

## МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ РОДОВ ИЗ ТРИБ *TRIGONOTIDEAE* И *MYOSOTIDEAE* (*BORAGINACEAE*)

О.Д. НИКИФОРОВА

### MORPHOLOGY OF POLLEN GRAINS OF SOME GENERA OF THE TRIBES *TRIGONOTIDEAE* AND *MYOSOTIDEAE* (*BORAGINACEAE*)

O. D. NIKIFOROVA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7(383) 330-19-86, e-mail: root@botgard.nsk.su

Подведены итоги исследования морфологии пыльцевых зерен с помощью сканирующего электронного микроскопа видов в родах *Mertensia*, *Pseudomertensia*, *Trigonotis*, *Myosotis*, *Strophostoma*, *Trigonocaryum* из триб *Trigonotideae* и *Myosotideae*. Впервые изучена морфология пыльцевых зерен 27 азиатских и североамериканских видов рода *Mertensia* и 5 видов гималайского рода *Pseudomertensia*. Все изученные роды относятся к группе единного родства, так как для них характерен один тип пыльцевых зерен: коконообразные, с большим или меньшим сужением в области экватора, 6-бороздно-3-оровые, с чередующимися оровыми и безоровыми бороздами. Наиболее близкое родство проявляется между родами *Myosotis*, *Strophostoma*, *Trigonocaryum*, так как у них не только одинаковый тип пыльцевых зерен, но и сходная поверхность экзины: она ровная и гладкая, с перфорацией на полюсах. Пыльцевые зерна родов *Mertensia*, *Pseudomertensia* и *Trigonotis* существенно отличаются скульптурированной поверхностью экзины, на которой расположены бугорки. Морфология пыльцевых зерен рода *Brachybotrys* показывает родство с родом *Trigonotis*.

**Ключевые слова:** *Boraginaceae*, триба *Trigonotideae*, *Mertensia*, *Pseudomertensia*, *Trigonotis*, *Myosotis*, морфология, пыльцевые зерна.

The results of study of pollen morphology of the genera *Mertensia* Roth, *Pseudomertensia* Riedl, *Trigonotis* Stev., *Myosotis* L., *Strophostoma* Turcz., *Trigonocaryum* Stev. of the tribes *Trigonotideae* and *Myosotideae* by scanning electron microscopy have been summed up. For the first time morphology of pollen grains of 27 North-American and Asian species of the genus *Mertensia* Roth and 5 species of the genus *Pseudomertensia* from the Himalayas has been studied. All genera studied have 6-heterocolpate pollen grains (3-colpi alternate with 3-pseudocolpi) and belong to a unified evolutionary line as they have an identical type of pollen grains.

**Key words:** *Boraginaceae*, tribe, *Trigonotideae*, *Mertensia*, *Pseudomertensia*, *Trigonotis*, *Myosotis*, morphology, pollen grains.

А.П. Декандоль (A.P. de Candolle, 1846), а позднее М. Гюрке (Guerke, 1893) роды *Mertensia* Roth, *Trigonotis* Stev., *Myosotis* L. включали в трибу *Lithospermeae* DC. семейства *Boraginaceae* Juss. Во «Флоре СССР» М.Г. Попов (1953а) вслед за Х. Рейхенбахом (Reichenbach, 1857) род *Myosotis* включил в самостоятельную трибу *Myosotideae* Reichenb., а роды *Mertensia*, *Trigonotis* и *Brachybotrys* Maxim. выделил в подтрибу *Trigonotidinae* трибы *Lithospermeae*.

Данная подтриба описана на русском языке и оказалась невалидной. В.П. Григорьев (1964) на основании изучения семейства *Boraginaceae* методом анализа морфологического строя (Виноградов, 1947), предложил указанные выше роды отнести к трибе *Myosotideae*, а ее разделить на подтрибы: *Myosotidinae*, *Trigonotidinae* М. Поп., *Bothriosperminae* М. Поп., но и эти предложения оказались невалидными. Х. Ридл (H. Riedl, 1968) подтрибу *Trigonotideae*

узаконил в ранге трибы *Trigonotidinae*, значительно расширил ее состав, а роды *Mertensia*, *Trigonotis* и *Brachybotrys* включил в состав типовой подтрибы.

Для выявления и уточнения родственных связей родов в трибе *Trigonotideae* мною изучена морфология пыльцевых зерен (п. з.) видов разных родов данной трибы. Значение палиноморфологических признаков в систематике семейства *Boraginaceae* оценивается исследователями высоко (Аветисян, 1956; Nowicke, Skvarla, 1974; Попова, Земскова, 1990, 1995; Земскова, Попова, 1991; Bigazzi, Selvi, 1997, 2000; Khatamsaz, 2001; Никифорова, 2002;

Hargrove, Simpson, 2003; Овчинникова, 2006; и др.). Наиболее полные сведения о палиноморфологии большинства родов семейства *Boraginaceae* содержатся в работе Е.М. Аветисян (1956). Под световым микроскопом (СМ) ею изучены основные морфологические характеристики п. з. разных родов этого семейства, но их видовое разнообразие невелико. Поэтому на современном этапе для целей таксономии необходимо пополнять базу данных по морфологии п. з. за счет изучения большинства видов из разных родов с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили образцы пыльцы, отобранные с гербарных листов, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН РАН, С.-Петербург, LE), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, NSK, NS), Южносибирского ботанического сада (г. Барнаул, SSBG) и Научно-производственного объединения «Ботаника» (г. Ташкент, TASH).

Пыльца исследовалась на СЭМ марки Multiscan 200 GS, LEO 420 при увеличении  $\times 10000$  и  $\times 15000$  после напыления медью. При описании п. з. учи-

тывали следующие признаки: форма и размеры п. з., размеры полярной оси, экваториального диаметра в узкой и широкой частях, форма и размеры оровых и безоровых борозд, размеры оры. Все измерения проводились масштабной линейкой на микрофотографиях п. з., при этом измеряли 3–5 п. з., а в таблицу вносили крайние показатели размеров. Для описания использовали терминологию, принятую в работах Л.А. Куприяновой (1996), Куприяновой, Л.А. Алешинной (1967), Т.Н. Поповой, Е.А. Земсковой (1995). Описания иллюстрированы микрофотографиями.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Genus *Mertensia* Roth

Род *Mertensia* Roth включает около 45 видов, которые почти поровну распределены между Северной Америкой и Азией с небольшим преобладанием в Северной Америке. Единственная система рода, охватывающая основное разнообразие видов, принадлежит М.Г. Попову (1953б). Он разделил род *Mertensia* на 6 секций: *Typomertensia* М. Поп., *Steenhammera* А. Gray, *Neuranthia* Williams, *Mertensianthe* (М. Поп.) М. Поп., *Eumertensia* и *Oreocharis* (Decne.) М. Поп., а многовидовую секцию *Eumertensia* (*Mertensia*) — на группы близкородственных видов (*greges*), для которых дал латинский диагноз. Во «Флоре СССР» (Попов, 1953а) состав азиатских видов, объединенных в *greges*, идентичен сериям (*series*), но они оказались невалидными. В настоящее время по правилам Международной номенклатуры *greges* являются незаконными таксонами (Международный кодекс..., 2001).

Первые сведения о палиноморфологии видов в роде *Mertensia* содержатся в работе Аветисян (1956). Под световым микроскопом ею изучены основные

морфологические характеристики п. з. 7 видов в роде *Mertensia*, в том числе 5 сибирских и сибирско-монгольских видов (*M. serrulata*, *M. stylosa*, *M. davurica*, *M. pallasii*, *M. sibirica*), циркумполярного *M. maritima* и памиро-алайского *M. dschagastanica*. Она показала, что для изученных видов *Mertensia* характерны п. з. коконообразной формы, 12.6–16.8 мкм дл. полярной оси, 6-бороздно-3 оровые, из которых оровые борозды чередуются с тремя безоровыми. Оры эллипсоидальные, расположенные на экваторе.

С помощью СЭМ исследована морфология п. з. 27 видов из 5 секций рода *Mertensia* из разных районов Евразии и Северной Америки. Для всех изученных видов характерны коконообразные п. з. с большим или меньшим сужением в экваториальной части или сфероидальные с едва заметным сужением в области экватора, 8.1–12.5(17.0) мкм дл. полярной оси. П. з. с полюсов округлые или 6-угольно-округлые. Три более широкие оровые борозды чередуются с безоровыми бороздами. Безоровые борозды узко- или широколанцетные,

края борозд зернистые (гранулированные), с выраженной неровностью. Оровые борозды к экватору расширяются, приобретая ромбовидную форму. Оры расположены по экватору, округлые, округло-эллипсоидальные или узко-эллипсоидальные, их поверхность гранулированная. У большинства видов поверхность экзины бугорчатая, форма бугорков одинаковая, но их плотность разная. Чаше бугорки рассеяны по всей поверхности, реже — только на полюсах.

В таблице приведены основные палиноморфологические характеристики п. з. исследованных видов, которые расположены в порядке принимаемой нами системы рода *Mertensia* (Попов, 1953б), за исключением секции *Oreocharis*, которую мы признаем в качестве самостоятельного рода *Pseudomertensia*. П. з. изученных видов различаются формой, размерами, соотношением длины оровых и безоровых борозд (оровая борозда равна, короче или длиннее безоровой), формой и размерами оры, а также скульптурированностью поверхности экзины.

Ниже приводим местонахождения исследованных образцов, сведения об ареале вида и характерные признаки п. з.

#### Sect. *Typomertensia* M. Pop.

1. *M. virginica* (L.) G. Don fil. [США], Wisconsin Grant County, 17 V 1975, № 6364, Theodore S. Cochrane (NS). — Вид реликтовых лесов приатлантической части Северной Америки.

П. з. коконообразные, с заметным сужением в области экватора, оровая борозда незначительно короче безоровой, ромбическая, по краям редко и мелко гранулированная; безоровая борозда узколанцетная с сомкнутыми краями. Ора округлая. Поверхность экзины бугорчатая (рис. 1, 1).

Наличие крупного до 2.5 см дл. венчика с длинной трубкой и широким отгибом дало основание Попову выделить вид в самостоятельную монотипную секцию *Typomertensia*. Признаки п. з. показывают родство к видам типовой секции, особенно к видам ряда *Tuberculatae* и к *M. popovii*.

#### Sect. *Steenhammera* (Reichb.) A. Gray

2. *M. maritima* (L.) S. F. Gray. Чукотка, Берингов пролив, 11 VIII 1911, Л. Старокадомский (LE). — Литоральный циркумполярный вид.

П. з. коконообразные, с сильным сужением в области экватора, оровая и безоровая борозды одинаковой длины; оровая борозда у экватора широко-ромбическая, по краям редко- и мелкогранулированная; безоровая борозда узколанцетная, с сомкнутыми краями. Ора округлая. Поверхность экзины бугорчатая (рис. 1, 2).

По данным Аветисян (1956) п. з. *M. maritima* сильно сужено в области экватора, что совпадает с нашими данными.

3. *M. asiatica* Macbr. [Дальний Восток], Порт Аян у Охотского моря, берег моря, на гальке 28 VII 1912, Ф.В. Соколов (LE). — Литоральный притихоокеанский вид.

П. з. коконообразные, с сильным сужением в области экватора, оровая борозда чуть короче безоровой, широкоромбическая, по краям гранулированная; безоровая борозда узколанцетная с сомкнутыми краями. Ора выпуклая. Поверхность экзины плотнобугорчатая, в области экватора гладкая. Морфологически сходны с п. з. *M. maritima*, но отличаются большими размерами полярной оси и экваториального диаметра (рис. 1, 3).

#### Sect. *Neuranthia* Williams

4. *M. bella* Piper. [США], Oregon, Cascade Range, № 2701, 14 VI 1966, N.H. Holmgren (LE). — Североамериканский сонорский вид запада и юго-запада Калифорнии и Орегоны.

П. з. коконообразные, со слабым сужением в области экватора, оровая борозда чуть длиннее безоровой, широкоромбическая, по краям крупногранулированная; безоровая борозда широколанцетная, с расходящимися краями. Ора округлая, невыпуклая. Поверхность экзины плотнобугорчатая (рис. 1, 4).

*M. bella* — единственный вид рода, у которого венчик без сводиков в зеве. Этот признак явился определяющим для выделения вида в особую секцию *Neuranthia* (Williams, 1937). Морфология п. з. не показывает существенных различий с п. з. видов типовой секции.

#### Sect. *Mertensianthe* (M. Pop.) M. Pop.

5. *M. dschagastanica* Regel. Узбекская ССР, горы Чульбаир, 30 VII 1930, В. Бочанцев, А. Введенский (TASH). — Памиро-алайский эндемик (Средняя Азия, северо-западный Китай).

П. з. коконообразные, со слабым сужением в области экватора; оровая и безоровая борозды одинаковой длины, по краям рыхлозернистые; оровая борозда широкоромбовидная с перемышкой по экватору; безоровая борозда широколанцетная. Ора округлая, выпуклая. Поверхность экзины крупнобугорчатая, на полюсах — перфорированная (рис. 1, 6).

По признакам соцветия, цветка и вегетативных органов (мертензиевый облик) *M. dschagastanica* близок к роду *Mertensia*, но по морфологии эремов — к роду *Stephanocaryum* M. Pop. Данный факт послужил основанием для выделения его в

Морфологические особенности пыльцевых зерен видов родов *Mertensia* и *Pseudomertensia*

Таксон	Экваториальный диаметр в широкой и узкой частях, мкм	Длина полярной оси, мкм	Размеры оровой борозды (длина × ширина), мкм	Размеры борозды (длина × ширина), мкм	Размеры экваториальной оры (длина × ширина), мкм	Поверхность эскизы
Gen. <i>Mertensia</i>						
Sect. <i>Typomertensia</i>						
1. <i>M. virginica</i>	5.5–5.7 × 4.1–4.2	10.2–10.6	5.0 × 1.8	По всей длине	1.1 × 1.3	Бугорчатая
Sect. <i>Steenhamnera</i>						
2. <i>M. maritima</i>	6.1–6.3 × 2.7–2.8	10.2–10.3	6.3 × 1.8	7.5	1.0	Бугорчатая
3. <i>M. asiatica</i>	7.2–7.4 × 4.2–4.3	11.0–12.0	7.2 × 3.0	9.0–9.5	2.1	Бугорчатая
Sect. <i>Neuranthia</i>						
4. <i>M. bella</i>	6.7–6.9 × 5.7–5.8	12.0–12.7	8.2–8.3 × 2.8	7.4	2.1 × 2.5	Бугорчатая
Sect. <i>Mertesianthe</i>						
5. <i>M. dschagastanica</i>	6.3 × 5.5	12.9–13.5	8.0 × 3.5	По всей длине	2.3 × 3.0	Бугорчато-ямчатая
Sect. <i>Mertensia</i>						
Grex (Ser.) <i>Sibiricae</i>						
6. <i>M. sibirica</i>	6.8–7.0 × 5.0–5.5	12.0–12.5	6.7–6.9 × 2.0–2.5	По всей длине	1.5–2.4	Гладкая, у полюсов бугорчатая Мелкобугорчатая Бугорчатая на полюсах Бугорчатая
7. <i>M. jenssensis</i>	6.5 × 4.0	13.0	8.8 × 1.2	6.0–6.3	1.8 × 1.8	
8. <i>M. pallasi</i>	6.3–6.5 × 3.7–3.8	11.7–12.0	6.1–6.3 × 1.6–1.8	8.2–8.5	1.5 × 1.3	
9. <i>M. popovii</i>	6.7–6.8 × 4.8–5.1	11.5–12.0	6.2–6.3 × 2.4–2.6	7.2–7.3	1.5–1.6 × 2.4–2.5	
Grex (Ser.) <i>Tuberculatae</i>						
10. <i>M. stylosa</i>	5.7–5.8 × 3.4–3.8	11.5–12.0	6.0 × 1.6	6.0–6.2	1.4	Бугорчатая
11. <i>M. daurica</i>	5.8–6.0 × 3.7	9.7	5.5–5.6 × 1.6	5.6	0.9	Бугорчатая
12. <i>M. ochroleuca</i>	5.7–6.0 × 4.0–4.1	8.5–9.0	5.5 × 1.8	5.6	1.6	Рассеяно-бугорчатая
Grex (Ser.) <i>Cristatae</i>						
13. <i>M. rivularis</i>	4.7–4.8 × 3.9–4.1	10.4–10.6	4.4–4.7 × 1.8	5.7–5.8	1.7–1.8 × 1.1	Бугорчатая
14. <i>M. pilosa</i>	8.5 × 7.5	17.6–17.8	13.7–13.8 × 3.6–3.8	13.8–14.0	3.0–1.8	Бугорчатая
Grex (Ser.) <i>Pterocarphae</i>						
15. <i>M. kamczatica</i>	6.3–6.9 × 5.2–5.3	11.0–11.5	7.1 × 2.5	7.4–7.6	0.9–2.0 × 2.1	Бугорчатая
16. <i>M. pterocarpha</i>	5.1 × 4.0–4.2	9.1–9.2	4.5–4.6 × 2.0–2.1	4.6–4.7	1.5 × 0.3	Бугорчатая
Grex (Ser.) <i>Utriculosae</i>						
17. <i>M. serrulata</i>	6.4–6.6 × 3.9	9.2–10.6	3.6–3.7 × 1.8	По всей длине	0.9 × 0.9	Бугорчатая
18. <i>M. tarbagataica</i>	5.0–5.5 × 4.6	9.2	5.1–5.5 × 2.0–2.1	5.3–5.5	1.6 × 1.1	Бугорчатая
Grex <i>Paniculatae</i>						
19. <i>M. paniculata</i>	7.5 × 4.8–4.9	10.4–13.5	8.0 × 2.0–2.4	8.0–8.1	2.0 × 1.8	Бугорчатая
20. <i>M. arizonica</i>	5.8–6.0 × 4.8	12.2–12.5	6.9–2.5	8.5	3.0 × 0.9	Бугорчатая
Grex <i>Alpinae</i>						
21. <i>M. alpina</i>	4.1–4.4 × 2.3–2.4	8.1–9.7	4.1–4.2 × 1.8–1.9	По всей длине	2.3 × 2.2	Слабо бугорчатая
22. <i>M. brevistylis</i>	4.3–4.4 × 3.7	8.2–8.3	5.0 × 1.8	5.3	0.9 × 0.9	Гладкая, слабо бугорчатая на полюсах
Grex <i>Lanceolatae</i>						
23. <i>M. lanceolata</i>	3.9–5.4 × 2.8–3.5	7.0–10.0	6.2–6.3 × 2.0	5.0	1.5 × 1.2	Рассеяно-бугорчатая
24. <i>M. fusiformis</i>	5.0–5.3 × 2.3	8.4–8.5	4.2–4.3 × 2.3	3.7–3.8	1.6 × 0.9	Бугорчатая
25. <i>M. viridis</i>	5.3 × 4.6	9.1–9.3	4.6–4.8 × 2.3	5.7–6.6	1.8 × 0.9	Бугорчатая
Grex <i>Longiflorae</i>						
26. <i>M. longiflora</i>	4.6–3.2	7.8	4.8 × 1.2	4.6	1.1 × 1.2	Бугорчатая
Grex <i>Ciliatae</i>						
27. <i>M. ciliata</i>	4.6–4.8 × 3.3–3.5	8.2–8.4	5.3–5.5 × 1.2–1.3	5.0–5.1 × 0.3–0.4	1.2 × 1.0	Бугорчатая
Gen. <i>Pseudomertensia</i>						
1. <i>P. echinoides</i>	7.5 × 6.7–6.8	14.7–14.8	7.8 × 2.5	По всей длине	2.7–2.8 × 1.5	Шпиговато-бугорчатая
2. <i>P. edelbergii</i>	8.0–8.1 × 8.0	12.0	6.0 × 3.0	7.4 × 1.1–1.2	2.5 × 1.1	Бугорчатая
3. <i>P. elongata</i>	8.2–8.3 × 4.6	14.5	8.0 × 2.0–2.1	4.5–4.6	1.4 × 1.1–1.2	Шпиговато-бугорчатая
4. <i>P. moltkioides</i>	8.5 × 8.5	15.0	6.7–6.8 × 3.5	8.8 × 1.7	3.3 × 1.3	Бугорчато-ямчатая
5. <i>P. prunitoides</i>	8.2–8.3 × 5.5	15.4–15.5	8.3 × 2.3	10.1	1.1 × 1.1	Бугорчатая

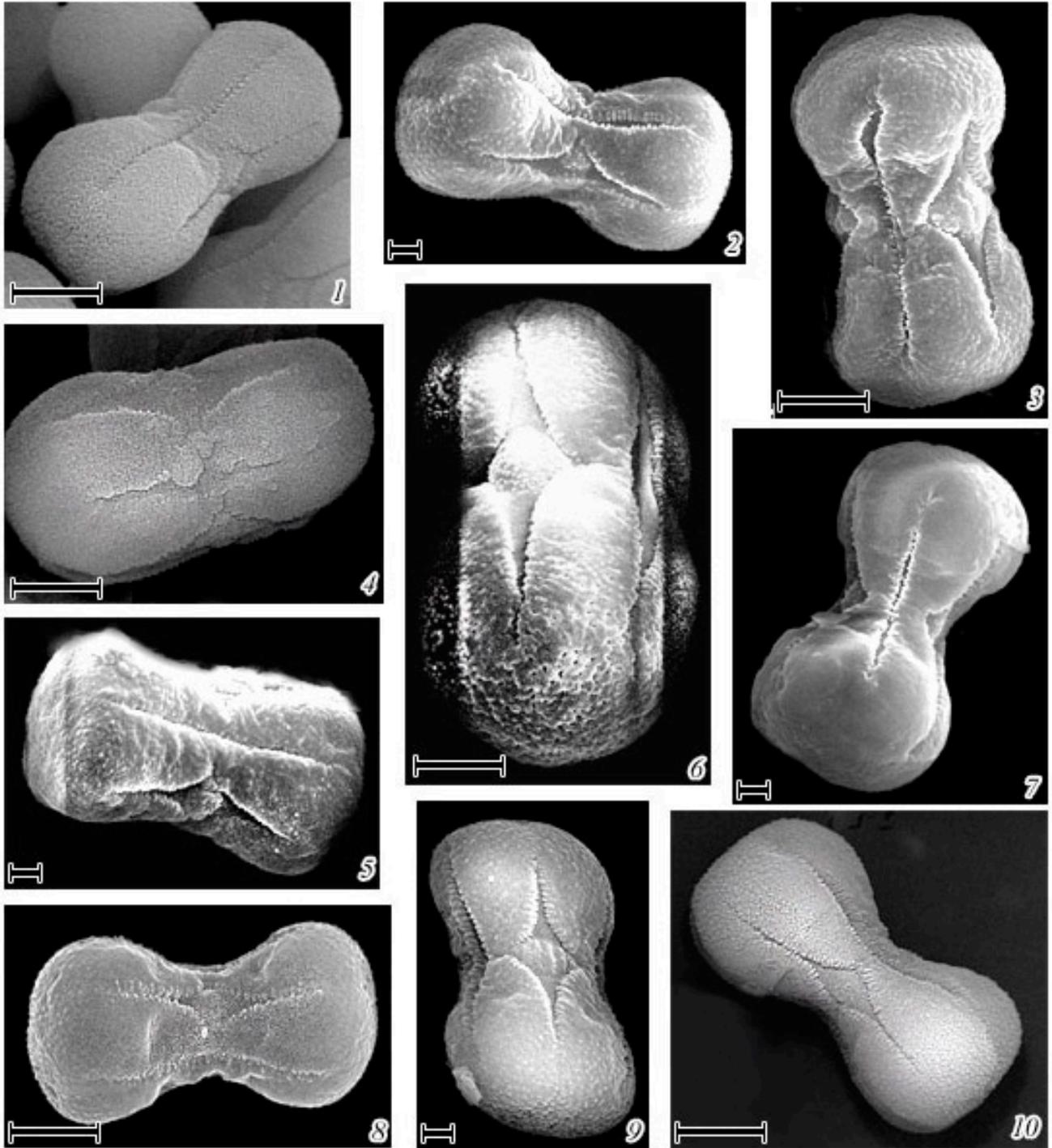


Рис. 1. Пыльцевые зерна видов рода *Mertensia*.

1. *M. virginica*; 2. *M. maritima*; 3. *M. asiatica*; 4. *M. bella*; 5. *M. jensejensis*; 6. *M. dschagastanica*; 7. *M. sibirica*; 8. *M. pallasii*; 9. *M. popovii*; 10. *M. stylosa*. Масштабная линейка 1, 3–5, 8, 10 – 3 мкм; 2, 6, 7, 9 – 1 мкм.

самостоятельный монотипный род *Mertensianthe* M. Pop. (Попов, 1941), затем в секцию *Mertensianthe* рода *Mertensia* (Попов, 1953а). Морфология п. з. (размеры, наличие перемычки в области экватора и особенность поверхности экзины) также указывают на особое положение вида в системе сем. *Boraginaceae*. По данным Аветисян (1956), Тянь-шанский вид *Stephanocaryum olgae* (B. Fedtsch.) M. Pop. из трибы *Eritrichieae* также имеет 6-бороздно-3-оровые п. з. с более длинной безоровой бороздой, как у *M. dschagastanica*.

Sect. *Mertensia* (*Eumertensia*)

Grex (pro ser.) *Sibiricae* M. Pop.

6. *M. sibirica* (L.) G. Don fil. Бурятия, пос. Комы, 17 VIII 1967, М.А. Решиков; Якутия, Олекминский р-н, дол. р. Лена, против устья р. Русская, 12 VII 1952, М. Караваев (LE). — Восточно-сибирский вид.

П. з. коконообразные, с сильным сужением в области экватора, оровая борозда длиннее безоровой, узкоромбовидная, по краям рыхло и мелкогранулированная; безоровая борозда узколанцетная, с сомкнутыми краями. Ора округлая, невыпуклая. Поверхность экзины гладкая, лишь у полюсов бугорчатая (рис. 1, 7).

7. *M. jennissejensis* M. Pop. Красноярский край, окр. г. Игарка, р. Енисей, 2 VII 1969, Л. Малышев, А. Киселева (NSK). — Средне-сибирский вид, распространенный в низ. р. Енисей и по его притокам.

П. з. коконообразные, со средним сужением в области экватора. Оровые и безоровые борозды одинаковой длины; по краям редко- и мелкогранулированные; безоровая борозда узколанцетная с сомкнутыми краями. Ора округлая, невыпуклая. Поверхность экзины рассеяно и мелкобугорчатая (рис. 1, 5).

*M. jennissejensis* — слабо отграниченная морфологическая раса *M. sibirica*. П. з. обоих видов морфологически сходные, но отличаются признаками экзины.

8. *M. popovii* N. Rubtz. (= ? *M. meyeriana* J.F. Macbride). Казахстан, Зайсанский р-н, хр. Сайкан, урочище Коксалды, 14 VI 1998, О.М. Маслова и др. (SSBG). — Саур, Тарбагатай (Средняя Азия, Северо-Западный Китай).

П. з. коконообразные, суженные в области экватора; оровая борозда короче безоровой, широкоромбовидная, по экватору с едва заметной перемычкой, по краям рыхло- и крупногранулированная; безоровая борозда ланцетная, с расходящимися краями. Ора округло-эллипсоидальная. Поверхность экзины плотнобугорчатая.

П. з. существенно отличаются от п. з. других представителей ряда *Sibiricae* формой, бугорчатым

типом экзины и наличием крупной сфероидальной оры (рис. 1, 9).

9. *M. pallasii* (Ledeb.) G. Don fil. [Сибирь], Алтайский край, Курьинский р-н, пос. 8 Марта, гора Синюха 19 VI 1996 А.Н. Куприянов и др. (SSBG). — Горы западного Алтая.

П. з. коконообразные, с сильным сужением в области экватора; оровые и безоровые борозды одинаковой длины, с рыхло- и крупногранулированными краями; оровая борозда ромбовидная; безоровая — узколанцетная, с сомкнутыми краями. Ора округлая, невыпуклая. Поверхность экзины по экватору гладкая, у полюсов бугорчатая.

П. з. данного вида морфологически сходные с п. з. *M. sibirica* (рис. 1, 8).

Grex (pro ser.) *Tuberculatae* M. Pop.

10. *M. stylosa* (Fisch.) DC. Иркутская обл., Нижнеудинский у., р. Бурсак, 1 VIII 1901, Д.И. Головнин (LE). — Южносибирско-северомонгольский вид.

П. з. с сильным сужением в области экватора; оровые и безоровые борозды одинаковой длины, с крупногранулированными краями; оровая борозда узкоромбовидная; безоровая — узколанцетная, со смыкающимися краями. Ора округлая, слабо выпуклая. Поверхность экзины на полюсах рыхлобугорчатая, по экватору — гладкая (рис. 1, 10).

11. *M. davurica* (Sims) G. Don fil. Тува, Тес-Хемский р-н, хр. Танну-Ола, пос. Холь-Ежу, 7 км от оз. Кара-Коль, 12 VI 1972, В. Ханминчун (NS). — Южносибирско-монгольский вид.

П. з. данного вида морфологически сходные с предыдущим видом, что подтверждает их близкородственные связи (рис. 2, 1).

12. *M. ochroleuca* Ikon.-Galytz. Монголия, Хангай, горы Субур-Хайрхан, 14 VIII 1924, Н.В. Павлов (LE). — Северомонгольский вид, заходящий в Тыву и южные районы Бурятии.

П. з. морфологически сходные с *M. davurica* и *M. stylosa* (рис. 2, 2).

Данный вид является слабо отграниченной морфологической расой *M. davurica*, отличаясь от последнего желтой, а не синей окраской венчика. Ареал вида находится в пределах *M. davurica*, но занимает его южные окраины. Морфология п. з. подтверждает близкое родство с *M. davurica*.

Grex (pro ser.) *Cristatae* M. Pop.

13. *M. rivularis* (Turcz.) DC. [Дальний Восток], Пропе Аjan, № 218, leg. Tiling (LE). — Берингийско-восточноазиатский вид, западной границей которого является Алданское нагорье в Якутии (рис. 2, 3).

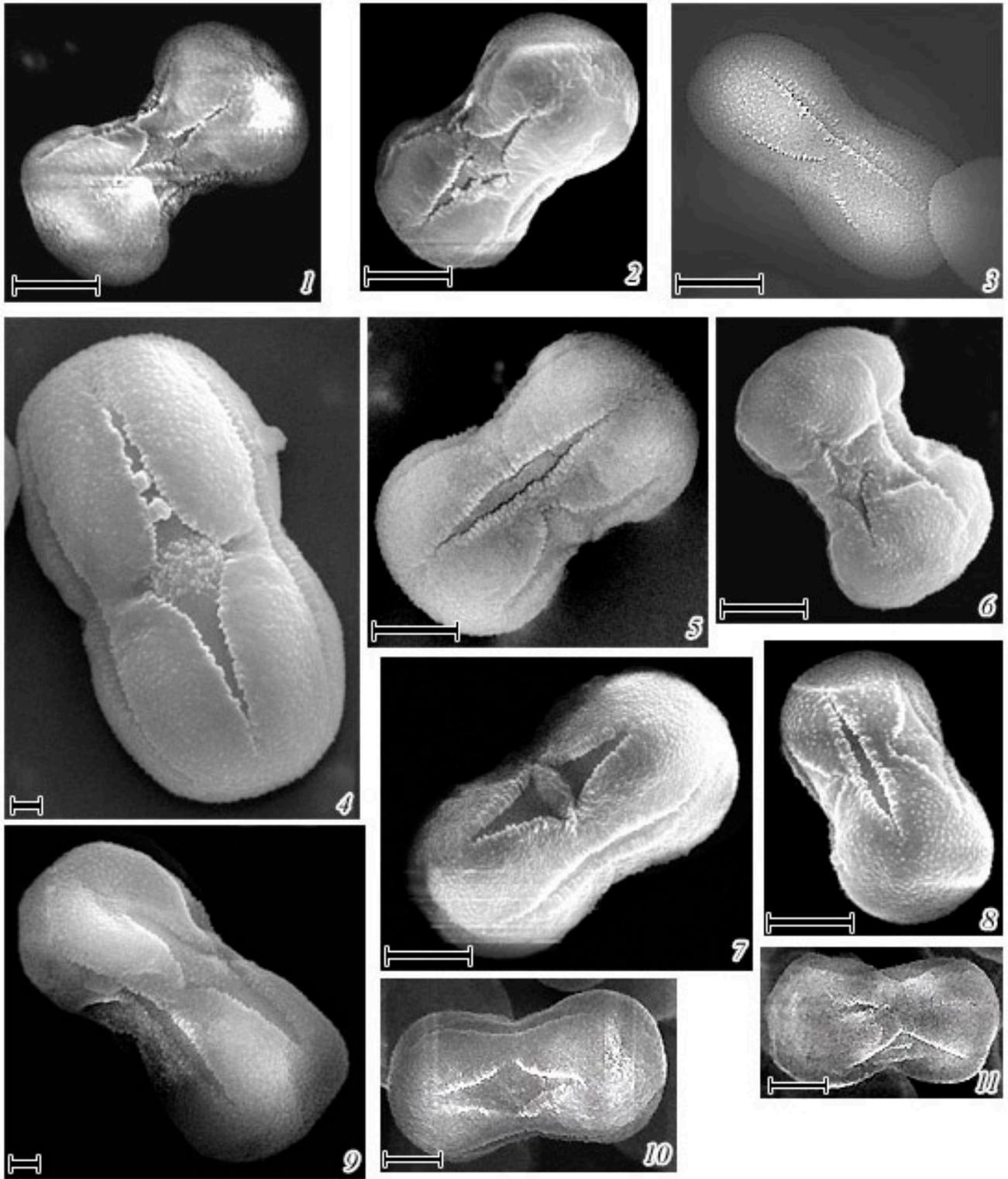


Рис. 2. Пыльцевые зерна видов рода *Mertensia*.

1. *M. davurica*; 2. *M. ochroleuca*; 3. *M. rivularis*; 4. *M. pilosa*; 5. *M. kamczatica*; 6,11. *M. serrulata*; 7. *M. arizonica*; 8. *M. tarbagataica*; 9. *M. paniculata*; 10. *M. pterocarpa*. Масштабная линейка 1-3, 5-8, 10, 11 — 3 мкм; 2, 6, 7, 9 — 1 мкм.

П. з. коконообразные, среднесуженные в области экватора; оровая борозда короче безоровой, широкоромбовидная с крупногранулированными краями; безоровая широколанцетная, с расходящимися краями. Ора эллипсоидальная. Поверхность эскины бугорчатая (рис. 2, 3).

14. *M. pilosa* (Cham.) DC. [Дальний Восток], Prope Ajan, leg. Tiling (LE). — Редкий берингийско-камчатский вид.

П. з. коконообразные, со слабым сужением в области экватора; оровая борозда чуть короче безоровой, ромбовидная, с перемычками по экватору, с рыхло гранулированными краями; безоровая борозда ланцетная, с незначительно расходящимися краями. Ора эллипсоидальная. Поверхность эскины бугорчатая (рис. 2, 4).

*M. pilosa* имеет самые крупные п. з. в роде *Mertensia*.

#### Grex (pro ser.) *Pterocarpace* M. Pop.

15. *M. kamczatica* (Turcz.) DC. (= ? *M. pubescens* (Roem. et Schult.) DC.). [Чукотка], Анадырь, р. Начирен, 16 VIII 1950, М. Валлит (LE). — Берингийско-дальневосточно-притихоокеанский вид.

П. з. коконообразные средне суженные в области экватора; оровые и безоровые борозды одинаковой длины, с плотно- и крупногранулированными краями; оровая борозда широкоромбовидная; оровая борозда широкоромбовидная; безоровая — широколанцетная, с расходящимися краями. Ора эллипсоидальная, выпуклая. Поверхность эскины плотнобугорчатая (рис. 2, 5).

16. *M. pterocarpa* (Turcz.) Tatew. et Ohwi. Сахалинская обл., о-в Шикотан, 11 VII 1959, № 694, Е. Победимова, Г. Коновалова (LE) — Островной вид Курильской гряды.

П. з. данного вида морфологически сходные с п. з. *M. kamczatica*, что подтверждает их близкое родство и принадлежность к одному ряду (рис. 2, 10).

#### Grex (pro ser.) *Utriculosae* M. Pop.

17. *M. serrulata* (Turcz.) DC. Бурятия, кары в истоке р. Баргузин, 14 VIII 1965, Сипливинский; Становое нагорье, хр. Икатский, исток р. Караталы 23 VII 1965, М. Иванова, В. Алексеев (NSK). — Горный вид северо-восточного Прибайкалья (Становое нагорье).

П. з. коконообразные, заметно суженные в области экватора; оровая борозда короче безоровой, широкоромбовидная, с рыхлогранулированными краями; безоровые борозды длинные, узколанцетные, с сомкнутыми краями. Ора крупная, округлая, почти плоская. Поверхность эскины плотнобугорчатая (рис. 2, 6, 11).

18. *M. tarbagataica* В. Fedtsch. Казахстан, хр. Саур, верховья р. Кызылкия, 15 VI 1995 (SSBG). — Эндемик хребтов Тарбагатай (Казахстан) и Карамай (Сев.-Зап. Китай).

П. з. коконообразные, среднесуженные в области экватора; оровые и безоровые борозды одинаковой длины, с крупногранулированными краями, оровая борозда широкоромбовидная; безоровая — широколанцетная с расходящимися краями. Ора эллипсоидальная, слабовыпуклая. Поверхность эскины бугорчатая (рис. 2, 8).

*M. serrulata* и *M. tarbagataica* единственные азиатские виды, у которых доли чашечки до 1/3 сросшиеся (Никифорова, 2006), что определило объединение их в один ряд (Попов, 1953 а, б). П. з. *M. tarbagataica* отличаются от п. з. *M. serrulata* широколанцетной безоровой бороздой, края которой сильно гранулированы, более крупной орой и хорошо выраженной бугорчатой поверхностью эскины.

#### Grex *Paniculatae* M. Pop.

19. *M. paniculata* (Ait.) G. Don fil. [Канада], Ontario, Winisk, Hudson, Bay Lowlands, west of James Bay, V 1964, Н. Lundsden; Alaska, near R. R. Crossiky on Nevana Roud, № 2674, 12 VI 1965, V. Harms (LE). — Североамериканский полиморфный вид с широким ареалом.

П. з. коконообразные, среднесуженные в области экватора; оровая и безоровая борозды одинаковой длины, по краям рыхлогранулированные; оровая борозда широкоромбовидная, безоровая ланцетная, с незначительно расходящимися краями. Ора округлая, слабо выпуклая. Поверхность эскины плотнобугорчатая (рис. 2, 9).

П. з. из разных географических точек различаются размерами полярной оси и длиной борозд. На Аляске вид представлен гибридными популяциями с признаками *M. pilosa*; размеры п. з. и их морфология подтверждают это.

20. *M. arizonica* Greene. [США], Utah, Sanpete County 25 ml west of Ferrou, 10 VIII 1984, Т. Elias, Thorne, R. Benjamin (LE). — Североамериканский вид, произрастающий в области Скалистых гор.

П. з. коконообразные, среднесуженные в области экватора; оровая борозда короче безоровой, широкоромбовидная, с крупногранулированными краями; безоровая широколанцетная с расходящимися плотно гранулированными краями. Ора узкоэллипсоидальная. Поверхность эскины плотнобугорчатая (рис. 2, 7).

#### Grex *Alpinae* M. Pop.

21. *M. alpina* (Torr.) G. Don fil. USA, Wyoming, Laramie, Albani Co., 6 VI 1903, Н. Simon (NS);

Colorado, Seven Lakes et Lake Moraine, № 2812, 14 VII 1920, J.M. Johnston (LE). — Североамериканский альпийский вид области Скалистых гор.

П. з. почти сфероидальные, с едва заметным сужением в области экватора; оровые и безоровые борозды равной длины, по краям крупно- и плотногранулированные. Оровая борозда широко ромбовидная, безоровая широколанцетная с сильно расходящимися краями. Ора узко- или широкоэллипсоидальная, выпуклая. Поверхность экзины бугорчато-ямчатая на полюсах и гладкая по экватору (рис. 3, 1).

По морфологии цветка (трубка венчика короче отгиба, столбик спрятан внутри трубки, пыльники с едва заметными тычиночными нитями) *M. alpina* с видами близкого родства (*M. brevistyla* S. Wats., *M. humilis* Rydb.) занимает обособленное положение в роде *Mertensia*. Морфология п. з. коррелирует с макропризнаками цветка и указывает на особое положение в системе рода.

22. *M. brevistylla* S. Wats. [США], Colorado, Hinmann Park, east of Clark, Sagebrush, 28 V 1965, J. Flock. (LE). — Горный вид области Скалистых гор.

П. з. морфологически сходные с п. з. *M. alpina*, отличаются лишь формой и размерами оры (рис. 3, 9).

#### Grex *Lanceolatae* M. Pop.

23. *M. lanceolata* (Pursh) DC. [США], CO Near Long's Peak Inn, 12 VIII 1917, № 5647, E. Osterhout.; США, Колорадо, окр. г. Колорадо Спрингс, 21 VI 1991, И.М. Красноров, В.М. Ханминчун (NS). — Североамериканский широко распространённый вид-агрегат.

П. з. коконообразные заметно или среднесуженные в области экватора; оровые и безоровые борозды одинаковой длины, с редко- и мелкогранулированными краями; оровая борозда ромбовидная, безоровая узколанцетная с сомкнутыми краями. Ора округлая, слабо выпуклая. Поверхность экзины гладкая, на полюсах рассеяно бугорчатая (рис. 3, 11).

24. *M. viridis* A. Nels. [США], Colorado, Trail Ridge, Rocky mountain Nat. Park, № 35910, 7 VII 1963 (LE). — Североамериканский горный вид области Скалистых гор.

П. з. коконообразные, среднесуженные в области экватора; оровые и безоровые борозды равной длины, с крупно и плотногранулированными краями, оровая и безоровая борозды одинаковой длины, по краям рыхло-гранулированные; оровая борозда широко ромбовидная, безоровая широколанцетная. Ора округлая, слабо выпуклая. Поверхность экзины бугорчатая (рис. 3, 8).

П. з. морфологически сходные с п. з. *M. alpina*: отличаются более узкой безоровой бороздой и большим сужением в области экватора.

#### Grex *Longiflorae* M. Pop.

25. *M. longiflora* Greene. [США], Oregon, Canjon Green, John Day, 3 VI 1953, № 7077, A. Cronquist (LE). — Североамериканский ситкано-орегонский вид.

Морфология п. з. сходна с *M. alpina* (рис. 3, 3).

Имеет длинную трубку венчика и клубневидное корневище, как у азиатского вида *M. davurica*. Морфология п. з. не показывает родства этому виду.

#### Grex *Ciliatae* M. Pop.

26. *M. ciliata* (James) G. Don fil. [США], Colorado, North, Shore of Lake Isabelle ca 7 ml west, 1 VIII 1965, P. J. Salamani (LE). — Североамериканский ситкано-орегонский вид.

П. з. коконообразные, со слабым сужением в области экватора; оровые и безоровые борозды равной длины, с крупно- и плотногранулированными краями; оровая борозда широко ромбовидная, безоровая — широколанцетная. Ора узкоэллипсоидальная, выпуклая. Поверхность экзины бугорчатая (рис. 3, 12).

27. *M. fusiformis* Greene. [США], CO Utah, Lion Nat. Park, 21 VI 1965, Noel H. Holmgren (LE). — Североамериканский низкогорный вид области Скалистых гор.

П. з. коконообразные, суженные в области экватора; оровая борозда короче безоровой с крупногранулированными краями, безоровая ланцетная с мало расходящимися краями. Ора эллипсоидальная, слегка выпуклая. Поверхность экзины плотнобугорчатая (рис. 3, 2).

Изучение морфологии п. з. с помощью СЭМ видов рода *Mertensia* выявило следующее:

1. Для видов рода характерны коконообразные, 6-бороздно-3-оровые п. з. с чередованием оровых и безоровых борозд и экваториальным расположением оры.

2. По степени суженности в области экватора п. з. разделяются на две группы: сильно суженные в области экватора (у видов секции *Steenhammera*, а также у рядов *Sibiricae*, *Tuberculatae*, *Lanceolatae* в секции *Mertensia*) и слабо суженные в области экватора (у видов *M. arizonica*, *M. bella*, *M. longiflora*, *M. alpina*, *M. brevistylla*, *M. viridis*, *M. pilosa*).

3. Для п. з. большинства видов характерна бугорчатая поверхность экзины, форма бугорков однотипная. Особый тип поверхности экзины имеет *M. dschagastanica*.

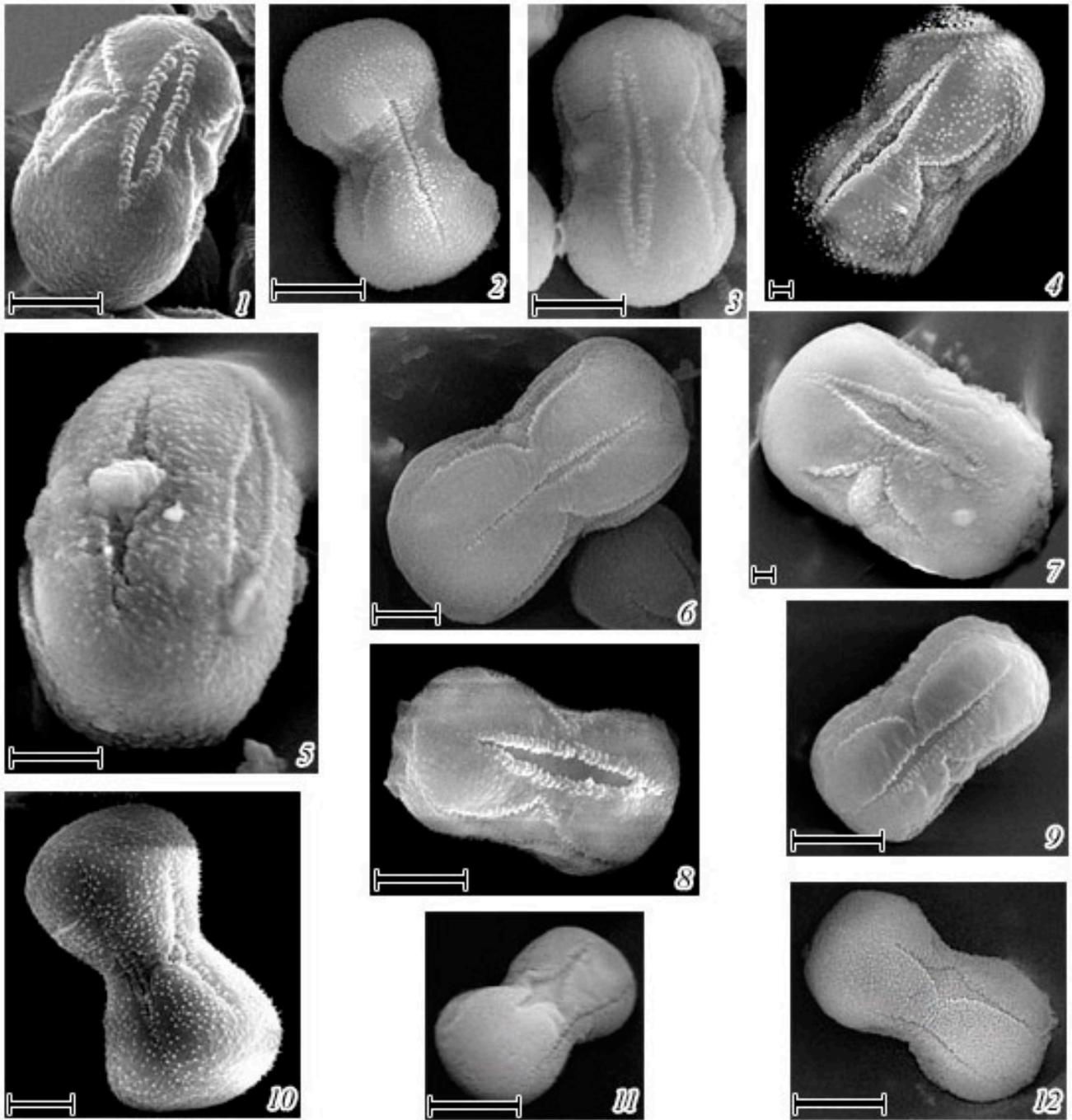


Рис. 3. Пыльцевые зерна видов родов *Mertensia* и *Pseudomertensia*. 1. *Mertensia alpina*; 2. *M. fusiformis*; 3. *M. longiflora*; 8. *M. viridis*; 9. *M. brevistylla*; 11. *M. lanceolata*; 12. *M. ciliata*. 4. *Pseudomertensia echinoides*; 5. *P. edelbergii*; 6. *P. primuloides*; 7. *P. moltkioides*; 10. *P. elongata*. Масштабная линейка 1–6, 8–12 — 3 мкм; 4, 7 — 1 мкм.

4. *M. alpina*, *M. brevistylla*, *M. viridis*, *M. longiflora* образуют группу близкого родства.

5. П. з. *M. porovii* существенно отличаются от п. з. остальных видов ряда *Sibiricae*, а п. з. *M. virginica* сходны с видами типовой секции.

6. Североамериканские и азиатские виды имеют сходную морфологию п. з., но в Северной Америке отсутствуют виды с п. з., характерными для *M. sibirica*, а в Азии — с п. з., как у *M. alpina* и *M. arizonica*.

### Genus *Pseudomertensia* Riedl

Род насчитывает около 10 гималайских и пригималайских видов, которые были описаны в составе рода *Mertensia* в самостоятельной секции *Oreocharis*. По морфологии цветка и типу гинобазиса они близки видам из рода *Mertensia*, но существенно отличаются формой эремов и типом прикрепления их к гинобазису. В семействе *Boraginaceae* данный род занимает неясное таксономическое положение. В ранге секции А. Декандоль (A. P. de Candolle, 1846) подчинил его роду *Eritrichium* Shrad., Попов (1953а) — роду *Mertensia*, а Г. Бентам и Д. Хукер (Bentham, Hooker, 1876) в ранге подрода — роду *Lithospermum* L. Немецкий ботаник Х. Ридл (Riedl, 1967) виды секции *Oreocharis* объединил в самостоятельный род *Pseudomertensia* Riedl и включил его в трибу *Eritrichieae* Benth. et Hook. fil. в качестве самостоятельной подтрибы *Pseudomertensiinae* Riedl. С.В. Овчинникова (2007) показала, что род *Pseudomertensia* не имеет родства с таксонами трибы *Eritrichieae* и определила его в состав трибы *Lithospermeae* (DC.) Guerke.

Для уточнения родства видов рода необходимо привлекать новые диагностические признаки, в том числе п. з. К настоящему времени отсутствуют сведения по морфологии п. з. гималайских видов рода *Pseudomertensia*.

Ниже приводим морфологическую характеристику п. з. исследованных видов.

1. *P. echinoides* (Benth.) Riedl. East India, 1865, Falconer (LE). — Западно-гималайский вид.

П. з. коконообразные со слабым сужением в области экватора; оровая борозда чуть короче безоровой, широкоромбовидная, по краям крупно- и плотногранулированная; безоровые борозды широколанцетные, с сильно расходящимися краями. Ора эллипсоидальная, плоская. Поверхность эскины мелкошиповато-бугорчатая, на полюсах ямчато-бугорчатая (рис. 3, 4).

2. *P. edelbergii* (Rech. f. et Riedl) Riedl. N.W. Pakistan, Swat, montis E. Kalam, J. Lamond. (LE). — Западно-гималайский вид.

П. з. сфероидальные, без сужения в области экватора; оровая борозда чуть короче безоровой, узкоромбовидная, по краям крупно- и плотногранулированная; безоровая борозда широколанцетная с сильно расходящимися краями. Ора узкоэллипсоидальная, заметно выпуклая. Поверхность эскины бугорчатая (рис. 3, 5).

3. *P. elongata* (Decne.) Riedl. Kashmir, Territory Col. Dr Gilles Bead, I 1887, Mr. Duthie (LE). — Западно-гималайский вид.

П. з. коконообразные, сильно суженные в области экватора; оровая борозда чуть короче безоровой,

узкоромбовидная, по краям рыхло- и крупно-гранулированная; безоровая борозда узколанцетная, почти с сомкнутыми краями. Ора мелкая, округлая, невыпуклая. Поверхность эскины шиповато-ямчатая по всей поверхности (рис. 3, 10).

4. *P. moltkioides* (Poyle ex Benth.) Kazmi. W. Hymalaya, Ledarwate Leodor valler, 27 V 1901, J.F. Duthie (LE). — Гималайский вид.

П. з. сфероидальные, с едва заметным сужением в области экватора; оровая борозда короче безоровой, широкоромбовидная; безоровая борозда широколанцетная, по краям крупно- и плотногранулированная с сильно расходящимися краями. Ора узкоэллипсоидальная, сильно выпуклая. Поверхность эскины крупноямчатая на полюсах и гладкая в области экватора (рис. 3, 7).

5. *P. primuloides* (Decne.) Riedl. Kashmir, № 12578, 26 VIII 1892, J.F. Duthie (LE). — Западно-гималайский вид.

П. з. коконообразные, со средним сужением в области экватора; оровая борозда чуть длиннее безоровой, ромбовидная; безоровая борозда ланцетная, с едва расходящимися гранулированными краями. Ора округло-эллиптическая, слабовыпуклая. Поверхность эскины крупно- и плотнобугорчатая (рис. 3, 6).

Исследования показали, что п. з. видов из рода *Pseudomertensia* морфологически сходные с п. з. рода *Mertensia* по форме, количеству и чередованию оровых и безоровых борозд, размерам, а также признаками поверхности эскины. В целом, у видов рода *Pseudomertensia* п. з. крупнее. Выявлено 2 формы п. з.: коконообразная и сфероидальная. Морфология п. з. видов рода *Pseudomertensia* показывает, что он не имеет родственных связей с видами трибы *Lithospermeae* (Овчинникова, 2007), в частности с родом *Lithospermum* L. Для данного рода характерны эллипсоидальные или округло-эллипсоидальные 4, 6, 8-оровые борозды; безоровые борозды отсутствуют (Аветисян, 1956; Попова, Земскова, 1995). Также не подтверждается родство с видами рода *Eritrichium*, для которого характерны 6-бороздно-3-оровые п. з. с чередованием оровых и безоровых борозд, с числом ор от 3 до 6, которые расположены одна в одной, а две остальные в другой половине зерна, или по 3 по обеим сторонам экватора (Аветисян, 1952; Овчинникова, 2006).

Таким образом, 6-бороздно-3-оровый тип п. з., с чередованием оровых и безоровых борозд, с экваториальным расположением оры, а также бугорчатая поверхность эскины показывают явное родство видов рода *Pseudomertensia* с родом *Mertensia*, относящимся к трибе *Trigonotideae*, а не с родами трибы *Eritrichieae*.

### Genus *Trigonotis* Stev.

Род включает около 60 видов, которые большей частью распространены в горах тропической зоны Китая, Индии и Малайзии. Первые сведения по морфологии п. з. трех видов рода: *T. radicans* (Turcz.) Stev., *T. myosotidea* Maxim., *T. peduncularis* (Trev.) Benth. имеются в работе Аветисян (1956). Мною (Никифорова, 2002) с помощью СЭМ исследованы п. з. *T. radicans*, морфологические характеристики которых подтверждают данные Аветисян. Для рода характерны коконообразные, суженные в области экватора, 6-бороздно-3-оровые п. з., с орами расположенными по экватору и бугорчатой поверхностью экзины (рис. 5, 6).

### Genus *Brachybotrys* Maxim.

Монотипный род с видом *B. paridiformis* Maxim., имеет северо-восточноазиатский ареал. По признакам цветка его можно отнести к роду *Mertensia*, а по признакам плода — к роду *Trigonotis*, поэтому у вида неясное положение в системе трибы *Trigonotideae*. Морфология п. з. исследовалась только Аветисян (1956). По ее данным, *B. paridiformis* имеет 6-бороздно-3-оровые п. з., оры расположены по экватору, экзина гладкая, оровые борозды короче безоровых. Основным отличием от п. з. рода *Trigonotis* является слабое сужение в области экватора. Морфология п. з. *B. paridiformis* показывает более близкое родство роду *Trigonotis*.

### Genus *Myosotis* L.

Включает около 100 видов, которые в основном произрастают в бореальной области Голарктического царства. Исследователи *Boraginaceae* отмечали, что род *Myosotis* по своим признакам — один из уникальных в семействе и существенно отличается от других родов наличием плоско-треугольных, темных эремов, с гладкой блестящей поверхностью и тонким перикарпом. А.П. Декандоль (A.P. de Candolle, 1846), а позднее М. Гюрке (Guerke, 1893) включали его в трибу *Lithospermeae*. Однако, Рейхенбах (Reichenbach, 1857) выделил его в самостоятельную трибу *Myosotideae*. Того же мнения придерживался М.Г. Попов (1953б).

Ранее мною с помощью СЭМ были изучены основные морфологические характеристики п. з. 25 видов рода *Myosotis* (Никифорова, 2002). Выявлено, что для большинства видов, характерны мелкие коконообразные п. з. с большим или меньшим сужением в экваториальной части. Число борозд 6, из них 3 более широкие оровые борозды, они чередуются с безоровыми бороздами. Безоровые борозды узколанцетные, края борозд гранулиро-

ванные. Оровые борозды ланцетные, к экватору расширяются, приобретая ромбовидную форму. Оры расположены по экватору, округлые или округло-эллипсоидальные. Поверхность экзины в экваториальной части гладкая, у полюсов в разной степени перфорированная (рис. 4 и 5).

Анализ морфологических признаков п. з. видов рода *Myosotis* показал, что они сходны с п. з. родов трибы *Trigonotideae*, а не *Lithospermeae*, для родов которой характерна совсем иная морфология (см. выше).

### Genus *Strophostoma* Turcz.

Род *Strophostoma*, наиболее близкий роду *Myosotis*, распространен только в лесных сообществах Юго-Западной Азии. Чаще всего этот род включали в род *Myosotis* в ранге секции *Strophostoma* (de Candolle, 1846, Guerke, 1893), либо подрода (Попов, 1953а). Морфологически виды рода *Strophostoma* отличаются от рода *Myosotis* наличием карункулы у эремов.

Аветисян (1956) рассматривала данный род в составе рода *Myosotis*. Она изучила п. з. двух видов. Мною (Никифорова, 2002) с помощью СЭМ изучена морфология п. з. *S. amoenum* (Rupr.) Boiss. Выявлено, что их морфология сходна с таковой рода *Myosotis*: п. з. коконообразные, мелкие, суженные в области экватора. Число борозд 6, из них 3 более широкие оровые борозды, они чередуются с безоровыми бороздами. Безоровые борозды узколанцетные, края борозд утолщенные, с выраженной неровностью. Главной отличительной особенностью является форма борозд. Оровые борозды п. з. *S. amoenum* широколанцетные, в области экватора широко ромбовидно расширяются. Оры эллиптически вытянуты вдоль линии экватора. Безоровые борозды широколанцетные, в области экватора узко ромбовидно расширяются, что не характерно для п. з. видов рода *Myosotis* (рис. 5, 5).

### Genus *Trigonocaryum* Trautv.

*Trigonocaryum* — монотипный род, эндемик Дагестана. По признакам наличия карункулы, с помощью которой эремы прикрепляются к плоскому гинобазису, и густого опушения грубыми длинными волосками большинство авторов обычно относят его к трибе *Boragineae* (= *Anchuseae*). В.Н. Керимов выделил этот род в самостоятельную трибу *Trigonocaryeae* Kerimov (Керимов, Аскерова, 2005). Аветисян (1956) впервые выявила, что п. з. рода *Trigonocaryum* морфологически близки видам трибы *Myosotideae*, а не *Boragineae*. У видов трибы *Boragineae* п. з. округло-эллипсоидальные, крупные, 12–47 мкм дл., и 8.5–36.4 мкм ширины с разным

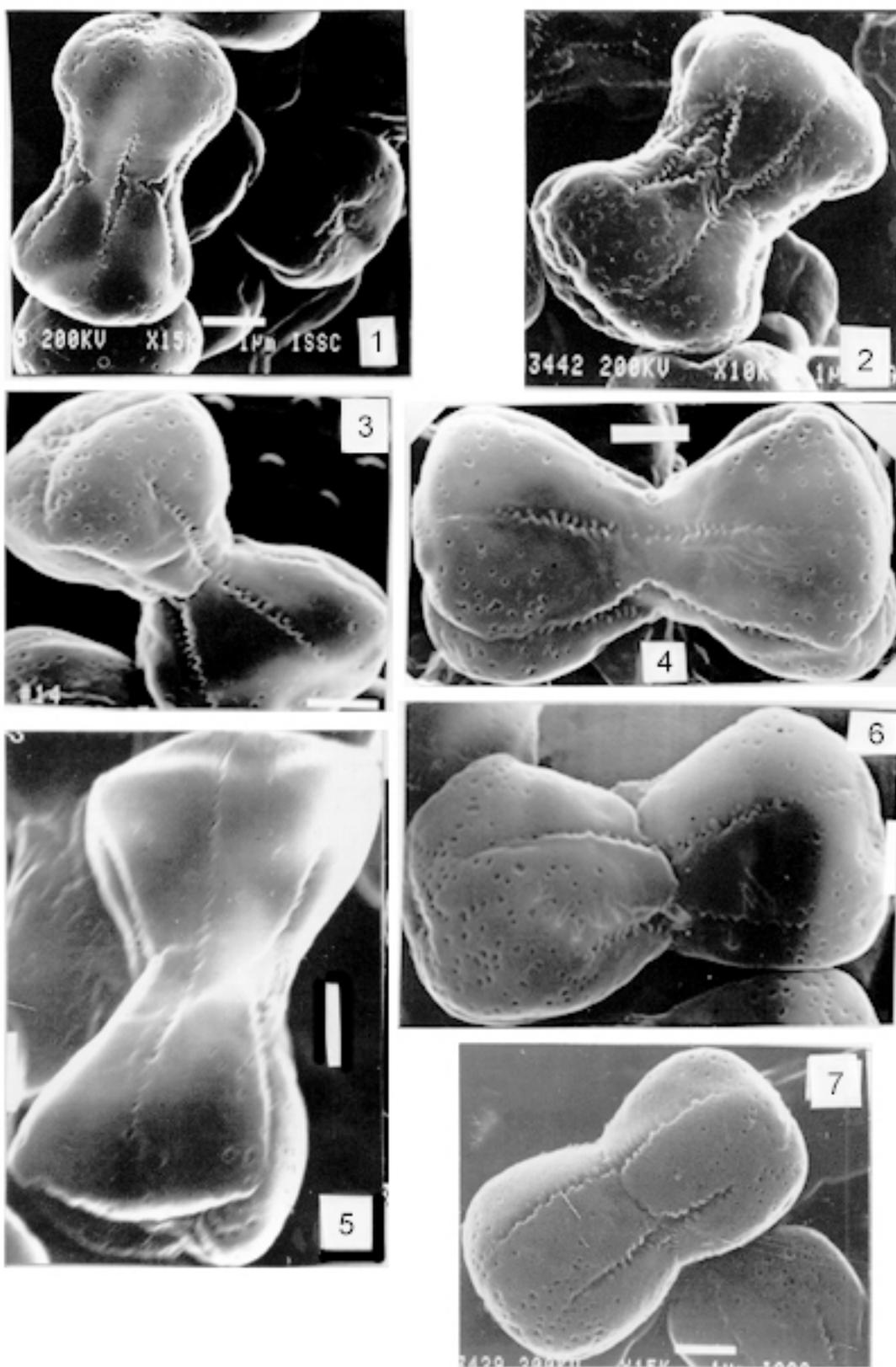


Рис. 4. Пыльцевые зерна видов рода *Myosotis*.

1, 2. Секция *Myosotis*: 1. *M. palustris*; 2. *M. caespitosa*; 3–5. Секция *Sylvaticae*: 3, 4. *M. austrobaicalensis*; 5. *M. krylovii*; 6, 7. Секция *Alpestres*: 6. *M. baicalensis*. Масштабная линейка — 1 мкм.

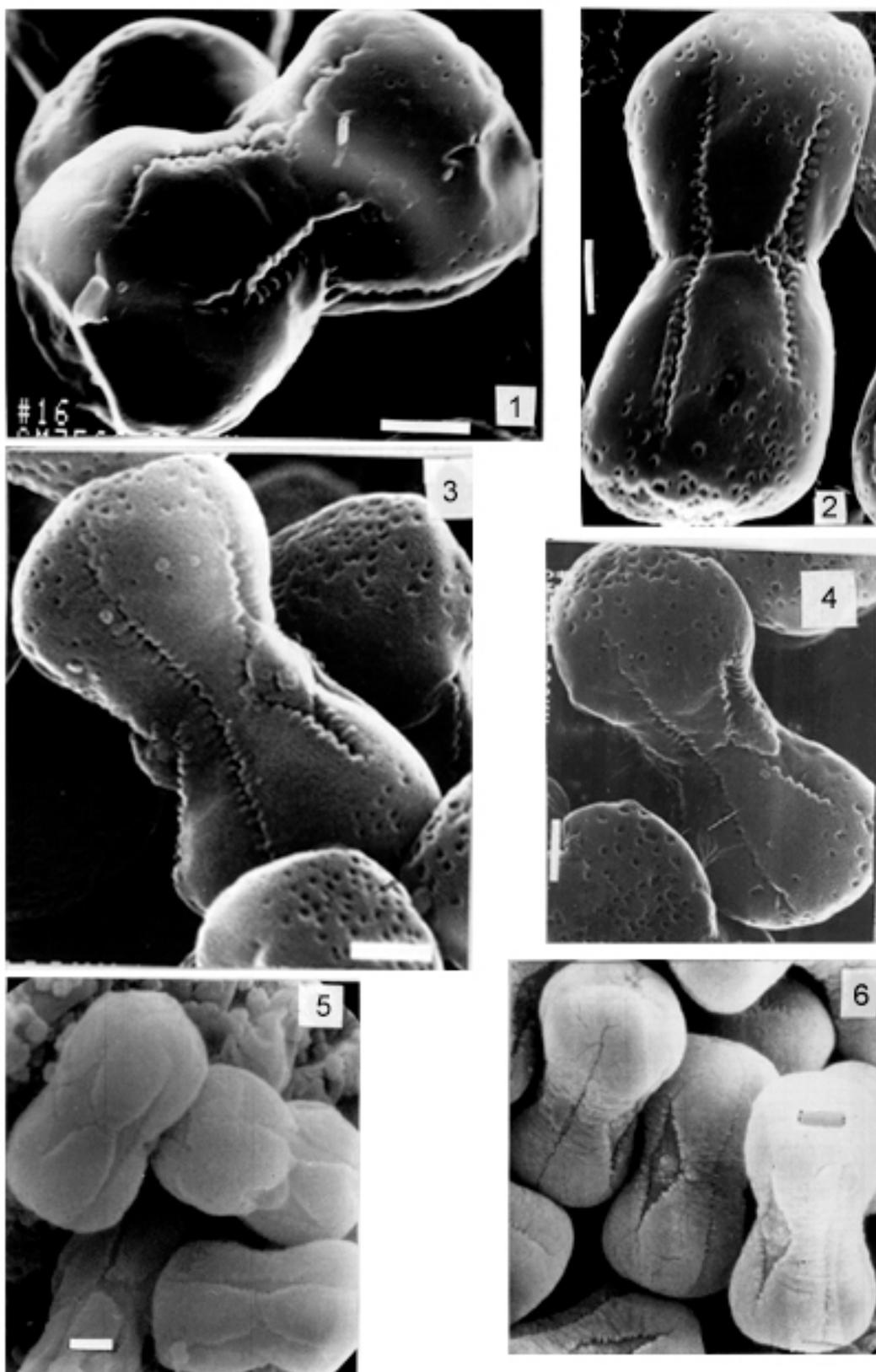


Рис. 5. Пыльцевые зерна видов рода *Myosotis* и родственных ему родов. 1, 2. *M. imitata* (секция *Alpestris*); 3, 4. *Trigonocaryum involucratum*; 5. *Strophostoma amoenum*; 6. *Trigonotis radicans*. Масштабная линейка — 1 мкм.

числом борозд (3–12). Наши исследования подтвердили выводы Аветисян.

*T. involucratum* (Stev.) Kusn. имеет коконообразные п. з., с выраженным сужением в области экватора, 6-бороздно-3-оровые, оры расположены по экватору. Оровые борозды ланцетные, ромбовидно расширяются в области экватора. Оры крупные. Безоровые борозды узколанцетные. Поверхность эскины гладкая перфорированная на полюсах (рис. 5, 3, 4).

Таким образом, исследование морфологии п. з. с помощью СЭМ видов родов *Mertensia*, *Pseudomertensia*, *Trigonotis*, *Myosotis*, *Strophostoma*, *Trigonocaryum* показало, что все изученные роды имеют один тип п. з. и, следовательно, относятся к одной эволюционной линии. Наиболее близ-

кое родство проявляется между родами *Myosotis*, *Strophostoma*, *Trigonocaryum*, так как у данных родов не только одинаковый тип п. з., но и сходная поверхность эскины: она ровная и гладкая, с перфорацией на полюсах. П. з. родов *Mertensia*, *Pseudomertensia* и *Trigonotis* существенно отличаются типом поверхности эскины: она скульптурированная разной формы бугорками. Род *Brachybotrys* по морфологии п. з. близок изученным родам, но требуется более детальное исследование поверхности скульптуры эскины п. з. с помощью СЭМ.

Выражаю благодарность сотруднику Института гидродинамики СО РАН Я.Л. Лукьянову за помощь при работе на СЭМ.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 07-04-00877-а.)

## ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е.М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1956. Т. 10. С. 7–65.
- Виноградов И.С. Новый принцип систематики покрытосеменных // Бюлл. Моск. общ-ва исп. прир. Отд. биол. 1947. Т. 52. № 5. С. 65–79.
- Григорьев В.Р. Метод анализа морфологического строя и его данные к построению системы Бурачниковых (Boraginaceae): Автореф. дис... канд. биол. наук. Орджоникидзе. 1964. 18 с.
- Земскова Е.А., Попова Т.Н. Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (Boraginaceae) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1279–1291.
- Керимов В.Н., Аскерова Р.К. О систематическом положении родов *Trigonocarium* и *Suchtelenia* (Boraginaceae) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 264–267.
- Куприянова Л.А. Апертуры пыльцевых зерен и их эволюция у покрытосеменных растений // Значение палинологич. анализа для стратиграфии и палеофлористики. М. 1966. С. 7–13.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 1967. 84 с.
- Международный кодекс Ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый 16 Международным ботаническим конгрессом, Сент-Луис, Миссури, июль-август 1999 г. Перевод с английского. СПб. 2001. 210 с.
- Никифорова О.Д. Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (Boraginaceae) и некоторых родственных ему родов // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 44–53, 172–175.
- Овчинникова С.В. Палиноморфология представителей трибы *Eritrichieae* (Boraginaceae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии / Материалы V международной научно-практической конференции. Барнаул, 21–23 ноября 2006 г. Барнаул. 2006. С. 173–180.
- Овчинникова С.В. Система трибы *Eritrichieae* (Boraginaceae) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 751–759.
- Попов М.Г. Род 16. *Mertensianthe* // Закиров К.З. Материалы к флоре Зеравшана. Сем. Бурачниковые // Тр. Узб. гос. ун-та. 1941. Нов. сер., № 28. Биология. Вып. 15. С. 21–23.
- Попов М. Г. Семейство *Boraginaceae* // Флора СССР. М.-Л., 1953а. Т. 19. С. 97–718.
- Попов М.Г. О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae) на основании сравнения американских и азиатских видов // Ботан. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. М.-Л. 1953б. Т. 15. С. 248–266.
- Попова Т.Н., Земскова Е.А. Палиноморфологическое изучение некоторых видов семейства *Boraginaceae* (подсемейства *Boraginoideae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 1–14.
- Bentham G., Hooker J.D. Genera plantarum. Londini, 1876. Vol. 2. Pars 2. 1279 p.
- Bigazzi M., Selvi F. Pollen morphology in the *Boragineae* (Boraginaceae) in relation to the taxonomy of the tribe // Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 213. P. 121–151.
- Bigazzi M., Selvi F. Stigma form and surface in the tribe *Boragineae* (Boraginaceae): micromorphological diversity, relationships with pollen, and systematic relevans // Can. J. Bot. 2000. Vol. 78. P. 388–408.
- Candolle A.P. de. *Myosotis* L. // Prodr. systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis. 1846. Vol. 10. P. 105–117.
- Graul J., Leins P. Pollenkorntypen und Sektions-gliederung der Gattung *Myosotis* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1968. Bd 81. Hf 3–4. S. 107–115.
- Guerke M. *Myosotis* L. // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil. 4. Leipzig. 1893. S. 119.
- Graul J., Schwab A. Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis* // Mitt. Bot. Staatssam. München. 1982. Bd 18. S. 9–58.
- Hargrove L., Simpson M.G. Ultrasculpture of heterocolporate pollen in *Cryptantha* (Boraginaceae) // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. № 1. P. 137–151.
- Khatamsaz M. Pollen morphology of Iranin *Boraginaceae* family and its taxonomic significance // Iran Journ. Bot. 2001. Vol. 9. P. 27–40.
- Nowicke J.W., Skvara J.J. A palynological investigation of the genus *Tournefortia* (Boraginaceae) // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. № 9. P. 1021–1036.
- Reichenbach H.G.L. Icones Florae germanicae et helveticae. Lipsiae et Gerae. 1857. P. 33–72.
- Riedl H. Gen. *Pseudomertensia* // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz. 1967. № 48. S. 58–62.
- Riedl H. Die neue Tribus *Trigonotideae* und das System der *Boraginoideae* // Osterr. Bot. Z. 1968. Vol. 115. P. 291–321.
- Williams L.A. A monograph of the genus *Mertensia* in North America // Ann. Missouri Bot. Gard. 1937. Vol. 24. P. 17–159.