

УДК 582.948.2:581.47(479.24)

Ультраскульптура поверхности плодов видов *Nonea* (Boraginaceae Juss.) флоры Азербайджана

В. Н. Каримов¹, И. Д. Илларионова²

¹ Институт Ботаники НАН Азербайджана, Бадамдарское шоссе-40, г. Баку, AZ1073, Республика Азербайджан.
E-mail: vuqar.karimov@socar.az; vuqarkerimov@mail.ru

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия.
E-mail: illarionova@binran.ru; ireneillar@yandex.ru

Ключевые слова: карпология, морфология, систематика Boraginaceae, ультраскульптура поверхности плода, флора Азербайджана.

Аннотация. Впервые проведено исследование поверхности плодов 18 видов рода *Nonea*, встречающихся в Азербайджане, и одного вида *Nonea* флоры России. Показано, что строение и ультраскульптура поверхности эремов имеют диагностическое значение на надвидовом и видовом уровнях и могут быть использованы для систематики рода *Nonea*. Эремы изученных видов различаются по размерам, форме, опушению, структуре поверхности и строению cicatricis. Признаки строения поверхности эремов подтвердили самостоятельность *N. bakuensis* Popov ex V. Karimov, *N. cyanocalyx* Popov ex V. Karimov и *N. flavescens* (C. A. Mey.) Fisch. et C. A. Mey. *N. bakuensis* отличается от близких видов *N. caspica*, *N. diffusa* и *N. melanocarpa* яйцевидной формой эремов и ультраструктурой поверхности (клетки с плоскими бугорками неправильной формы, расположенные плотно друг к другу). В группе видов *N. pulla* (L.) DC. вид *N. cyanocalyx* выделяется формой эремов (яйцевидные или яйцевидно-шаровидные с хорошо оттянутой верхушкой) и строением кольца cicatricis (высокое, морщинистое, по краю отчетливо зубчатое). Вид *N. flavescens* хорошо отличим от *N. lutea* и *N. setosa* выраженной ребристостью эремов, имеющих интенсивное опушение и мощное утолщение кольца cicatricis. Виды *N. diffusa* и *N. melanocarpa*, иногда рассматриваемые в качестве синонимов *N. caspica*, отличаются от последнего формой эремов, что показывает их неконспецифичность.

Ultrasculpture of the fruits surface of Azerbaijan *Nonea* species (Boraginaceae Juss.)

V. N. Karimov¹, I. D. Illarionova²

¹ Institute of botany of the National Academy of Sciences of Azerbaijan. 40, Badamdar highway, Baku-AZ1073, Azerbaijan

² Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2, Prof. Popov Str., Saint Petersburg, 197376, Russia

Keywords: Azerbaijan flora, carpology, morphology, systematics of Boraginaceae, ultrasculpture of fruits surface.

Summary. In this SEM study, surface of the fruits of 19 species of the genus *Nonea* was investigated for the first time. It was concluded that characters of fruit morphology have the diagnostic value at the specific and supraspecific level for the purposes of *Nonea* taxonomy. The nutlets of the species studied differ in size, shape, pubescence, surface structure and the structure of the basal ring. Features of the structure of the nutlets surface confirmed the independence of *N. bakuensis* Popov ex V. Karimov, *N. cyanocalyx* Popov ex V. Karimov, and *N. flavescens* (C. A. Mey.) Fisch. et C. A. Mey. *N. bakuensis* differs from the closely related species *N. caspica*, *N. diffusa*, and *N. melanocarpa* by the ovoid nutlets and ultrastructure of the surface (cells with flat tubercles located tightly to each other). In the group of

N. pulla (L.) DC., *N. cyanocalyx* is distinguished by the shape of the nutlets (ovoid or ovate-globose with a well-drawn apex) and the structure of the basal ring (high, wrinkled, distinctly serrate at the margin). *N. flavescens* is well distinguishable from *N. lutea* and *N. setosa* by having ribbed nutlets with intense pubescence and thick basal ring. *N. diffusa* and *N. melanocarpa*, sometimes considered as synonyms of *N. caspica*, differ from the latter by the form of the nutlets, which shows their non-conspecificity.

Введение

Род *Nonea* Medik. – один из самых больших в трибе *Boragineae* Rchb. (= *Anchuseae* W. D. J. Koch), насчитывающий около 30 видов, произрастающих в умеренной и субтропической зонах от Европы до Западной Азии и Северной Африки. Основными центрами разнообразия видов *Nonea* являются Понтийско-Кавказские и Ирано-Турано-Анатолийские высокогорья. Таксономически род *Nonea* разделяется на три секции и несколько рядов (Candolle, 1846; Popov, 1953; Selvi et al., 2002). Во «Флоре СССР» М. Г. Попов (Popov, 1953) приводит 7 новых рядов *Nonea*, выделенных на основании признаков строения цветков и плодов. К сожалению, эти ряды являются незаконно опубликованными и требуют валидации. В настоящее время внутриродовая классификация не отражает заметного разнообразия морфологического строения и хромосомных чисел. Как показали палинологические исследования, род *Nonea* является наиболее гетерогенным в трибе *Boragineae* и имеет пять типов строения пыльцевых зерен, не соответствующих секционному делению рода (Bigazzi, Selvi, 1998; Selvi et al., 2002). По форме рылец этот род также самый разнообразный в трибе и разделяется на 6 типов (Bigazzi, Selvi, 2000). Хромосомные числа видов *Nonea* варьируют от $x = 7$ до $x = 10$ и даже $x = 15$ (Grau, 1971; Luque, 1995; Selvi, Bigazzi, 2002). Кладистический анализ этого рода выявил его полифилетичность (Selvi et al., 2002), тогда как молекулярные исследования показали, что род *Nonea* (включая род *Elizaldia* Willk.) является монофилетической группой (Selvi et al., 2006).

В целях выявления дополнительных диагностических признаков для изучения этого сложного в систематическом отношении рода нами было предпринято исследование поверхности эремов и ультраскульптуры перикарпия плодов 18 видов рода *Nonea*, встречающихся в Азербайджане, и одного вида из Европейской части России. Признаки плода издавна считаются диагностическими и используются для систематики таксонов семейства *Boraginaceae* Juss. (Lehmann, 1818; de Candolle, 1846; Fedoseeva, 1935, 1956; Cronquist, 1981; Inina, 1986; Smirnova, 1986; Al-

Shehbaz, 1991; Ovchinnikova, 2005; Plisko, 2010; Keshavarzi et al., 2013; Xiang, 2016; etc.). Как известно, строение плода обладает относительной консервативностью и проявляет незначительную изменчивость в пределах ареала вида. Для систематики сем. *Boraginaceae* имеют большое значение форма и размер карпобазиса, форма и размер эремов и особенности их прикрепления к карпобазису, форма и расположение цикатрикса (площадки прикрепления эремов к карпобазису), характер выростов и строение поверхности эремов.

В настоящее время в семействе *Boraginaceae* подробно изучена на электронном сканирующем микроскопе поверхность эремов некоторых представителей триб *Eritrichieae*, *Asperugeae*, *Boragineae*, *Echiochileae*, *Trigonotideae*, *Lithospermeae*, *Cynoglosseae*, *Myosotideae*, *Heterocarpeae*, *Rochelieae*, *Heliotropioideae*, *Trichodesmeae* (Nikiforova, 2006, 2008a, b, 2011; Ovchinnikova, 2006, 2007a, b, 2008, 2009, 2011; Retief, Van Wyk, 2002; Akcin, 2007, 2008; Akcin, Ulu, 2008; Akcin, Baki, 2009; Akcin, Binzet, 2011; Hilger, 2014). Однако виды рода *Nonea* не были включены в эти исследования. Карпологические данные о видах *Nonea* очень скудны, имеются только сведения о морфологическом и анатомическом строении эремов *N. pulla* (L.) DC. (Fedoseeva, 1935) и пяти видов *Nonea* Дагестана (Inina, 1986). Для эремов видов *Nonea*, встречающихся в Иране, были изучены только макроморфологические признаки на световом микроскопе (Pakravan et al., 2009).

Материал и методы

Изучена поверхность эремов и ультраскульптура перикарпия 19 видов рода *Nonea*. По каждому виду были взяты 2–5 эремов с 1–4 образцов. Материал для исследования отобран из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН, LE), а также собран в природе в различных районах Азербайджана.

Ультраскульптура поверхности плодов изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-6390 LA в Центре коллективного пользования БИН РАН. Обработка образцов для исследования на СЭМ проводилась стандартным методом вакуумного напыления

золотом в вакуумной напылительной установке JEOL SPUTTER JFC-1100. Сканирование образцов осуществлялось при увеличении от 20 (общий вид эремов) до 1400 (поверхность эремов). Увеличение и масштабная линейка указаны на изображениях. При описании анатомического строения и поверхности эремов использовали терминологию, приведенную в работах Smirnova, Kaden, 1977; Barthlott, 1981; Nikiforova, 2006, 2008, 2011; Plisko, 2010; Ovchinnikova, 2006, 2007, 2008, 2011.

Список образцов исследованных таксонов:

N. alpestris (Stev.) G. Don fil.: «Азербайджан, Кусарский р-н, с. Лаза, около пограничной заставы, в каменистых скалах, ~ 2000 м над ур. м. 14 VII 2016. В. Н. Каримов».

N. armeniaca (Kusnez.) Grossh. (*N. pulla* (L.) DC. var. *armeniaca* Kusnez.): «Азербайджан, Нахичевань, Шахбузский р-н, около села Бичьянак (Бичэнэк), на скалистых местах. 07 V 2016. В. Н. Каримов»; «Transcaucasicae rossicae, districtus Achalrich. Radde, № 303» (LE).

N. bakuensis Popov ex V. Karimov: «Азербайджан, Баку, с. Совхоз Тюркан, дорога Говсан – Тюркан, около военной части, на песчаных грунтах. 15 V 2016. В. Н. Каримов»; «г. Баку. 27 IV 1891. В. Липский» (LE); «50 км по дороге Баку – Шемаха. 10 V 1960. Е. Мордак, № 282» (LE); «г. Баку, ботанический сад. 13 IV 1951. В. Гаджиев» (LE).

N. caspica (Willd.) G. Don fil.: Туркмения: «Бадхыз, окр. оз. Еройландуз. 24 IV 1976. Бочанцев, № 162» (LE); «южная окраина Каракумов в 15 км к сев. от кол. Кара-Богаз. 18 IV 1952. Л. Е. Родин и др., № 1477» (LE); «Казахская ССР, Карагандинская обл., в 30 км в сев. от Джезказгана. 23 VI 1958. З. Беспалова, № 6176» (LE).

N. cyanocalyx Popov ex V. Karimov (*N. pulla* var. *cyanocalyx* Popov): Азербайджан: «Нахичевань, Шахбузский р-н, около оз. Бата Бат, на скалах, ~ 2400 м над ур. м. на сухих местах. 28 VII 2016. В. Н. Каримов»; «Ордубатский р-н, пос. Нюс, р. Ордубадчай. 08 VI 1980. Т. Н. Попова» (LE); «Transcaucasia, Armenia, distr. Nor-Bajazet, in viciniis pag. Elenovka. 02 VII 1929. O. Zedelmeyer, T. Geideman» (LE).

N. daghestanica Kusnez.: «Азербайджан, Кубинский р-н, между сел Хыналык и Бостанкеш, у р. Гудялчай, 40–45 км от Куби, ~ 1860–1880 м над ур. м. 15 VI 2016. В. Н. Каримов».

N. decurrens (C. A. Mey.) G. Don: «In pratis fertilioribus subalpinis pr. pagum Perembel. 07 VI 1830. C. A. Meyer 841» (LE).

N. diffusa Boiss. et Buhse: Азербайджан, «Тавузский р-н, с. Ашаги Гейчяли, р. Хасансучай. 20 IV 2015. В. Н. Каримов»; «склон горы Дары-Даг, между Нахичеванью и Джульфой. 18 VI 1957. Н. Н. Цвелёв. № 86» (LE).

N. flavescens (C. A. Mey.) Fisch. et C. A. Mey.: «Азербайджан, Кобустанский заповедник, вост. склон горы Кениз-даг. 24 IV 2016. В. Н. Каримов, А. К. Сытин».

N. intermedia Ledeb.: «Sekar Hohe, 17 VII 1865, G. Radde 237» (LE); «Ставропольский край, Тиберда (Домбай), верховья р. Алибек. 10 VII 1978. Зайконникова» (LE).

N. lenkoranica (Kusnez.) Grossh. (*N. pulla* (L.) DC. var. *lenkoranica* Kusnez.): Азербайджан: «Лерикский р-н, около дороги Лерик – Космальян, на сухих щебнистых местах. 03 VI 2005. В. Н. Каримов»; «окр. сел. Ашагы, Амбурдара, 1500 м над ур. м. 08 VI 1979. Ю. Меницкий, Т. Попова, № 10» (LE).

N. lutea (Desr.) A. DC.: Азербайджан, «от Массалы к Ярдымлы, лес. 20 V 1980. Т. Н. Попова и др.» (LE); «Ленкоранский р-н, около аэропорта, село Шилавар, около дороги Лекорань – Лерик. 30 IV 2016. В. Н. Каримов».

N. melanocarpa Boiss.: Азербайджан, Нахичевань: «Бабекский р-н, гора Дуз-Даг (около телебашни). 07 V 2016. В. Н. Каримов»; «Шахбузский р-н, около дороги Шахбуз – с. Арынж. 15 VI 2014. В. Н. Каримов».

N. persica Boiss. (*N. pulla* (L.) DC. var. *persica* (Boiss.) Popov): Азербайджан, Нахичевань: «пос. Нюс-нюс, р. Ордубадчай. 06 VI 1980. Т. Н. Попова, № 320» (LE); «Шахбузский р-н, с. Бичьянак, ~ 1800 м над ур. м., на сухих местах. 12 VII 2015. В. Н. Каримов».

N. pulla (L.) DC.: «Белгородская обл., берег р. Айдар близ пос. Ровеньки. 19 VIII 1970. В. Н. Гладкова, Т. Г. Леонова, № 491» (LE); «Пермская обл., Добрянский р-н, п. Полазна, Лунезские горы, берег Камского водохранилища, близ д. Ключи. 1 VII 1980. Марчевская, Филиппова» (LE).

N. rosea (Bieb.) Link: «Азербайджан, Хызинский р-н, гора Бешбармак, ~ 80 км от Баку. 17 IV 2015. В. Н. Каримов».

N. setosa (Lehm.) Roem. et Schult.: «Азербайджан, Товузский р-н, с. Ашаги Гекчяли, р. Хасансучай. 20 IV 2015. В. Н. Каримов»; «Чечня. 13 V 1925. П. Ф. Сердюков, № 13/331/4» (LE).

N. ventricosa (Sibtj. et Smith) Griseb.: «Azerbaijan, distr. Zangelan, prop. p. Pirtshevan, in horto. 28 V 1937. Rzazade (LE)».

N. versicolor (Stev.) Sweet: «Азербайджан, Кубинский р-н, между сел. Хыналык и Бостанкеш, у р. Гудялчай, 40–45 км от Кубы, 1560 м над ур. м. 15 VI 2016. В. Н. Каримов»; «Грузия, Богдановский р-н, близ оз. Паравани. 18 VII 1969. Ю. Меницкий» (LE).

Результаты и их обсуждение

Плод видов рода *Nonea*, как и других представителей семейства бурачниковых, – ценобий, образующийся из димерного синкарпного гинецея, завязь которого вследствие образования ложных перегородок становится четырехгнездной. Опадающие односемянные части плода называются эремы (Kaden, 1964; Kaden, Zakaljukina, 1965; Levina, 1987; Plisko, 2010; Chernyshova, 2011; etc.). Эремы видов *Nonea* прямые эллиптические, чаще наполовину согнутые или почковидные, почти или совсем горизонтальные, 2–8 × 1,3–7,7 мм, ребристые, от светло до темно-коричневых и почти черных, основание эрема преобразовано в утолщенное базальное кольцо (рубчик) – цикатрикс, являющееся площадкой прикрепления эрема к основанию плода, называемому карпобазис (Kaden, 1964; Kaden, Zakaljukina, 1965; Smirnova, Kaden, 1977; Voytenko, Oparina, 1985; Ovchinnikova, 2006; Plisko, 2010; Chernyshova, 2011; etc.) или «гинобазис» (Popov, 1983; Niki-forova, 2008, 2011, 2014). В центре кольца находится мясистая элайосома, представляющая собой вырост карпобазиса, остающийся в кольце при отделении эрема. На поверхности эремов у большинства изученных видов имеются волоски, легко обламывающиеся у зрелых плодов. Обычно волоски более часто расположены в углублениях – между ребрами и ближе к цикатриксу. Ультраскульптура поверхности плодов *Nonea* («primary sculpture» – по терминологии W. Barthlott, 1981) представлена различными типами у разных таксономических групп.

Секция *Orthocaryum* A. DC.

У представителей этой секции эремы прямые или почти прямые, слегка согнутые, эллиптические, со слегка вытянутой верхушкой и хорошо выраженной элайосомой, выступающей из кольца цикатрикса.

Ряд *Alpestris* Popov

Единственный представитель этой секции *N. alpestris* имеет эремы 3,5–4 × 1,7–2 мм, несколько согнутые, скошенные, слегка ребристые, с хорошо выраженным килем. Кольцо цикатрикса круглое. Поверхность эремов неравномерно

слабо бугорчатая, покрытая волосками (рис. 1). Ультраскульптура поверхности пупырчато-ячеистая, наружные стенки клеток экзокарпия выступают над поверхностью, образуя бугорки (10)15–30 мкм в диам., расположенные плотно друг к другу и имеющие небольшой вырост в виде сосочка (рис. 2).

Ряд *Flavescentes* Popov

Во флоре Азербайджана встречаются три представителя этого ряда: *N. lutea*, *N. setosa*, *N. flavescens*. Эремы этих видов 3–3,8 × 1,5–2,3 мм, прямые, продолговато-цилиндрические или эллиптические, немного сжатые с боков, со слегка вытянутой верхушкой и более или менее выраженным углублением над утолщенным кольцом цикатрикса (рис. 3, 5, 7). Поверхность эремов ребристая, неравномерно слабо бугорчатая, покрытая волосками. У *N. flavescens* поверхность с хорошо заметными ребрами, утолщение кольца цикатрикса более мощное, по сравнению с другими видами этой группы, а также более интенсивное опушение (рис. 5–6). У *N. lutea* ребра выражены слабо, хорошо заметен только киль, опушение слабое, главным образом, «по поясу» над кольцом цикатрикса, размер которого значительно меньше, чем у близкого вида *N. flavescens* (рис. 3–4). Эремы *N. setosa* немного более ребристые, чем у *N. lutea*, опушение слабое, кольцо цикатрикса как у *N. lutea* или немного меньше (рис. 7–8). Ультраскульптура поверхности у всех изученных видов пупырчато-ячеистая, образованная выступающими, плотно расположенными бугорками (10)15–30 мкм в диам., на наружной периклиальной стенке имеющими небольшой вырост в виде носика или сосочка (рис. 4, 6, 8).

Ряд *Roseae* Popov

Два вида этого ряда – *N. rosea* и *N. versicolor* немного различаются по форме эремов. У *N. rosea* эремы прямые, продолговатые, длина которых превышает ширину в 1,7–2,2 раза (3–3,5 × 1,4–2 мм), поверхность слабо бугорчатая и слабо ребристая, кольцо цикатрикса высокое, гладкое и слегка морщинистое по краю (рис. 9). У *N. versicolor* эремы полусогнутые, с дорсальной стороны дуговидные, косо-конические (2,5–3,2 × 1,6–2,2 мм), их длина превышает ширину приблизительно в 1,5 раза, поверхность бугорчатая с хорошо выраженными ребрами, кольцо цикатрикса высокое, утолщенное, слабо ребристое и немного морщинистое (рис. 11). Эремы обоих видов покрыты волосками, расположенными относительно редко, в основном по кольцу цикатрикса. У *N. rosea* ультраскульптура по-

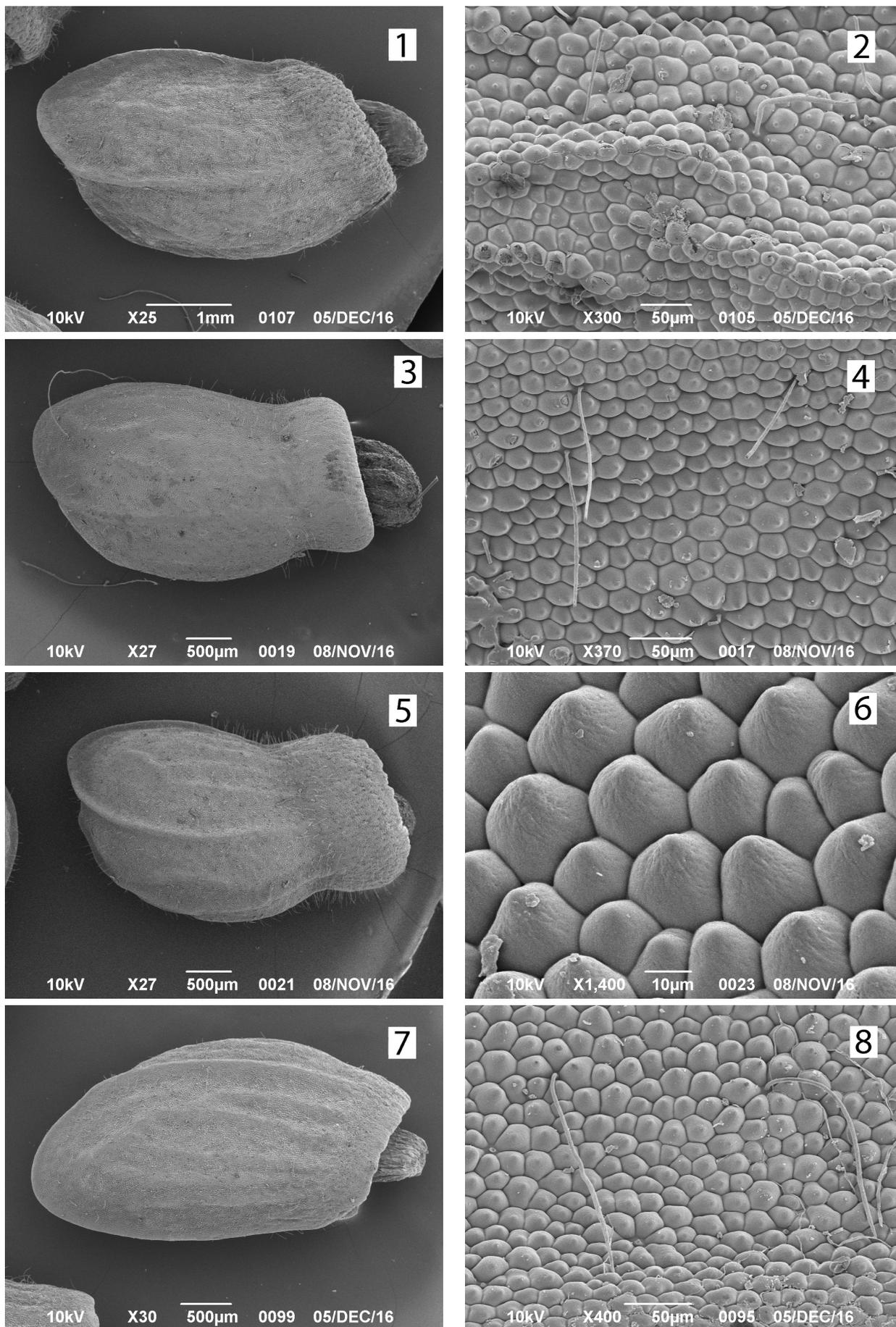


Рис. 1–8. Поверхность эремов видов *Nonea*: 1–2 – *N. alpestris*; 3–4 – *N. lutea*; 5–6 – *N. flavescens*; 7–8 – *N. setosa*.

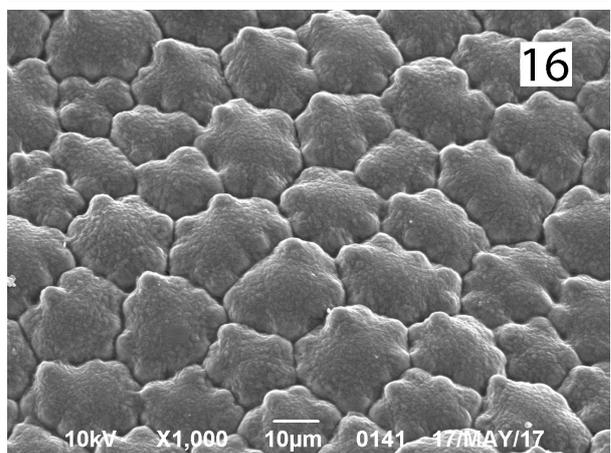
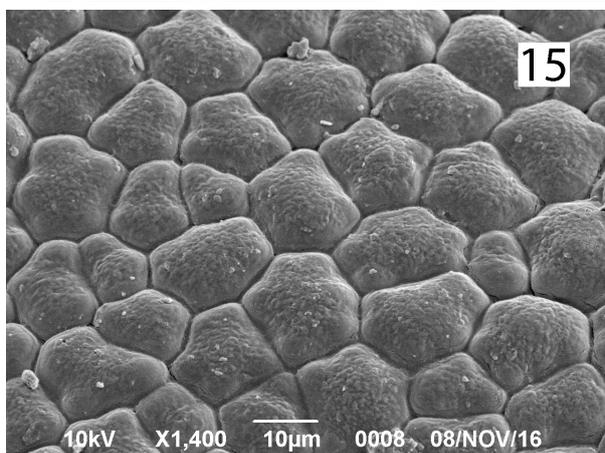
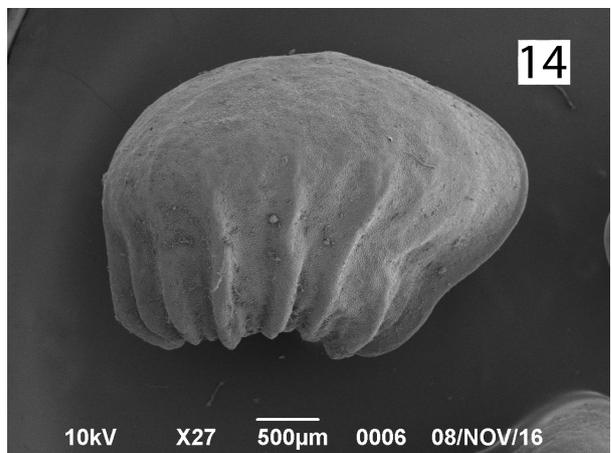
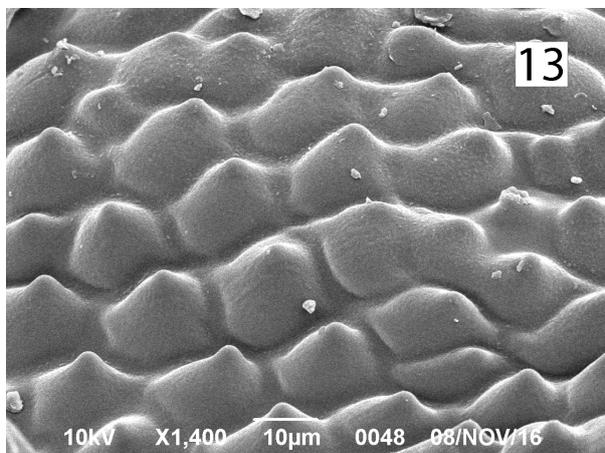
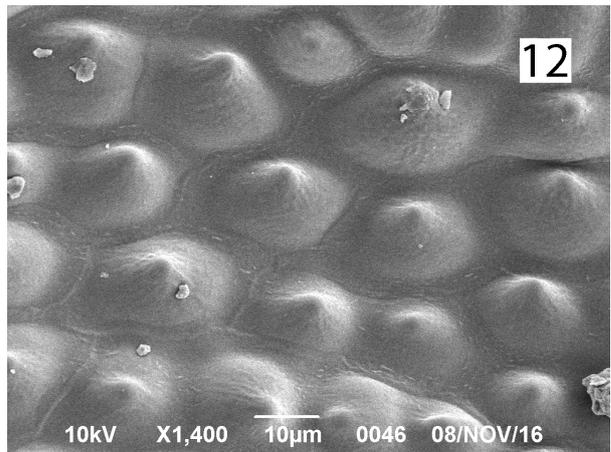
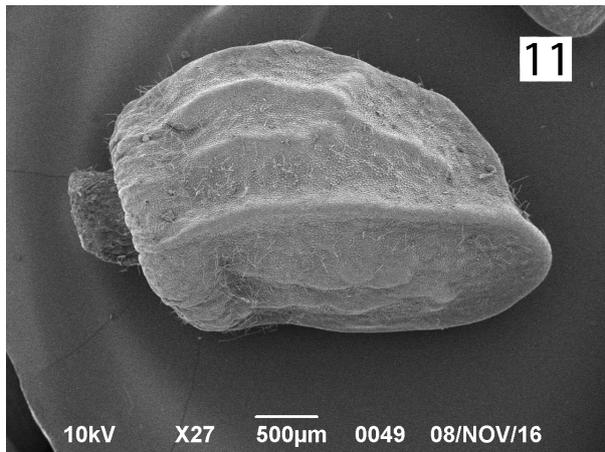
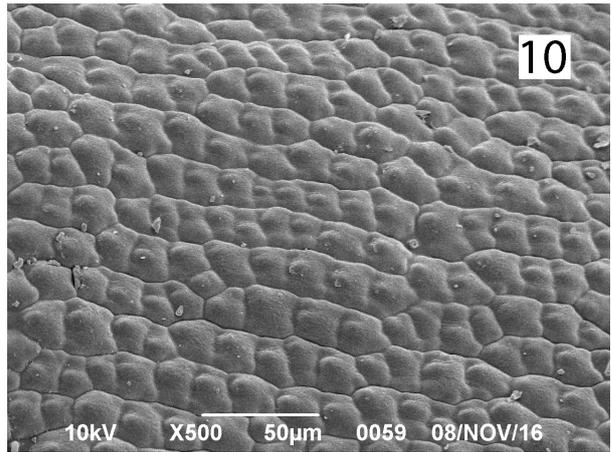
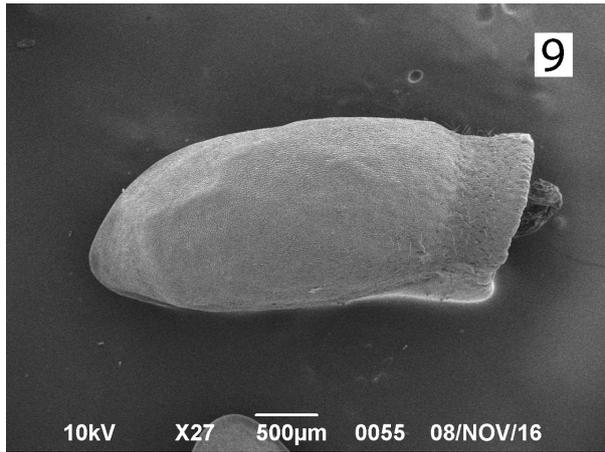


Рис. 9–16. Поверхность эремов видов *Nonea*: 9–10 – *N. rosea*; 11–13 – *N. versicolor*; 14–16 – *N. bakuensis*.

верхности продольно-слабо-пупырчатая, клетки экзокарпия неправильной формы, образующие плотно расположенные бугорки (10–26 мкм в диам.), сливающиеся в продольные полосы, на наружных периклиналильных стенках с выростом в виде носика или сосочка, хорошо выраженного в межреберных участках и сглаженного на ребрах (рис. 10). У *N. versicolor* ультраскульптура поверхности пупырчатая, наружные периклиналильные стенки клеток эпидермы приподнимаются над поверхностью в виде бугорков 10–30 мкм в диам., отстоящих друг от друга, но ближе к рубчику бугорки расположены немного плотнее, на верхушке бугорка имеется небольшой вырост в виде носика или сосочка (рис. 12–13).

Секция *Nonea* (= *Cryptanthera* A. DC.) представлена в Азербайджане двумя рядами: *Pictae* Роров и *Pullae* Роров. Из ряда *Pictae* мы изучили поверхность эремов четырех видов: *N. bakuensis*, *N. caspica*, *N. diffusa* и *N. melanocarpa*. У всех изученных видов эремы горизонтальные, почковидной или яйцевидной формы, 2,6–4 × 1,8–2,6 мм, более или менее согнутые, плоские или немного вогнутые со стороны рубчика (вентральной) и выпуклые с дорсальной и боковых поверхностей, слабо бугорчатые, с дорсальной стороны гладкие или со слабо заметными ребрами, хорошо выражен только киль. Рубчик, или цикатрикс, крупный, с крупными зубцами, образованными ребрами, идущими к дорсальной стороне, в углублении цикатрикса находится элайосома (рис. 14, 17, 20, 22). У *N. bakuensis* форма эремов ближе к яйцевидной, у *N. caspica* – более почковидная, а у *N. diffusa* и *N. melanocarpa* – отчетливо почковидная. Поверхность эремов *N. caspica*, *N. diffusa* и *N. melanocarpa* с плоскими бугорками неправильной формы 10–25 мкм в диам., «рыхло» расположенными и образующими «цветочный» рисунок за счет боковых выростов (лопастей) (рис. 18, 19, 21, 23), ближе к рубчику бугорки более мелкие и выпуклые и имеют вырост в виде носика (рис. 24), поверхность бугорков морщинистая. Эремы всех видов имеют на своей поверхности редкие, легко обламывающиеся волоски. У *N. bakuensis* поверхность эремов также с плоскими бугорками неправильной формы (10–25 мкм в диам.), но боковые «лопасти» выражены слабо и бугорки расположены плотно друг к другу, благодаря чему не образуют отчетливого «цветочного» рисунка, как у других видов (рис. 15, 16). Ближе к рубчику бугорки округлые и более выпуклые, с выростом в виде носика или сосочка.

В ряде *Pullae* нами изучена поверхность плодов восьми видов: *N. armeniaca*, *N. cyanocalyx*, *N. daghestanica*, *N. decurrens*, *N. intermedia*, *N. lenkoranica*, *N. persica* и *N. pulla*. У всех изученных видов эремы горизонтальные, более или менее согнутые, плоские (или слегка вогнутые) со стороны рубчика (вентральной) и выпуклые с дорсальной и боковых поверхностей, бугорчатые, ребристые, одно из ребер более крупное в виде кия, переходящего с вентральной стороны на дорсальную. Рубчик, или цикатрикс, крупный, по краю гладкий или с зубцами, образованными ребрами, идущими к дорсальной стороне, в углублении цикатрикса находится элайосома (рис. 25, 27, 29, 31, 33, 35, 37). На поверхности всех изученных видов имеются волоски, более часто расположенные в углублении ближе к кольцу рубчика и более редкие по остальной поверхности. У видов *N. armeniaca*, *N. cyanocalyx*, *N. lenkoranica*, *N. persica* и *N. pulla* эремы мелкие 3–3,8 × 1,8–2,5 мм.

Эремы *N. cyanocalyx* яйцевидные или яйцевидно-шаровидные, с заметно вытянутой верхушкой (киль), бугорчатые, ребристые, хорошо опушенные, кольцо цикатрикса относительно высокое, морщинистое, по краю зубчатое (рис. 25). У *N. armeniaca* эремы яйцевидные, более-менее бугорчатые, ребристые, хорошо опушенные, кольцо цикатрикса относительно высокое, морщинистое, по краю слабо зубчатое (рис. 27). У *N. persica* эремы почковидные или почковидно-яйцевидные, бугорчатые, ребристые, хорошо опушенные, кольцо цикатрикса относительно высокое, слабо морщинистое, по краю неравномерно зубчатое (рис. 29). У *N. lenkoranica* эремы яйцевидные или яйцевидно-почковидные, бугорчатые, с неясно выраженными ребрами, опушенные, кольцо цикатрикса относительно невысокое, гладкое, по краю остро зубчатое (рис. 31). Эремы *N. pulla* почти шаровидные, слабо бугорчатые, ребристые, слабо опушенные, с очень высоким мощным кольцом цикатрикса, гладким или морщинистым, по краю зубчатым (рис. 33). Эремы *N. daghestanica* крупные (4–7 × 3,5–5 мм), почти шаровидные или шаровидно-яйцевидные, ребра более-менее сглаженные, отчетливо выражен только киль. Кольцо цикатрикса высокое, морщинистое, неравномерно ребристое, по краю слабо зубчатое (рис. 35). У *N. intermedia* эремы крупные (3,5–5 × 2,8–3,5 мм), шаровидно-яйцевидные, с четко выраженными ребрами, кольцо цикатрикса высокое, неравномерно ребристое, по краю с острыми зубцами. Эремы *N. decurrens*

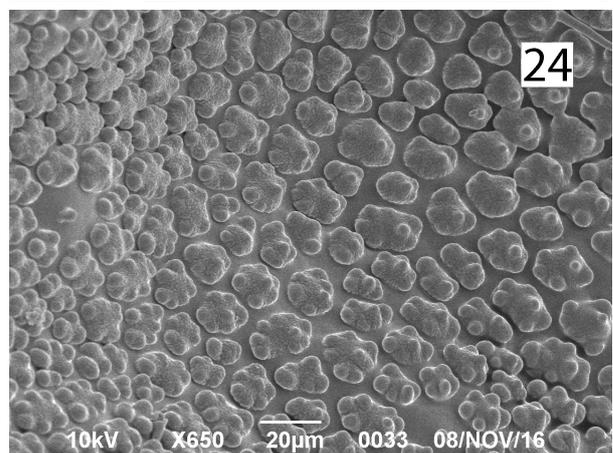
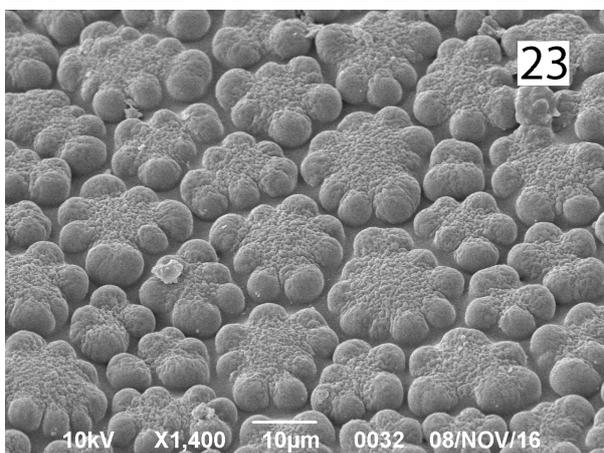
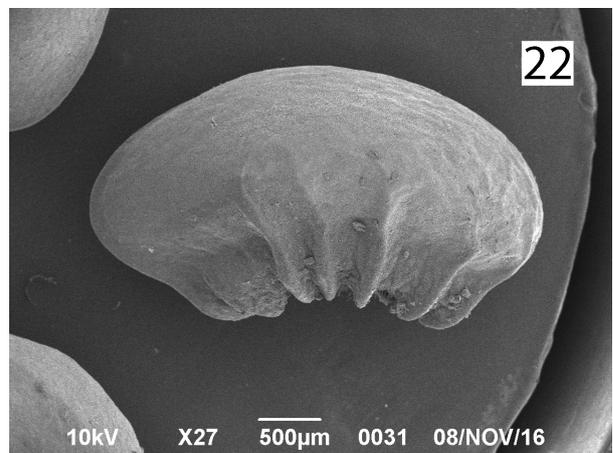
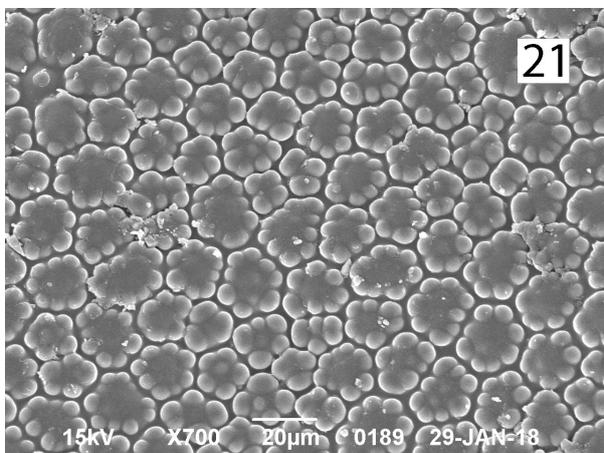
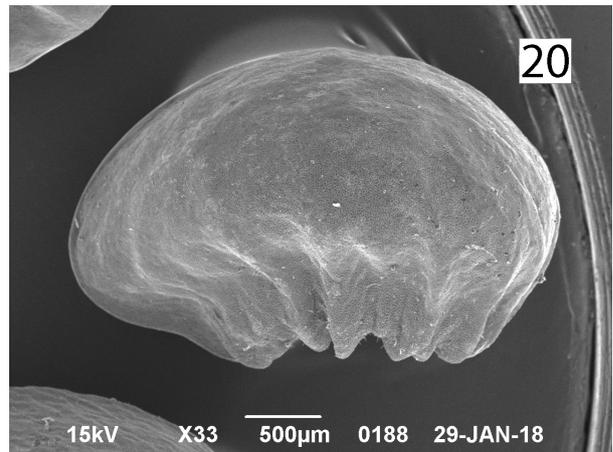
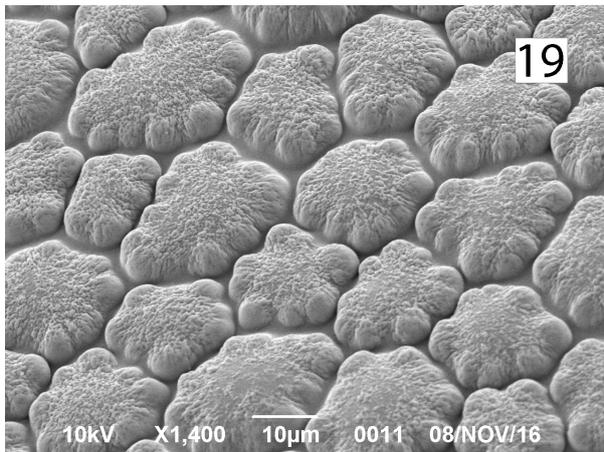
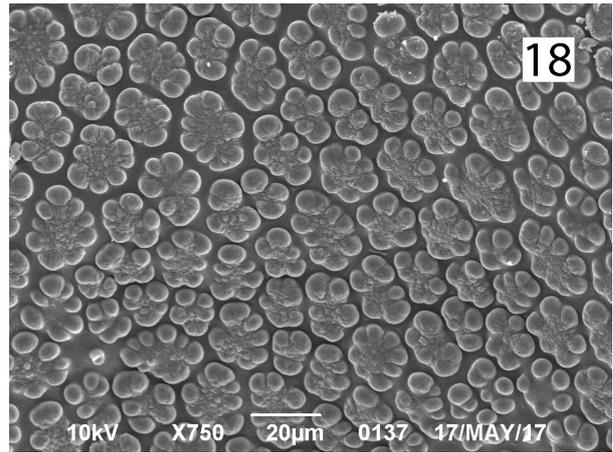
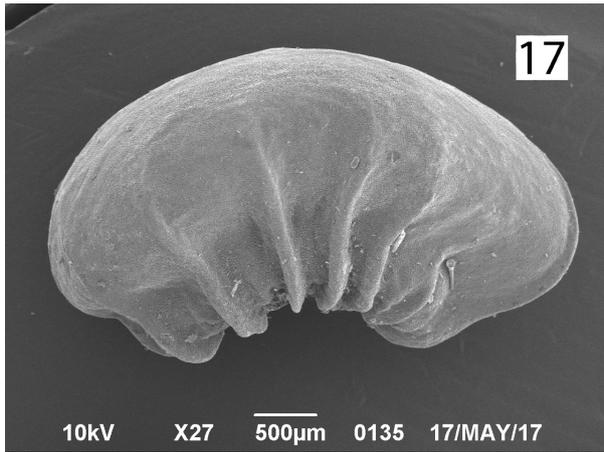


Рис. 17–24. Поверхность эремов видов *Nonea*: 17–19 – *N. diffusa*; 20–21 – *N. caspica*; 22–24 – *N. melanocarpa*.

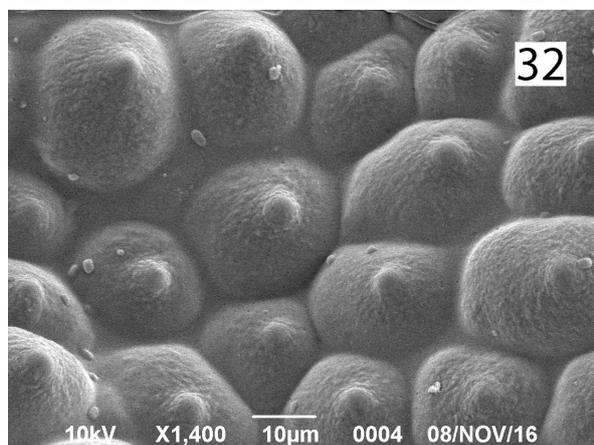
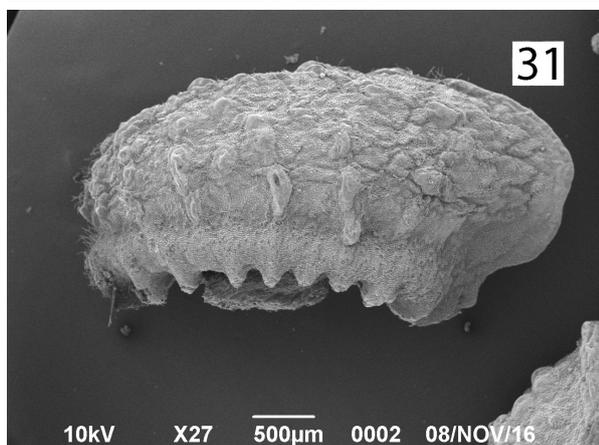
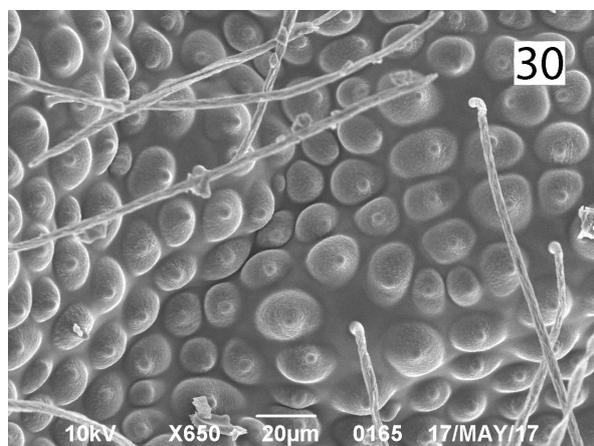
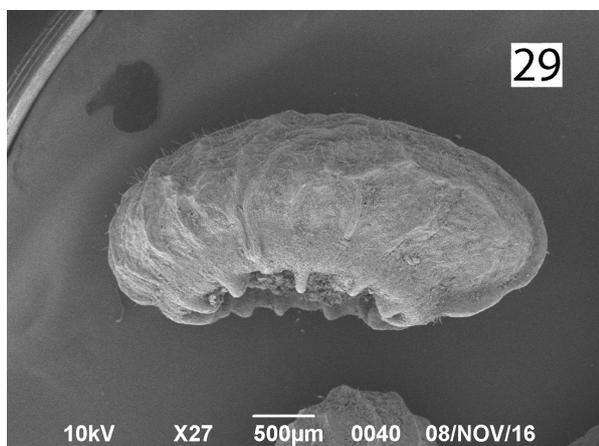
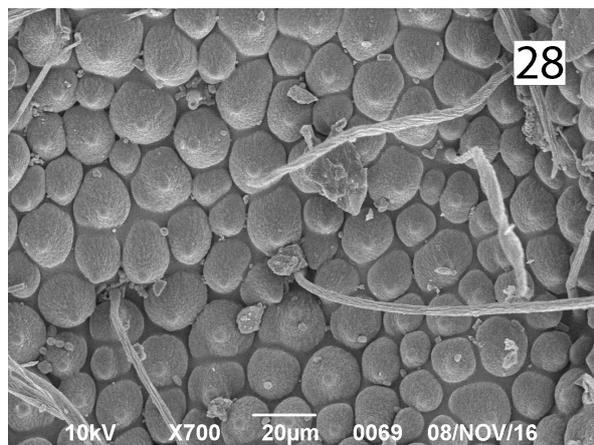
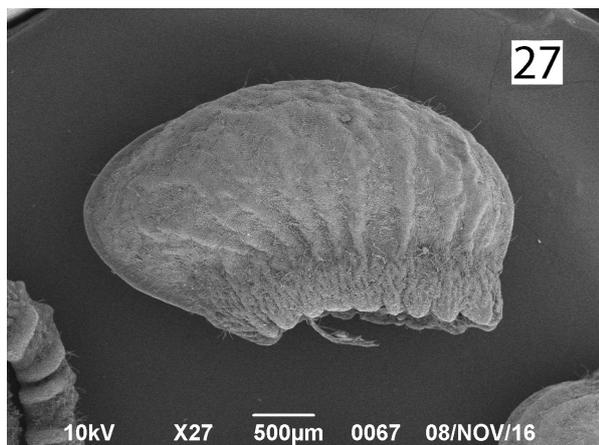
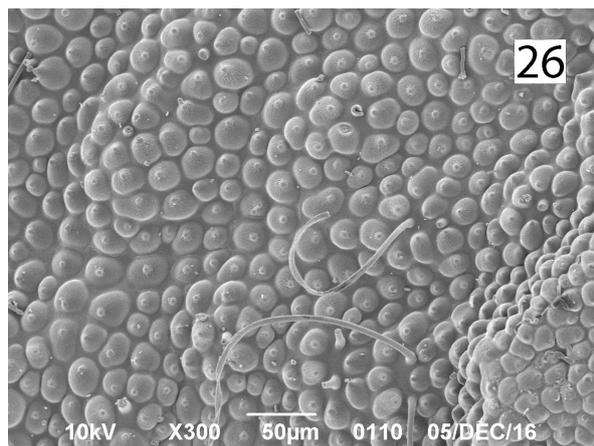
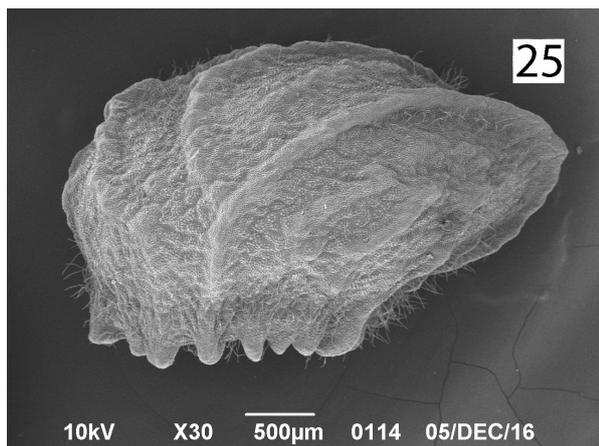


Рис. 25–32. Поверхность эремов видов *Nonea*: 25–26 – *N. cyanocalyx*; 27–28 – *N. armeniaca*; 29–30 – *N. persica*; 31–32 – *N. lenkoranica*.

очень крупные $5,5-8 \times 5,2-7,7$ мм, почти шаровидные, с хорошо выраженными ребрами на дорсальной поверхности, одно из которых более крупное в виде кила. Многочисленные волоски расположены между ребрами, на ребрах же волоски отсутствуют (рис. 37). Цикатрикс высокий, морщинистый, без ребер.

Ультраскульптура поверхности эремов пупырчатая, наружные периклиналильные стенки клеток эпидермы приподнимаются над поверхностью в виде бугорков, отстоящих друг от друга, на верхушке бугорка имеется небольшой вырост в виде носика или сосочка (рис. 26, 28, 30, 32, 34, 36, 38). На ребрах бугорки более плоские и часто без выроста. Поверхность бугорков морщинистая. По строению поверхности эремов виды этого ряда не различаются.

Секция *Cystocarium* A. DC. представлена видом *N. ventricosa*. Эремы этого вида согнутые, почковидной формы, но с базальным кольцом прикрепления, $2,6-3 \times 1,3-1,6$ мм, вогнутые с вентральной стороны и выпуклые с дорсальной и боковых, слабо бугорчатые, ребристые, одно из ребер более крупное в виде кила. Цикатрикс тонкий, гладкий, со слабо выраженными зубцами (рис. 39). На поверхности имеются редкие, легко обламывающиеся волоски. Ультраскульптура поверхности эремов пупырчатая, наружные периклиналильные стенки клеток эпидермы приподнимаются над поверхностью в виде конических бугорков с морщинистой поверхностью, выросты в виде носика очень слабые или отсутствуют (рис. 40).

Заключение

Наше исследование показало, что эремы различных таксонов *Nonea* различаются по размерам, форме, опушению, структуре поверхности и строению цикатрикса. В секции *Orthocaryum* эремы эллиптической или овальной формы, с ребристой, неравномерно слабо бугорчатой поверхностью, покрытой волосками. Ультраскульптура поверхности эремов у изученных представителей рядов *Alpestres* и *Flavescentes* пупырчато-ячеистая, в ряде *Roseae* пупырчатая (*N. versicolor*) или продольно-слабо-пупырчатая (*N. rosea*). Вид *N. flavescens* отличается от близких видов *N. lutea* и *N. setosa* хорошо выраженными ребрами, мощным утолщением кольца цикатрикса, а также более интенсивным опушением. У *N. lutea* ребра выражены неотчетливо, опушение слабое, главным образом, «по поясу» над кольцом цикатрикса, размер которого зна-

чительно меньше, чем у *N. flavescens*. Некоторые авторы рассматривают *N. flavescens* только как расу *N. lutea* (Baytop, 1978; Popova, 1980; Pakravan et al., 2009). Однако мы считаем, что *N. flavescens* является самостоятельным видом, отличающимся от *N. lutea* не только признаками строения эремов, но более мелким венчиком лимонно-желтого цвета и более густым соцветием (Karimov et al., 2016).

В секции *Nonea* эремы яйцевидной, почковидной или шаровидной формы, бугорчатые, с хорошо выраженными ребрами. В ряде *Pictae* форма эремов у *N. bakuensis* ближе к яйцевидной, у *N. caspica* более почковидная, а у *N. diffusa* и *N. melanocarpa* отчетливо почковидная. Ультраскульптура поверхности эремов двух типов: у видов *N. caspica*, *N. diffusa* и *N. melanocarpa* с плоскими бугорками неправильной формы, образующими «цветочный» рисунок, у *N. bakuensis* боковые «лопасти» плоских бугорков выражены слабо и не образуют «цветочного» рисунка. Таким образом, виды *N. diffusa* и *N. melanocarpa*, иногда рассматриваемые в качестве синонимов *N. caspica* (Kadyrov, 1957; Rechinger, 1967; Popova, 1980; Koruklu, 2012), отличаются от последнего формой эремов, что показывает их неконспецифичность. Недавно описанный нами вид *N. bakuensis* Popov ex V. Karimov (Karimov, 2016) хорошо отличается от *N. caspica*, *N. diffusa* и *N. melanocarpa* по форме эремов и ультраструктуре поверхности, что подтверждает его самостоятельность.

В ряде *Pullae* эремы хорошо различаются по размерам, форме, опушению, а также строению цикатрикса. У видов *N. armeniaca*, *N. cyanocalyx*, *N. lenkoranica*, *N. persica* и *N. pulla* эремы мелкие, у *N. daghestanica*, *N. intermedia* крупные и у *N. decurrens* очень крупные. Близкие виды группы *N. pulla* имеют разную форму эремов: *N. persica* почковидные или почковидно-яйцевидные, *N. armeniaca* яйцевидные, *N. lenkoranica* яйцевидные или яйцевидно-почковидные, *N. pulla* почти шаровидные, *N. cyanocalyx* яйцевидные или яйцевидно-шаровидные. Вид *N. pulla* выделяется слабо бугорчатой поверхностью с более редким опушением и очень высоким мощным кольцом цикатрикса. У эремов *N. lenkoranica* кольцо цикатрикса более низкое и гладкое, по сравнению с другими видами. Наше исследование подтвердило самостоятельность ранее опубликованного нами *N. cyanocalyx* Popov ex V. Karimov (Karimov, 2016). Этот вид отличается от других видов ряда *Pullae* по форме эремов (яй-

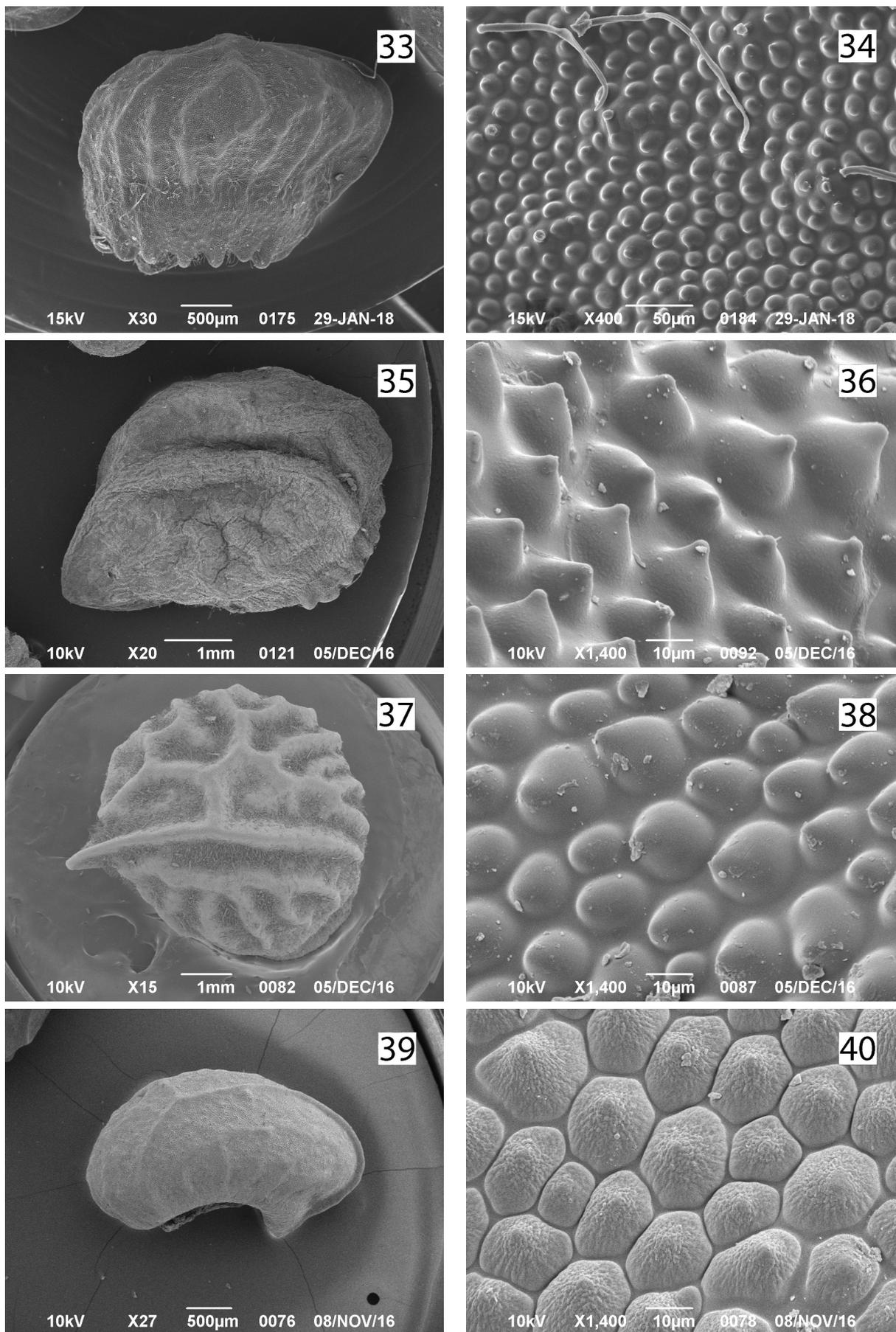


Рис. 33–40. Поверхность эремов видов *Nonea*: 33–34 – *N. pulla*; 35 – *N. daghestanica*; 36 – *N. intermedia*; 37–38 – *N. decurrens*; 39–40 – *N. ventricosa*.

цевидные или яйцевидно-шаровидные с хорошо оттянутой верхушкой). От наиболее близких видов *N. armeniaca* и *N. lenkoranica* новый вид можно отличить по строению кольца цикатрикса (высокое, морщинистое, по краю отчетливо зубчатое).

Ультраскульптура поверхности эремов видов ряда *Pullae* пупырчатая, схожая у всех изученных видов.

В секции *Cyrtocarium* с единственным представителем *N. ventricosa*, эремы почковидной формы, ультраскульптура поверхности эремов пупырчатая, но, в отличие от представителей других секций, бугорки, образованные наружными периклинальными стенками клеток эпидермы, конической формы, а выросты в виде носика очень слабые или отсутствуют.

Таким образом, мы можем заключить, что строение и ультраскульптура поверхности эремов имеют значение на надвидовом и видовом уровне и являются дополнительными диагностическими признаками для систематики рода *Nonea*.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность главному специалисту Центра коллективного пользования БИН РАН Л. А. Карцевой. Работа выполнялась в рамках научного сотрудничества между Российской академией наук и Национальной академией наук Азербайджана и поддержана программой поддержки биоресурсных коллекций ФАНО России (0126-2017-0005).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Akcin O. E.** 2007. Nutlets micromorphology of some *Onosma* L. (Boraginaceae) species from Turkey. *Biologia (Bratislava)* 62(6): 684–689. DOI: 10.2478/s11756-007-0126-0
- Akcin O. E.** 2008. Seed coat and fruit surface micromorphology of some *Cynoglossum* L. (Boraginaceae) species. *Bangladesh J. Bot.* 37: 115–119.
- Akcin O. E., Baki H.** 2009. Fruit coat patterns and morphological properties of seven species of *Symphytum* L. (Boraginaceae) from Turkey. *Bangladesh J. Bot.* 38(2): 185–188.
- Akcin O. E., Binzet R.** 2011. Micromorphological studies on nutlets of some *Onosma* L. (Boraginaceae) species from Turkey. *Pak. J. Bot.* 43(2): 743–752.
- Akcin T. A., Ulu S.** 2008. Micromorphological characters of fruits of some *Anchusa* L. (Boraginaceae) species from Turkey. *Intl. J. Nat. Engin. Sci.* 2(1): 63–67.
- Al-Shehbaz I. A.** 1991. The Genera of Boraginaceae in the Southeastern United States: *Jour. Arnold. Arb.* Suppl. Ser. 1: 1–169.
- Barthlott W.** 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* 1: 345–355.
- Baytop A.** 1978. *Nonea* Medicus. In: *Flora of Turkey and the east Aegean islands*. Vol. 6. Ed. P. H. Davis. Edinburgh University Press, Edinburgh, 404–414 pp.
- Bigazzi M., Selvi F.** 1998. Pollen morphology in the *Boragineae* (Boraginaceae) in relation to the taxonomy of the tribe. *Pl. Syst. Evol.* 213(1): 121–151.
- Bigazzi M., Selvi F.** 2000. Stigma form and surface in the tribe *Boragineae* (Boraginaceae): micromorphological diversity, relationships with pollen and systematic relevance. *Canadian J. Bot.* 78: 388–408. DOI: 10.1139/b00-014
- Chernyshova S. A.** 2011. Morphology of the fruit and development of pericarp of *Nonea rossica* (Boraginaceae). In: *Carpology and reproductive biology of higher plants: Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of Professor A. P. Melikian (18–19 October 2011, Moscow)*. “Astra-Poligraphia” Ltd., Moscow, 242–245 pp. [In Russian]. (**Чернышова С. А.** Морфология плода и развитие перикарпия у *Nonea rossica* (Boraginaceae) // Карпология и репродуктивная биология высших растений: Материалы всеросс. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти профессора А. П. Меликяна (18–19 октября 2011 г., Москва). М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2011. С. 242–245.)
- Cronquist A.** 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York, 1262 pp.
- De Candolle A.** (Ed.) 1846. Borrage. In: *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. Vol. 10. Fortin, Masson et sociorum, Paris, 178 pp.
- Fedoseeva A. I.** 1935. Zur anatomisch-Karpologischer Charakteristik der Borraginaceen. *Trudy Voronezhskogo. Univversiteta, Botanicheskij Otdel [Proceedings of Voronezh University, Bot. Ser.]* 7: 43–67 [In Russian]. (**Федосеева А. И.** К анатомо-карпологической характеристике сем. Boraginaceae // Труды Воронеж. гос. ун-та. Бот. Отд., 1935. Т. 7. С. 43–67).

- Fedoseeva A. I.** 1956. Microcarpological table for the identification of Boraginaceae genera of the European part of the USSR. *Trudy Voronezhskogo Univversiteteta, Pochvenno-botanicheskiy vypusk [Proceedings of Voronezh University, Soil-Bot. Issue]* 36: 57–63 [In Russian]. (**Федосеева А. И.** Микрокарпологическая таблица для определения родов бурачниковых Европейской части СССР // Труды Воронеж. гос. ун-та, 1956. Т. 36. Почв.-бот. выпуск. С. 57–63).
- Grau J.** 1971. Cytologische Untersuchungen an Boraginaceae. II. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München* 9: 177–194.
- Hilger H. H.** 2014. Ontogeny, morphology, and systematic significance of glochidiate and winged fruits of *Cynoglosseae* and *Eritrichieae* (Boraginaceae). *Pl. Divers. Evol.* 131(3): 167–214. DOI: 10.1127/1869-6155/2014/0131-0080
- Inina I. N.** 1986. Anatomical and carpological characteristics of some taxa of Boraginaceae from Dagestan. In: *Rastitelnyy pokrov Dagestana, yego ratsionalnoye ispolzovaniye [The vegetation of Dagestan, its rational using and protection]*. Makhachkala, 70–77 pp. [In Russian]. (**Инина И. Н.** Анатомио-карпологическая характеристика некоторых бурачниковых из Дагестана // Растительный покров Дагестана, его рациональное использование и охрана. Махачкала, 1986. С. 70–77).
- Kaden N. N.** 1964. To a question about fractional fruits. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 49(7): 966–973 [In Russian]. (**Каден Н. Н.** К вопросу о дробных плодах // Бот. журн., 1964. Т. 49, №7. С. 966–973).
- Kaden N. N., Zakaljukina T. P.** 1965. Morphology of the gynoecium and fruit Boraginaceae and Lamiaceae. *Vestnik Moskovskogo universiteta, Otdel Biol. [Bulletin of Moscow University, Biol. Ser.]* 6, 3: 31–41 [In Russian]. (**Каден Н. Н., Закалюкина Т. П.** Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных // Вестник Московского университета. Отд. Биол., 1965. Т. 6, № 3. С. 31–41).
- Kadyrov G. M.** 1957. Genus *Nonea* Medik. In: *Flora Azerbajdzhana [Flora of Azerbaijan]*. Ed. I. I. Karjagin. Baku, 7: 175–184 [In Russian]. (**Кадыров Г. М.** Род *Nonea* Medik. – Нонея // Флора Азербайджана. Т. 7. Pyrolaceae – Plantaginaceae. Под ред. И. И. Карягина. Баку, 1957. С. 175–184).
- Karimov V.** 2016. Two new species of *Nonea* Medik (Boraginaceae Juss.) from Azerbaijan. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 101(4): 428–434.
- Karimov V., Dadashova A., Safquliyeva T.** 2016. New distribution areas for species of Boraginaceae Juss. and Orchidaceae Juss. of the Azerbaijan flora. In: *Müasir kimya və biologiyanın aktual problemləri: beynəlxalq elmi konfransı, 12–13 may 2016-cı il [Actual problems of modern chemistry and biology: International Scientific Conference, May 12-13, 2016]*. Gəncə, 203–209 pp. [In Azerbaijani].
- Keshavarzi M., Nasrollahi F., Sheidai M.** 2013. Stem and fruit anatomical study of the *Anchusa* species (Boraginaceae) in Iran. *Phytologia Balcanica* 19(2): 193–199.
- Koruklu S. T.** 2012. *Nonea* Medik. In: *Türkiye Bitkileri Listesi (Damarlı Bitkiler). Nezahat Gökyiğit Botanik Bahçesi ve Flora Araştırmaları Derneği Yayını*. Eds. A. Güner., S. Aslan, T. Ekim, M. Vural, M.T. Babaç. İstanbul, 232–234 pp. [In Turkish].
- Lehmann J. G. C.** 1818. *Plantae e familia Asperifoliarum nuciferae*. Berolini, 478 pp.
- Levina R. E.** 1987. *Morfologiya i ekologiya plodov [Morphology of the fruits]*. Leningrad, 160 pp. [In Russian]. (**Левина Р. Е.** Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.).
- Luque T.** 1995. Karyology of *Nonea* Medicus (Boraginaceae) in Spain; relationships between genera of *Boraginaceae* Barbier & Mathez (*Anchuseae* DC.). *Bot. J. Linn. Soc. (London)* 117: 321–331.
- Nikiforova O. D.** 2006. Ultrasculptural features of erem surface in the representatives of the genera *Myosotis*, *Trigonotis* and *Trigonocaryum* (Boraginaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 91(9): 1389–1393 [In Russian]. (**Никифорова О. Д.** Особенности ультраскульптуры поверхности эремов у представителей родов *Myosotis*, *Trigonotis* и *Trigonocaryum* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2006. Т. 91, № 9. С. 1389–1393).
- Nikiforova O. D.** 2008a. Morphology and structure of erem surface of the genus *Mertensia* species (Boraginaceae) *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 93(11): 1749–1759 [In Russian]. (**Никифорова О. Д.** Морфология и структура поверхности эремов видов рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2008. Т. 93, № 11. С. 1749–1759).
- Nikiforova O. D.** 2008b. Morphological features of fruits in the tribes *Myosotideae* and *Trigonotideae* (family Boraginaceae). In: *Sovremennyye problemy morfologii i reproduktivnoy biologii semennykh rasteniy: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii, posvyaschennoy pamyati R. E. Levinoy [Modern problems of morphology and reproductive biology of seed plants: Proceedings of the international conference dedicated to the memory of R. E. Levina (Ulyanovsk, 14–16 October 2008)]*. UIGPU, Ulyanovsk, 172–179 pp. [In Russian]. (**Никифорова О. Д.** Морфологические особенности плодов в трибах *Myosotideae* и *Trigonotideae* (семейство Boraginaceae) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: Материалы междунар. конф., посвящ. памяти Р. Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Ульяновск: УлГПУ, 2008. С. 172–179).
- Nikiforova O. D.** 2011. Significance of the fruit's characters for discovering of the relationships of some critical taxa of the tribe *Trigonotideae* (Boraginaceae). In: *Carpology and reproductive biology of higher plants: Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of Professor A. P. Melikian (18–19 October 2011, Moscow)*. “Astra-Poligraphia” Ltd., Moscow, 146–149 pp. [In Russian]. (**Никифорова О. Д.** Значе-

ние признаков плодов для выявления степени родства некоторых «критических» таксонов трибы *Trigonotideae* (Boraginaceae) // Карпология и репродуктивная биология высших растений: Материалы всеросс. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти профессора А. П. Меликяна (18–19 октября 2011 г., Москва). М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2011. С. 146–149).

Nikiforova O. D. 2014. The keys to the genera of the family Boraginaceae of Altai mountain country based on characters of the flower and fruit. *Rastitelnyy Mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 1(13): 9–18 [In Russian]. (**Никифорова О. Д.** Ключи для определения родов семейства Boraginaceae Алтайской горной страны по признакам цветка и плода // Растительный мир Азиатской России, 2014. № 1(13). С. 9–18).

Ovchinnikova S. V. 2005. The system of the subtribe *Echinosperminae* (Boraginaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 90(8): 1153–1172 [In Russian]. (**Овчинникова С. В.** Система подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae*, Boraginaceae) // Бот. журн., 2005. Т. 90, № 8. С. 1153–1172).

Ovchinnikova S. V. 2006. Ultrasculptural features of the fruit surface in subtribe *Echinosperminae* (tribe *Eritrichieae*, Boraginaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 91(10): 1545–1556 [In Russian]. (**Овчинникова С. В.** Особенности ультраструктуры поверхности плодов у видов подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae*, Boraginaceae) // Бот. журн., 2006. Т. 91, № 10. С. 1545–1556).

Ovchinnikova S. V. 2007a. Ultrasculpture of fruits in some genera of the tribes *Eritrichieae* (subtribe *Eritrichiinae*) and *Trigonotideae* (Boraginaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 92(2): 228–240 [In Russian]. (**Овчинникова С. В.** Ультраструктура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichiinae*) и *Trigonotideae* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2007а. Т. 92, № 2. С. 228–240).

Ovchinnikova S. V. 2007b. Structure of fruit surface in some species of Boraginaceae family (tribes *Eritrichieae*, *Asperugeae*, *Echiochileae*, *Lithospermeae*). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 92(3): 365–377 [In Russian]. (**Овчинникова С. В.** Структура поверхности плодов некоторых видов семейства Boraginaceae (трибы *Eritrichieae*, *Asperugeae*, *Echiochileae*, *Lithospermeae*) // Бот. журн., 2007б. Т. 92, № 3. С. 365–377).

Ovchinnikova S. V. 2008. Comparative morphological study of fruits in species of the tribe *Eritrichieae* and representatives of other tribes of the Boraginaceae family using SM and SEM. In: *Sovremennyye problemy morfologii i reproductivnoy biologii semennykh rasteniy: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii, posvyaschennoy pamyati R. E. Levinyo [Modern problems of morphology and reproductive biology of seed plants: Proceedings of the international conference dedicated to the memory of R. E. Levina (Ulyanovsk, 14–16 October 2008)]*. UIGPU, Ulyanovsk, 166–172 pp. [In Russian]. (**Овчинникова С. В.** Сравнительно-морфологическое изучение плодов у видов трибы *Eritrichieae* и представителей других триб семейства Boraginaceae с помощью СМ и СЭМ // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: Материалы междунар. конф., посвящ. памяти Р. Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Ульяновск: УлГПУ, 2008. С. 166–172).

Ovchinnikova S. 2009. On the position of the tribe *Eritrichieae* in the Boraginaceae system. *Bot. Serb.* 33: 141–146.

Ovchinnikova S. V. 2011. Significance of the features of nutlet surface for the systematics and phylogeny of the family Boraginaceae s. str. In: *Carpology and reproductive biology of higher plants: Proceedings of the Russian conference with international participation dedicated to the memory of Professor A. P. Melikyan (18–19 October 2011, Moscow)*. “Astra-Poligraphia” Ltd., Moscow, 158–166 pp. [In Russian]. (**Овчинникова С. В.** Значение признаков поверхности плода для систематики и филогении семейства Boraginaceae s. str. // Карпология и репродуктивная биология высших растений: Материалы всеросс. науч. конф. с междунар. участием, посвященной памяти профессора А. П. Меликяна (18–19 октября 2011 г., Москва). М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2011. С. 158–166).

Pakravan M., Nejhad Falatoury A., Tavassoli A. 2009. Morphological and micromorphological studies of *Nonea* (Boraginaceae: tribe *Boragineae*) in Iran. *Iran. J. Bot.* 15 (1): 129–139.

Plisko M. A. 2010. Boraginaceae. In: *Anatomia Seminum Comparativa. Dicotyledones. Lamiidae, Asteridae*. Vol. 7. Ed. A. L. Takhtajan. Nauka, St. Petersburg, 222–245 pp. [In Russian]. (**Плиско М. А.** Семейство Boraginaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 7. Двудольные. *Lamiidae, Asteridae*. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб.: Наука, 2010. С. 222–245).

Popov M. G. 1953. Boraginaceae. In: *Flora SSSR [Flora of USSR]*. Ed. B. K. Shischkin. Izdatelstvo Akademii Nauk SSR, Moscow – Leningrad, 19: 97–691 [In Russian]. (**Попов М. Г.** 1953. Boraginaceae // Флора СССР. Т. 19. Под ред. В. К. Шишкина. М.-Л., 1953. С. 97–691).

Popov M. G. 1983. *Filogenia. Florogenetika. Florografia. Sistematika. Izbrannye trudy v 2 chastyakh. Chast 2. [Phylogeny. Florogenetics. Florography. Systematics. Selected works in 2 parts. Part 2]*. Naukova dumka, Kiev, 477 pp. [In Russian]. (**Попов М. Г.** Филогения. Флорогенетика. Флорография. Систематика. Избранные труды в 2-х ч. Ч. 2. Киев: Наукова думка, 1983. 477 с.).

Popova T. N. 1980. *Nonea* Medic. In: *Flora Armenii [Flora of Armenia]*. Ed. by A. L. Takhtajan. Erevan, 7: 228–237 [In Russian]. (**Попова Т. Н.** *Nonea* Medic., Нонея // Флора Армении. Т. 7. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1980. С. 228–237).

Rechinger R. M. 1967. *Nonnea*. In: *Flora Iranica*. Vol. 48. Graz, 241–253 pp.

Retief E., Van Wyk A. E. 2002. The genus *Trichodesma* (Boraginaceae: *Boraginoideae*) in southern Africa. *Bo-
thalia* 32: 151–166. DOI: 10.4102/abc.v32i2.479

Selvi F., Bigazzi M. 2002. Chromosome studies in Turkish species of *Nonea* (Boraginaceae): the role of poly-
ploidy and descending dysploidy in the evolution of the genus. *Edinb. J. Bot.* 59(3): 405–420. DOI: 10.1017/
S0960428602000240

Selvi F., Bigazzi M., Hilger H. H., Alessio P. 2006. Molecular phylogeny, morphology and taxonomic re-circum-
scription of the generic complex *Nonea/Elizaldia/Pulmonaria/Paraskevia* (Boraginaceae – *Boragineae*). *Taxon* 55:
907–918.

Selvi F., Papini A., Bigazzi M. 2002. Systematics of *Nonea* (Boraginaceae – *Boragineae*): new insights from phe-
netic and cladistic analyses. *Taxon* 51(4): 719–730.

Smirnova S. A. 1986. The significance of carpological features in the taxonomy of families Boraginaceae, Lami-
aceae and Verbenaceae. *Byul. MOIP. Otd. biol.* [*Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*]. 91, 2:
84–89 [In Russian]. (**Смирнова С. А.** Значение карпологических признаков в систематике семейств бурачников-
вых, губоцветных и вербеновых // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1986. Т. 91, вып. 2. С. 84–89).

Smirnova S. A., Kaden N. N. 1977. Application polytomous digital key to determine genera of weeds Boragina-
ceae of the USSR according to the fruit. *Vestnik Moskovskogo universiteta, Otdel Biol.* [*Bulletin of Moscow Univer-
sity, Biol. Ser.*] 4: 30–37 [In Russian]. (**Смирнова С. А., Каден Н. Н.** Применение цифрового политомического
ключа для определения родов сорных Бурачниковых СССР по плодам // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., 1977.
№ 4. С. 30–37).

Voytenko V. F., Oparina S. N. 1985. Heterocarpy in the family Boraginaceae. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)*
70(7): 865–875 [In Russian]. (**Войтенко В. Ф., Опарина С. Н.** Гетерокарпия в семействе Boraginaceae // Бот.
журн., Т. 70, № 7. С. 865–875).

Xiang Q. Y. 2016. Boraginaceae. In: *Families and genera of vascular plants*. Flowering plants, Eudicots: Aquif-
foliales, Boraginales, Bruniales, Dipsacales, Escalloniales, Garryales, Paracryphiales, Solanales (except Convolvula-
ceae), Icacinaceae, Metteniusaceae, Vahliaceae. Vol. 14. Eds. J. W. Kadereit, V. Bittrich. Springer, 412 pp.