

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДРОДА *ШАМАЕТИА* РОДА *SALIX* (*SALICACEAE*) ПО ДАННЫМ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

А.А. ПЕТРУК

MORPHOLOGY OF POLLEN GRAINS OF REPRESENTATIVES OF THE SUBGENUS *CHAMAETIA* OF THE GENUS *SALIX* (*SALICACEAE*) ACCORDING TO ELECTRON MICROSCOPY

A.A. PETRUK

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

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

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: pet.a@mail.ru

С помощью сканирующего электронного микроскопа проведено сравнительное изучение морфологии пыльцевых зерен у 25 видов рода *Salix* подрода *Chamaetia* из разных регионов Азиатской России. Приводятся данные по морфологии пыльцевых зерен подрода, которые использованы при решении вопросов систематики отдельных таксонов.

Ключевые слова: *Salix*, *Chamaetia*, пыльцевые зерна, сканирующий электронный микроскоп.

A comparative study of pollen grain morphology of 25 species of the genus *Salix* L., subgenus *Chamaetia* (Dumort.) Nasarov from different regions of Asian Russia was carried out with the use of scanning electron microscope. Data on pollen grain morphology of this subgenus, used when solving questions of systematics of certain taxa, are presented.

Key words: *Salix*, *Chamaetia*, pollen grain, scanning electron microscopy.

ВВЕДЕНИЕ

Подрод *Chamaetia* (Dumort.) Nasarov рода *Salix* L. представлен на территории Азиатской России 43 таксонами различного ранга. В основном это — кустарнички, реже кустарники, произрастающие в высокогорьях и северных широтах. Согласно системе рода *Salix*, предложенной А.К. Скворцовым (1968), подрод *Chamaetia* включает 5 секций: *Chamaetia* Dumort., *Glaucæ* Pax, *Myrtilloides* Koehne, *Myrtosalix* A. Kerner, *Retusæ* A. Kerner. Взгляд исследователей на объем секций, положение таксонов внутри подрода носит традиционно дискуссионный характер, поскольку при разграничении секций используется комплекс признаков, не альтернативных друг другу и имеющих разную таксономическую значимость.

Палинологический анализ, наряду с традиционными методами, является одним из методов сравнительной морфологии растений, позволяющих вносить новые коррективы в спорные вопросы систематики растений. Исследованию морфологии пыльцевых зерен (п.з.) у представителей рода *Salix* посвящены работы С. Rich (1960), Л.А. Куприяновой (1965), J. Rowley и G. Erdtman (1967), А.И. Мячиной

и др. (1971), Р. Nair (1973), Т.Г. Суровой (1975), Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (Куприянова, Алешина, 1978), А.А. Афолина (1997, 1998) и др. В целом, авторы отмечают, что пыльца видов рода *Salix* характеризуется простой, сетчатой, равноячеистой или разноячеистой скульптурой экзины. Л.А. Куприянова (1965) выделила палиногруппу *Salicales*, которая объединяет пыльцу семейства *Salicaceae*, с выделением в отдельное семейство рода *Populus* L. на основании наличия у представителей последнего сфероидальных п.з., в отличие от представителей *Salix* и *Chosenia* Nakai, имеющих эллипсоидальные п.з. По мнению Куприяновой (1965), трехбороздный тип апертурной являлся исходным для всей палиногруппы. Сведения о строении п.з. у представителей подрода *Chamaetia* известны для видов *S. polaris* и *S. glauca*, по результатам изучения их с помощью светового микроскопа (Куприянова, 1965). Также установлено, что виды, встречающиеся в приполярных областях, имеют мелкие п.з. Например, длина полярной оси п.з. *S. reticulata*, *S. arctica*, *S. nummularia* и *S. herbacea*

изменяется в пределах от 20 до 25 мкм (Куприянова, 1965). Наиболее крупные п.з. встречаются у видов, имеющих полиплоидное число хромосом, например, у *S. myrsinites* ($2n = 152$) с длиной полярной оси 33–36 мкм (Куприянова, 1965).

С целью внесения ясности в вопрос о систематическом положении отдельных таксонов и выявления новых диагностических признаков нами

было предпринято изучение п.з. у представителей подрода с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Так как менее всего был освещен вопрос именно о палиноморфологии подрода, использование СЭМ позволило значительно дополнить накопленные данные, полученные с помощью световой микроскопии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили образцы пыльников с пыльцевыми зернами, отобранные с гербарных экземпляров, хранящихся в Гербариях г. Новосибирска (Центральный сибирский ботанический сад СОРАН — NSK), г. Владивостока (Биолого-почвенный институт ДВО РАН — VLA), г. Томска (Томский государственный университет — ТК), г. Москвы (Главный ботанический сад РАН — МНА, Московский государственный университет — MW). Исследование микроморфологии пыльцевых зерен выполнено с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) модели Multiscan 200 GS,

LEO 420. В совокупности исследовано около 1000 пыльцевых зерен: в среднем 10, 60–100 для каждого вида с повторностью. Сухие пыльники с пыльцой крепились на металлический столик с помощью клея «Момент» и напылялись медью в вакуумной установке. Съемка проводилась при увеличении $\times 2000$; $\times 5000$, $\times 8000$, $\times 10\,000$ — для описания внешнего вида п.з., и при $\times 15\,000$, $\times 20\,000$, $\times 30\,000$, $\times 50\,000$ — для описания поверхности экзины. При описании морфологии п.з. использована терминология, принятая в работе Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1967).

Исследованные образцы

Salix alata Kar. et Kir. ex Stschegl. — Семипалатинская обл., Лепсинск. у., хр. Джунгарский Алатау, р. Карагайзы, альпийский дуг, 7 VII 1915, В. Сапожников (TK); *S. arctica* Pall. s.str. — Камчатка, сараи Авачинской сопки, бассейн р. Сухой, зона альп, 18 VII 1911, Перфильев (MW); *S. crassijulis* Trautv. — Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, о-в Верхотурова, 20 VII 1975, С.С. Харкевич (VLA); *S. glauca* L. — Красноярский край, хр. Кузнецкий Алатау, г. Каным, альпийский дуг, 7 VI 1965, Ю.П. Хлонов (NSK); Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, Кузнецкий Алатау, истоки р. Амзас, г. Большой Зуб, на курумнике, № 238, 30 VI 1985, Н. Фризен (NSK); *S. reptans* Rupr. — Камчатская обл., Елизовский р-н, юго-восток п-ова Камчатка, 500 м над ур. м., пояс зарослей ольховника, северо-западное подножье Вилучинской сопки, лавовый поток у р. Большой Саранной, 5 VIII 1991, В.В. Якубов (VLA); *S. sphe-nophylla* A.K. Skvortsov — Становое нагорье, хр. Верхне-Ангарский, р. Анамакит, в гольцовом поясе, выс. 1900 м, в мохово-лишайниковой тундре на каменистом плато, 13 VII 1963, Ю.Н. Петрович (NSK); *S. reticulata* L. — Восточный Саян, Кitoйские Альпы, р. Саган-Сайр, близ домов, в лесном поясе, в лиственничнике, во мху (*Tomenthypnum*), № 205, 20 VI 1958, Л.И. Малышев (NSK); *S. vestita* Purch — Баргузинский хр., верх. теч. р. Томпуды, в гольцовом поясе, 1900 м над ур. м., на влажном скалистом склоне, 22 VII 1966, Л.И. Малышев, Е. Титов (NSK); *S. berberifolia* Pall. — Становое нагорье, хр. Удокан, верховье р. Килггарис, вершина горы, расщелина скал, 30 VII 1965, Н. С. Водопьянова (NSK); *S. chamissonis* Andersson — Камчатская обл., Кроноцкий заповедник, зап. склон г. Кроноцкая, разнотравный ольховник с альпийскими луговинами на мысе со снежником в долине ручья, 1-го ниже с. Исток, луговина, № 312-7, 3 VIII 1982, В. Куваев, М. Жуков (MW); Курильские о-ва, о-в Кумшур, долина р. Веснянка, 6 км. сев.-вост. пос. Байково, у снежника, 15 VII 1978, В. Ю. Баркалов (VLA); *S. erythrocarpa* Kom. — Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, перевал Ватына, на снеговом хребте, ок. 700 м над ур. моря, 12 VII 1976, В.Ю. Баркалов, А. Смирнов (VLA); *S. fimbriata* (A.K. Skvortsov) Czerep. — Становое нагорье, Баргузинский хр., р. Светлая, в гольцовом поясе, 1920 м над ур. м., на влажных скалах, № 112, 5 VII 1968, Л.И. Малышев, Е. Титов (NSK); *S. kamtschatica* (A.K. Skvortsov) Worosch. — Камчатская обл., Харгинский хр., альпийская зона, 17 VII 1961, Полянова (MW); *S. khokhrjakovii* A. K. Skvortsov — Магаданская обл., Омсукчанский р-н, 240 км трассы, сланцевая щебенка, 16 VI 1972, собр. и опр. А. П. Хохряков (МНА); *S. nummularia* Andersson — Таймырский автономный округ, р. Сындаско, на западном задернованном склоне, 20 VII 1979, Н.С. Водопьянова (NSK); *S. rectijulis* Ledeb ex Trautv. — Западный Саян, истоки р. Большой Он, в альпийском поясе, в лишайниковой тундре, № 475, 4 VII 1983, В.В. Зуев (NSK); *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. — Пutorана, оз. Някшингда, в гольцовом поясе, в мохово-лишайниковой тундре, на седловине, 750 м абс. выс., квадрат Q-46-44, 12

VII 1968, С. Андрулайтис (NSK); *S. nasarovii* A. K. Skvortsov — Восточный Саян, Китайские Альпы, пер. Оспинский, в гольцовом поясе, на сыром, полузадерненном, щебнистом, крутом склоне, № 226, 6 VII 1958, Л.И. Малышев (NSK); *S. rotundifolia* Trautv. — Магаданская обл., Колымское нагорье, верховье р. Ямы, южные склоны г. Плоской, 1620 м над ур. м., пояс горных тундр, у ручейка, кустарничковая тундра, 21 VII 1990, В.В. Якубов (VLA); *S. phlebophylla* Andersson — Еврейская автономная обл., Провиденский р-н, с. Урелики, кустарниково-моховая тундра, от дороги в аэропорт на оз. Истихед, 23 VI 1998, Н. И. Вакнер (VLA); *S. polaris* Wahlenb. — Красноярский край, оз. Дарима, д. Илюм, на подгольцовом поясе 760 м, на нивальной лужайке, известняки, квадрат R-47-102, № 2007, 10 VIII 1968, Н.С. Водопьянова, Ю.В. Петроченко (NSK); *S. turczaninowii* Laksch. — Западный Саян, водораздел р.р. Ак-Сук и Она, тундра, 2400 м над ур. м., 21 VII 1975, собр. Н.Н. Лащинский (NSK); Алтайский край, Онгудайский р-н, выс. 1927 м, с. ш. 51° 03' 20", в. д. 85° 40' 16", мохово-лишайниковая тундра с *Betula rotundifolia*, 28 VI 2006, И.Хан, Р. Штенгауэр, Н.К. Ковтонюк, Л. Ковтонюк (NSK); *S. alexii-skvortzovii* A.P. Khokhr. — Становое нагорье, хр. Удокан, г. Скользкий, в гольцовом поясе, выс. 1950 м, в моховой мочажине, № 109, 25 VI 1964, Л.И. Малышев, Ю.В. Петроченко (NSK); *S. fuscescens* Andersson — Камчатка (юг), Петропавловск-Камчатский, 14 VI 1921, Е. Hulten (TK); *S. myrtilloides* L. — Оз. Байкал, Чивыркуйский залив, Лебединое озеро Неудачного Выстрела, 18 VI 1954, Г.А. Пешкова (NSK).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С помощью СЭМ изучены п.з. у 25 видов из подрода *Chamaetia* рода *Salix* из разных районов Азиатской России. Отметим, что в основном гербарные коллекции по роду *Salix* представлены либо женскими особями, либо экземплярами без соцветий. По этой причине морфология п.з. была изучена только у части видов подрода *Chamaetia*.

При описании п.з. учтены следующие признаки:

- 1) размер п.з.: мелкие: 10–25 мкм дл. или средние: 26–35 мкм дл.;
- 2) форма п.з. (определяется отношением длины полярной оси к экваториальному диаметру (п.о./э.д.):
 - а) широкоэллипсоидальные: п.о./э.д.: от 1.1 до 1.5;
 - б) эллипсоидальные: п.о./э.д.: от 1.5 до 1.8;
 - в) узкоэллипсоидальные: п.о./э.д. более 1.8;
- 3) наличие или отсутствие поры: трехбороздно-поровые, трехбороздные п.з.;
- 4) форма полюса: округлая, усеченная, притупленная;
- 5) диаметр ячеек эскины: п.з. равноячеистые, разнаячеистые;
- 6) толщина стенок ячеек (от 0.3 до 0.8 мкм);
- 7) по отношению диаметра ячейки к толщине стенок ячейки (д./т.с.) выделяем: крупносетчатые п.з.: д./т.с. > 2.5; среднесетчатые п.з.: д./т.с. = 1.5–2.5; мелкосетчатые п.з.: д./т.с. ≤ 1;
- 8) скульптура поверхности эскины: сглаженная, с остро выступающими округлыми или образующими многогранник вершинами.

Полученные данные частично приведены в таблице и отражены на рисунке.

Пыльцевые зерна представителей подрода трёхборозднопоровые или, реже, трёхбороздные, от

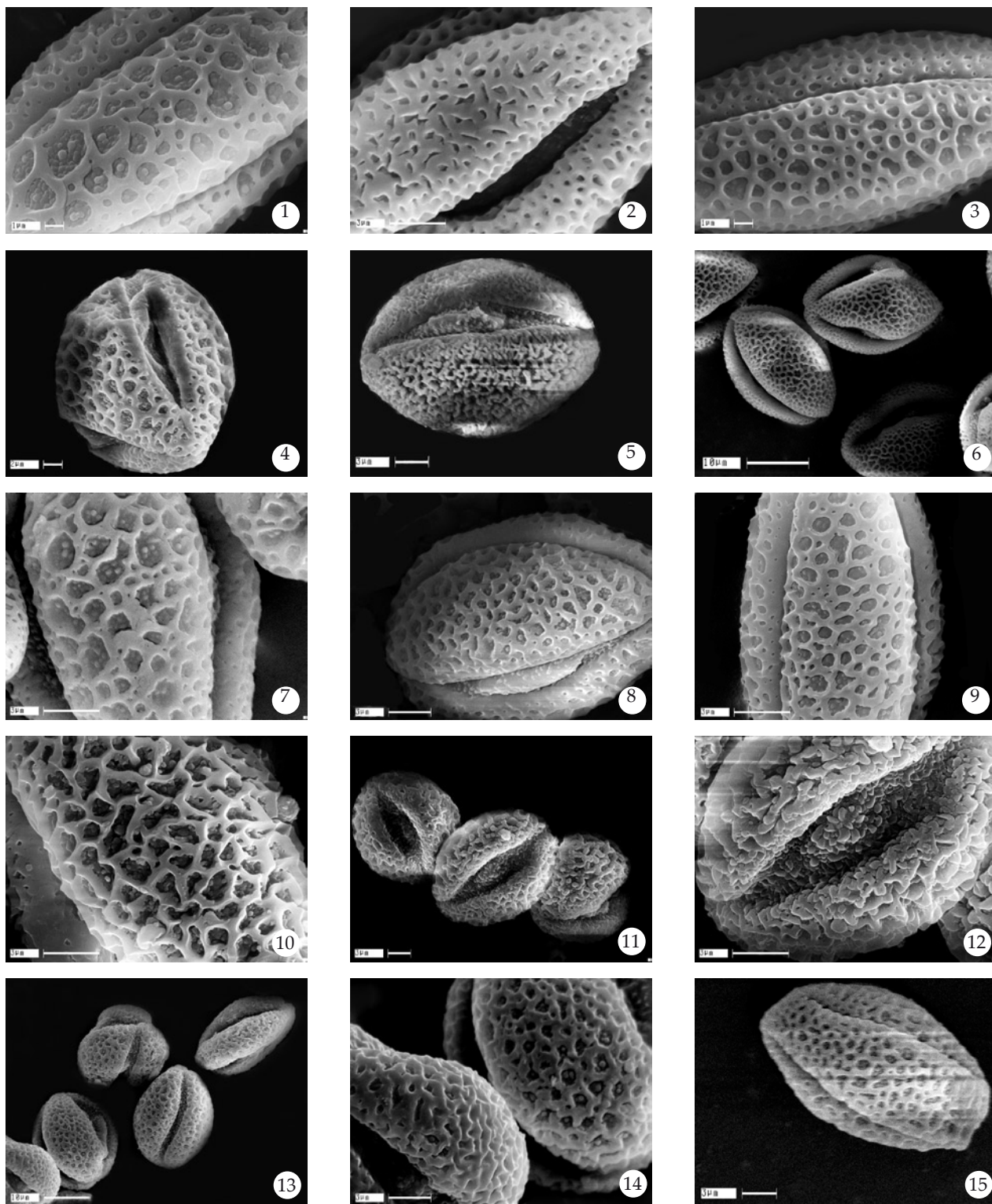
широкоэллипсоидальных до узкоэллипсоидальных, в очертании с полюса глубоко трехлопастные, с экватора — эллиптические, на полюсах округленные, притупленные или усеченные. Длина полярной оси (п.о.) варьирует от 15 до 34 мкм, длина экваториального диаметра (э.д.) варьирует от 10.5 до 19.5 мкм, п.о./э.д. от 1.1 до 2.2. Борозды экваториальные, удлиненные, 18.3–30.7 мкм дл., 0.75–3.75 мкм шир., мембрана борозд зернистая, почти гладкая или гладкая. Концы борозд заостренные. Изменения числа борозд не наблюдались. Эскина с выраженной сетчатой скульптурой. Сетка бывает равноячеистой и разнаячеистой, толстостенной или тонкостенной. Ячейки округлые, многоугольно-округлые, продолговатые, 0.3–3.0 мкм диам., толщина стенок ячеек 0.3–0.8 мкм, иногда стенки ячеек складчато-извилистые, неровные, часто незамкнутые; скульптура поверхности стенок сглаженная или с выступающими острыми, иногда округлыми вершинами или тонкими гребнями, образующими многогранник. Сетка эскины иногда заметно мельчает по направлению к полюсам и краям борозд. Стерженьковый слой в большинстве случаев хорошо виден, стерженьки сближенные, головки округлые. Пory, если имеются, покрыты мембраной, экваториальные, 3.0–8.8 мкм дл., 1.5–2.6 мкм шир., поверхность пор ровная или бугорчатая, зернистая. В материале встречались деформированные пыльцевые зерна, составляющие у большинства видов до 10% от общего количества.

Выявлено, что секция *Chamaetia*, представленная на территории Азиатской России двумя видами, оказалась разнородной по морфологии пыльцевых зерен. У *S. reticulata* L. (рисунок, 1) п.з. эллипсоидальные, эскина разнаячеистая, длина по-

Морфологические признаки пылевых зерен представителей подрода *Chamaetia* рода *Salix*

Виды	Размеры пылевых зерен, мкм			Ячейки экзины, мкм			Тип сетки экзины
	п.о.	э.д.	п.о./э.д.	диаметр	т. с.	д./т.с.	
sect. <i>Chamaetia</i>							
<i>S. reticulata</i>	23.2–24.7	13.5–15.0	1.7	2–3	0.4	5–7.5	разноячейстая равноячейстая
<i>S. vestita</i>	17.3–18.3	12.6–14.0	1.3–1.4	0.8–1	0.4	2–2.5	
sect. <i>Retusae</i>							
<i>S. rotundifolia</i>	24.3–25.0	15.1–15.9	1.6	0.3; 0.7	0.4/0.7	0.4–1	разноячейстая » » » равноячейстая
<i>S. phlebophylla</i>	33.5–34.0	14.5–15.0	2.3	0.6; 1	0.4	1.5; 2.5	
<i>S. polaris</i>	22.0–23.3	15.0–16.0	1.5	0.5; 1	0.5	1; 2	
<i>S. nasarovii</i>	21.0–21.5	14.0–14.4	1.5	2–3; 1.5	0.6	2.5; 3.3–5	
<i>S. turczaninowii</i>	19.3–20.5	12.0–12.6	1.6	2	0.7	2.9	равноячейстая
sect. <i>Myrtilloides</i>							
<i>S. myrtilloides</i>	24.5–25.5	15.1–17.4	1.7	1.4	0.4	3.5	разноячейстая »
<i>S. fuscescens</i>	19.7–21.0	10.6–11.4	1.8	0.6; 1	0.1	6; 10	
<i>S. alexii-skvortzovii</i>	25.8–26.5	17.5–18.2	1.5	1; 2	0.4	2.5; 5	тонкие гребни стенок образуют многогранный поверхность б.м. сложенная »
sect. <i>Glaucae</i>							
<i>S. glauca</i>	27.8–29.3	16.3–17.8	1.6–1.7	0.3; 1; 2	0.5	0.6; 2; 4	разноячейстая равноячейстая разноячейстая
<i>S. alataevica</i>	19.9–22.4	13.8–16.3	1.4	0.5–0.7	0.6	0.8–1.2	
<i>S. reptans</i>	23.3–23.9	16.2–16.7	1.4	0.3; 0.7; 0.9	0.4	0.8; 0.6; 2.3	» »
<i>S. arctica</i>	26.0–27.6	14.4–16.0	1.7–1.8	0.8; 1.6	0.6	0.3; 1.3	
<i>S. crassijulis</i>	21.5–22.0	19.5–20.5	1.1	0.5; 0.9	0.4	1.3; 2.3	»
<i>S. sphenophylla</i>	20.8–21.7	11.2–12.1	1.8–1.9	0.3; 1	0.4	0.8; 2.5	»
<i>S. nummularia</i>	19.3–20.4	12.5–13.5	1.5	0.7	0.6	1.2	равноячейстая
sect. <i>Myrtosalix</i>							
<i>S. khokhriakovii</i>	19.1–22.0	10.4–11.9	1.8	0.8	0.5	1.6	равноячейстая разноячейстая » » » тонкие гребни стенок образуют многогранный » поверхность б.м. сложенная » » равноячейстая разноячейстая » »
<i>S. erythrocarpa</i>	21.1–21.7	16.8–17.3	1.3	0.6; 1.0	0.5	1.2; 2	
<i>S. berberifolia</i>	24.2–24.8	16.1–16.8	1.5	0.5; 1.3	0.6	0.8; 2.2	
<i>S. fimbriata</i>	15.4–18.9	10.5–12.9	1.5	1; 2	0.5–0.7	1–4	
<i>S. kamtschatica</i>	17.9–18.5	14.2–14.7	1.3	0.8	0.8	1	
<i>S. saxatilis</i>	33.0–33.5	17.0–17.6	1.9	1; 2	0.6	1.7; 3.3	
<i>S. chamissonis</i>	28.0–28.5	15.0–15.7	1.8–1.9	0.6; 2	0.6	1; 3.3	
<i>S. rectijulis</i>	22.6–23.9	14.6–15.1	1.6	0.6; 1	0.5	1.2; 2	

Примечание: п.о. — полярная ось, э.д. — экваториальный диаметр, п.о./э.д. — отношение размеров полярной оси к экваториальному диаметру, т.с. — толщина стенки, д./т.с. — отношение размеров диаметра к толщине стенки.



Пыльцевые зерна представителей подрода *Chamaetia*. Секция *Chamaetia*. 1 — *S. reticulata* ($\times 20\,000$, 1 мкм). Секция *Retusae*. 2 — *S. rotundifolia* ($\times 20\,000$, 3 мкм) 3 — *S. phlebophylla* ($\times 20\,000$, 1 мкм). Секция *Glaucae*. 4 — *S. glauca* ($\times 10\,000$, 2 мкм); 5 — *S. alata* ($\times 10\,000$, 3 мкм); 6 — *S. reptans* (5×5000 , 10 мкм); 7 — *S. arctica* ($\times 20\,000$, 3 мкм); 8 — *S. crassijulis* ($\times 15\,000$, 3 мкм); 9 — *S. sphenophylla* ($\times 20\,000$, 3 мкм). Секция *Myrtosalex*. 10 — *S. saxatilis* ($\times 20\,000$, 3 мкм); 11, 12 — *S. kamtschatica* (11 — $\times 8000$, 3 мкм; 12 — $\times 20\,000$, 3 мкм); 13, 14 — *S. erythrocarpa* (13 — $\times 5000$, 10 мкм; 14 — $\times 15\,000$, 3 мкм); 15 — *S. nummularia* ($\times 10\,000$, 3 мкм)

лярной оси около 23.2 мкм, ячейки 2–3 мкм диам., острые вершины стенок не выступающие. В отличие от него, *S. vestita* Pursh. характеризуется широкоэллипсоидальными пыльцевыми зернами, длиной полярной оси около 17.3–18.3 мкм, ячейками 0.8–1.0 мкм диам., скульптурой стенок с четко выступающими, острыми вершинами. Морфологическая близость данных видов не вызывает сомнения, однако строение пыльцевых зерен скорее указывает на их отличия, подтверждая целесообразность отнесения их к разным подсекциям.

В секции *Retusae* обособленно по макро- и палиноморфологии (рисунок, 3) стоит *S. phlebophylla* Anderss., имеющий узкоэллипсоидальные п.з. с усеченным, притупленным полюсом, с полярной осью до 34 мкм дл. (самые крупные в секции), и отнесенный к ряду *Phlebophyllae* A.P. Khokhr.

S. nummularia Anderss. по ряду признаков (отсутствие гипогенных ксилоризомов, диморфизм побегов, общий габитус растений) нами исключен из секции *Retusae* и перенесен в секцию *Glaucæ*. От представителей секции *Retusae* он отличается и палиноморфологически (рисунок, 15): имеет мелкие трехбороздно-поровые п.з. с равноячейистой скульптурой экзины и ровной поверхностью пор.

В секции *Myrtilloides* п.з. крупные, с равноячейистой скульптурой и одновременно с отсутствием пор характерны для *S. myrtilloides* L., что обособляет его от видов *S. alexii-skvortzovii* A.P. Khokhr. и *S. fuscescens* Anderss. и подтверждает необходимость отнесения их к разным подсекциям.

Секция *Glaucæ* представлена (рисунок, 4–9) в основном эллипсоидальными и широкоэллипсоидальными трехбороздно-поровыми пыльцевыми зернами с равно- или равноячейистой сеткой.

В секции *Myrtosalix* наиболее близкородственные виды объединены в группы и по строению пыльцевых зерен. Виды, рассматриваемые нами в отдельной подсекции *Berberifoliae* A.A. Petruk (nom. provisor.): *S. berberifolia* Pall., *S. kamtschatica* (A.K. Skvortsov) Worosch. и *S. fimbriata* (A.K. Skvortsov) Czerep. имеют эллипсоидальные или широкоэллипсоидальные п.з., с п.о./э.д. около 1.5. Виды близких подсекций *Decidue* A.P. Khokhr. и *Rectijules* A.A. Petruk (nom. provisor.): *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *S. chamissonis* Anderss., *S. rectijulis* Ledeb. ex Trautv. имеют эллипсоидальные или узкоэллипсоидальные п.з., с п.о./э.д. более 1.5. Нужно отметить, что *S. khokhriakovii* выделяется в секции *Myrtosalix* и по макроморфологическим признакам в целом и по строению пыльцевых зерен (усеченный полюс, ячейки б. м. одинакового размера, округлые и продолговатые), и рассматривается в секции *Sempervirentes* A.P. Khokhr. (отнесен к ряду

Myrsinites (Hook.) Moss.). Обособлен и *S. erythrocarpa* Kom., который А.К. Скворцовым (1968) включен в секцию *Chamaetia*, В.А. Недолужко (1995) — в секцию *Myrtosalix*. Считаем, что по общей морфологии и морфологии пыльцевых зерен: п.о./э.д.: 1.25, в сочетании с разноячейистой и более сглаженной скульптурой экзины (рисунок, 13, 14), он ближе к секции *Myrtosalix* и рассматривается нами в отдельном ряду *Erythrocarpae* A.P. Khokhr. подсекции *Sempervirentes*.

Интерес представляют п.з., имеющие скульптуру поверхности стенок ячеек с резко выступающими острыми или несколько округлыми вершинами или тонкими гребнями (рисунок, 10), образующими многогранник, которые не были описаны у представителей изучаемого подрода. Считаем, что данный признак указывает на обособление видов внутри секций. Нами такие п.з. были выявлены у 6 видов из разных секций: *S. alataavica* Kar. et Kir. ex Stschegl., *S. vestita*, *S. kamtschatica*, *S. saxatilis*, *S. turczaninowii* Lakschewitz и *S. fuscescens*.

Самые мелкие п.з. (полярная ось менее 18 мкм дл.) среди представителей подрода встречаются у *S. vestita*, *S. kamtschatica* и *S. fimbriata*, они также имеют заметные поры в бороздах и разноячейистую скульптуру экзины. П.з. с равноячейистой экзиной характерны для одного или двух видов из каждой секции и выявлены у *S. alataavica*, *S. khokhriakovii*, *S. myrtilloides*, *S. nummularia* и *S. turczaninowii*. Очень крупные п.з., превышающие в длину 27 мкм, встречаются у *S. saxatilis*, *S. phlebophylla*, *S. arctica* Pall., *S. glauca* L. и *S. chamissonis*. Данные виды, согласно литературным данным (Числа хромосом..., 1993), также имеют полиплоидное число хромосом $2n = 76, 96, 100, 114, 120, 152$. Исключение составляют виды из секции *Retusae*: *S. phlebophylla* с набором хромосом $2n=38$ и длиной полярной оси п.з. около 34 мкм. С другой стороны, у *S. polaris* Wahlenb. ($2n = 76, 90, 100, 114$) длина полярной оси варьирует от 22 до 23.3 мкм; у *S. rotundifolia* Trautv. ($2n = 38, 114$) полярная ось около 24.5 мкм дл.

Как уже было отмечено, *S. kamtschatica* (рисунок, 11, 12) имеет мелкие п.з. (полярная ось менее 18 мкм дл.), что коррелирует с диплоидным числом хромосом $2n = 38$ (Пробатова, Соколовская, 1995). На основании изучения географии (вид является эндемиком п-ова Камчатка), макроморфологии и палиноморфологии, мы рассматриваем этот таксон как самостоятельный вид и тем самым присоединяемся к мнению В.Н. Ворошилова (1972) и Н.С. Пробатовой (2006). Нужно отметить, что род *Salix* имеет основное число хромосом $x = 19$. Числа хромосом у видов подрода *Chamaetia* могут быть $2n =$ от 38 до 200.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявлено значительное морфологическое разнообразие пыльцевых зерен в подроде *Chamaetia* рода *Salix*. Полученные новые палиноморфологические признаки могут быть использованы как дополнительные при решении спорных вопросов самостоятельности таксонов и систематического положения видов. Такие признаки, как размер и форма п.з., наличие или отсутствие пор могут быть использованы при подтверждении принадлежности видов к секциям и подсекциям; диаметр ячеек и толщина стенок ячеек, форма полюса — при отнесении видов к ряду. При этом важно учитывать весь ком-

плекс диагностических признаков. Уточнено место в системе двух видов: *S. nummularia* и *S. erythrocarpa*. Подтверждена самостоятельность *S. kamtschatica*. Наиболее ценны признаки строения п.з. на видовом уровне и на уровне ряда. Признаки п.з. не могут быть основными при выделении секций, подсекций, рядов.

Автор выражает глубокую признательность Я.Л. Лукьянову (Ин-т гидродинамики СО РАН) за помощь при работе на СЭМ, сотрудникам лаборатории систематики и флорогенетики ЦСБС СО РАН в освоении палиноморфологического метода.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Афонин А.А. Индивидуальная изменчивость длины пыльцевых зерен у ивы козьей в различных условиях произрастания // Вклад ученых и специалистов в национальную экономику. Брянск, 1997. С. 41–43.
- Афонин А.А. Влияние условий произрастания на изменчивость длины пыльцевых зерен ивы трехтычинковой // Экологическое образование в Брянской области: состояние и перспективы / Тез. докл. регион. науч.-метод. конф. Брянск, 1998. С. 5.
- Куприянова Л.А. Палинология сережкоцветных. М.-Л., 1965. 215 с.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л., 1967. 85 с.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Сем. *Salicaceae* // Пыльца двудольных растений Европейской части СССР. Л., 1978. С. 119–122.
- Мячина А.И., Казачихина Л.Л., Мамонтова И.Б., Калинина В.С. Атлас спор и пыльцы некоторых современных растений Дальнего Востока. Хабаровск, 1971. С. 24–27.
- Недолужко В.А. Род *Salix* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 190–212.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 85–88.
- Скворцов А.К. Ивы СССР. М., 1968. 264 с.
- Суrowa Т.Г. Электронно-микроскопическое исследование пыльцы и спор растений. М., 1975. С. 1–87.
- Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Moraceae* — *Zygophyllaceae* / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб., 1993. 430 с.
- Nair P.K. Pollen morphology and phylogenetic classification of primitive angiosperms // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., 1973. С. 59–64.
- Rich C. Die Pollenkörner der Salicaceen // Willdenowia. 1960. Bd. 2. H. 3. S. 402–409.
- Rowley J., Erdtman G. Sporoderm in *Populus* and *Salix* // Grana palynologica. 1967. Vol. 7. № 2–3. P. 517–567.