерен – в 29 фототаблицах.

Таблица 1. Палиноморфологическая характеристика представителей рода *Crocus* L. флоры Армении на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов⁴.

Вид	Диаметр п. з. (мкм) (СМ)	Ширина апертур (мкм) (СМ)	Толщина гиалины (мкм) (СМ)	Высота шипиков (мкм) (СЭМ)	Количество шипиков на 5 мкм ² (СЭМ)	Номера образцов
<i>C. adamii</i> (с фиолет. цветками)	(53,4) 56,0-69,0 (72,4) /58,9	(1,1) 2,2-3,2 (5,0) /2,8	(0,8) 1,2-2,6 /1,6	0,8-1,97 /1,2	(3) 5-7 (8) /5	ERE, 143107 ERE, 192728 ERE, 196145
<i>C. adamii</i> (с белыми цветками)	57,1-65,8 /55,3	1,16-3,0 /1,87	1,3-2,4 /1,72	0,7-1,90 /0,9	4-7 /5	ERE, 149143
<i>C. speciosus</i> (с фиолет. цветками)	72,2-87,9 /78,72	1,6-2,2-3,9 (6,6) /2,7	(1,8) 2,2-3,7 /2,7	0,8-1,3(2,7) /1,05	(3) 4-7 /5	личн. сб., 04.10.2019 16.10.2020 26.10.2020
<i>C. speciosus</i> (с белыми цветками)	(77,4) 82,0-89,9 /84,8	1,7-3,2 /2,5	1,8-3,0 /3,0	0,9-1,7 /0,8	4-7 /5	личн. сб., 15.10.2020
<i>C. speciosus</i> (сбор из Зангезура) (с фиолет. цветками)	(67,9) 72,8-79,6 /73,6	(0,4) 1,9-2,5 /1,6	2,24-3,54 /3,0	1,1-2,7 /1,4	(3) 4-7 /5	ERE, 113142

⁴ После косой линии в таблице приведены усредненные данные, полученные при измерении 10 пыльцевых зерен.

Таблица 2. Палиноморфологическая характеристика представителей подродов *Iris* и *Limniris* (Tausch) Sprach рода *Iris* флоры Армении на уровне светового микроскопа (СМ)⁵

Вид		Полярная ось (п. о.) (мкм)	Большой экваториальный диаметр (б. э. д.) (мкм)	Малый экваториальный диаметр (м. э. д.) (мкм)	Наличие оперкулула на мембране борозд	Толщина экзины (мкм)
Подрод <i>Iris</i>						
Секция <i>Iris</i>	<i>I. imbricata</i>	75,1-119,2/ 89,0	78,0-108,3/ 94,81	82,5-106,3/ 91,7	отсутствует	2,0-2,7/ 2,3
	<i>I. furcata</i>	68,9-103,4/ 85,64	66,3-102,6/ 90,9	65,7-108,6/ 91,4	отсутствует	2,0-2,9/ 2,4
	<i>I. pumila</i>	73,8-95,9/ 83,6	75,4-110,2/ 90,6	72,2-95,9/ 87,0	отсутствует	1,5-2,3/ 2,0
Секция <i>Oncocyclas</i>	<i>I. iberica</i>	67,9-119,3/ 84,4	76,2-119,3/ 95,1	73,1-118,4/ 93,5	отсутствует	1,8-2,6/ 2,1
	<i>I. elegantissima</i>	71,5-111,2/ 90,8	74,7-123,2/ 95,0	75,3-107,0/ 97,0	отсутствует	2,6-4,0/ 3,3
	<i>I. lycotis</i>	72,8-110/ 86,9	72,2-115,0/ 95,1	81,3-111,5/ 98,2	отсутствует	2,2-3,0/ 2,6
	<i>I. paradoxa</i>	69,7-95,9/ 84,7	71,8-103,7/ 89,1	78,7-101,9/ 89,9	отсутствует	1,7-2,7/ 2,2
	<i>I. grossheimii</i>	76,7-109,0/ 93,8	89,7-119,0/ 101,7	75,5-119,0/ 95,7	отсутствует	1,8-2,3/ 2,0
	<i>I. lineolata</i>	71,8-121,1/ 95,7	95,3-129,7/ 107,8	86,2-118,4/ 103,8	отсутствует	2,3-3,2/ 2,7
Подрод <i>Limniris</i>						
	<i>I. sibirica</i>	41,0-65,8/ 51,3	50,8-73,1/ 64,8	32,6-65,6/ 50,5	присутствует	1,1-1,7/ 1,3
	<i>I. musulmanica</i>	40,7-63,0/ 51,4	62,4-77,1/ 71,8	46,8-56,3/ 51,3	присутствует	1,5-2,1/ 1,6
	<i>I. demetrii</i>	35,4-48,0/ 43,1	62,9-83,2/ 70,5	41,0-58,4/ 49,2	присутствует	1,2-2,2/ 1,8
	<i>I. lazica</i>	42,1-58,5/ 54,7	52,6-71,2/ 62,8	40,0-57,7/ 50,2	отсутствует	1,3-2,5/ 1,7

⁵ После косой линии в таблице приведены усредненные данные, полученные при измерении 10 пыльцевых зерен

Таблица 3. Палиноморфологическая характеристика вида *Iris reticulata* M. Bieb. (подрод *Hermodactyloides* Spach) рода *Iris* флоры Армении на уровне светового микроскопа (СМ)⁶

Вид	Поллярная ось (п. о.) (мкм)	Большой экваториальный диаметр (б. э. д.) (мкм)	Малый экваториальный диаметр (м. э. д.) (мкм)	Наличие оперкула на мембране борозд	Толщина эскины (мкм)	Номера образцов
<i>Iris reticulata</i> (сбор из Армении, Мегри)	74,8-90,1 /82,0	86,2-115 /96,5	69,2- 93,0 /82,9	присутствует	1,7-2,8 /2,0	ERE, 130931
<i>Iris reticulata</i> (сбор из Армении)	52,1-72,1 /62,3	62,2-87,6 /74,7	52,9-74,8 /60,8	присутствует	1,6-2,3 /2,0	ERE, 130932 ERE, 192811
<i>Iris reticulata</i> (сбор из Грузии)	48,9-60,7 /54,7	54,4-86,2 /71,9	48,6-56,8 /53,6	присутствует	1,6-2,1 /1,8	ERE, 5267

Таблица 4. Палиноморфологическая характеристика представителей подрода *Scorpiris* Spach рода *Iris* флоры Армении на уровне светового микроскопа (СМ)

Виды	Диаметр п. э. (мкм)	Размеры щитков (мкм)	Количество щитков	Толщина эскины (мкм)
<i>I. caucasica</i>	84,5-111,1 /94,2	26,0-47,1 /36,0	5-6-7-8-9-10-12 /7	2,0-2,9 /2,6
<i>I. pseudocaucasica</i>	93,7-131,7 /109,3	25,7-45,8 /33,7	10-12-14-16 /12	2,0-3,4 /2,5
<i>I. atropatana</i>	90,1-126,3 /105,2	30,9-62,4 /46,2	6-10 /7	2,0-3,1 /2,5

⁶ После косой линии в таблице приведены усредненные данные, полученные при измерении 10 пыльцевых зерен

Таблица 5. Палиноморфологические данные по видам рода *Gladiolus* L. флоры Армении при различных методах обработки пыльцы на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов²

Вид	Полярная ось (п. о.) (мкм) (СМ)		Большой экваториальный диаметр (б. э. д.) (мкм) (СМ)		Малый экваториальный диаметр (м. э. д.) (мкм) (СМ)		Толщина экзины (мкм) (СМ)	Количество шипиков на 5 мкм ² (СЭМ)	Количество перфораций на 5 мкм ² (СЭМ)
	фуксин	ацетализ	фуксин	ацетализ	фуксин	ацетализ			
<i>G. dzhavakheticus</i>	34,0-55,3 /43,5	27,3-49,8 /36,5	43,4-67,6 /58,2	50,2-72,7 /61,5	23,0-56,4 /47,9	33,0-59,6 /44,5	1,0-1,3 /1,15	(11)15-22(24) /16	32-38(47) /36
<i>G. caucasicus</i>	31,1-60,0 /45,8	25,5-47,5 /35,1	57,3-74,2 /66,7	53,7-75,8 /64,8	39,7-56,2 /48,3	31,1-58,1 /44,8	0,8-1,6 /1,2	(14)18-29 /22	(24)30-36(50) /32
<i>G. tenuis</i>	37,0-65,0 /50,9	25,9-53,4 /40,9	56,2-75,5 /66,5	51,4-73,4 /61,5	33,9-64,4 /51,8	28,4-58,8 /44,52	0,8-1,8 /1,2	(9)12-18(20) /14	(15)19-28 /23
<i>G. kotschyanus</i> subsp. <i>kotschyanus</i>	28,9-54,5 /44,8	23,1-50,5 /34,2	52,9-71,2 /61,2	60,6-81,7 /65,7	34,2-52,4 /46,7	33,3-53,9 /41,9	1,1-2,4 /1,6	12-25 /18	17-49 /33
<i>G. kotschyanus</i> subsp. <i>distichus</i>	37,7-48,5 /44,9	23,5-42,4 /32,9	46,1-60,9 /55,0	45,2-71,1 /58,2	38,7-48,4 /41,6	28,9-42,7 /35,8	0,6-1,6 /1,1	25-43 /34	25-77 /51
<i>G. hajastanicus</i>	26,0-58,8 /47,2	20,5-50,2 /33,8	51,5-69,3 /60,4	57,9-80,8 /67,7	40,8-54,4 /47,3	32,7-51,8 /41,2	1,6-1,7 /1,5	20-29 /24	34-48 /41
<i>G. italicus</i>	42,6-59,5 /49,0	27,8-56,0 /36,9	51,9-75,8 /62,1	58,0-75,4 /63,5	43,8-67,0 /50,2	29,8-52,5 /44,2	0,9-1,6 /1,2	(18)22-25(34) /23	42-56 /48
<i>G. atroviolaceus</i>	36,1-51,1 /44,17	23,8-44,3 /31,9	44,6-67,0 /57,9	50,1-74,7 /60,9	36,4-55,7 /46,1	31,7-48,4 /40,2	0,9-1,8 /1,3	(10)13-23 /15	(23)28-33(45) /33
<i>G. menitzky</i>	28,8-40,0 /34,4	31,7-45,6 /38,9	54,2-65,5 /59,0	51,8-66,3 /58,4	28,4-43,1 /36,9	33,0-52,1 /46,6	0,8-1,3 /1,1	(19)22-28(42) /26	(41)42-54(70) /28
<i>G. szovitsii</i>	32,9-48,0 /44,8	23,9-42,4 /31,2	46,5-65,0 /58,4	52,5-77,2 /58,9	42,2-55,0 /46,9	23,0-51,9 /34,3	1,2-1,6 /1,4	16-34 /25	24-62/ 43

² После косой линии в таблице приведены усредненные данные, полученные при измерении 10 пыльцевых зерен и усредненные данные по 5 исследуемым участкам поверхности пыльцевого зерна.

ГЛАВА 5. ПАЛИНОСИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE* JUSS. ФЛОРЫ АРМЕНИИ

Результаты исследований морфологии пыльцевых зерен 28 представителей трех родов (*Crocus*, *Iris*, *Gladiolus*) семейства *Iridaceae* флоры Армении, проведенные на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов, подтверждают значительную полиморфность пыльцы по типу апертур, размерам, общей форме, а также скульптуре экзины.

У представителей рода *Crocus* были исследованы диаметр пыльцевых зерен, ширина, а также глубина расположения спиральной апертуры, толщина гиалинового слоя интины, высота, а также количество шипиков на единице площади поверхности пыльцевого зерна. Анализ полученных данных показал, что в качестве диагностических можно рассматривать диаметр пыльцевых зерен и общий вид спиральных апертур.

В пределах рода *Iris* анализ признаков пыльцы представителей подродов *Iris*, *Limniris* (дистально-1-бороздная) и *Hermodactyloides* (преимущественно с одной кольцевой бороздой) проводился на уровне СМ и СЭМ по длине полярной оси (п. о.), большого экваториального диаметра (б. э. д.), малого экваториального диаметра (м. э. д.), а также по толщине и скульптуре экзины. Установлено, что в качестве основных диагностических признаков здесь можно рассматривать длину большого экваториального диаметра (б. э. д.) и особенности скульптуры экзины, а в некоторых случаях – также и толщину экинового слоя. Из ряда палиноморфологических признаков, рассмотренных по подроду *Scorpiris*, а именно, диаметр пыльцевых зерен, размеры щитков, количество щитков и толщина экзины в качестве диагностических были приняты диаметр пыльцевых зерен, а также размеры и количество щитков на поверхности пыльцевого зерна.

Для пыльцевых зерен представителей рода *Gladiolus* были проанализированы данные по длине полярной оси (п. о.), большого экваториального диаметра (б. э. д.), малого экваториального диаметра (м. э. д.), толщине экзины, а также количеству шипиков и перфораций на единицу площади поверхности пыльцевого зерна. Было установлено, что на фоне значительного единообразия указанных признаков в пределах рода *Gladiolus*, в некоторых случаях в качестве диагностических можно рассматривать лишь длину большого экваториального диаметра (б. э. д.), а также количество шипиков и перфораций на единицу площади поверхности пыльцевого зерна.

5.1. Статистический анализ морфологических признаков пыльцы в пределах семейства *Iridaceae*.

Расширенный статистический анализ по вышеуказанным морфологическим признакам пыльцы по родам *Crocus*, *Iris* и *Gladiolus*⁸ выявил следующее. В

⁸ Из-за скудности пыльцевого материала, по виду *Gladiolus menitzkyi* Gabrielian был изучен лишь 1 образец, в связи с чем статистический анализ признаков пыльцы по данному виду не проводился.

пределах всего семейства *Iridaceae* по каждому из изученных трех родов результаты статистического анализа как по ключевым, так и всем остальным изученным морфологическим признакам пыльцы в подавляющем большинстве случаев не выходят за рамки пределов достоверности данных. Исключение составляют несколько видов, в частности, *Crocus speciosus* M. Bieb., у которого сильно варьируемым является коэффициент вариации по ширине апертур (29%) и *Iris reticulata* M. Bieb. у которого коэффициент вариации по полярной оси (17,9%), большому экваториальному диаметру (19,9%) и малому экваториальному диаметру (15,4%) п.з. является средневариабельным вследствие наличия нехарактерных для пыльцы указанных видов признаков, отмеченных у единичных образцов (ERE, 113142 и ERE, 130931 соответственно).

5.2. Сравнительно-морфологический анализ признаков пыльцы в пределах семейства *Iridaceae*.

По указанным диагностическим признакам пыльцы в пределах каждого из трех родов семейства *Iridaceae* флоры Армении был проведен расширенный сравнительно-палиноморфологический анализ.

В частности было установлено, что среди изученных 2 видов рода *Crocus* флоры Армении пыльца вида *C. speciosus* несколько крупнее, чем у *C. adamii* J. Gay (72,2-87,9 и 56,0-69,0 соответственно). У пыльцы *C. speciosus* спиральные лентовидные апертуры при обработке фуксином (для исследования на СМ) выглядят как поверхностные, в то время как у необработанных пыльцевых зерен (для исследования на СЭМ) апертуры погруженные, образуют регулярные спиральные кольца на поверхности пыльцевого зерна. А у вида *C. adamii* спиральные лентовидные апертуры поверхностные как на уровне СМ, так и СЭМ, часто прерывистые.

Сравнительный палиноморфологический анализ подродов *Iris* и *Limniris* рода *Iris*, имеющих дистально-1-бороздный тип апертур, показал, что наиболее крупная пыльца (по б. э. д.) отмечена у вида *I. lineolata* (Trautv.) Grossh. из подрода *Iris* (95,3-129,7 мкм), а сравнительно мелкая – у *I. lazica* из подрода *Limniris* (52,6-71,2 мкм). При этом, несмотря на то, что виды подрода *Iris* в основном не отличаются друг от друга по размерам пыльцы, однако в пределах одного и того же образца может наблюдаться вариабельность по данному параметру.

Единственный представитель подрода *Hermodactyloides*, вид *I. reticulata* по своим размерам занимает промежуточное положение между видами из двух вышеуказанных подродов.

У подавляющего большинства видов из подродов *Iris* (кроме *I. pumila*), *Limniris* и *Hermodactyloides* скульптура экзины (уровне СМ) представлена различными вариантами сетчатости (фототабл. I-II). В частности, у пыльцевых зерен ряда видов из подрода *Iris* отмечается четко выраженная крупносетчатая экзина (*I. imbricata* Lindl., *I. furcata* M. Bieb., *I. grossheimii* Woronow ex Grossh., *I. iberica* Hoffm., *I. lineolata*, *I. laradoxa* Steven). Стенки ячеек сетки здесь представлены одним рядом столбиков со слабо сросшимися головками (СМ), в результате чего в некоторых

случаях наблюдаются разрывы на отдельных участках стенок ячеек (СМ, СЭМ). У пыльцы видов *I. elegantissima* и *I. lycotis* отмечаются своеобразные “вздутия” стенок ячеек сетки, при этом у *I. lycotis* “вздутия” сильно разросшиеся, образуют округлые или удлинённые надпокрывные выросты (фототабл. I, 10-12 и 13-15 соответственно) (СМ, СЭМ).

Вид *I. pumila* выделяется в пределах всего рода *Iris* флоры Армении наличием пыльцевых зерен с извилисто-мелкоскладчатой скульптурой экзины в сочетании с булавовидными выростами (СМ), на уровне СЭМ скульптура густо мелкобородчатая с булавовидными выростами различных размеров (фототабл. I, 7-9).

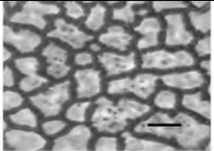
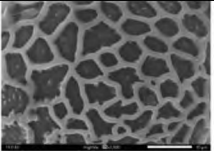
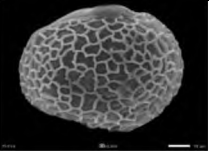
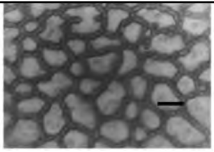
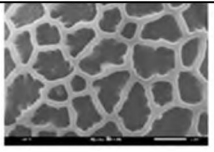
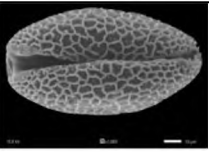
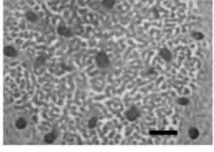
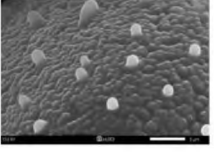
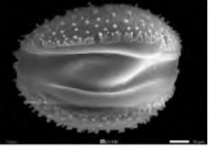
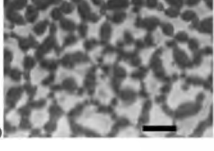
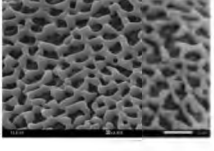
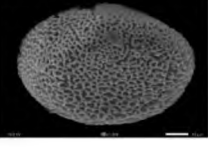
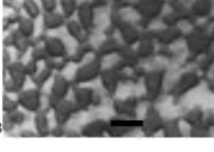
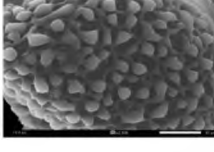
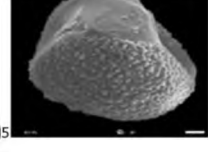
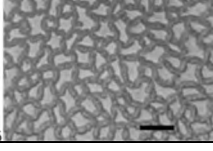
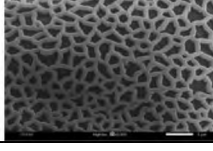
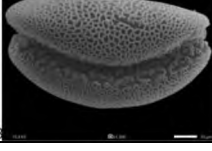
У сетчатопертурных сфероидальных пыльцевых зерен представителей подрода *Scorpiris* поверхность состоит из 5-16 округлых или угловато-округлых щитков, разделённых участками утонченной экзины. Из представленных в данном подроде трех видов, сравнительно мелкая пыльца (84,5-111,1/94,2 мкм в диам.) отмечена у вида *I. caucasiaca* Hoffm., в то время как у двух оставшихся видов (*I. atropatana* Grossh., *I. pseudocaucasica* Grossh.) размеры пыльцевых зерен примерно одинаковы – 90,1-131,7/110,9 мкм. Скульптура щитков нерегулярно крупносетчатая, на дне ячеек сетки, как и у пыльцевых зерен представителей всех остальных трех подродов рода *Iris* с сетчатой скульптурой экзины, отмечаются нерегулярно расположенные гранулы. Максимальное количество щитков на поверхности пыльцевых зерен (в среднем 12) и, соответственно, их наименьшие размеры (25,7-45,8/33,7 мкм) отмечаются для вида *I. pseudocaucasica*. У видов *I. caucasiaca* и *I. atropatana* выявлено примерно одинаковое (в среднем 7) количество щитков, однако по своим размерам пыльца последнего вида несколько крупнее (26,0-47,1/36,0 мкм и 30,9-62,4/46,2 мкм соответственно).

Особый интерес представляет наличие оперкулума у дистально-1-бороздных пыльцевых зерен рода *Iris*. Результаты исследований показали, что оперкулятная пыльца у представителей рода *Iris* флоры Армении отмечается у вида *I. reticulata* из подрода *Hermodactyloides*, а также у трех из четырех представителей подрода *Limniris* (кроме вида *I. lazica*). В данном случае оперкулум представлен серией небольших обособленных скульптурированных фрагментов экзины, по своей скульптуре идентичных общей поверхности пыльцевого зерна.

При наличии значительного единообразия пыльцы у изученных видов рода *Gladiolus* флоры Армении, у видов *G. hajastanicus* Gabrielian и *G. kotschyanus* Boiss. отмечаются несколько более крупные размеры пыльцевых зерен, а именно 57,9-80,8 и 60,6-81,7 мкм соответственно (по б. э. д.), в то время как у остальных видов размеры пыльцевые зерна колеблются в пределах 50,1-66,3 мкм (Табл. 5).

С другой стороны, на основе данных, полученных с помощью СЭМ, выявлено, что для пыльцы вида *G. tenuis* M. Bieb. характерно минимальное количество как шипиков, так и перфораций на единицу площади поверхности пыльцевого зерна ((9)12-18(20)/14 и (15)19-28/23 соответственно).

Фототаблица I. Скульптура экзины пыльцевых зерен некоторых представителей подродов *Iris* и *Hermodactyloides* рода *Iris* флоры Армении

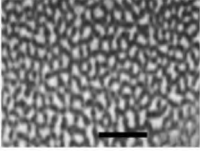
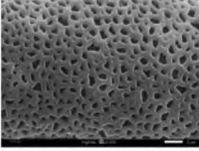
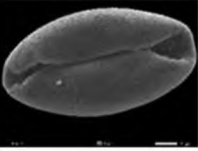

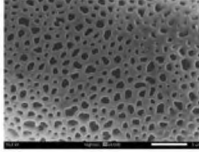
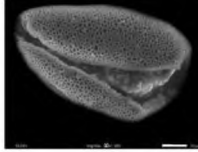
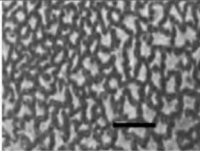
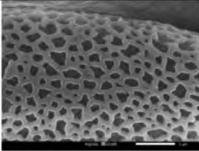
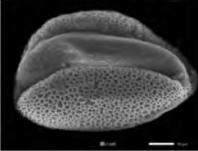
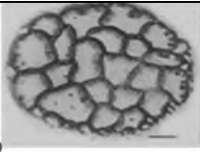
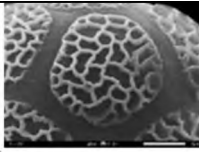
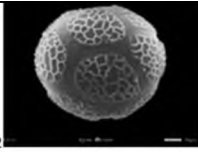
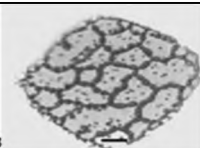
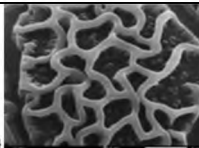
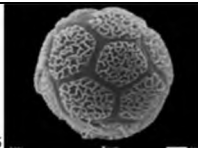
Вид	Скульптура экзины		Общий вид пыльцевых зерен (СЭМ)	
	СМ	СЭМ		
sect. <i>Iris</i>	<i>I. imbricata</i>			
	<i>I. furcata</i>			
	<i>I. pumila</i>			
sect. <i>Oncocyclus</i>	<i>I. elegantissima</i>			
	<i>I. lycotis</i>			
	<i>I. reticulata</i>			

СМ: 1, 4, 7, 10, 13, 16 (масшт. линейка – 5 мкм);

СЭМ: 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 18

(масшт. линейка: 2, 3, 6, 9, 12, 14, 15, 18 – 10 мкм; 5, 8, 11, 17 – 5 мкм)

Фототаблица II. Скульптура экзины пыльцевых зерен некоторых представителей подродов *Limniris* и *Scorpiris* рода *Iris* флоры Армении

Вид		Скульптура экзины		Общий вид пыльцевых зерен (СЭМ)
		СМ	СЭМ	
sect. <i>Limniris</i>	<i>I. demetrii</i>	1 	2 	3 
	<i>I. musulmanica</i>	4 	5 	6 
	<i>I. lazica</i>	7 	8 	9 
	<i>I. caucasica</i>	10 	11 	12 
	<i>I. atropatana</i>	13 	14 	15 

СМ: 1, 4, 7, 10, 13 (масшт. линейка— 5 мкм);

СЭМ: 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 15

(масшт. линейка 2-2 мкм, 3, 6, 9, 11, 12, 15 – 10 мкм; 5, 8, 14 – 5 мкм)

Нашими исследованиями установлено также определенное различие между подвидами вида *G. kotschyanus*. В частности, у *G. kotschyanus subsp. kotschyanus* размеры пыльцевых зерен (по б. э. д.) несколько больше, чем у *G. kotschyanus subsp. distichus* Gabrielian. В то же время количество шпиков и перфораций на единицу площади поверхности пыльцевого зерна (на уровне СЭМ) у подвида *G. kotschyanus subsp. distichus* примерно вдвое больше, чем у *G. kotschyanus subsp. kotschyanus*.

Анализ диагностических признаков пыльцы послужил основой для составления ключа по трем родам семейства *Iridaceae* флоры Армении (см. далее).

5.3 Палиносистематика семейства *Iridaceae* флоры Армении


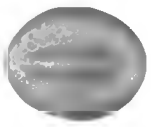
Согласно литературным данным, род *Crocus* систематически очень проблематичен. Изменчивость признаков, обусловленная факторами окружающей среды из-за большого разнообразия местообитаний, является одной из важнейших причин его таксономических проблем. Кроме того, у близкородственных видов часто наблюдаются промежуточные признаки, вызванные интрогрессией в результате гибридизации (Harrison, Larson, 2014; Kerndorff et al., 2016; Yilmaz, 2021b). Еще одним важным обстоятельством, усугубляющим таксономические проблемы в роде *Crocus*, является значительная вариабельность по числу хромосом от $2n=6$ до $2n=70$ (Brighton et al., 1973; Uslu et al., 2012; Harpke et al., 2013). Литературные данные по признакам пыльцы также указывают на значительную полиморфность по типу апертур (спиральноапертурные, безапертурные, бороздковидные и т.д.). Тем не менее, у обоих изученных нами видов рода *Crocus* флоры Армении пыльцевые зерна спиральноапертурные, с четко выраженными апертурными зонами.

Значительная палинологическая гетерогенность отмечена нами в пределах рода *Iris*. В частности, у отдельных видов выявлены как сфероидальные, так и эллипсоидальные пыльцевые зерна с дистально-1-бороздным типом апертур, с одной кольцевой бороздой, а также сетчатоапертурные. Отмеченная гетерогенность рода *Iris* подтверждается также и морфологическими, морфолого-анатомическими и серологическими исследованиями (Родионенко, 1960; Шнеер, 2000; Габриэлян, 2001).

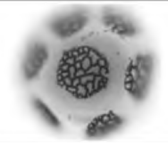
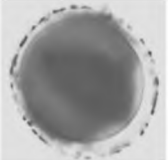

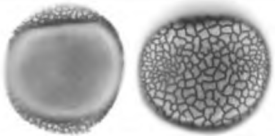
Кариологические данные по видам секции *Iris* подрода *Iris* указывают на единое число хромосом ($2n=24$) за исключением вида *I. pumila* ($2n=32$), который, согласно полученным нами данным, выделяется также и по скульптуре экины пыльцевых зерен. Единое число хромосом ($2n=20$) отмечается также у видов секции *Oncocyclus*. По признакам морфологии пыльцы виды данной секции также довольно близки, за исключением *I. elegantissima* и *I. lycotis*. У последних отмечается специфическая вариация сетчатой скульптуры, представленная утолщением стенок ячеек сетки и наличием надпокровных выростов.

Представители подрода *Limniris* выделяются в пределах всего рода *Iris* высокими числами хромосом ($2n=34, 38, 40, 44$), при этом, как установлено нами, имеют наиболее мелкие пыльцевые зерна. У вида *I. reticulata* из подрода *Hermodactyloides* диплоидное хромосомное число ($2n=20$) аналогично представителям секции *Oncocyclus* подрода *Iris*, с которыми отмечено также значительное сходство по признакам пыльцы (за исключением доминирующего типа апертур). У видов подрода *Scorpiris* диплоидное число хромосом равно $2n=18$, нами выявлено также значительное палиноморфологическое сходство между изученными видами. Проведенные исследования показали, что палиноморфологические данные полностью совпадают с подродовыми и секционными подразделениями рода *Iris* флоры Армении (см. ключ).

Ключ для определения родов семейства *Iridaceae* флоры Армении

1.	Пыльцевые зерна спиральнопертурные..... <i>Crocus</i> L.	
–	Пыльцевые зерна с иным типом апертур..... 2	
2.	Пыльцевые зерна исключительно дистально-1-бороздные, широкоэллипсоидальные, с наличием 2-полосного оперкула..... <i>Gladiolus</i> L.	
–	Пыльцевые зерна с различными типами апертур (дистально-1-бороздные, с одной кольцевой бороздой, или сетчатопертурные со щитками)..... <i>Iris</i> L.	

Ключ для определения подродов рода *Iris* L.

1.	Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные и (или) с одной кольцевой бороздой..... 2	
–	Пыльцевые зерна сетчатопертурные, поверхность п. з. состоит из 5-16 округлых или округло-угловатых щитков разделенных участками утонченной экзины..... подрод <i>Scorpiris</i>	
2.	Пыльцевые зерна исключительно дистально-1-бороздные, скульптура экзины сетчатая (кроме <i>I. pumila</i>)..... 3	
–	Пыльцевые зерна с одной кольцевой бороздой, делящей поверхность пыльцевого зерна на две части (изредка дистально-1-бороздные, концы борозды заходят на проксимальный полюс)..... подрод <i>Hermodactyloides</i>	
3.	Размеры ячеек сетки в среднем 1-3 мкм..... подрод <i>Limniris</i>	
–	Размеры ячеек сетки в среднем 3-10 (15) мкм..... подрод <i>Iris</i>	

Ключ для определения видов рода *Iris* L.

1.	Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные	2
–	Тип апертур иной	9
2.	Скульптура эскины извилисто-мелкоскладчатая с булавовидными выростами (СМ), на уровне СЭМ скульптура густо мелкобороздавчатая с булавовидными выростами различных размеров..... <i>I. pumila</i> (подрод <i>Iris</i> секция <i>Iris</i>)	
–	Скульптура эскины сетчатая.....	3
3.	Размеры ячеек сетки в среднем 1-3 мкм.....	4
–	Размеры ячеек сетки в среднем 3-10 (15) мкм.....	5
4.	Борозда без оперкулула..... <i>I. lazica</i> (подрод <i>Limniris</i>)	
–	Борозда с оперкулулом в виде фрагментов эскины..... <i>I. sibirica</i> , <i>I. musulmanica</i> , <i>I. demetrii</i> (подрод <i>Limniris</i>)	
5.	Размеры ячеек сетки в среднем 6-10 (15) мкм..... <i>I. imbricata</i> , <i>I. furcata</i> (секция <i>Iris</i> подрод <i>Iris</i>)	
–	Размеры ячеек сетки в среднем (1-2) 3-5 (10) мкм	6
6.	Стенки ячеек без "вдутий" (СЭМ).....	7
–	Стенки ячеек со "вдутиями".....	8
7.	Размеры пыльцевых зерен (по б. э. д.) 95,3-129,7/107,8..... <i>I. lineolata</i> (подрод <i>Iris</i> секция <i>Oncocyclus</i>)	
–	Размеры пыльцевых зерен (по б. э. д.) 67,9-119,3/87,6..... <i>I. iberica</i> , <i>I. paradoxa</i> , <i>I. grossheimii</i> (подрод <i>Iris</i> секция <i>Oncocyclus</i>)	
8.	Со "вдутиями" только стенки ячеек (СЭМ)..... <i>I. elegantissima</i> (подрод <i>Iris</i> секция <i>Oncocyclus</i>)	
–	Стенки ячеек со "вдутиями" и сильно разросшимися округлыми или удлинненными надпокрывными выростами (СЭМ)..... <i>I. lycotis</i> (подрод <i>Iris</i> секция <i>Oncocyclus</i>)	
9.	Пыльцевые зерна продолговатые с одной кольцевой бороздой, делящей поверхность пыльцевого зерна на две части (изредка дистально-1-бороздные, концы борозды заходят на проксимальный полюс)..... <i>I. reticulata</i> (подрод <i>Hermodyctyloides</i>)	
–	Пыльцевые зерна сфероидальные, сетчатоапертурные.....	10
10.	Пыльцевые зерна 84,5-111,1/94,2 мкм в диам..... <i>I. caucasica</i> (подрод <i>Scorpiris</i>)	
–	Пыльцевые зерна 90,1-131,7/110,9 мкм в диам.....	11
11	размеры щитков 30,9-62,4/46,2 мкм в диам..... <i>I. atropatana</i> (подрод <i>Scorpiris</i>)	
–	размеры щитков 25,7-45,8/33,7 мкм в диам..... <i>I. pseudocaucaica</i> (подрод <i>Scorpiris</i>)	

Ключ для определения видов рода *Crocus* L.

1.	Пыльцевые зерна 56,0-69,0 мкм в диаметре. Апертуры лентовидные, поверхностные (СМ, СЭМ), часто прерывистые..... <i>C. adamii</i> [Gay]
–	Пыльцевые зерна 72,2-87,9 мкм в диаметре. Апертуры лентовидные, на уровне СМ поверхностные, на уровне СЭМ – погруженные, образуют регулярные спиральные кольца на поверхности пыльцевого зерна..... <i>C. speciosus</i> M. Bieb.

Ключ для определения видов рода *Gladiolus* L.

1.	Большой экваториальный диаметр (б. э. д.) в среднем 67,7 мкм..... <i>G. hajastanicus</i>	
–	Большой экваториальный диаметр в среднем 58,2-64,8 мкм.....	2
2.	Количество перфораций на единицу площади поверхности п. з. в среднем < 23 (СЭМ)..... <i>G. tenuis</i>	
–	Количество перфораций на единицу площади поверхности п. з. в среднем > 23.....	3
3.	Количество перфораций на единицу площади поверхности пыльцевых зерен в среднем 32-43..... <i>G. caucasicus</i> , <i>G. atroviolaceus</i> , <i>G. kotschyanus</i> subsp. <i>kotschyanus</i> , <i>G. dzhavakheticus</i> , <i>G. szovitsii</i>	
–	Количество перфораций на единицу площади поверхности п. з. в среднем 48-51..... <i>G. menitzkyi</i> , <i>G. italicus</i> , <i>G. kotschyanus</i> subsp. <i>distichus</i>	

Исходя из значительной палиноморфологической однотипности представителей рода *Gladiolus*, нами, за небольшими исключениями, не было выявлено существенных различий по ключевым диагностическим признакам пыльцы, позволяющим провести четкие разграничения между отдельными видами. Единообразие данного рода, по всей вероятности, связано с монофилетичностью, а также, как указывает Р. Goldblatt (1971), с одинаковым основным хромосомным числом ($x=15$). Близкородственные отношения таксонов рода *Gladiolus* подтверждается также серологическими и анатомическими исследованиями (Шнеер, 2000; Zhygalova et al., 2014).

ВЫВОДЫ

1. Анализ морфологических признаков пыльцы 28 видов из 3 родов семейства *Iridaceae* флоры Армении на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов подтвердил наличие значительного многообразия по типу апертур, размерам и общей форме пыльцевых зерен, а также скульптуре экзины.
2. Основными диагностическими признаками пыльцы в пределах рода *Crocus* являются размеры пыльцевых зерен и степень погруженности спиральной апертуры.
3. В пределах палиноморфологически довольно однообразного рода *Gladiolus* межвидовые разграничения можно провести лишь в некоторых случаях по размерам пыльцевых зерен (в частности, по большому экваториальному диаметру) или по количеству шипиков и перфораций на единицу площади поверхности пыльцевого зерна.
4. Результаты сравнительно-палиноморфологического анализа родов *Gladiolus* и *Crocus* не согласуются с их расположением в составе единого подсемейства *Ixioideae*.
5. У полиморфного рода *Iris* выявлен комплекс диагностических признаков пыльцы, позволяющих провести разграничения как на уровне отдельных подродов, так и отдельных видов.
6. По типу апертур в пределах рода *Iris*
 - подроды *Iris* и *Limniris* характеризуются наличием единого дистально-1-бороздного апертурного типа пыльцы. Основными отличительными признаками между указанными подродами являются размеры пыльцевых зерен, размеры ячеек сетки на поверхности пыльцевого зерна, а также наличие бороздного оперкулума у видов подрода *Limniris* (кроме *I. lazica*, который выделяется также и наименьшими размерами пыльцевых зерен). Разграничения между указанными подродами подтверждаются также и различным числом хромосом.
 - подрод *Hermodactyloides* (вид *I. reticulata*) характеризуется пыльцевыми зернами преимущественно с одной кольцевой бороздой, делящей

поверхность пыльцевого зерна на две части (изредка пыльца дистально-1-бороздная, концы борозды заходят на проксимальный полюс).

- у видов подрода *Scorpiris* отмечается палиноморфологическое единообразие по типу апертур (сетчатоапертурный), которое также подтверждается кариологическими исследованиями.
7. Установлено, что пыльцевые зерна всех изученных видов рода *Iris* флоры Армении характеризуются сетчатой скульптурой экзины, за исключением вида *I. pumila* (секция *Iris*, подрод *Iris*), у которого выявлена извилисто-мелкоскладчатая скульптура с булавовидными выростами. Изолированное положение указанного вида подтверждается также и по числу хромосом ($2n=32$), в то время как у всех остальных видов данной секции диплоидное число хромосом $2n=24$.
 8. Виды *I. elegantissima* и *I. lycotis* из секции *Oncocyclus* выделяются в пределах всего подрода *Iris* наличием вздутых на стенках ячеек сетки сетчатой скульптуры, которые у вида *I. lycotis* представлены в сочетании с крупными округлыми или удлинёнными выростами на поверхности пыльцевого зерна.
 9. Отмеченная гетерогенность рода *Iris* по признакам пыльцы подтверждается также и морфологическими, морфолого-анатомическими и серологическими исследованиями, что послужило основанием для рассмотрения данного рода в качестве *Iris sensu lato*.
 10. При наличии единого дистально-1-бороздного апертурного типа пыльцы в качестве основных отличительных признаков между родами *Iris* (подроды *Iris* и *Limniris*) и *Gladiolus* могут рассматриваться строение бороздного оперкулума, а также скульптура экзины.
 11. На основании выявленных диагностических признаков пыльцы впервые составлен ключ для определения отдельных таксонов семейства *Iridaceae* флоры Армении.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Мурадян А.Г. К особенностям морфологии пыльцы редкого эндемичного вида *Gladiolus hajastanicus* Gabrielian (*Iridaceae*) флоры Армении. Биолог. журн. Армении, 2021. 2 (73). С. 52-55.
2. Мурадян А.Г. Морфология пыльцы нового для Армении вида *Iris lazica* Albov (*Iridaceae*). Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана. Сборник материалов II Международной научно-практической конференции (4 июня 2021 г., Астрахань, Россия). 2021. С. 48-51.
3. Мурадян А.Г. Палиноморфология представителей рода *Crocus* L. (*Iridaceae*) флоры Армении. Биолог. журн. Армении. 2021. 3(73). С. 55-61.
4. Айрапетян А.М., Мурадян А.Г. Новые данные к морфологии пыльцы *Gladiolus kotschyanus* Boiss. (*Iridaceae*) флоры Армении. Доклады НАН РА, 2021. 121(4). С. 333-339.

5. Айрапетян А.М., Мурадян А.Г. Морфология пыльцы двух редких видов рода *Gladiolus* L. (*Iridaceae*) флоры Армении. Доклады НАН РА, 2022. 122(1). С. 65-72.
6. Айрапетян А.М., Мурадян А.Г. Сравнительный палиноморфологический анализ подродов *Limniris* (Tausch) Spach и *Scorpiris* Spach рода *Iris* L. (*Iridaceae*) флоры Армении. Доклады НАН РА, 2022. 122(3). С. 239-246.
7. Айрапетян А.М., Мурадян А.Г. Особенности морфологии пыльцы рода *Iris* L. (*Iridaceae*) флоры Армении. Подрод *Hermodactyloides* Spach. Биолог. журн. Армении, 2022. 1 (74). С. 93-97.
8. Айрапетян А.М., Мурадян А.Г. Особенности морфологии пыльцы видов подрода *Iris* рода *Iris* L. (*Iridaceae*) Флоры Армении. Биолог. журн. Армении, 2022. 3 (74). С. 79-85.
9. Мурадян А.Г., Айрапетян А.М. Палиноморфология некоторых представителей рода *Gladiolus* L. (*Iridaceae*) флоры Армении. Биолог. журн. Армении, 2022. 2 (74). С. 41-45.

ԱԼՎԱՐԴ ՄՈՒՐԱԳՅԱՆ
 ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՖԼՈՐԱՅԻ *IRIDACEAE* JUSS. ԸՆՏԱՆԻՔԻ
 ՊԱԼԻՆՈԿԱՐԳԱԲԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ
 ԱՄՓՈՓԱԳԻՐ

Աշխատանքի նպատակն է հանդիսացել բազմակողմանի ուսումնասիրել Հայաստանի ֆլորայի *Iridaceae* ընտանիքի ներկայացուցիչների ծաղկափռոց մորֆոլոգիան՝ որոշ կարգաբանական հարցեր պարզաբանելու նպատակով: Ընդհանուր առմամբ Հայաստանի ֆլորայի այս ընտանիքի 3 ցեղի 29 տեսակներից լուսային (ԼՄ) և սկաներային էլեկտրոնային (ՄԷՄ) մանրադիտակների մակարդակով մեր կողմից ուսումնասիրվել է 28 տեսակի ծաղկափռոց մորֆոլոգիական առանձնահատկությունները և իրականացվել համեմատական-պալինոմորֆոլոգիական վերլուծություն: Նկատվել է ծաղկափռոց մորֆոլոգիական բազմազանություն ըստ ընդհանուր ձևի, ապերտուրային տիպի, չափերի, ինչպես նաև էրզինի քանակի:

Բոլոր ուսումնասիրված տեսակների համար մեր կողմից իրականացված մորֆոլոգիական, ինչպես նաև վիճակագրական տվյալների վերլուծությունը ցույց է տվել, որ մասնավորապես *Crocus* ցեղի համար որպես դիագնոստիկ հատկանիշ կարելի է դիտարկել ծաղկափռոցի չափերը, իսկ ՄԷՄ-ի մակարդակով՝ նաև պարուրանման ապերտուրայի խորքային կամ մակերեսային լինելը:

Gladiolus ցեղի ներկայացուցիչների համար որպես դիագնոստիկ հատկանիշներ են ընտրվել մեծ հասարակածային տրամագծի երկարությունը (ԼՄ, ՄԷՄ) և ծաղկափռոցի միավոր մակերեսի վրա փշիկների և ծակոտիների քանակը (ՄԷՄ):

Crocus և *Gladiolus* ցեղերի ծաղկափռոցի հատկանիշների համեմատական պալինոմորֆոլոգիական վերլուծության արդյունքները չեն հաստատում նրանց ընդգրկումը մեկ՝ *Ixioideae* (*Crocoideae*) ենթաընտանիքի կազմում: Իսկ միանման

դիստալ-1-ակոսավոր ծաղկափոշի ունեցող *Iris* (ենթացեղեր *Iris* և *Limniris*) և *Gladiolus* ցեղերի միջև որպես հիմնական տարբերակիչ հատկանիշներ կարող են դիտարկվել ապերտուրային օպերկուլումի կառուցվածքը և էքզինի քանդակը:

Բացահայտվել է, որ պոլիմորֆ *Iris* ցեղի շրջանակներում մի շարք հատկանիշներ կարող են դիտվել որպես տարբերակիչ ինչպես ենթացեղերի, այնպես էլ առանձին տեսակների մակարդակով: Մասնավորապես *Iris* ցեղի *Iris*, *Limniris* և *Hermodactyloides* ենթացեղերի ներկայացուցիչների համար (ԼՄ և ՄԷՄ մակարդակով) որպես դիագնոստիկ հատկանիշ կարելի է դիտարկել ծաղկափոշու մեծ հասարակածային տրամագծի երկարությունը, էքզինի քանդակը և ցանցավոր քանդակի խորշերի չափերը, իսկ *Scorpiris* ենթացեղի համար ծաղկափոշու տրամագիծը, ծաղկափոշու մակերեսի վրա վահանիկների չափերը և քանակը:

Միանման դիստալ-1-ակոսավոր ծաղկափոշի ունեցող *Iris* և *Limniris* ենթացեղերի միջև հիմնական տարբերակիչ հատկանիշներ են ծաղկափոշու չափերը, էքզինի ցանցավոր քանդակի խորշերի չափերը, ինչպես նաև օպերկուլումի առկայությունը *Limniris* ենթացեղի տեսակների մոտ (բացառությամբ *I. lazica*-ի, որը առանձնանում է նաև ծաղկափոշու համաեմատաբար փոքր չափերով): Նշված երկու ենթացեղերի տարբերակումը հաստատվում է նաև քրոմոսոմների տարբեր թվերով: *Hermodactyloides* ենթացեղի (*I. reticulata* տեսակ) ծաղկափոշին բնութագրվում է հիմնականում մեկ օղականման ակոսով, որը ծաղկափոշու մակերեսը բաժանում է 2 մասերի: *Scorpiris* ենթացեղում նկատվում է միանմանություն ըստ ապերտուրային տիպի (ցանցաձև), ենթացեղի միանմանությունը հաստատվում է նաև կարիոլոգիական ուսումնասիրություններով:

Հայաստանի ֆլորայի *Iris* ցեղի բոլոր ուսումնասիրված տեսակներին բնորոշ է ծաղկափոշու ցանցավոր քանդակ, բացառությամբ *I. pumila* տեսակի, որի մոտ բացահայտվել է խիտ մանր գորտնուկավոր քանդակ լախտանման գոյացություններով: Այս տեսակի զատվածությունը հաստատվում է նաև քրոմոսոմների թվով ($2n=32$), մինչդեռ *Iris* սեկցիայի մնացած բոլոր տեսակների քրոմոսոմների թիվը՝ $2n=24$: *Iris* ենթացեղի *Oncocyclus* սեկցիայի *I. elegantissima* և *I. lycotis* տեսակները առանձնանում են ցանցավոր քանդակի պատերի փքվածության առկայությամբ, որոնք *I. lycotis* տեսակի մոտ զուգակցվում են նաև ծաղկափոշու մակերեսին նկատվող կլորավուն կամ երկարավուն գոյացություններով: Ընդհանուր առմամբ Հիբիկ ցեղի տարասեռությունը պալինոլոգիական տեսանկյունից հաստատվում է նաև մորֆոլոգիական, մորֆոլոգո-անատոմիական և շճաբանական ուսումնասիրություններով, հիմք ծառայելով այս ցեղի դիտարկումը որպես *Iris sensu lato*:

Հիմք ընդունելով ստացված պալինոմորֆոլոգիական հատկանիշները, առաջին անգամ Հայաստանի ֆլորայի Հիբիկազգիների համար կազմվել է բանալի առանձին ցեղերի, ենթացեղերի և որոշ դեպքերում նաև տեսակների որոշման համար:

Մտացված տվյալները կարող են օգտագործվել մի շարք կարգաբանական հարցերի լորժման համար: Առանձին ցեղերի նկարագրությունը, ներկայացված ծաղկափոշու բանալին և պատկերագարող նյութը կարող են կիրառվել նաև գործնական նպատակներով՝ բրածո ծաղկափոշու ուսումնասիրության ժամանակ, ինչպես նաև մելլիսոպալինոլոգիայում և այլ ոլորտներում:

ALVARD MURADYAN
PALYNOTAXONOMY OF THE *IRIDACEAE* JUSS. FAMILY OF THE FLORA OF
ARMENIA
RESUME

The aim of the work was the comprehensively study the pollen morphology of representatives of the *Iridaceae* family of flora of Armenia for solving some systematic questions within a given taxonomic group. In general, the pollen morphology of 28 from 29 species from the genera *Iris* L., *Gladiolus* L. and *Crocus* L. was investigated using light microscope (LM) and scanning electron (SEM) microscope. A comparative palyno-morphological analysis carried out the diversity in the general shape of pollen, aperture type, size, and exine ornamentation.

The analysis of the palyno-morphological and statistical data for all species studied showed that, particularly, in the genus *Crocus* the size of the pollen grains as well as the immersion degree of the spiral aperture (at the SEM level) can be considered as a diagnostic.

In the genus *Gladiolus*, the diagnostic features are the length of the large equatorial diameter and the number of spines and perforations per pollen surface unit (SEM).

The results of a comparative palyno-morphological analysis do not confirm the disposition of the genera *Crocus* and *Gladiolus* in the same subfamily *Ixioideae* (*Crocoideae*).

It has been established that within the polymorphous genus *Iris* (subgenera *Iris*, *Limniris* and *Hermodactyloides*) as diagnostic features can be considered the length of the pollen large equatorial diameter, exine ornamentation and the sizes of lumina muri of the reticulate sculpture. In the subgenus *Scorpiris*, the pollen diameter, as well as the dimensions and the number of shields on the surface of the pollen can be considered as a diagnostic.

The main differences between the subgenera *Iris* and *Limniris* (with the monosulcate pollen grains), are the pollen size, the size of the muri of the reticulate sculpture, and the presence of an operculum in species of the subgenus *Limniris* (with the exception of *I. lazica*, which also has relatively small pollen). The differences between subgenera are also confirmed by the presence of a different number of chromosomes. Pollen of the subgenus *Hermodactyloides* (*I. reticulata*) is characterized mainly by zonosulcate apertures. In the subgenus *Scorpiris*, the pollen aperture uniformity (netaperturate) is also confirmed by karyological studies.

Pollen grains of all investigated species of the genus *Iris* are characterized by a reticulate sculpture, with the exception of the species *I. pumila* (section *Iris*, subgenus

Iris), where a sinuously finely plicate sculpture with clavate outgrowths was found. The isolated position of this species is also confirmed by the number of chromosomes ($2n=32$), while in all other species of this section $2n=24$. The species *I. elegantissima* and *I. lycotis* from the section *Oncocyclus* stand out within the subgenus *Iris* by the presence of bulged lumina muri of the reticulate sculpture, which in the species *I. lycotis* are presented in combination with large rounded or elongated outgrowths on the surface of the pollen grains.

The noted pollen heterogeneity of the genus *Iris* is also confirmed by morphological, morphological-anatomical and serological studies, which served as the basis for considering this genus as *Iris sensu lato*.

The main distinguishing features between the genera *Iris* (subgenera *Iris* and *Limniris*) and *Gladiolus*, (both have the same monosulcate pollen grains), are the structure of the operculum and the exine ornamentation.

On the basis of the pollen diagnostic features, a key for the identification of individual taxa of the *Iridaceae* family in Armenia was compiled for the first time.

The data obtained as well as pollen key and illustrations can also be used for practical purposes in the study of fossil pollen, as well as in melissopalynology and other areas.

