

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.948.2

DOI: 10.15372/RMAR20210301

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РЫЛЕЦ ВИДОВ РОДА *MERTENSIA* (BORAGINACEAE)

О.Д. Никифорова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; Nikiforovansk@yandex.ru

С помощью сканирующего электронного микроскопа изучены морфологические признаки рылец у 26 азиатских и североамериканских видов рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae). Отмечено, что в роде встречается 3 типа рылец: плоские, с углублением по центру; слабо или заметно двулопастные; шаровидные.

У большинства видов рода *Mertensia* папиллы имеют короткую, едва заметную ножку и лопастной или шаровидный колпачок. Данную форму папилл мы обозначили новым термином – “modified lageniform” (модифицированные бутылеобразные). Для двух видов подрода *Steenhammera* (Reichenb.) O.D. Nikif. характерны папиллы “vermiform” (червеобразные).

Форма папилл подтверждает ранее сделанный вывод о родстве североамериканского вида *M. virginica* (L.) G. Don fil. и алтайских эндемиков *M. bracteata* (Willd. ex Schult. et Roem.) R. Kam. и *M. meyeriana* Macbride. Показано, что *M. sibirica* стоит особняком в типовой подсекции секции *Mertensia*, но проявляет сходство с североамериканским видом *M. arizonica* Greene. У видов секции *Pterocarpeae* Popov ex O.D. Nikif. папиллы имеют уникальную форму: у них колпачки многолопастные с гладкой поверхностью, что подтверждает правомерность выделения их в самостоятельную секцию. *M. lanceolata* (Pursh) A. DC. и *M. longiflora* Greene (из секции *Alpinae* O.D. Nikif. имеют папиллы, отличающиеся от других видов секции.

Показано, что признаки папилл коррелируют с признаками секционного и подсекционного ранга и могут быть использованы в таксономии рода.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, род *Mertensia*, рыльца, папиллы.

Для цитирования: Никифорова О.Д. Таксономическая значимость морфологических признаков рылец видов рода *Mertensia* (Boraginaceae). *Раст. мир Азиатской России*. 2021;14(3):179-193. DOI 10.15372/RMAR20210301

ВВЕДЕНИЕ

Первое системное изучение рылец у видов из разных семейств цветковых растений провели Y. Heslop-Harrison, K.R. Shivanna (1977) и Y. Heslop-Harrison (1981). Особое внимание исследователи обратили на таксономическое разнообразие рылец у видов семейства *Boraginaceae* Juss., они отнесли их к типу “dry, papillate and that papilla are unicellular” – сокращенно “DPU”, что означает “[рыльца] сухие, с папиллами, папиллы одноклеточные”. Таким образом, с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) было установлено, что на поверхности рыльца отсутствуют клетки, выделяющие жидкие секреты, на ней расположены сопочковидные выросты, папиллы, имеющие разнообразную форму и одноклеточную структуру.

Полученные результаты активизировали исследование признаков рылец у видов из разных таксонов семейства *Boraginaceae*. Немецкие ботаники J. Grau и A. Schwab (1982) изучили рыльца у некоторых видов рода *Myosotis* s.l. (триба *Myosotideae* Reichenb.) и доказали их таксономическую

значимость для внутривидовой классификации. Позднее этот вывод подтвердили авторы статьи (Никифорова, Красников, 2020) на примере изучения рылец евразийских видов родов *Myosotis* s.str., а также родов *Exarrhena* R. Br., *Strophostoma* Turcz., *Trigonotis* Stev., относящихся к трибе *Myosotideae*.

Однако наиболее важный этап изучения рылец семейства *Boraginaceae* связан с исследованиями итальянских ботаников M. Bigazzi и F. Selvi (2000), которые проанализировали рыльца у 62 видов из 15 родов трибы *Boragineae*. Они первыми разработали классификацию и терминологию для описания форм папилл, подтвердили их одноклеточную структуру и доказали связь формы папилл с формой и размерами пыльцевых зерен.

Также следует отметить вклад ботаников в изучение рылец видов трибы *Lithospermeae* DC. С помощью СЭМ изучены рыльца южноафриканского рода *Lobostemon* Lehm. (Buys, 2001) и древнесредиземноморского рода *Onosma* L. (Mehravian et al., 2017), а также рыльца видов Азиатской части Рос-

сии (Nikiforova, 2020) из родов *Lithospermum* L., *Buglossoides* Moench, *Cerintho* L., *Echium* L., *Onosma* L.

Как видно из обзора, сведения о морфологии рылец видов рода *Mertensia* отсутствуют, в то время как его таксономическое положение в системе семейства Boraginaceae до сих пор остается спорным.

Во «Флоре СССР» М.Г. Попов (1953б) включил род *Mertensia* в подтрибу *Trigonotideae* Popov (descr. ross.) трибы *Lithospermeae*. В дальнейшем Н. Riedl (1968) узаконил подтрибу *Trigonotideae* Н. Riedl в качестве самостоятельной трибы. Молекулярно-генетические исследования, проведенные коллективом авторов, опровергли существующее мнение о родственных связях родов *Mertensia* и *Trigonotis* Stev. (Chason et al., 2016). Этот же вывод подтверждают ранее проведенные исследования эремов и формы гинобазиса М. Nazaire и L. Hufford (2012). По их данным, род *Mertensia* проявляет родство к роду *Asperugo* L., который по признакам формы чашечки и эремов К.З. Закиров выделил в монотипную самостоятельную трибу *Asperugeae* Zakirov ex Ovczinnikova (Zakirov, 1941; Ovczinnikova, 2007). Поэтому в своей классификации авторы род *Mertensia* вместе с азиатским родом *Anoplocaryum* Ledeb. включили в трибу *Asperugeae* подсемейства *Cynoglossoidae* Weigend., а род *Trigonotis* – в трибу *Myosotideae* Reichenb.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили гербарные коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE), Центрального сибирского ботанического сада (NSK, NS) и Южносибирского ботанического сада (ALTB).

С гербарных образцов брали сухие цветки, предварительно распаривали их в течение 10–15 мин в воде с температурой 90–95 °С. Затем их препарировали на предметном стекле, отделяя гинобазис со столбиком от других частей цветка. Столбик с рыльцем крепили на специальный столик для просмотра на сканирующем электронном микроскопе Hitachi TM-1000. Образцы видов с широким, например, евразийским типом ареала, изучали в 3–5-кратной повторности из разных географических пунктов. Длину столбика измеряли на световом микроскопе МБС-1, а также на фотографиях, полученных на микроскопе Hitachi TM-1000. Размеры рыльца (ширину и высоту) замеряли на фотографиях, полученных с помощью СЭМ. Более детальную форму папилл изучали на СЭМ Carl Zeiss EVO MA 10 с предварительным напылением золотом. Подробнее методика исследования рылец и папилл описана в работе О.Д. Никифоровой (Nikiforova, 2020).

Ниже процитированы гербарные этикетки исследованных образцов. В скобках указан акроним гербария, где хранится гербарный образец, а также номер штрих-кода (barcode). Оцифрованный гербарий зарегистрирован в базе данных и доступен в интернете на двух континентах: в Европе, в базе данных «Virtual Herbaria» (<http://herbarium.univie.ac.at/database/results.php?s=s&page=52>), и в Америке, на портале Jstor (<http://plants.jstor.org/>). Названия видов даны в соответствии с системой рода, предложенной автором (Никифорова, 2014). Порядковый номер образца соответствует номеру, указанному в таблице.

Исследованные образцы:

1. *M. virginica* (L.) G. Don fil. – [USA] Oxbov, east US 25, North Clay's Ferry Bridge 03 IV 1963. Coll. A. Vincent Guarino. (NS0039976); [USA] Wisconsin Grant County, 3 mi. SSE of Potosi. (T2N; R3W; NW ¼ of SE ¼, 17 V 1975. Theodore S. Cochran et al. No 6364 (NS0039977).

2. *M. bracteata* (Willd. ex Schult. et Roem.) R. Kam. (= *M. pallasii* (Ledeb.) G. Don fil. – [Россия, Алтайский край] Алтай, гора Синюха, близ Колыванска, 22 V 1909. П. Крылов (ALTB); [Россия, Алтайский край], Змеиногорский у. [езд], окрестности Колыванска, вост. склон, 20 VI 1925. Л. Березовская (ALTB).

3. *M. sibirica* (L.) G. Don fil. – [Красноярский край] Заполярье, р. Енисей, окр. г. Игарка, в лесном поясе на разнотравном лугу, 04 VII 1969, В. Парыгин, Л. Авилкина (NSK0084764); Иркутская обл., Тайшетский р-н, долина р. Бирюса, п [ос.] Соляная, лесной пояс, в сыром моховом березово-сосновом лесу, 04 VII 1979. № 387, Киселева, Малахова (NSK0084765).

4. *M. meyeriana* Macbride (= *M. popovii* Rubtz.) – [Республика Казахстан] Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, лиственничник на вершине восточного склона 4 км выше кордона, 17 V 1981, Н. Лашинский (NSK0084767); [Республика Казахстан] Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, южнее с. Пржевальского, хр. Саур, в 4 км от подножия горы Тас, альпийский разнотравно-злаковый луг, выс. 1100 м, северо-западный склон, 30 VI 2002, А. Королук, Е. Зибзеев (NSK0084766).

5. *M. arizonica* Greene s.l. – [USA] Utah, Sanpete County, 25 miles west of Ferron, along Skyline Drive on Wasatch Plateau subalpine meadeu, 10. 600 feet elevation flowers blue, 10 VIII 1984, T. Elias, R. Thorne, R. Benjamin (NS0039971); USA, Colorado, Black canyon of the Gunnison National Monument, Montrose Co, south rim, route from Gunnison River, common in Douglasfir, 02 VIII 1983, Hans Beck, Don Kennedy, 17046 (NS0039972).

6. *M. serrulata* (Turcz.) DC. – [Республика Бурятия] Становое нагорье, Икатский хр., пер. Верх. Икат, в истоке р. Караталы, 1900 м над ур. м., в сырой темной расщелине 23 VII 1965, М. Иванова, В. Алексеев, № 1435 (NSK0084770); [Республика Бурятия] Становое нагорье, хр. Южно-Муйский, р. Олня Восточная, приток р. Муя, в лесном поясе 1200 м над ур. м., каменные замшелые россыпи на склоне к реке, 07 VIII 1966, М. Иванова, О. Волчугов, № 1829 (NSK0084769).
7. *M. ciliata* (James) G. Don fil. – США, Колорадо, окр. г. Колорадо-Спрингс, Скалистые горы, восточный склон, дол. ручья Биер Крик, светлохвойный лес, 21 VI 1991, И.М. Красноборов, И.Ю. Коропачинский (NS0039970).
8. *M. tarbagataica* V. Fedtsch. – [Республика Казахстан] Семипалатинская обл., Маканчинский р-н, хр. Зап. Тарбагатай, верх. р. Акшокка, осыпи на оз. Кокколь, 18 VII 1980, В.А. Черемушкина (NSK0084768).
9. *M. paniculata* (Ait.) G. Don fil. s.l. – Canada, Ontario, Winisk, 55 degrees N, 85 degrees W, near tree Line, Hudson Bay Lowlands, west of James Bay, V 1964, Harry Lundsden. Herbarium COLO (Boulder), (NS0039980); США, Аляска, р-н юго-восточный Фэрбенлс, хр. Аляскинский, горы Рейнбоу, окр. оз. Саммит, ледник Гулькана, каньон, ивняки, 22 VIII 1989, И. Красноборов, И. Коропачинский (NS0039981).
10. *M. pilosa* (Cham.) G. Don fil. – [Дальний Восток] Prope Ajan, leg. Tilong (LE).
11. *M. franciscana* Heller – [USA] New Mexico, Catron CO, Mogollon mountains, along wilowgreek, T 10s R 17w approxelev, 8000 feet, 2283, 10 VII 1988, J.L. Gentrog, E. Jensen (LE).
12. *M. platyphylla* Heller – [USA] Washington, near flontesano Chehalis County, alt. 200 f., 03 VI 1898, A.A., E.S. Heller (LE).
13. *M. dahurica* (Pall. ex Sims) G. Don fil. – [Иркутская обл.] Западный Байкал, Малое море, мыс Отто-Хушун, кочкарный прибрежный луг, 04 VII 1986, № 1650, Л.И. Малышев. (NSK0084758); Монголия, оз. Хубсугул, южный берег, пос. Хатхыл, в лесном поясе, 1750 м, на остепненной опушке лиственничника, 30 VI 1972, № 89, Л.И. Малышев (NSK0084759).
14. *M. stylosa* (Fisch.) DC. – Иркутская обл., Тулунский р-н, долина р. Зима, в 22 км на северо-запад от пос. Белозиминск (точка 12), заросли ивы росистой и тополя у реки, 01 VII 1996, С. Казановский, (NSK0084761); Тувинская АССР отроги хр. Тумат-Тайга в системе хр. Обручева, дол. р. Улуг-О, выс. 2100, каменистое русло, 11 VII 1975, В. Ханминчун, Л. Шуляева (NSK0084760).
15. *M. pterocarpa* (Turcz.) Tatev. et Ohwi – Сахалинская обл., Курильский р-н, о-в Итуруп, гора Буревестник, альпийские лужайки, 13 VIII 1978, В. Старченко (NSK0084773).
16. *M. pubescens* (Roem. et Schult.) DC. (= *M. kamczatica* (Turcz.) DC.) – Магаданская обл., Эвенский р-н, Таватум, на берегу ручья, 27[?] 1973, Хохряков (NSK0084772); Камчатская обл., Елизовский р-н, с. Ганалы, Ганальский хр., вдоль ручья ниже снежника, 20 VIII 1977, В. Старченко, Н. Авдеев, С. Чумбалов (NSK0084771).
17. *M. rivularis* (Turcz.) DC. – Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, хр. Джугджур, долина р. Улкан, юго-юго-западный склон сопки, h 1287 м, восточнее горы Топко, 10 VIII 1977, Я.С. Харкевич, К.Е. Бобров (NS0039978); Нижне-Амурская обл., бассейн р. Май, VI 1953, Г. Федосеев (NS0039979).
18. *M. alpina* (Torr.) G. Don fil. – USA, Wyoming, Southeast of Laramia, 29 V 1903, Agnes Brebner (NS); USA, Wyoming, Laramia, Albany Co, Foothillo-sloup slopes, 06 VI 1903, Helen Symon (NS0039975).
19. *M. viridis* A. Nels. s.l. – [USA] Wyoming, Sheridan County, Duncan Mt., Big Horn Mts. On a meadow in the upper part of the subalpine zone, 14 VII 1978, No 1363, L. Malyshev (NSK0084763); [USA] Colorado, Boubder County, Green Lake 1, Boubder Watershet, tree-Limit, 11. 260 feet altitude, 24 VII 1964, B. Taylor (NS0039969).
20. *M. bakeri* Greene – [USA] Utah, Uinta mountains, Barren rock slope SE cirqua, 12 200 ft., 22 VII 1933, 5208, F.J. Hermann (LE).
21. *M. lanceolata* (Pursh) A. DC. – [USA] Colorado Near Long's Peak Inn, 12 VII 1917, G.E. Osterhout. No 5648 (NS0039973); США, Колорадо, окр. г. Колорадо-Спрингс, лес из дугласовой сосны по северному склону, 21 VI 1991, И.М. Красноборов, В.М. Ханминчун (NS0039974).
22. *M. longiflora* Greene – [USA] Oregon Grant CO, open ponderosa pine woods on ridge near Middl Fork of Canion creen, obaut 19 ml. southeast of Johh Day, 4700 fat., 7077, 03 VI 1953, A. Cronquist (LE).
23. *M. bella* Piper – [USA] Oregon, Lane CO, Cascade rahgl Horse pasture mountains teate, southest of Mekensie Bridge 3 ml. from Owl creek road, T 165, R. 16S, R. 6E, S. 32, Elen 4800 feet, 14 VI 1966, 2701, N.H. Holmgreen (LE).
24. *M. maritima* (L.) S.F. Gray – Мурманская обл., берег Баренцова моря, к востоку от пос. Териберка, на каменистом берегу, 30 VII 1956, Е. Победимова, О. Станицева, И. Дроздова (NSK0067774); Canada, Franklini district, Northest territories, Sachs Harbour 6 ml., W. of Sachs Harbour, Beach sand, 26 VII 1981, G.M. Gillett (LE).

25. *M. maritima* subsp. *czukotica* O.D. Nikif. – [Чукотский автономный округ] о-в Врангеля, бухта Сомнительная, галечниковая коса на берегу моря, 28 VIII 1970. Н.М. Литвинова, Е.А. Тихменев (NS0025225).

26. *M. simplicissima* Ledeb. (= *M. asiatica*) – Магаданская обл., Ольский р-н, окр. мыса Нью-Кля, побережье Охотского моря, 24 VII 2008, С.В. Овчинникова, И.В. Хан, Д.С. Лысенко, А. Овчинников (NSK0003921); Сахалинская обл., с. Симушир, берег моря, 08 VIII 1978, В. Старченко (NS0025226).

Ниже приведены результаты исследования морфологии рылец, особенности их поверхности и формы папилл азиатских и североамериканских видов из разных секций рода *Mertensia*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Mertensia* мы принимаем в более узком объеме по сравнению с системой М.Г. Попова (19536), т. е. без секций *Oreocharis* и *Mertensianthe* (Никифорова, 2014). Он является одним из немногих таксонов семейства Boraginaceae, виды которого встречаются в пределах двух континентов (Азии и Северной Америки), насчитывает около 45 видов из двух подродов и четырех секций, при этом в Азии произрастает 14, а в Северной Америке – более 30 видов.

Венчик у видов рода *Mertensia* четко разделен на трубку и отгиб, а в месте их перехода расположены сводики, исключением является североамериканский вид *M. bella*, у которого венчик без сводиков в зеве. Все венчики можно условно разделить на два типа: мезоморфный и брахиморфный – которые различаются формой, размерами и соотношением длины трубки и отгиба. Мезоморфный венчик крупный, 11–22(25) мм дл., с широкой и длинной трубкой, значительно превышающей чашечку, отгиб воронковидный, тычиночные нити и столбик длинные и выставляются из трубки венчика. Этот тип венчика встречается у большинства видов из разных секций. Брахиморфный венчик более мелкий, 8–10 мм дл., имеет короткую трубку, не превышающую длину чашечки, колесовидный отгиб, тычиночные нити редуцированы или очень короткие, пыльники и столбик спрятаны в трубке венчика. Данный тип венчика характерен только для видов подсекции *Alpinae* секции *Alpinae*.

Самый длинный столбик, до 20 мм дл., встречается у *M. virginica* и *M. dahurica*, а короткий столбик (3–4 мм дл.) характерен для видов подсекции *Alpinae*, *M. bella* и двух видов подрода *Steenhammera* (*M. maritima* и *M. maritima* supsp. *crucotica*). Размеры столбиков и форма рыльца исследованных видов приведены в таблице.

У видов рода *Mertensia* рыльце коричневатое, малозаметное. Размеры рыльца колеблются в пределах от 120–130 до 250–310 мкм шир. Наиболее крупные рыльца отмечены у *M. meyeriana*, а мелкие – у *M. virginica*, оба вида являются представителями типовой подсекции секции *Mertensia*.

У представителей рода *Mertensia* встречается 3 типа рылец:

– рыльце плоское или почти плоское, по центру имеется углубление разной степени выраженности, характерно для видов подсекции *Paniculatae* типовой секции (исключение – североамериканский вид *M. platyphylla*), а также для видов секции *Alpinae*;

– слабо или заметно двулопастное рыльце, встречается у видов подсекции *Ciliatae* типовой секции, а также в секции *Pterocarpeae*;

– полушаровидное рыльце, характерно для двух североамериканских видов: *M. bella* и *M. virginica*.

На поверхности рыльца расположены одноклеточные сосочкообразные структуры, которые называются папиллами. Признаки папилл являются наиболее важными в таксономии семейства Boraginaceae, их структура и морфология хорошо просматриваются с помощью СЭМ.

В отличие от типичной “lageniform”, характерной для видов трибы *Boragineae*, у видов рода *Mertensia* папиллы имеют короткую, едва заметную ножку, а верхняя часть, колпачок (“cap”) – вздутую лопастную, овальную или шаровидную форму. Таким образом, термин “lageniform”, использованный для описания папилл итальянскими ботаниками (Bigazzi, Selvi, 2000), не в полной мере соответствует “lageniform”, которая характерна для видов рода *Mertensia*. Поэтому мы уточняем термин “lageniform” и называем этот тип формы папилл “modified lageniform”, или модифицированный тип бутылкообразной формы. Данная форма папилл встречается у большинства видов рода. Исключением являются два вида подрода *Steenhammera*, у которых папиллы “vermiform” коротко червеобразные.

Ниже приводим описание морфологии папилл у изученных видов рода *Mertensia*.

Род *Mertensia* включает два подрода *Steenhammera* и типовой *Mertensia*, который, в свою очередь, разделен на четыре секции.

Sect. 1. *Mertensia*

Типовая секция *Mertensia* включает 22 вида, разделенные на 3 подсекции, которые легко отличаются жилкованием и опушением листьев, опушением чашечки, а также формой эремов. Изучены рыльца и папиллы у 14 видов.

Характеристика столбика и рыльца у видов рода *Mertensia*
Characteristics of the style and stigma in species of the genus *Mertensia*

Таксон	Длина столбика (мм)	Форма рыльца	Размеры рыльца шир./выс. (мкм)	Ареал
Subgen. 1. <i>Mertensia</i>. Sect. 1. <i>Mertensia</i>. Subsect. 1. <i>Mertensia</i>				
1. <i>M. virginica</i>	19–20	Полушаровидная с заметным углублением по центру	120–130/34–40	Североамериканский
2. <i>M. bracteata</i>	14–15	Слабо двулопастная, с заметным углублением по центру	180–190/65–70	Азиатский
3. <i>M. sibirica</i>	(11)14–17	Плоская, с небольшим углублением по центру	250–285/98.7–112.5	»
4. <i>M. meyeriana</i>	16–17	Почти плоская, с заметным углублением по центру	310/60–70	»
5. <i>M. arizonica</i>	9–10	Почти плоская, с заметным углублением по центру	170–177/50–56	Североамериканский
Subsect. 2. <i>Ciliatae</i> Macbr. ex O.D. Nikif.				
6. <i>M. serrulata</i>	11–12	Слабо двулопастная, с глубокой узкой бороздой по центру, которая делит рыльце на две лопасти	145–152.6/45–54.2	Азиатский
7. <i>M. ciliata</i>	15–16	Заметно двулопастная, с глубокой узкой бороздой по центру, которая делит рыльце на две лопасти	145–160/45–56.8	Североамериканский
8. <i>M. tarbagataica</i>	10–11	Почти плоская, с глубокой поперечной бороздой по центру, которая делит его на две лопасти	145–160/45–56.8	Азиатский
Subsect. 3. <i>Paniculatae</i> Macbr. ex O.D. Nikif.				
9. <i>M. paniculata</i>	(11)14–16	Плоская, с выраженным углублением по всей ширине	211–225/60–68.8(70)	Североамериканский
10. <i>M. pilosa</i>	15–15.5	Плоская, с выраженным углублением по центру	215–225/50–60	Азиатский
11. <i>M. franciscana</i>	10–15	Полушаровидная, с короткой бороздой по центру	175–180/75–80	Североамериканский
12. <i>M. platyphylla</i>	10–11	Почти полушаровидная с высокими боками и выраженным углублением по всей ширине	258–265/80–114	Североамериканский
13. <i>M. dahurica</i>	17–20	Плоская, с едва заметным углублением по центру	184.6–200/48–50	Азиатский
14. <i>M. stylosa</i>	12–14	Плоская, с едва заметным углублением по центру	175–220(235.6)/50–80(95)	»
Sect. 2. <i>Pterocarpeae</i> Popov ex O.D. Nikif.				
15. <i>M. pterocarpa</i>	13–14	Двулопастная, с глубокой поперечной бороздой по центру, лопасти полушаровидные	138–145(170)/44.1–47.5(60)	Восточно-азиатский
16. <i>M. pubescens</i>	13–16	Двулопастная, с глубокой поперечной бороздой по центру, лопасти полушаровидные	205.6–145(170)/77.6–47.5(60)	»
17. <i>M. rivularis</i>	13–14	Слабо двулопастная, с неглубокой поперечной бороздой по центру, лопасти слабо заметные	143.7–165.0/53.2–63.8	»
Sect. 3. <i>Alpinae</i> O.D. Nikif.				
18. <i>M. alpina</i>	3–4	Плоская, с едва заметным углублением по центру	162.5–200.0/37.5–50.0	Североамериканский
19. <i>M. viridis</i>	6.5–7	Плоская, с заметным углублением по центру, почти двулопастная	240/80	»
20. <i>M. bakeri</i>	8–9	Плоская, с углублением по центру	160–200/50–55	»
21. <i>M. lanceolata</i>	9–10	Плоская, с поперечным углублением по центру, слабо двулопастная	149–152/63.2–64	»
22. <i>M. longiflora</i>	13.5–14	Плоская, с углублением по центру	231.7–152.0/75.2	»
Sect. 4. <i>Neuranthia</i> Williams				
23. <i>M. bella</i>	4	Шаровидная, без углубления по центру	112.5–125.6/52.5–86.4	»
Subgen. 2. <i>Steenhammera</i> (Reichenb.) O.D. Nikif.				
24. <i>M. maritima</i>	3–4	Плоская, с заметным углублением по центру	140–182.2/(46.5)61.5–64.0	Циркум-полярный
25. <i>M. maritima</i> subsp. <i>czukotica</i>	2.5–3	Плоская и слабо лопастная, с заметным углублением по центру	147.0–168.8/61.5–79.3	Циркум-полярный
26. <i>M. simplicissima</i>	(7)8–10	Двулопастная, с заметным углублением по центру	136.8–160.0/50.5–50.8	Восточно-азиатский

Subject. 1. *Mertensia*

M. virginica – папиллы “modified lageniform”¹ рыхло посажены на поверхности рыльца, ножка широкая и короткая, переходящая в шаровидный колпачок (верхняя часть папиллы), 3.7–5.2 мкм шир., их поверхность почти гладкая, с мало заметными тяжами (рис. 1, 13–15).

M. bracteata (= *M. pallasii*) – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка короткая, но хорошо заметная, колпачок 4.7–6.8 мкм дл., 3.0–4.4 мкм шир., по краю (1)2–3-х глубоко лопастной, лопасти выпуклые, вторично разделены на мелкие лопасти, их поверхность крупнобугорчатая (см. рис. 1, 7–9).

M. meyeriana (= *M. popovii* Rubtz.) – папиллы рыхло посажены на поверхности рыльца, ножка широкая и короткая, полушаровидный колпачок с цельными или коротко-лопастными краями, 6.0–9.0 мкм шир., их поверхность морщинистая (см. рис. 1, 4–6).

M. sibirica – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, крупные, 12–14 мкм дл., 7.3–13 мкм шир., ножка очень короткая и широкая, колпачок (1)2–3-лопастной, лопасти выпуклые, их поверхность мелко- и короткобороздчатая и редкобугорчатая (см. рис. 1, 1–3).

M. arizonica – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка короткая и широкая, колпачок (1)2–3-лопастной, 6.3–7.0 мкм дл., 3.6–4.2 мкм шир., их поверхность редко крупнобугорчатая (см. рис. 1, 10–12).

Примечание. Североамериканский приатлантический вид *M. virginica* по форме папилл и их редкому расположению на поверхности рыльца стоит особняком в подсекции, но наиболее близок алтайскому эндемику *M. meyeriana*, что подтверждает ранее сделанный вывод о родственных связях этих видов (Никифорова, 2019). По форме и расположению папилл на рыльце *M. bracteata* занимает промежуточное положение между *M. meyeriana* и *M. sibirica*. Выявлено, что по форме папилл азиатский вид *M. sibirica* не проявляет близкого родства с *M. meyeriana*, как мы предполагали ранее (Никифорова, 2014, 2019), но подтверждается вывод о его родстве с североамериканским видом *M. arizonica*.

Subsect. 2. *Ciliatae* Macbr. ex O.D. Nikif.

M. serrulata – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка короткая и широкая, верхняя часть округло (2)3–4-лопастная, 5.5–

6.5 мкм дл., 5.5–6.0 мкм шир., их поверхность редко крупнобугорчатая (рис. 2, 1–3).

M. ciliata – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка короткая и широкая, верхняя часть округло 2–3(4)-лопастная, 5.0–6.0 мкм дл., 5.0–5.5 мкм шир., их поверхность редко крупнобугорчатая (см. рис. 2, 4–6).

M. tarbagataica – папиллы б.м. рыхло посажены на поверхности рыльца, ножка короткая и широкая, верхняя часть округло 2–4-лопастная, 7.5–8.8 мкм дл., их поверхность редко крупнобугорчатая (см. рис. 2, 7–9).

Примечание. Сравнительно-морфологический анализ рылец показал, что у всех видов подсекции *Ciliatae* рыльца слегка двулопастные или выражено двулопастные, с глубокой узкой поперечной бороздой по центру, которая делит рыльце на две лопасти, что отличает их от других видов типовой секции.

Более ранние исследования признаков чашечки, формы эремов и опушения листьев эндемика Байкальской Сибири *M. serrulata* и североамериканского вида *M. ciliata* позволили сделать вывод о родстве видов, обитающих на разных континентах (Никифорова, 2011а). Исследования рылец и папилл подтверждают данный вывод и дают основание сделать заключение о корреляции микропризнаков рыльца и папилл с макропризнаками формы и опушения чашечки, листьев и эремов.

Subsect. 3. *Paniculatae* Macbr. ex O.D. Nikif.

Подсекция включает восемь видов, из них рыльца изучены у шести. Если первые две подсекции включают голые, неопушенные растения, то для видов подсекции *Paniculatae* характерны густо опушенные растения.

M. paniculata – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка очень короткая и широкая, верхняя часть (2)4–5-лопастная, 7.2–9.0 мкм дл., 5.0–6.8 мкм шир., лопасти округло-выпуклые, их поверхность редкобугорчатая (рис. 3, 1–3).

M. franciscana – папиллы б.м. рыхло посажены на поверхности рыльца, ножка очень короткая и широкая, верхняя часть (2)4–5-лопастная, 6.3–7.5 мкм дл., 3.5–6.0 мкм шир., лопасти округло-выпуклые, их поверхность редкобугорчатая.

M. pilosa – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка очень короткая и широкая, верхняя часть 2–4-лопастная, 7.5–8.75 мкм дл., 5.0–7.5 мкм шир., лопасти округло-выпуклые, их поверхность редкобугорчатая.

¹ Далее мы исключаем из описаний тип формы папилл “modified lageniform”, характерный для остальных видов рода *Mertensia*, кроме двух видов подрода *Steenhammera*.

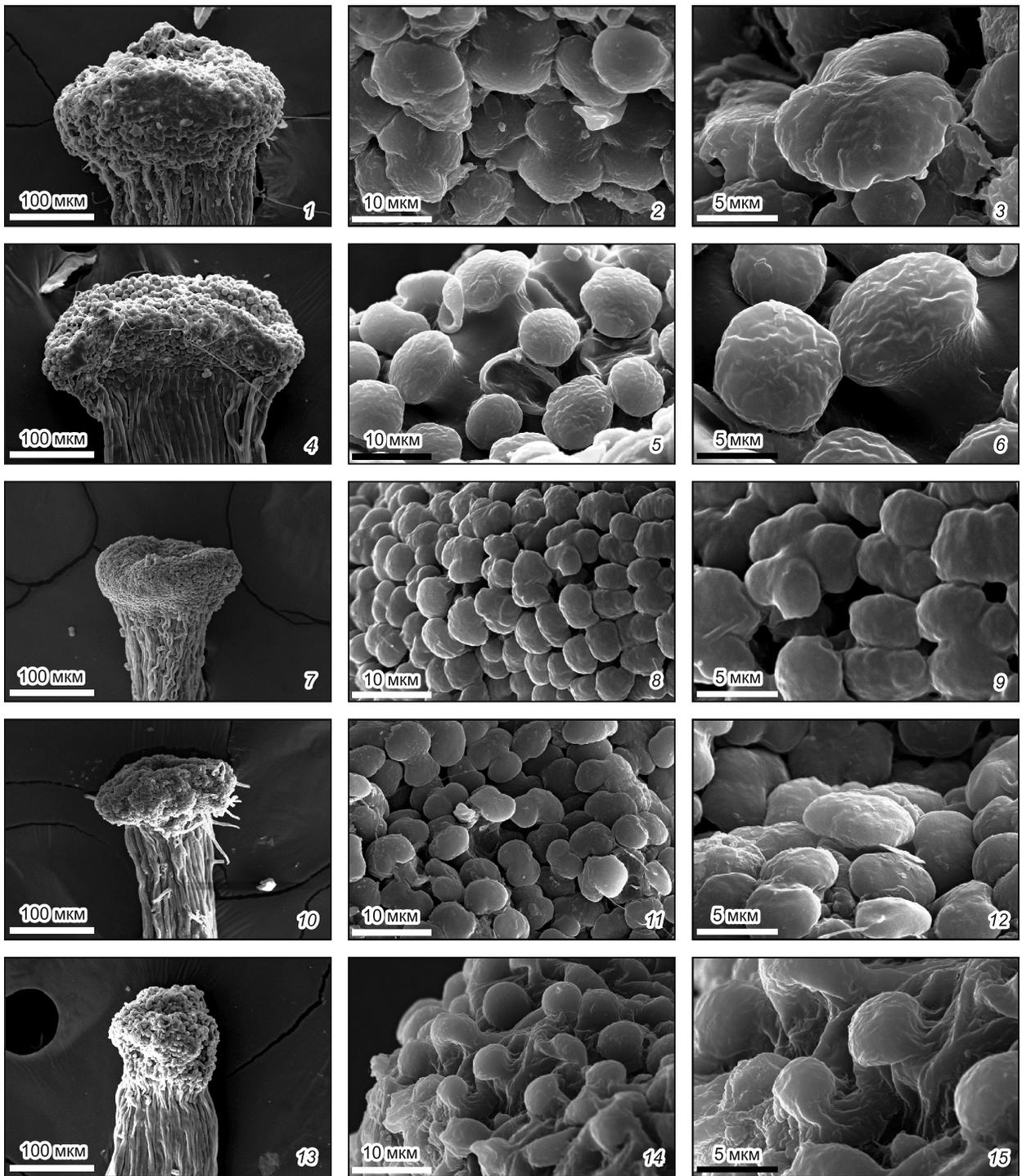


Рис. 1. Форма рылец и папилл у видов типовой подсекции рода *Mertensia*.

1, 4, 7, 10, 13 – форма рыльца; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 15 – форма папилл; 1–3 – *M. sibirica*; 4–6 – *M. meyeriana*; 7–9 – *M. bracteata*; 10–12 – *M. arizonica*; 13–15 – *M. virginica*.

Fig. 1. Shapes of stigmas and papillae in the species of type subsection of the genus *Mertensia*.

1, 4, 7, 10, 13 – shapes of stigmas; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 15 – shapes of papillae; 1–3 – *M. sibirica*; 4–6 – *M. meyeriana*; 7–9 – *M. bracteata*; 10–12 – *M. arizonica*; 13–15 – *M. virginica*.

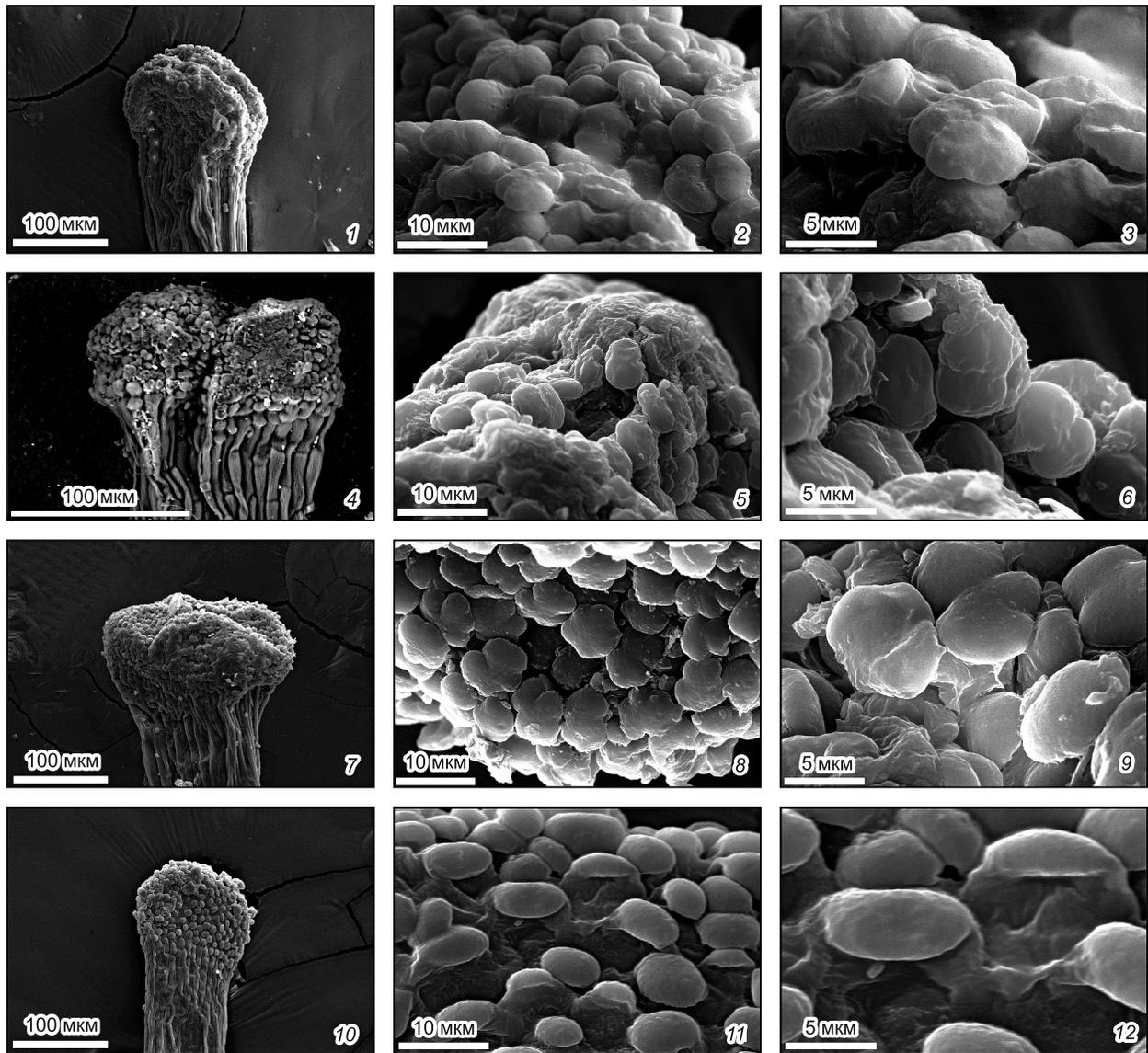


Рис. 2. Форма рылец и папилл у видов подсекции *Ciliatae* и *Mertensia bella*.

1, 4, 7, 10 – форма рыльца; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 – форма папилл; 1–3 – *M. serrulata*; 4–6 – *M. ciliata*; 7–9 – *M. tarbagataica*; 10–12 – *M. bella*.

Fig. 2. Shapes of stigmas and papillae in the species of subsection *Ciliatae* and *Mertensia bella*.

1, 4, 7, 10 – shapes of stigmas; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 – shapes of papillae; 1–3 – *M. serrulata*; 4–6 – *M. ciliata*; 7–9 – *M. tarbagataica*; 10–12 – *M. bella*.

M. platyphylla – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка очень короткая и широкая, верхняя часть 2–4(5)-лопастная, 7.5–8.5 мкм дл., 5.0–7.5 мкм шир., лопасти округло-выпуклые, их поверхность редкобугорчатая (см. рис. 3, 4–6).

M. dahurica – папиллы рыхло посажены на поверхности рыльца, с заметной широкой ножкой, верхняя часть шаровидная, 5.8–9.5 мкм дл., их поверхность редкобугорчатая (см. рис. 3, 7–9).

M. stylosa – папиллы рыхло посажены на поверхности рыльца, имеют заметную широкую ножку, верхняя часть представлена двумя типами папилл: слабо 2–3-лопастными и единичными шаровидными, (6.4)6.8–7.5 мкм дл., их поверхность редкобугорчатая (см. рис. 3, 10–12).

Примечание. У североамериканских видов подсекции *Paniculatae* папиллы 3–5 глубоко лопастные и плотно посажены на поверхности рыльца. У азиатских видов *M. dahurica* и *M. stylosa*

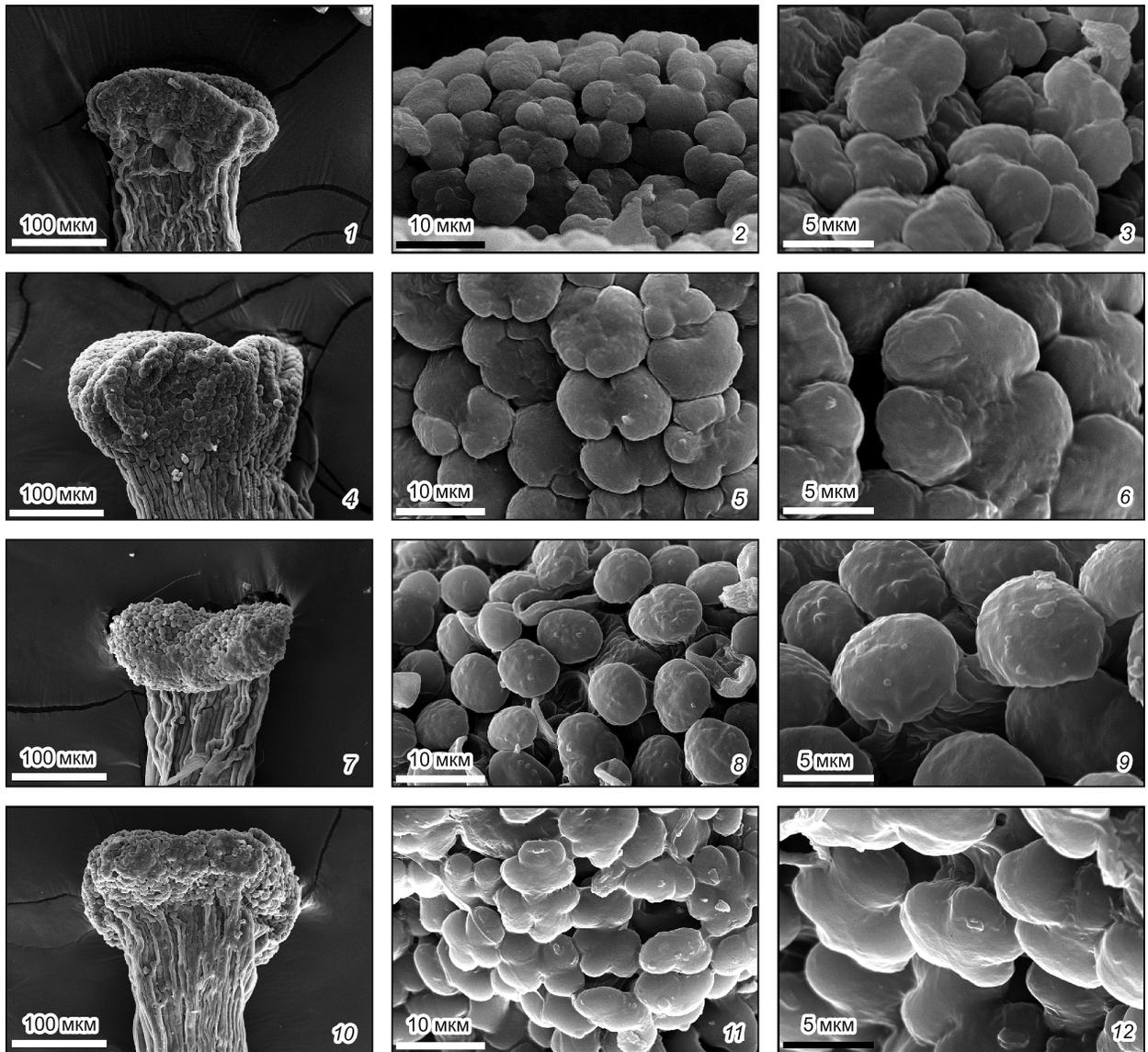


Рис. 3. Форма рылец и папилл у видов подсекции *Paniculatae* рода *Mertensia*.

1, 4, 7, 10 – форма рыльца; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 – форма папилл; 1–3 – *M. paniculata*; 4–6 – *M. platyphylla*; 7–9 – *M. dahurica*; 10–12 – *M. stylosa*.

Fig. 3. Shapes of stigmas and papillae in the species of subsection *Paniculatae* of genus *Mertensia*.

1, 4, 7, 10 – shapes of stigmas; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 – shapes of papillae; 1–3 – *M. paniculata*; 4–6 – *M. platyphylla*; 7–9 – *M. dahurica*; 10–12 – *M. stylosa*.

папиллы рыхло усажены на поверхности рыльца, колпачок шаровидный (*M. dahurica*) или слабо лопастной с примесью шаровидных (*M. stylosa*). Оказалось, что два близкородственных вида: лесостепной *M. dahurica* и высокогорный *M. stylosa* – заметно отличаются по форме папилл. Наличие у *M. stylosa* двух типов папилл: шаровидных, как у *M. dahurica*, и лопастных, как у американских видов подсекции *Paniculatae*, – по всей вероятности, указывает на гибридную природу вида.

Sect. 2. *Pterocarpae* Popov ex O.D. Nikif.

Обособленная секция в роде *Mertensia* включает три азиатских вида, из которых *M. pterocarpa* и *M. pubescens* являются близкородственными, у них сходная форма эремов (наличие широкого волнистого окрыления), у *M. rivularis* окрыление в форме крупных зубцов. Виды секции отличаются наличием широкояйцевидных листьев с дуговидным или параллельно-дуговидным жилкованием.

Изучены рыльца всех трех видов.

M. pterocarpa – папиллы плотно усажены на поверхности рыльца, с заметной широкой ножкой, верхняя часть 4–8-лопастная, 8–9(11) мкм дл., 6.0 мкм шир., их поверхность гладкая (рис. 4, 1–3).

M. pubescens (= *M. kamczatica*) – папиллы плотно усажены на поверхности рыльца, с заметной широкой ножкой, верхняя часть обычно 3–5-лопастная, реже двулопастная, 8–9(11) мкм дл., 5.6–0.9 мкм шир., их поверхность гладкая.

M. rivularis – папиллы плотно усажены на поверхности рыльца, с заметной широкой ножкой, верхняя часть 4–7-лопастная, 6.4–8.4 мкм дл., 5.6–7.0 мкм шир., их поверхность гладкая (см. рис. 4, 4–6).

Примечание. У всех видов секции *Pterocarpeae* рыльца с глубокой поперечной бороздой по центру, делящей его на две полушаровидные лопасти. У *M. rivularis* поперечная борозда менее

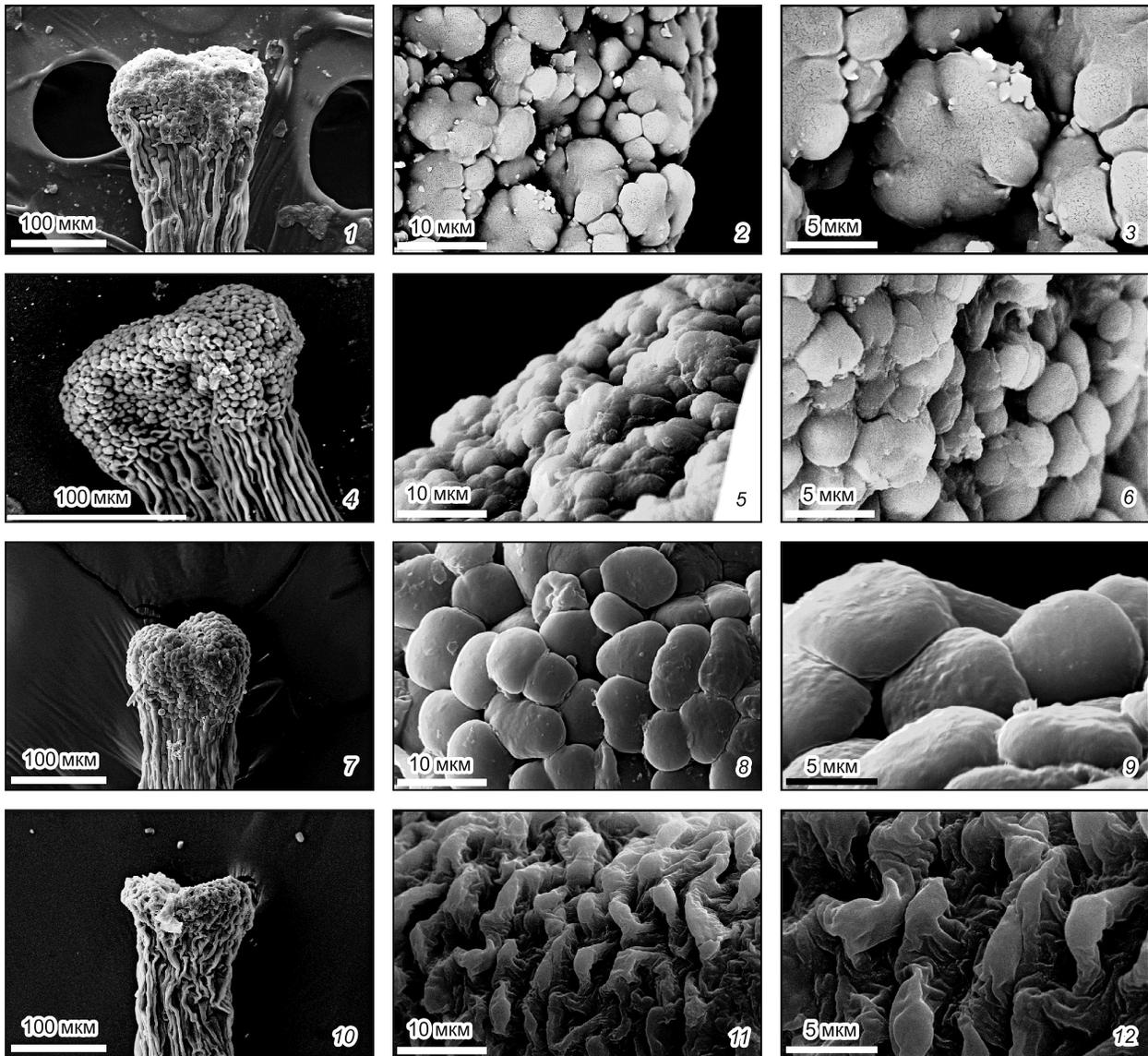


Рис. 4. Форма рылец и папилл у видов секции *Pterocarpeae* и подрода *Steenhammera* рода *Mertensia*.

1, 4, 7, 10 – форма рыльца; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 – форма папилл; 1–3 – *M. pterocarpa*; 4–6 – *M. rivularis*; 7–9 – *M. simplicissima*; 10–12 – *M. maritima*.

Fig. 4. Shapes of stigmas and papillae in the species of section *Pterocarpeae* and of subgenus *Steenhammera* of genus *Mertensia*.

1, 4, 7, 10 – shapes of stigmas; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 – shapes of papillae; 1–3 – *M. pterocarpa*; 4–6 – *M. rivularis*; 7–9 – *M. simplicissima*; 10–12 – *M. maritima*.

глубокая, а лопасти менее выраженные. Особая многолопастная форма папилл и их гладкая поверхность существенно отличают виды секции *Pterocarpae* и подтверждают их обособленное положение в системе рода *Mertensia*.

Sect. 3. *Alpinae* O.D. Nikif.

Секция включает около 13 видов, которые распространены только в Северной Америке. От видов других секций они отличаются ланцетными, линейными листьями с одной выраженной срединной жилкой. По типу венчика (мезоморфный, брахиморфный), опушению чашечки и длине трубки венчика секция разделена на 4 подсекции.

Subsect. 1. *Alpinae* Macbr. ex O.D. Nikif.

Подсекция включает три высокогорных вида с брахиморфным типом венчика. Изучены рыльца у типового вида подсекции – *M. alpina*, который широко распространен в альпийском поясе.

M. alpina – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка короткая и широкая, колпачок 3–5(6)-лопастной, 5.0–7.0 мкм дл., (3.5)4–6.0 мкм шир., округлой или овальной формы, его поверхность редкобугорчатая (рис. 5, 1–3).

Subsect. 2. *Virides* O.D. Nikif.

Подсекция включает четыре горных вида с мезоморфным типом венчика.

M. viridis – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, ножка короткая и широкая, колпачок (2)3–5-лопастной, с заметными лопастями или без них, 6.0–9.0 мкм дл., (3)4–5 мкм шир., их поверхность слабо- и редкобугорчатая (рис. 5, 7–9).

M. bakeri – папиллы неплотно посажены на поверхности рыльца, ножка короткая и широкая, колпачок (2)3–6-лопастной, 4.5–7.0 мкм дл., 4.7–7.0 мкм шир., его поверхность слабо- и редкобугорчатая (рис. 5, 4–6).

Subsect. 3. *Lanceolatae* Macbr. ex O.D. Nikif.

Подсекция включает три вида, из них *M. lanceolata* является широко распространенным полиморфным видом, включающим ряд морфолого-географических рас, самостоятельность которых оспаривается ботаниками.

M. lanceolata – папиллы рыхло посажены на поверхности рыльца, ножка широкая, колпачок обычно полушаровидный, иногда встречаются 2–3-слаболопастные колпачки, (3.8)5.0–7.0 мкм дл., 3.4–5.0 мкм шир., их поверхность гладкая (см. рис. 5, 13–15).

Subsect. 4. *Oblongifoliae* Macbr. ex O.D. Nikif.

Включает пять видов, у которых трубка венчика в 2–3 раза длиннее отгиба.

M. longiflora – папиллы рыхло посажены на поверхности рыльца, ножка короткая, колпачок

крупный, шаровидный или овальный, 7.0–10.4(12.0) мкм дл., 4.6–6.0 мкм шир., их поверхность гладкая с едва заметными бугорками (см. рис. 4, 10–12).

Примечание. Большинство видов секции *Alpinae* имеют плоское, с едва заметным углублением по центру, рыльце. Исключением является рыльце *M. lanceolata*, оно плоское, с поперечным углублением по центру, которое разделяет его на две слабо выраженные лопасти.

Сходная форма рылец и папилл у *M. alpina*, *M. viridis*, *M. bakeri* (папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, колпачок имеет лопастную форму) указывает на их родство, хотя у них разный тип венчика и в системе они распределены в разные подсекции.

Форма рылец и папилл *M. lanceolata* и *M. longiflora* показывает обособленное положение этих видов в секции *Alpinae*: папиллы рыхло посажены на поверхности, а колпачок большей части папилл имеет шаровидную или овальную форму, а не лопастную, как у других видов.

Sect. 4. *Neuranthia* Williams

Редкий североамериканский вид *M. bella* является единственным видом в роде, имеющим венчик без сводиков в зеве.

M. bella – папиллы рыхло посажены на поверхности рыльца, с короткой ножкой, шаровидные или овальные, 6.0–8.0 мкм дл., 3.8–6.0 мкм шир., их поверхность редкобугорчатая (см. рис. 2, 10–12).

Примечание. Особая форма рылец и папилл (шаровидные, без углубления по центру, шаровидная форма колпачка) доказывает правомерность выделения *M. bella* в самостоятельную секцию.

Subgen. 2. *Steenhammera* (Reichenb.) O.D. Nikif.

Подрод включает три вида, которые обитают по берегам морей Северного Ледовитого и Тихого океанов. *M. maritima* и *M. maritima* subsp. *czukotica* являются циркумполярными видами, а *M. simplicissima* (= *M. asiatica*) – восточноазиатским видом (Никифорова, 2011б).

M. maritima – папиллы б.м. рыхло посажены на поверхности рыльца, коротко червеобразные (“vermiform”), между которыми встречаются округло-овальные, папиллы 6.4–10.2 мкм дл., (2.6)5.2–7.0 мкм шир., их поверхность мелкоскладчатая и бугорчатая (см. рис. 4, 10–12).

M. maritima subsp. *czukotica* – папиллы б.м. плотно посажены на поверхности рыльца, коротко червеобразные, 10.0–16.0(24.5) мкм дл., (1.8)4.8–8.0 мкм шир., соединяясь, в некоторых местах образуют ячеистую структуру, их поверхность мор-

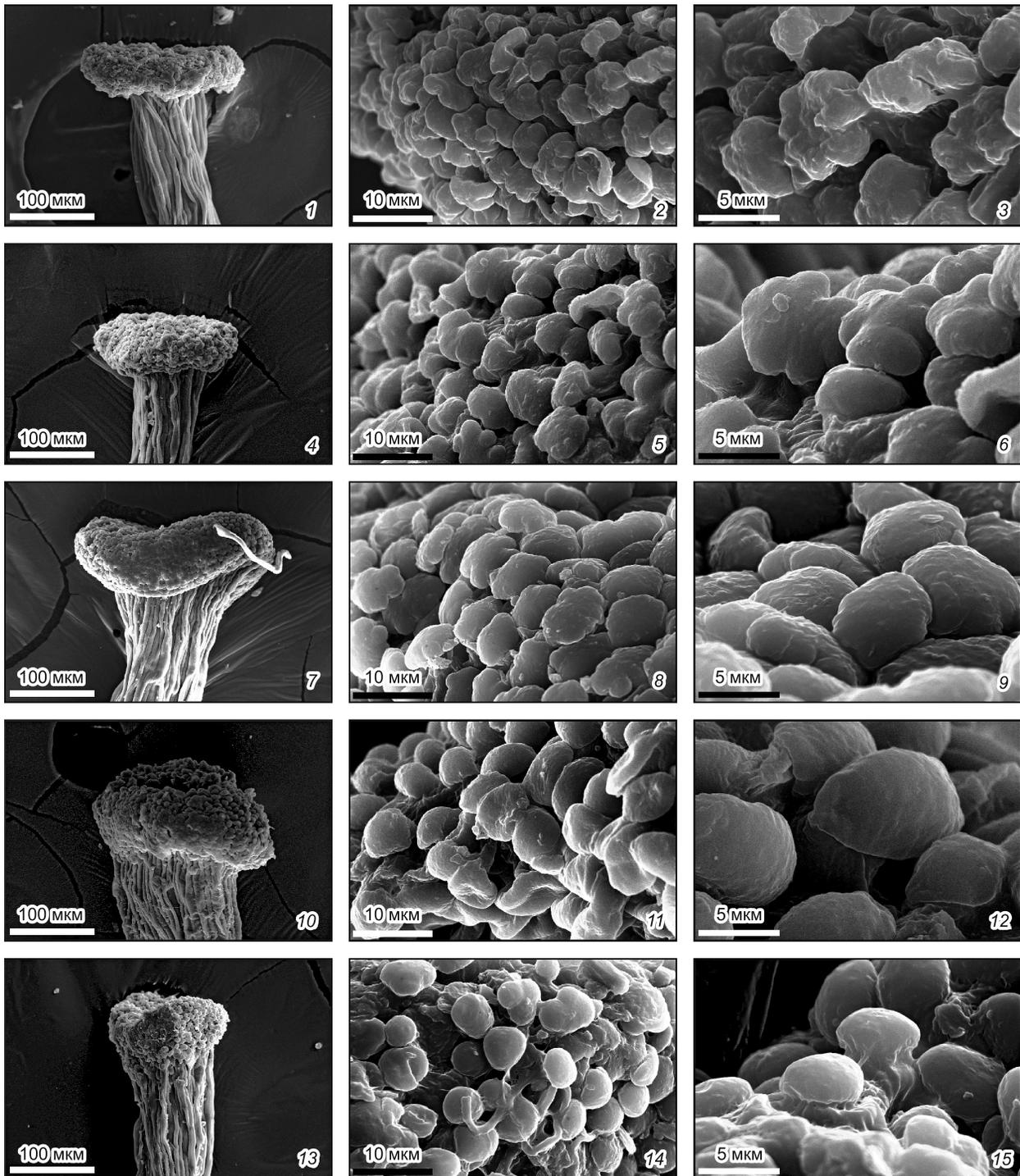


Рис. 5. Форма рылец и папилл у видов секции *Alpinae* рода *Mertensia*.

1, 4, 7, 10, 13 – форма рыльца; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 15 – форма папилл; 1-3 – *M. alpina*; 4-6 – *M. bakeri*; 7-9 – *M. viridis*; 10-12 – *M. longiflora*; 13-15 – *M. lanceolata*.

Fig. 5. Shapes of stigmas and papillae in the species of section *Alpinae* of the genus *Mertensia*.

1, 4, 7, 10, 13 – shapes of stigmas; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 15 – shapes of papillae; 1-3 – *M. alpina*; 4-6 – *M. bakeri*; 7-9 – *M. viridis*; 10-12 – *M. longiflora*; 13-15 – *M. lanceolata*.

щинистая, бугорчатая. Иногда между ними встречаются округло-овальные папиллы.

M. simplicissima – папиллы плотно посажены на поверхности рыльца, имеют модифицированный тип бутылкообразной формы (“modified lageniform”), ножка короткая, плосковатые, овальные или округло-овальные без лопастей по краю, 8.6–11.0 мкм дл., 4.6–8.0 мкм шир., их поверхность гладкая или с редкими и едва заметными морщинами (см. рис. 4, 7–9).

Примечание. Для изученных видов характерно плоское с заметным углублением по центру рыльце, которое разделено на две лопасти. Лопастности в наибольшей степени развиты у *M. simplicissima*, у двух других видов лопасти слабо выражены.

У *M. maritima* и *M. maritima* subsp. *czukotica* папиллы имеют червеобразную форму – “vermiform”. Этот термин введен нами (Nikiforova, 2020) для описания папилл некоторых родов трибы *Lithospermeae* DC. Выявлено, что у *M. maritima* папиллы коротко червеобразные (“vermiform”) с включениями папилл с широкой ножкой и округло-овальным колпачком, поверхность которого складчатая или морщинистая. У *M. simplicissima* папиллы имеют “modified lageniform”, с короткой ножкой и уникальной формой колпачка: он плоский, округло-овальный или округлый без лопастей по краю.

Особая форма рылец и папилл восточноазиатского вида *M. simplicissima* подтверждает его обособленность от циркумполярных видов подрода и видовую самостоятельность, рассмотренную нами ранее (Никифорова, 2011б).

ВЫВОДЫ

1. В роде *Mertensia* выявлено три типа формы рылец: 1) рыльца плоские или почти плоские, по центру в той или иной степени имеется углубление. Наиболее распространенный тип, встречается в разных секциях рода; 2) рыльца слабо или заметно двулопастные. Характерен для видов подсекции *Ciliatae* и подрода *Steenhammera*; 3) полушаровидные, без углубления по центру. Отмечен для североамериканских видов *M. bella* и *M. virginica*.

2. Для видов типового подрода рода *Mertensia* характерны папиллы “modified lageniform”, или модифицированный тип бутылкообразной формы. В отличие от типичной “lageniform”, характерной для видов трибы *Boragineae*, у видов подрода *Mertensia* папиллы имеют короткую, едва заметную ножку, а колпачок (верхняя часть папилл) – лопастную, шаровидную или шаровидно-овальную форму. Таким образом, термин “lageniform”, использованный итальянскими ботаниками (Vi-

gazzi, Selvi, 2000), не в полной мере подходит для описания формы папилл, характерной для видов рода *Mertensia*. Поэтому мы уточнили термин “lageniform” и назвали форму папилл “modified lageniform”.

3. У двух видов подрода *Steenhammera*: *M. maritima* и *M. maritima* subsp. *czukotica* – папиллы имеют коротко червеобразную форму – (“vermiform”), их поверхность складчатая или морщинистая. У *M. simplicissima* папиллы “modified lageniform”: колпачок плоский, округло-овальный, без лопастей по краю, с гладкой поверхностью.

4. Североамериканский приатлантический вид *M. virginica* по форме папилл и их редкому расположению на поверхности рыльца стоит особняком в типовой подсекции *Mertensia*, но наиболее близок алтайскому эндемику *M. meyeriana*.

5. Выявлено, что *M. sibirica* по форме папилл отличается от других азиатских видов подсекции *Mertensia* и не проявляет близкого родства с *M. meyeriana* (= *M. popovii*), как мы предполагали ранее (Никифорова, 2014). Сходная форма рылец и папилл *M. sibirica* и североамериканского вида *M. arizonica* подтверждает вывод о родственных связях этих видов.

6. Форма рылец и папилл у эндемика Байкальской Сибири *M. serrulata* и североамериканского вида *M. ciliata* сходны, что дает основание сделать предположение о корреляции признаков рыльца с признаками чашечки, формы эремов и опушением листьев.

7. У восточноазиатских видов секции *Pterocarpeae* рыльце с глубокой поперечной бороздой по центру, делящей его на две полушаровидные лопасти. У *M. rivularis* поперечная борозда менее глубокая, а лопасти менее выраженные. Папиллы имеют 4–8-многолопастные колпачки с гладкой поверхностью, что заметно отличает виды этой секции от других видов рода и подтверждает их обособленное положение в системе рода *Mertensia*.

8. Несмотря на наличие разного типа венчика (брахиморфного у *M. alpina* и мезоморфного у *M. viridis* и *M. bakeri*) у них сходная форма папилл, они плотно посажены на поверхности рыльца, колпачок лопастной формы. У *M. lanceolata* и *M. longiflora* папиллы редко посажены на поверхности, а колпачок имеет полушаровидную или шаровидную форму, что показывает отсутствие родства к другим видам секции *Alpinae*.

9. В роде *Mertensia* форма рыльца и папилл являются таксономическими признаками и могут служить маркерами для классификации рода, а также уточнения родственных отношений видов, произрастающих в Азии и Северной Америке.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту АААА-А17-117012610055-3. В статье использовался материал Биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН “Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS, NSK)”, УНУ № USU 440537.

Выражаю благодарность И.В. Еремину за помощь при микроскопических исследованиях и оформлении рисунков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Никифорова О.Д.** Байкальский эндемик *Mertensia serrulata* (Boraginaceae) и его родственные связи. *Раст. мир Азиатской России*. 2011a;(1):36-40. [Nikiforova O.D. Baical endemic *Mertensia serrulata* (Boraginaceae) and its relationships. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoy Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2011a;1:36-40. (in Russian)]
- Никифорова О.Д.** О видах секции *Steenhammera* (Reichenb.) A. Gray рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae). *Новости систематики высших растений*. 2011b;42:192-197. [Nikiforova O.D. On species of the *Mertensia* Roth section *Steenhammera* (Reichenb.) A. Gray genus *Mertensia* Roth (Boraginaceae). *Novosti Systematiki Vysshikh Rasteniy = News of the Taxonomy of Higher Plants*. 2011b;42:192-197. (in Russian)]
- Никифорова О.Д.** Система рода *Mertensia* (Boraginaceae). *Ботанический журнал*. 2014;99(7):794-810. [Nikiforova O.D. System of the genus *Mertensia* (Boraginaceae). *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2014;99(7):794-810. (in Russian)]
- Никифорова О.Д.** Родственные связи азиатских и североамериканских видов рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae). В: Ботанико-географические исследования. Камелинские чтения. Пермь, 2019: 128-131. [Nikiforova O.D. 2019. Family ties in Asian and North American species of the genus *Mertensia* (Boraginaceae). In: Botanical and geographical research. Kamelin readings. Perm, 2019;128-131. (in Russian)]
- Никифорова О.Д., Красников А.А.** Таксономическая значимость признаков рыльца видов рода *Myosotis* s. str. и родственных ему родов трибы *Myosotideae* (Boraginaceae). *Turczaninowia*. 2020.23(1):65-86. DOI 10.14258/turczaninowia.23.1.7. [Nikiforova O.D., Krasnikov A.A. Taxonomic significance of the stigma characters in species of the genus *Myosotis* s. str. and related genera of tribe *Myosotideae* (Boraginaceae). *Turczaninowia*. 2020;23(1):65-86. DOI 10.14258/turczaninowia.23.1.7. (in Russian)]
- Попов М.Г.** О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae) на основании сравнения американских и азиатских видов. *Ботанические материалы* (Ленинград). 1953a;15:248-266. [Popov M.G. De generis *Mertensiae* Roth (Boraginaceae) systemate et evolutione comparatis speciebus americanis et asiaticis adnotationes). *Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R.* 1953a;15:248-266. (in Russian)]
- Попов М.Г.** Сем. Бурачниковые – Boraginaceae G. Don. В: *Флора СССР*. 1953b;19:97-691. [Popov M.G. Boraginaceae. In: *Flora of the USSR*. 1953b;19:97-691. (in Russian)]
- Bigazzi M., Selvi F.** Stigma form and surface in the tribe *Boragineae* (Boraginaceae): micromorphological diversity, relationships with pollen, and systematic relevance. *Canadian Journal of Botany*. 2000;78(3): 388-408.
- Buys M.H.** The stigma and style of *Lobostemon* (Boraginaceae) and their systematic implications. *South African Journal of Botany*. 2001;67:47-52.
- Chacon J., Luebert F., Hilger H.H., Ovchinnikova S., Selvi F., Cecchi L., Gulliams C.M., Hasenstab-Lehman K., Sutory K., Simpson M.G., Weigend M.** The borage family (Boraginaceae s. str.): A revised infrafamilial classification based on new phylogenetic evidence, with emphasis on the placement of some enigmatic genera. *Taxon*. 2016;65(3):523-546. DOI: <http://dx.doi.org/10.12705/653.6>.
- Grau J., Schwab A.** Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis*. *Mitt. Bot. Staatssam. Munchen*. 1982;18:9-58.
- Heslop-Harrison Y., Shivanna K.R.** The receptive surface of the angiosperm stigma. *Ann. Bot. (London)*. 1977;41:1233-1258.
- Heslop-Harrison Y.** Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. *Nord. J. Bot.* 1981;1:401-420.
- Mehrabian A.-R., Arabameri M., Sadeghi S.** Stigma morphology in *Onosma* spp. (Boraginaceae) with emphasis on its systematics implication in Iran. *Bangladesh J. Bot.* 2017;46(4):1269-1276.
- Nikiforova O.D.** Taxonomical features of stigmas of tribe *Lithospermeae* DC. (Boraginaceae) species in Asiatic Russia. *International Conferences “Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept” 2020*. BIO Web of Conferences. 2020;24:00062. DOI 10.1051/bioconf/20202400062.
- Nazaire M., Hufford L.** A Broad Phylogenetic Analysis of Boraginaceae: Implications for the Relationships of *Mertensia*. *Systematic Botany*. 2012;37(3):758-783. DOI 10.1600/036364412X648715
- Ovchinnikova S.V.** Ultrasculptura of fruits in some genera of tribes *Eritrichieae* (subtribe *Eritrichiinae*) and *Trigonotideae* (Boraginaceae). *Bot. Zhurn.* 2007;92: 228-240.
- Riedl H.** Die neue Tribus *Trigonotideae* und das System der Boraginoideae. *Österr. Bot. Z.* 1968;115:291-321.
- Zakirov K.Z.** Materials for the flora of Zeravshan. Family Boraginaceae. *Trudy Uzbekskogo University*, Nov. ser. 28, 1941;15:1-26.

Информация об авторе:

Никифорова Ольга Дмитриевна – д-р биол. наук, вед. науч. сотрудник, лаборатория систематики сосудистых растений, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия)

ORCID iD: 0000-0001-7818-7061

e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

**TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF STIGMA MORPHOLOGY
FOR THE GENUS *MERTENSIA* (BORAGINACEAE)****O.D. Nikiforova**

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
101, Zolotodolinskaya str., Novosibirsk, 630090, Russia; Nikiforovansk@yandex.ru

Morphological characters of stigmas in 26 Asian and North American species of the genus *Mertensia* Roth (Boraginaceae) were studied using a scanning electron microscope. It is noted that there are 3 types of stigmas in the genus: flat, with a depression in the center; weakly or noticeably bi-lobed and spherical. In most species of the genus *Mertensia*, papillae have a short, barely noticeable stem and a lobed or spherical cap. We have designated this form of papillae with a new term – “modified lageniform” (modified bottle-shaped). For two species of the subgenus *Steenhammera* (Reichenb.) O.D. Nikif. characteristic papillae are “vermiform” (worm-like).

The shape of the papillae confirms the earlier conclusion about the relationship of the North American species *M. virginica* (L.) G. Don fil. and Altai endemics *M. bracteata* (Willd. ex Schult. et Roem.) R. Kam. and *M. meyeriana* Macbride. It is shown that *M. sibirica* stands alone in the type sub-section of the *Mertensia* section, but shows kinship to the North American species *M. arizonica* Greene.

In the species of the section *Pterocarpeae* Popov ex O.D. Nikif. papillae have a unique shape (4–8 multi-lobed deeply dissected caps with smooth surface), which confirms the validity of their inclusion in an separate section.

In the section *Alpinae* O.D. Nikif. the papillae shape of the of *M. lanceolata* and *M. longiflora* differs from the other studied species of the section.

It is shown that the features of papillae correlate with the features of the sectional and subsectional rank and can be used in the taxonomy of the genus.

Keywords: *Boraginaceae*, genera *Mertensia*, stigma, papillae.

For citation: **Nikiforova O.D.** Taxonomic significance of stigma morphology for the genus *Mertensia* (Boraginaceae). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2021;14(3):179-193. DOI 10.15372/RMAR20210301

Acknowledgements. *The work was carried out within the framework of the state task of the Central Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences under the project AAAA-A17-117012610055-3. The article used the material of the Bioresource collection of the CSBG SB RAS “Herbarium of Higher Vascular Plants, Lichens and Fungi (NS, NSK)”, No. USU 440537.*

I express my gratitude to I.V. Eremin for his help with microscopic studies and drawing design.

Автор info:

Olga D. Nikiforova, Dr. Sci. in Biology, Leading Researcher, Laboratory of Systematics Vascular Plant, Central Siberian Botanical Garden SB RAS (101, Zolotodolinskaya str., Novosibirsk, 630090, Russia)

ORCID iD: 0000-0001-7818-7061

e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликтов.

Conflict of interest. The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 01.04.2021

Принята к публикации / Accepted for publication 10.06.2021