

УДК 582.948.25:581.466

## Таксономическая значимость признаков рыльца видов рода *Myosotis* s. str. и родственных ему родов трибы *Myosotideae* (Boraginaceae)

О. Д. Никифорова, А. А. Красников

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090, Россия.  
E-mail: [Nikiforovansk@yandex.ru](mailto:Nikiforovansk@yandex.ru)

**Ключевые слова:** папиллы, рыльца, Boraginaceae, *Exarrhena*, *Myosotideae*, *Myosotis*, *Strophostoma*, *Trigonotis*.

**Аннотация.** С помощью сканирующего электронного микроскопа изучены морфологические признаки рыльца у 60 видов из восьми секций рода *Myosotis* s. str., 3 видов рода *Exarrhena* R. Br., 2 видов рода *Strophostoma* Turcz. (триба *Myosotideae* Reichenb., Boraginaceae), а также 3 видов рода *Trigonotis* Steven. Впервые показана таксономическая значимость признаков формы рыльца и папилл для выявления родства видов трибы *Myosotideae*. Для большинства секций рода *Myosotis* s. str., а также родов *Strophostoma* и *Trigonotis* характерны рыльца пирамидальные, слабо или выражено двулопастные, с папиллами «lageniform» (бутылеобразные). Для видов секций *Discolores* и *Litorales* рода *Myosotis*, а также рода Южного полушария *Exarrhena* характерны рыльца шаровидные, полусферические или цилиндрические, цельные, с длинными лепестковидными («petaliform») или лентовидными («banded»-form) папиллами на поверхности. Морфологическое сходство рылец и формы папилл видов родства *Myosotis discolor* (секция *Discolores*) с рыльцами рода *Exarrhena* подтверждает гипотезу о гибридной природе бореального рода *Myosotis* s. str., у которого одна часть секций (особенно *Myosotis* и *Stoloniferae*) показывает родство арктотретичному восточноазиатско-гималайскому роду *Trigonotis*, а секции *Discolores*, *Mediterraneae* – австрало-новозеландскому роду *Exarrhena*. Выявлено, что по форме рыльца и папилл *M. sicula* (секция *Stoloniferae*) более близок видам секции *Litorales*, особенно *M. ucrainica*. У видов рода *Trigonotis* папиллы рыльца имеют бутылеобразную форму или «lageniform»-тип, но от других родов трибы *Myosotideae* папиллы заметно отличаются формой, размерами и рыхлым расположением на поверхности рыльца.

## Taxonomic significance of the stigma characters in species of the genus *Myosotis* s. str. and related genera of tribe *Myosotideae* (Boraginaceae)

O. D. Nikiforova, A. A. Krasnikov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

**Keywords:** Boraginaceae, *Exarrhena*, *Myosotideae*, *Myosotis*, papillae, stigma, *Strophostoma*, *Trigonotis*.

**Summary.** Using a scanning electron microscope, morphological characters of the stigma were studied in 60 species from 8 sections of the genus *Myosotis* s. str., 3 species of the genus *Exarrhena* R. Br., 2 species of the genus *Strophostoma* Turcz. (tribe *Myosotideae* Reichenb., Boraginaceae), as well as 3 species of the genus *Trigonotis* Steven. For the first time, the taxonomic significance of characters of the stigma and papilla forms is shown to identify the relationship of species of the tribe *Myosotideae*. Most sections of the genus *Myosotis* s. str., as well as genera *Strophostoma* and *Trigonotis*, are characterized by pyramidal stigmas, slightly or distinctly bilobate, with “lageniform” papillae. The species of the *Discolores* and *Litorales* sections of the genus *Myosotis*, as well as the Southern Hemisphere genus *Exarrhena*, are characterized by stigmas spherical, hemispherical or cylindrical, whole with long (“petaliform”)

or “banded”-shape papillae on the surface. The morphological similarity of stigmas and papillae forms of the species related to *Myosotis discolor* (section *Discolores*) with stigmas of the genus *Exarrhena* confirms the hypothesis of the hybrid nature of the boreal genus *Myosotis* s. str., in which some of the sections (especially *Myosotis* and *Stoloniferae*) shows the relationship to the arctic-tertiary East Asian-Himalayan genus *Trigonotis*, and the sections *Discolores*, *Mediterraneae* – to the Australian-New Zealand genus *Exarrhena*. It was revealed that form of the stigma and papillae *M. sicula* (section *Stoloniferae*) is closer to that of species of the section *Litorales*, especially *M. ucrainica*. In species of the genus *Trigonotis*, the papillae of the stigmas have a “lageniform”-shape, but unlike other genera of the tribe *Myosotideae* papillae are markedly different in shape, size and loose arrangement on the surface of the stigma.

Первые системные сведения по морфологии рылец в семействах цветковых растений появились в работах Y. Heslop-Harrison, K. R. Shivanna (1977) и Y. Heslop-Harrison (1981), в которых было установлено, что рыльца видов семейства *Boraginaceae* следует отнести к типу, который они назвали «dry, papillate and that papilla are unicellular» – сокращенно «DPU», т. е. рыльца сухого типа, так как на их поверхности отсутствуют клетки, выделяющие жидкие секреты, при этом папиллы имеют одноклеточную структуру.

На таксономическую значимость признаков рыльца для внутривидовой классификации рода *Myosotis* s. l. (триба *Myosotideae* Reichenb., *Boraginaceae*) впервые указали немецкие ботаники J. Grau и A. Schwab (1982). С помощью светово-

го и сканирующего электронного микроскопов (СЭМ) авторы изучили форму и поверхность рылец у некоторых видов рода *Myosotis* s. l. из разных секций в объеме, принятом А. Р. de Candolle (1846). Оказалось, что рыльца видов Северного и Южного полушарий существенно отличаются: у первых (секции *Myosotis* [“*Eumyosotis* A. DC.”] и *Strophostoma* (Turcz.) A. DC.) они пирамидальные, на верхушке слабо двулопастные, реже цельные, с короткими едва заметными папиллами (сосочками на поверхности рыльца); напротив, у видов Южного полушария (секции *Exarrhena* (R. Br.) A. DC. и *Gymnomyosotis* A. DC.) рыльца цельные, с длинными папиллами на поверхности (рис. 1).

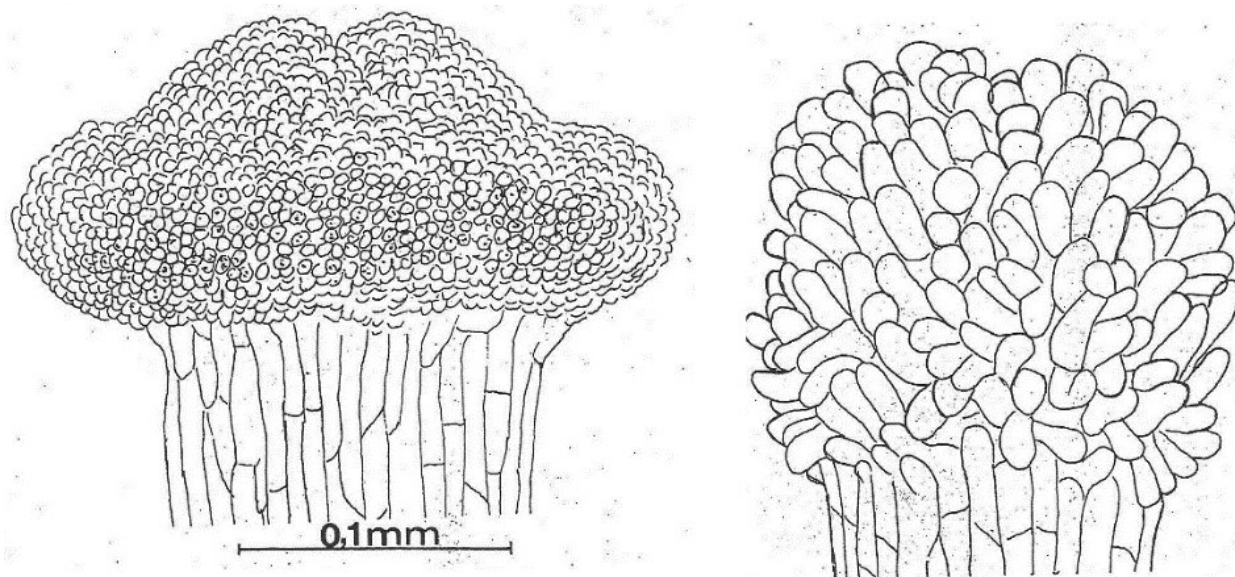


Рис. 1. Форма рыльца: 1. Евразийский вид – *Myosotis sylvatica*; 2. Австралийский вид – *Exarrhena forsteri* (по: Grau, Schwab, 1982).

В дальнейшем эти признаки, наряду с морфологией цветка и пыльцевых зерен, явились основанием для признания секций А. Р. de Candolle (1846) самостоятельными родами (Nikiforova, 2000, 2001).

Важность признаков рылец для систематики рода *Lobostemon* Lehm. (*Boraginaceae*) показал

М. Н. Buys (2001). Исследуя с помощью СЭМ рыльца 28 южноафриканских видов рода, он выявил разные формы папилл и доказал возможность их использования для таксономии видов рода *Lobostemon*.

Идею изучения признаков рылец в других родах семейства *Boraginaceae* поддержали ита-

льянские ботаники М. Bigazzi и F. Selvi (2011). С помощью СЭМ они изучили форму и поверхность рылец у 62 видов из 15 родов трибы *Boragineae* и показали наличие в родах трибы нескольких вариантов формы и поверхности рылец, которые были сгруппированы в 13 морфотипов. Для их описания авторы разработали оригинальную терминологию, а также подтвердили выводы Heslop-Harrison и Shivanna (1977) об одноклеточной структуре папилл. По их мнению, папиллы состоят из двух частей – ножки или «шейки», с помощью которой они связаны с поверхностью рыльца, и верхней части, имеющей разнообразную форму – шаровидную, чашевидную, лопастную и др. Например, в трибе *Boragineae* было выявлено 6 форм папилл и доказана их таксономическая значимость для трибы. Этот важный вывод подтвердили клады, построенные с учетом признаков пыльцевых зерен, ранее изученные авторами (Bigazzi, Selvi, 1998).

Относительно недавно вышла еще одна работа иранских ботаников, в которой рассмотрены морфологические признаки рыльца иранских видов рода *Onosma* L. (Mehrabian et al., 2017).

К настоящему времени имеющиеся сведения по морфологии рылец видов рода *Myosotis* отрывочные и не отражают разнообразия их морфотипов в роде. Кроме того, за последние годы существенно изменилось понимание объема рода *Myosotis* s. l., а также трибы *Myosotideae* и, соответственно, ее системы. В основном это связано с использованием в таксономии новых молекулярно-генетических методов исследования. Так, проведенные коллективом авторов молекулярно-генетические исследования большинства родов семейства *Boraginaceae* s. str. позволили существенно дополнить и изменить систему семейства *Boraginaceae* в целом и трибы *Myosotideae*, в частности. По нашему мнению, вполне правомерно в эту трибу в качестве самостоятельных таксонов включен новозеландский род *Exarrhena*, юго-западноазиатские роды *Strophostoma* и *Trigonocaryum* Trautv., восточноазиатский род *Trigonotis* и др. (Chacon et al., 2016). В данной статье мы отражаем точку зрения цитированных авторов и включаем род *Trigonotis* в состав трибы *Myosotideae*, а не трибу *Trigonotideae* Riedl, как принято у большинства авторов (Riedl, 1968; Weigend et al., 2010). Также следует отметить вклад авторов (Winkworth et al., 2002) в таксономию рода *Myosotis* s. l. Молекулярно-генетические исследования видов рода из разных секций в объеме, принятом А. Р. Де

Candolle (1846), показали, что новозеландские виды секции *Exarrhena* занимают обособленное положение в системе и существенно отличаются от евразийских видов рода *Myosotis* s. str.

Таким образом, с целью накопления нового фактического материала и уточнения родственных связей родов трибы *Myosotideae* нами принято изучение морфологии рылец родов трибы *Myosotideae*, в том числе евразийских видов рода *Myosotis* s. str., австрало-новозеландских видов рода *Exarrhena*, юго-западноазиатских родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum*, а также восточноазиатского рода *Trigonotis* Steven.

### Материал и методы исследования

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

Сухие цветки, взятые с гербарных образцов, предварительно распаривали в течение 10–15 минут в горячей воде +90... +95 °С. На предметном стекле их препарировали и отделяли гинобазис со столбиком от других частей цветка. Затем столбик переносили на другое стекло в каплю этилового спирта для очистки рыльца от лишней пыльцы. Столбик с рыльцем крепили с помощью двухстороннего углеродного скотча на специальный столик для просмотра на сканирующем электронном микроскопе Hitachi TM-1000. Образцы видов, особенно с широким, евразийским типом ареала, изучали в трех-пятикратной повторности из разных географических пунктов. Длину столбика измеряли на световом микроскопе МБС-1 с помощью масштабной линейки, 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.

Первоначально нами проведено исследование для оценки стадии развития цветка, на которой лучше просматривается форма и структура поверхности рыльца на СЭМ. Для этой цели были выбраны две фазы развития цветка: 1) цветок, у которого венчик полностью раскрытый, но первичные бугорки зачаточных эремов еще отсутствуют; 2) цветок отцвел, венчик отсутствует, и имеются только чашечка и столбик, а эремы развились до стадии заметных бугорков. Оказалось, что в фазе цветения рыльце и его поверхность плохо просматриваются под микроскопом из-

за наличия большого числа пыльцевых зерен, а также большей деформации клеточной структуры папилл, которые плотно расположены на поверхности рыльца. Напротив, после отцветания поверхность рыльца освобождается от большей части пыльцы и папиллы хорошо просматриваются. В связи с проведенным исследованием рылец мы предпочли фазу опавшего венчика.

Ниже приведены результаты исследования морфологии рылец, особенности их поверхности и формы папилл из разных родов трибы *Myosotideae* и рода *Trigonotis*.

## Результаты и их обсуждение

### Триба *Myosotideae*

#### Genus 1. *Myosotis* s. str.

Объем секций и их состав приняты в соответствии с системой рода *Myosotis* s. str., предложенной автором (Nikiforova, 2001).

Род *Myosotis* s. str. насчитывает около 100 видов, которые разделены на 8 секций. Основной ареал рода находится в бореальной области Северного полушария – охватывает Европу, Северную и Юго-Западную Азию, северную часть Атлантического и Тихоокеанского побережий Северной Америки и Средиземноморскую область Древнего Средиземья.

У евразийских видов венчик брахиморфного типа, (2)5–7(8) мм диам., голубой, скрученный в бутоне, с короткой трубкой, обычно не превышающий длину чашечки и плоским колесовидным отгибом, расположенным перпендикулярно трубке. В месте перехода трубки в отгиб имеются сводики, которые на голубом фоне лепестков резко выделяются яркими желтыми бархатистыми структурами.

Исследования показали, что у большинства видов рода *Myosotis* столбик короткий и спрятан в трубке венчика. Самый короткий столбик (0,3–0,6 мм дл.) имеют виды секции *Discolores*, а наиболее длинные – характерны для видов подсекции *Decumbentens* секции *Sylvaticae* (2,5–2,8 мм дл.). Размеры столбиков приведены в таблице 1.

У видов рода *Myosotis* рыльце малозаметное, коричневатое, в разной степени выраженности двулопастное, лишь у однолетних видов секций *Discolores* и *Litorales* оно цельное. Ширина и высота рылец у видов разных секций очень малы и имеют примерно одинаковые значения (см. таблицу).

Анализ полученных данных показал, что в роде *Myosotis* s. str. встречаются две формы ры-

лец: 1) рыльца пирамидальные, слабо или выражено двулопастные, с короткими папиллами на поверхности; 2) рыльца шаровидные, полушаровидные или цилиндрические, цельные с длинными папиллами на поверхности. Первый тип рылец характерен для большинства евразийских видов из разных секций, а второй встречается только у однолетних видов из секций *Discolores* и *Litorales*.

Так, согласно терминологии Bigazzi и Selvi (2011), рыльца первого типа имеют папиллы «lageniform»-типа (бутылеобразная форма) (рис. 2, 1–7). В роде *Myosotis* папиллы бутылеобразные и имеют свои особенности: они очень мелкие, плотно прилегают друг к другу, поэтому структура просматривается с большим трудом; их ножка – «шейка» – довольно широкая и очень короткая, а верхняя часть стенки папиллы вздутая и напоминает форму булавы, иногда форму чаши, лопастную по краям. К концу плодоношения у однолетних видов вздутая, верхняя часть может деформироваться, нарушая целостность верхней стенки.

У рылец второго типа форма папилл совершенно иная и нами разделена на два подтипа: а) лепестковидная («petaliform») (рис. 2, 8–10) – основание папиллы широкое, к верхушке она сужающаяся (у *E. forsteri*); б) ленточная («band-edform») – папиллы лентовидно-извилистые разной длины, имеющие разную форму, например, сифоновидной трубки, ячеек и т. п. (рис. 2, 11–13). Второй подтип отмечен для видов из секций *Discolores*, *Lithorales* рода *Myosotis*, а также для *Exarrhena australis* и *E. spatulata* (рис. 2, 14–15).

Исследования показали, что форма папилл и их размеры напрямую связаны с формой и размерами пыльцевых зерен (п. з.) (рис. 3). У видов, которые имеют бутылеобразные папиллы, характерны коконообразные, 6-бороздно-3-оровые, с чередованием оровых и безоровых борозд п. з. Средние размеры длины полярной оси п. з. евразийских видов колеблются в пределах 5,5–7,0(8–10) мкм, а экваториального диаметра – 3,0–4,5(5,7) мкм (Nikiforova, 2002). Они самые мелкие не только в семействе Boraginaceae, но и среди других семейств цветковых растений.

Напротив, виды, для которых характерны лепестковидные или лентовидно-извилистые папиллы (секции *Lithorales* и *Discolores*), имеют совершенно другой тип п. з. – они либо сфероидальные, крупные, 10–12-бороздно-5–6-оровые (Grau, Leins, 1967; Blaise, 1972; Grau, Schwab, 1982) или коконообразные, 6-бороздно-

3-оровые, как у видов секции *Lithorales*, но тогда они более крупные, с полярной осью 8–10 мкм (Nikiforova, 2002).

Ниже приведены результаты исследований формы рылец и папилл у видов рода *Myosotis*.

Изученные виды расположены по системе рода *Myosotis*, предложенной автором (Nikiforova, 2001). Род включает восемь секций, морфологические отличия которых приведены в ключе.

Таблица

Характеристика столбика и рыльца у видов рода *Myosotis*

Таксон	Длина столбика (мм)	Форма рыльца	Размеры рыльца шир./выс. (мм)	Форма папилл
<b>Секция <i>Myosotis</i></b>				
<i>M. scorpioides</i> L. = <i>M. palustris</i> (L.) L.	1,2–1,6 (1,8)	Низкопирамидальное, без лопастей	0,13–0,15/ 0,05–0,07	lageniform
<i>M. praecox</i> Hulphers	1,6–1,7	Низкопирамидальное, без лопастей с выемкой в центре	0,18–0,2/ 0,06–0,05	lageniform
<i>M. rehsteineri</i> Wartm.	1,0–1,1	Низкопирамидальное, почти плоское, без лопастей	0,12/ 0,037	lageniform
<i>M. caespitosa</i> C. F. Schultz	0,7–0,75	Низкопирамидальное, без лопастей	0,2/0,08	lageniform
5. <i>M. baltica</i> Sam. ex Lindm.	0,6–0,7	Пирамидальное, без лопастей	0,17/0,85	lageniform
6. <i>M. macrocalyx</i> (Fisch. et C. A. Mey.) O. D. Nikif.	0,5	Низкопирамидальное, без лопастей	0,12–0,14/0,46	banded-form
7. <i>M. kazakhstanica</i> O. D. Nikif.	0,5	Низкопирамидальное, без лопастей с выемкой в центре	0,11/0,04	lageniform
<b>Секция <i>Stoloniferae</i></b>				
<i>M. stolonifera</i> (DC.) J. Gay ex Leresche et Levier	0,3–0,4	Плоское, с продольными бороздами	0,1/0,03	lageniform
<i>M. secunda</i> Al. Murray	0,75–0,8	Плоское, с продольными бороздами	0,14/0,04	lageniform
<i>M. welwitschii</i> Boiss. et Reut.	0,9	Плоское, с продольными бороздами	0,1/0,025	lageniform
<i>M. sicula</i> Guss.	0,45–0,55	Пирамидальное, с округлой верхушкой	0,13/0,08	petaliform
<b>Секция <i>Litorales</i></b>				
<i>M. litoralis</i> Stev. ex Bieb.	0,5–0,6	Пирамидальное, с округлой верхушкой	0,09/0,07-	petaliform
<i>M. incrassata</i> Guss.	0,55–0,6	Пирамидальное, с округлой верхушкой	0,08–0,09/0,07	petaliform
<i>M. pusilla</i> Loisel.	0,55–0,6	Низкопирамидальное, с округлой верхушкой	0,11/0,06	petaliform
<i>M. cadmea</i> Boiss.	1,0–1,1	Пирамидальное, без лопастей	0,08/0,05	lageniform
<i>M. ucrainica</i> Czern.	0,3–0,32	Низкопирамидальное, почти плоское	0,12/0,07	petaliform
<b>Секция <i>Azorenses</i></b>				
<i>M. azorica</i> H. C. Watson	1,2–1,3	Плоское, двулопастное, с глубокими бороздами	0,2/0,08	lageniform
<b>Секция <i>Sylvaticae</i></b> <b>Подсекция <i>Sylvaticae</i></b>				
<i>M. sylvatica</i> Hoffm.	1,7–1,8	Пирамидальное, двулопастное, с округлой верхушкой	0,1/0,06	lageniform

Таблица (продолжение)

Таксон	Длина столбика (мм)	Форма рыльца	Размеры рыльца шир./выс. (мм)	Форма папилл
<i>M. rivularis</i> (Vestergr.) A. P. Khokhr.	1,2–1,3	Пирамидальное, двулопастное, с округлой верхушкой	0,12/0,08	lageniform
<i>M. krylovii</i> Serg.	1,6–1,7	Пирамидальное, двулопастное, с округлой верхушкой	0,13/0,07	lageniform
<i>M. sajanensis</i> O. D. Nikif. <i>M. sajanensis</i> var. <i>austrobaicalensis</i> (O. D. Nikif.) O. D. Nikif.	1,1–1,2	Низкопирамидальное, двулопастное, с притупленной верхушкой	0,14/0,06	lageniform
<i>M. sachalinensis</i> Popov	0,8–0,9	Пирамидальное, двулопастное, с округлой верхушкой	0,12/0,05	lageniform
<i>M. lazica</i> Popov	0,5–0,7	Полушаровидное, с округлой верхушкой	0,1/0,06–0,07	lageniform
<i>M. arvensis</i> (L.) Hill	0,7–0,8	Пирамидальное, со слегка выраженными лопастями	0,07/0,35	lageniform
<b>Подсекция <i>Decumbentes</i></b>				
<i>M. decumbens</i> Host	1,3–1,4	Пирамидальное, двулопастное, с оттянутой верхушкой	0,13/0,7	lageniform
<i>M. kernerii</i> Dalla Torre et Sarnth.	2,0–2,5	Пирамидальное, двулопастное, с оттянутой верхушкой	0,13/0,07	lageniform
<i>M. variabilis</i> Angel.	2,5–2,8	Пирамидальное, двулопастное, с округлой верхушкой	0,12/0,06	lageniform
<i>M. transsylvanica</i> Porc.	1,3–1,4	Пирамидальное, двулопастное, с оттянутой верхушкой	0,12/0,07	lageniform
<i>M. latifolia</i> Poir.	2,0–2,1	Пирамидальное, двулопастное, с оттянутой верхушкой	0,12/0,08	lageniform
<i>M. pseudovariabilis</i> Popov	1,8–1,9	Пирамидальное, двулопастное	0,14/0,08	lageniform
<b>Секция <i>Alpestris</i></b>				
<b>Подсекция <i>Alpestris</i></b>				
<i>M. alpestris</i> F.W. Schmidt	1,2–1,3	Пирамидальное, двулопастное, со слегка округлой верхушкой	0,17/0,09	lageniform
<i>M. alpina</i> Lapeyr.	0,8	Плоское, двулопастное	0,14/0,08 0,16/0,05	lageniform
<i>M. schistosa</i> A. P. Khokhr.	1,0–1,1	Пирамидальное, двулопастное	0,12/0,65	lageniform
<i>M. asiatica</i> (Vestergr.) Schischk. et Serg.	1,3–1,5	Низкопирамидальное, двулопастное	0,085/0,04	lageniform
<i>M. austrosibirica</i> O. D. Nikif.	0,8–0,9	Пирамидальное, двулопастное	0,27/0,07	lageniform
<i>M. schmakovii</i> O. D. Nikif.	1,0–1,05	Пирамидальное, двулопастное, с плоской верхушкой	0,13/0,07	lageniform

Таблица (продолжение)

Таксон	Длина столбика (мм)	Форма рыльца	Размеры рыльца шир./выс. (мм)	Форма папилл
<i>M. imitata</i> Serg.	1,0–1,1	Пирамидальное, двулопастное	0,15/0,07	lageniform
<i>M. baicalensis</i> O. D. Nikif.	1,0–1,1	Пирамидальное, двулопастное	0,14/0,07	lageniform
<i>M. ochotensis</i> O. D. Nikif.	0,95–1,0	Пирамидальное, двулопастное	0,1/0,06	lageniform
<i>M. verchojanica</i> O. D. Nikif.	0,7–0,75	Пирамидальное, без выраженных лопастей	0,1/0,06	lageniform
<i>M. popovii</i> Dobroc.	1,1–1,2	Пирамидальное, двулопастное	0,16/0,08	lageniform
<b>Подсекция <i>Suaveolentes</i></b>				
<i>M. suaveolens</i> Waldst. et Kit.	1,4–1,5	Пирамидальное, без выраженных лопастей	0,13/0,08	lageniform
<i>M. daralaghezica</i> T. N. Popova	1,3–1,4	Пирамидальное, двулопастное, с оттянутой верхушкой	0,14/0,1	lageniform
<b>Секция <i>Mediterraneae</i></b>				
<i>M. lithospermifolia</i> (Willd.) Hornem.	0,9–1,2	Пирамидальное, двулопастное, со сглаженной верхушкой	0,13/0,07	lageniform
<i>M. radix-palaris</i> A. P. Khokhr.	0,9–1,0	Пирамидальное, двулопастное, с плоской верхушкой	0,12/0,6	lageniform
<i>M. kamelinii</i> O. D. Nikif.	1,2–1,4	Низкопирамидальное, слабо двулопастное, с плоской верхушкой	0,13/0,7	lageniform
<i>M. kolakovskiyi</i> A. P. Khokhr.	1,0–1,05	Пирамидальное, двулопастное, с плоской верхушкой	0,1/0,56	lageniform
<i>M. heteropoda</i> Trautv.	0,6–0,7	Низкопирамидальное, слабо двулопастное, с плоской верхушкой	0,13/0,06	lageniform
<i>M. densiflora</i> C. Koch (= <i>M. cyanea</i> Reut. ex Boiss. et Heldr)	0,8–0,9	Пирамидальное, слабо двулопастное, с плоской верхушкой	0,17/0,03	lageniform
<i>M. olympica</i> Boiss.	1,0–1,05	Низкопирамидальное, без выраженных лопастей	0,14/0,07	lageniform
<b>Секция <i>Discolores</i></b>				
<b>Подсекция <i>Discolores</i></b>				
<i>M. discolor</i> Pers.	1,5–1,6	Цилиндрическое	0,8/0,16 0,11/0,02	banded-form
<i>M. abyssinica</i> Boiss. et Reut.	1,6–1,7	Шаровидное	0,09/0,1	banded-form
<i>M. persoonii</i> Rouy	0,7–0,75	Цилиндрическое	0,9/0,12	banded-form
<i>M. stricta</i> Link ex Roem. et Schult.	0,3–0,4	Полушаровидное	0,11/0,06 0,07/0,06	banded-form
<i>M. virginica</i> (L.) Britton	0,6–0,7	Шаровидное	0,08/0,08	banded-form
<i>M. minutiflora</i> Boiss. et Reut.	0,6–0,7	Пирамидальное, без лопастей	0,9/0,12	banded-form

Таблица (окончание)

Таксон	Длина столбика (мм)	Форма рыльца	Размеры рыльца шир./выс. (мм)	Форма папилл
<i>M. balbisiana</i> Jord.	1,1–1,2	Цилиндрическое	0,07/0,13	banded-form
<i>M. congesta</i> R. J. Shuttlew. ex Albert et Reyn.	0,5–0,6	Цилиндрическое	0,05/0,15	banded-form
<b>Подсекция <i>Refractae</i></b>				
<i>M. refracta</i> Boiss.	1,2–1,3	Шаровидное	0,08/0,75	banded-form

**Ключ для определения секций рода *Myosotis***

1. Чашечка зеленая, опушена прижатыми прямыми короткими, иногда (Sect. *Litorales*) слегка оттопыренными щетинистыми волосками ..... 2

+ Чашечка седая, густо опушена крючковатыми, серповидными с примесью длинных, прямых, оттопыренных волосков, иногда (секция *Azorenses*), в нижней части прижатыми, вниз направленными волосками ..... 4

2. Доли чашечки значительно сросшиеся (исключение *M. jennissejensis*), т. е. чашечка на 1/5–1/4 надрезана на треугольные доли. Ареола эремов треугольной формы ..... 1. Sect. *Myosotis*

+ Чашечка до половины или более надрезана на узкотреугольные доли. Ареола эремов полулунной формы ..... 3

3. Чашечка зеленая, опушена б. м. редкими, прижатыми волосками, до половины надрезана на узкотреугольные доли. Ареола эремов полулунной формы ..... Sect. *Stoloniferae*

+ Чашечка седовато-зеленая, опушена внизу прижатыми, а по краям долей б. м. длинными, оттопыренными волосками, почти до основания надрезана на узкотреугольные или ланцетные доли. Ареола эремов полулунной формы с ассиметричной верхушкой ..... Sect. *Litorales*

4. Чашечка густоопушенная оттопыренными прямыми, многочисленными крючковатыми или серповидными волосками. Ареола эремов эллиптическая или почковидная ..... 5

+ Чашечка в верхней части опушена оттопыренными прямыми, а в нижней – прижатыми, вниз направленными волосками. Ареола эремов треугольная ..... Sect. *Azorenses*

5. Многолетние растения, исключением являются однолетние виды секции *Sylvaticae* (*M. arvensis*, *M. lazica*). Чашечка опушена мягкими и б. м. короткими крючковатыми волосками ..... 6

+ Однолетние растения. Чашечка опушена многочисленными, длинными, сильно крючковатыми толстыми волосками ..... Sect. *Discolores*

6. Седовато-зеленые растения открытых солнечных местообитаний. Чашечка густо опушена оттопыренными, прямыми или серповидными, иногда единичными, полукрючковатыми и крючковатыми волосками. Ареола эремов эллиптическая, с короткими или длинными боковыми кавеями ..... 7

+ Зеленые, лесные растения. Чашечка опушена в нижней части многочисленными крючковатыми, а ее доли длинными, оттопыренными, прямыми волосками. Ареола эремов почковидная ..... Sect. *Sylvaticae*

7. Чашечка густо опушена оттопыренными, прямыми или серповидными волосками, иногда у основания с примесью единичных полукрючковатых и крючковатых волосков. Ареола эремов расположена базально, эллиптическая, с короткими боковыми кавеями ..... Sect. *Alpestres*

+ Чашечка густо опушена многочисленными полукрючковатыми и крючковатыми волосками с примесью прямых или серповидных щетинистых волосков. Ареола эремов расположена супрабазально, эллиптическая, с длинными боковыми кавеями, редко (у *M. radix-palaris*, *M. kamelinii*) короткими кавеями ..... Sect. *Mediterraneae*

**Sect. 1. *Myosotis***

Секция *Myosotis* насчитывает около 20 видов, которые распространены во внетропической Евразии и Северной Америке. Только два вида – *M. scorpioides* и *M. caespitosa* – имеют евразийский тип ареала, остальные являются локальными эндемиками. Наиболее обособлен в секции



европейский вид *M. rehsteineri*, который сохранился лишь в отдельных рефугиумах Альп.

Изучены рыльца 7 видов: *M. scorpioides* (= *M. palustris*), *M. praecox*, *M. rehsteineri*, *M. caespitosa*, *M. kazakhstanica*, *M. baltica*, *M. macrocalyx* (рис. 4, 1–7).

У изученных видов рыльце низкопирамидальное, почти цельное, с едва заметными лопастями в нижней части, в средней части проходит поперечная неглубокая борозда, но она не разделяет рыльце на отдельные лопасти. Нижняя часть рыльца по окружности заметно отделяется от верхней глубокой бороздой. Поверхность рыльца поперечно-бороздчатая. Особенно глубокие борозды характерны для рылец *M. scorpioides* и *M. praecox*. У *M. rehsteineri* рыльце заметно отличается от остальных видов: оно почти плоское, с углублением на верхушке. У *M. praecox* также имеется небольшая выемка на верхушке, но рыльце пирамидальное. Форма папилл многолетних видов (*M. scorpioides*, *M. praecox*, *M. rehsteineri*) существенно отличается от папилл однолетних видов. У первых они «lageniform»-типа и расположены плотно, а у вторых к концу развития рыльца папиллы могут иметь мелколепестковидную форму. По всей вероятности, на ранней стадии развития цветка папиллы имели бутылеобразную форму, но к концу цветения верхняя часть папиллы лопаётся и приобретает полулепестковидную форму. Например, Bigazzi и Selvi (2011) показали, что на стадии отцветания расстояние между папиллами на рыльце заметно увеличивается.

### Sect. 2. *Stoloniferae* O. D. Nikif.

Секция *Stoloniferae* насчитывает семь средиземноморских видов, большая часть которых сосредоточена в западной части Средиземноморья. Самый южный ареал у *M. welwitschii*: он обитает на южном побережье Средиземного моря. *M. secunda* имеет наиболее северный ареал, он произрастает на побережье Ирландии. Виды секции *Stoloniferae* предпочитают влажные местообитания и экологически близки видам секции *Myosotis*.

Из данной секции изучены рыльца 4 видов: *M. stolonifera*, *M. secunda*, *M. welwitschii*, *M. sicula* (рис. 4, 8–11).

Для всех видов, кроме *M. sicula*, характерно плоское рыльце, не разделенное на лопасти, 0,1–0,15 мм шир. Поверхность с глубокими продольными бороздами. Папиллы «lageniform»-типа плотно усажены на поверхности рыльца,

они плоскоовато-чашевидные, края их короткоокруглолопастные, на поверхности лопастей дополнительно просматриваются многочисленные плоские бугорки. Форма рыльца у *M. sicula* существенно отличается от других изученных видов секции: оно пирамидальное, 0,15 мм шир. и 0,08 мм выс., без борозд на поверхности. Папиллы лепестковидно-извилистые. По признакам рыльца *M. sicula* родственна видам секции *Litorales*, особенно *M. ucrainica*. Родство этих видов подтверждает морфология эремов и чашечки.

### Sect. 3. *Litorales* (Popov ex T. N. Pop.) O. D. Nikif.

Секция *Litorales* включает 5 однолетних видов со средиземноморским типом ареала. Восточной границей секции служит Крымский п-ов, где отмечены два вида – *M. litoralis* и *M. incrassata*. Большая часть видов сосредоточена в восточной части ареала – в Греции, Турции и в южной части Балканского п-ова. Единственный локальный эндемик *M. pusilla* произрастает на морских побережьях юга Франции, где проходит западная граница ареала секции.

Изучены рыльца 5 видов: *M. litoralis*, *M. incrassata*, *M. pusilla*, *M. ucrainica*, *M. cadmea* (рис. 7, 10–14).

Для всех видов характерно пирамидальное, почти цельное рыльце, 0,08–0,11 мм шир., 0,05–0,1 мм выс., в средней части проходит неглубокая борозда, которая частично, в нижней части, разделяет рыльце на лопасти. У всех видов, кроме *M. cadmaea*, папиллы лентовидные, с примесью лепестковидных. У *M. cadmaea* папиллы «lageniform»-типа с булавовидной верхушкой.

### Sect. 4. *Azorenses* O. D. Nikif.

Монотипная секция с единственным видом *M. azorica*, который встречается на Азорских островах, предпочитая влажные открытые местообитания. R. Schuster (1967) сближал его с видами секции *Myosotis*, но изучение морфологии рыльца показало, что оно существенно отличается от рылец типовой секции *Myosotis*.

У *M. azorica* рыльце плоское, двулопастное, по центру имеется глубокая борозда, которая разделяет рыльце на две хорошо заметные лопасти. Поверхность рыльца крупно-бороздчатая, особенно в центральной части, к краю борозды сглаживаются. Папиллы «lageniform»-типа, плотно усажены на поверхности рыльца, в верхней части чашевидные, со вздутыми лопастями по краям (рис. 4, 12).

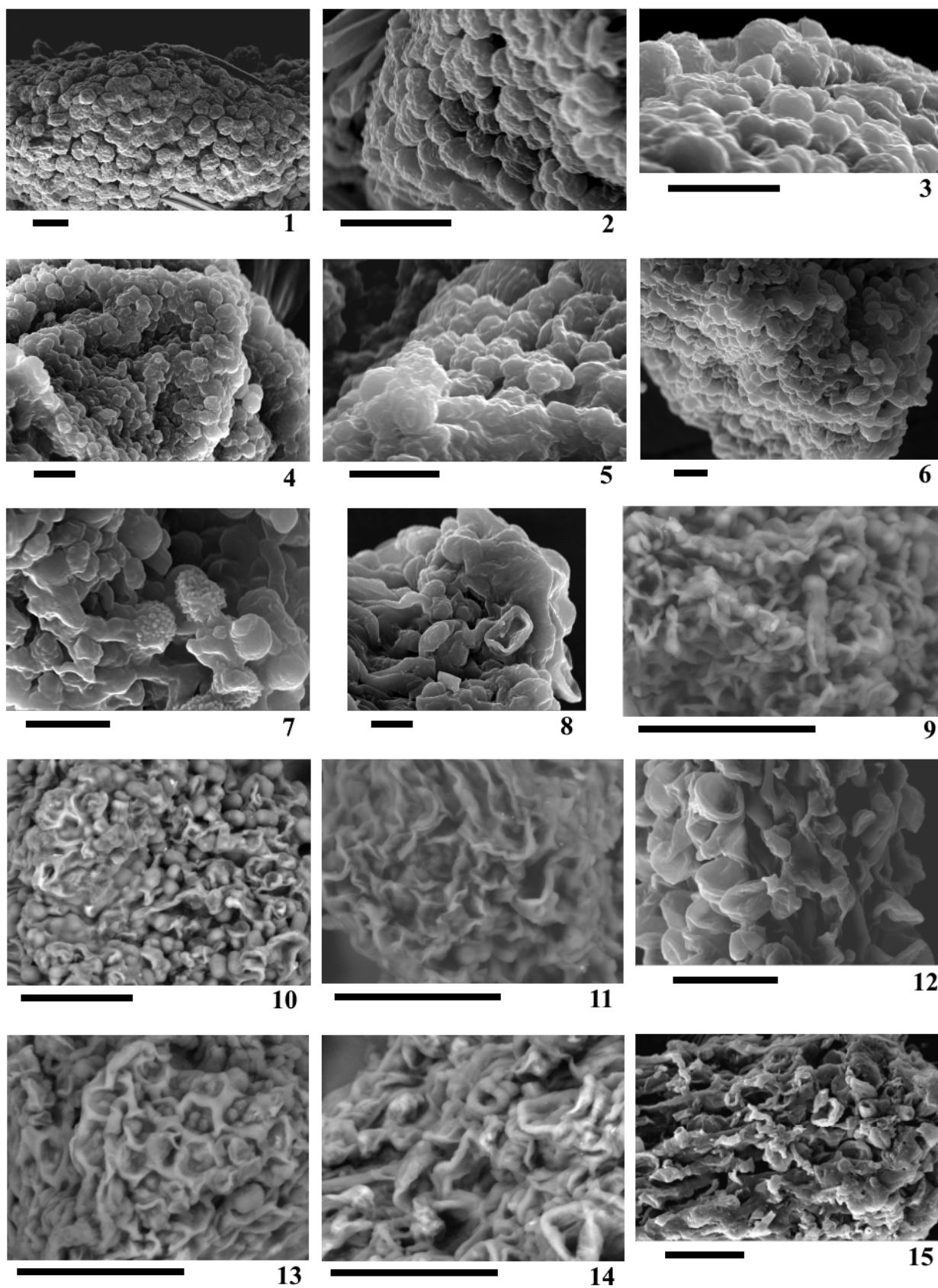


Рис. 2. Форма папилл у видов родов *Myosotis* и *Exarrhena*: 1, 2 – *Myosotis kernerii*; 3 – *M. imitata*; 4, 5 – *M. lithospermifolia*; 6, 7 – *M. welwitschii*; 8 – *M. litoralis*; 9 – *M. ucrainica*; 10 – *M. sicula*; 11 – *M. stricta*; 12 – *M. discolor*; 13 – *M. refracta*; 14 – *Exarrhena australis*; 15 – *E. forsteri* (= *M. forsteri* Lehm.). Масштабная линейка: 1–8 – 6 мкм; 9–15 – 30 мкм.

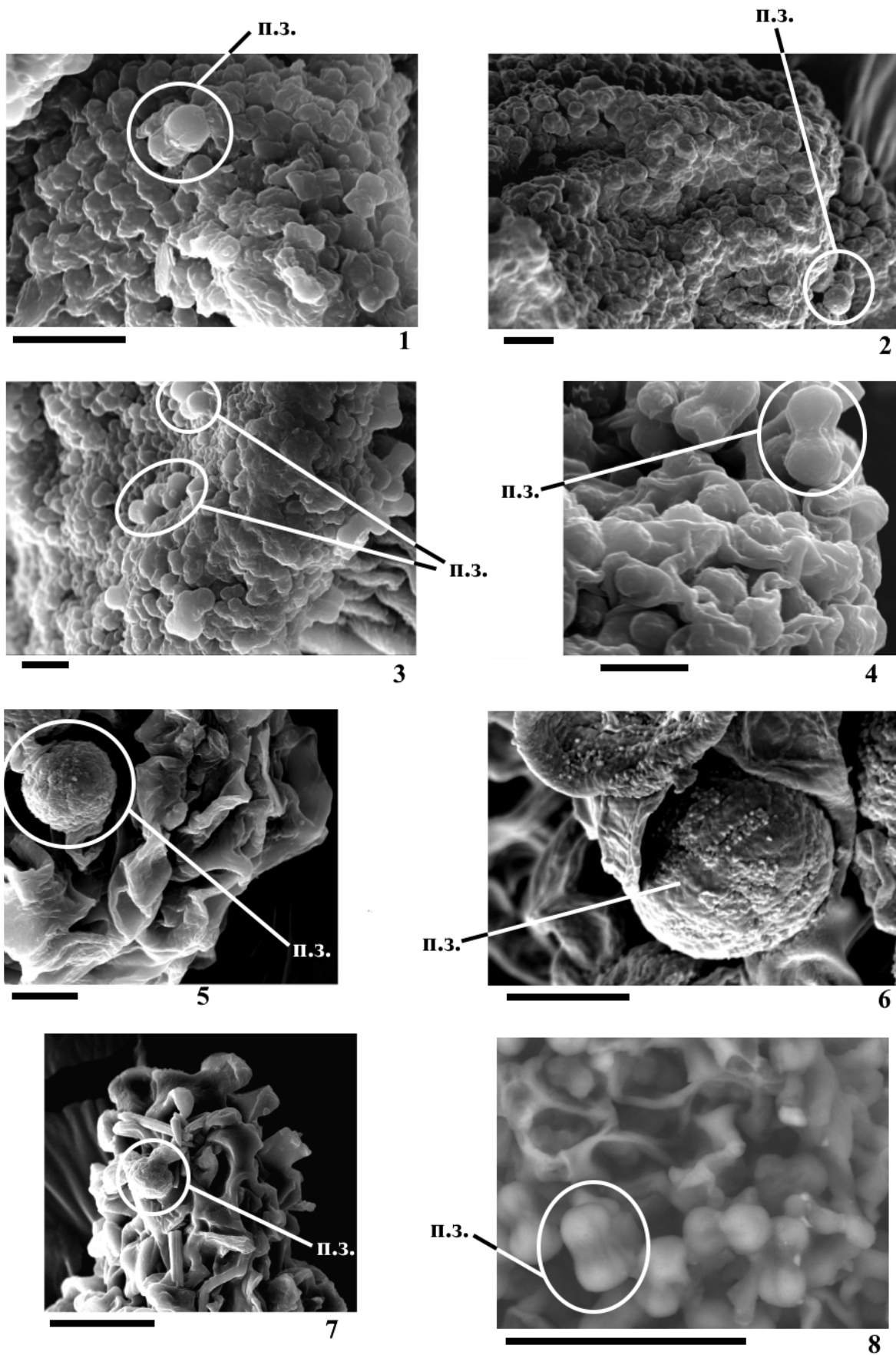


Рис. 3. Корреляция формы папилл и формы пыльцевых зерен *Myosotis*: 1, 2 – *M. lithospermifolia*; 3 – *M. imitata*; 4 – *M. litoralis*; 5, 6 – *M. balbisiana*; 7 – *M. discolor*; 8 – *M. incrassata*. Масштабная линейка: 1, 5, 6 – 9 мкм; 2, 3, 4 – 6 мкм; 7 – 30 мкм; 8 – 20 мкм.

**Sect. 5. *Sylvaticae*** (Popov ex Riedl) Tzvelev

В настоящее время секция представлена 22 видами и подвидами, экологически тесно связанными с лесными, чаще горными сообществами евроазиатского континента. Южная граница секции определяется ареалом *M. latifolia*, который распространен в Северной Африке.

Из 22 видов секции 11 видов сосредоточены в средневропейской флоре. В Сибири и на Дальнем Востоке произрастают 6 видов, большинство связано с горными системами.

Секция *Sylvaticae* разделена на две подсекции: 1) subsect. *Sylvaticae* – виды имеют короткую трубку венчика, не превышающую длину

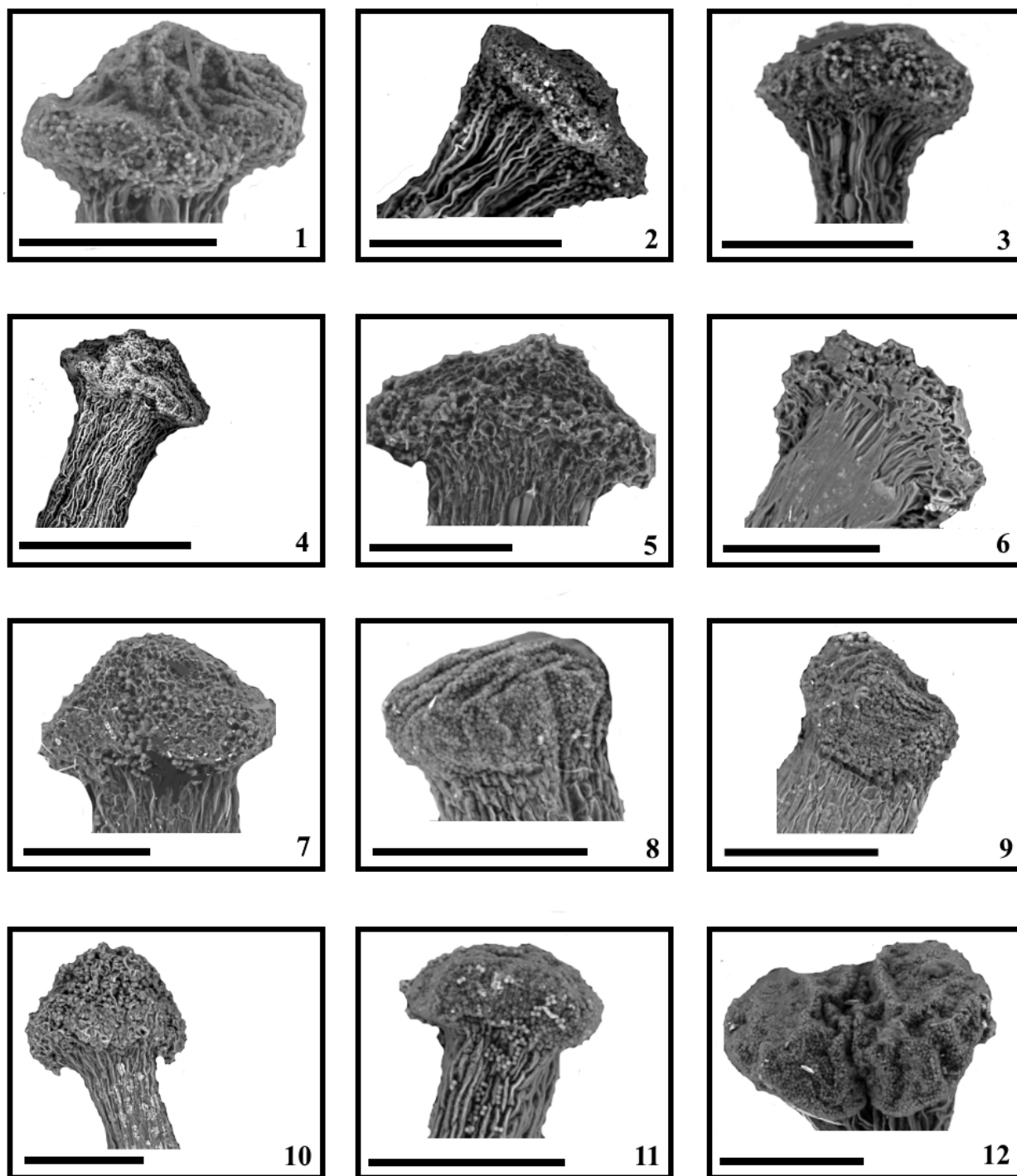


Рис. 4. Форма рыльца у видов *Myosotis* секций *Myosotis*, *Stoloniferae* и *Azorenses*: 1 – *M. scorpioides* (= *M. palustris*); 2 – *M. rehsteineri*; 3 – *M. kazakhstanica*; 4 – *M. praecox*; 5 – *M. caespitosa*; 6 – *M. macrocalyx*; 7 – *M. baltica*; 8 – *M. stolonifera*; 9 – *M. secunda*; 10 – *M. sicula*; 11 – *M. welwitschii*; 12 – *M. azorica*. Масштабная линейка: 1–3, 5–12 – 100 мкм; 4 – 200 мкм.

чашечки, мелкие пыльники и короткие тычиночные нити.  $X = 9$ ; 2) subsect. *Decumbentes* – виды с длинной трубкой венчика, превышающей длину чашечки, крупными пыльниками и длинными тычиночными нитями, выставляющимися из трубки венчика.  $X = 8$ . Виды подсекции *Decumbentes* большей частью обитают в горных лесах Западной Европы и являются реликтами пребореальных лесов, из них *M. decumbens* заходит за пределы полярного круга, где обычен на Скандинавском п-ове. В Сибири имеются лишь изолированные и единичные местонахождения на плато Путорана длиннотрубчатой *M. pseudovariabilis*.

Для всех видов секции характерно пирамидальное двулопастное рыльце, с заостренной или слегка сглаженной верхушкой, по средней части которого проходит глубокая продольная борозда, разделяющая рыльце на две хорошо выраженные лопасти. Поверхность рыльца продольно-бороздчатая, борозды глубокие и резко выступающие. Папиллы плотно посажены на поверхности, рыльца имеют бутылеобразную форму («lageniform»-тип), ножка очень короткая и широкая, верхняя часть булавообразной формы, на поверхности которой просматриваются бугорки разной величины.

**Subsect. 1. *Sylvaticae*** (Popov ex Riedl) O. D. Nikif.

Из типовой подсекции *Sylvaticae* изучены рыльца 7 таксонов: *M. sylvatica*, *M. rivularis*, *M. krylovii*, *M. sajanensis*, *M. sachalinensis*, *M. lazica*, *M. arvensis* (рис. 5, 1–9).

У большинства изученных видов рыльце пирамидальное, со слегка сглаженной верхушкой. Поверхность продольно-бороздчатая, борозды глубокие и резко выступают над поверхностью, Папиллы плотно расположены на поверхности рыльца, по форме их можно отнести к «lageniform»-типу, ножка короткая, верхняя часть имеет булавообразную форму.

По сравнению с другими видами секции, у *M. sylvatica* борозды на поверхности рыльца более глубокие, особенно по центру, а у *M. sajanensis*, напротив, рыльце имеет более сглаженную верхушку и слабо выраженные борозды.

**Subsect. 2. *Decumbentes*** O. D. Nikif.

Изучены рыльца 6 видов: *M. decumbens*, *M. pseudovariabilis*, *M. latifolia*, *M. variabilis*, *M. kernerii*, *M. transsylvanica* (рис. 5, 10–15).

По форме и типу поверхности рыльца видов подсекции *Decumbentes* схожи с таковыми типо-

вой подсекции: рыльце пирамидальное, двулопастное, со слегка сглаженной или острой верхушкой. Поверхность продольно-бороздчатая, борозды глубокие и резко выступают над поверхностью. Папиллы плотно расположены на поверхности рыльца, относятся к «lageniform»-типу, их ножка короткая, верхняя часть булавообразной формы, на поверхности которой просматриваются бугорки разной величины.

У *M. decumbens* и *M. kernerii* рыльце имеет остропирамидальную верхушку, что отличает их от других видов секции. Исследования показали, что у *M. pseudovariabilis* форма рыльца более сходна с рыльцем *M. krylovii* (типичная подсекция), что дает основание сделать вывод о более близком родстве *M. pseudovariabilis* с видами типовой секции.

**Sect. 6. *Alpestres*** (T. N. Pop.) O. D. Nikif.

Секция насчитывает около 22 видов, в их числе как широко распространенные, так и эндемичные виды. В отличие от других видов рода, представители этой секции – ксеро- и криофиты, приспособленные к наиболее суровым экологическим условиям. Они произрастают в тундрах арктического побережья Северного Ледовитого океана (*M. asiatica*), в субальпийском и альпийском, горностепном и лесостепном поясах.

По опушению чашечки и морфологии эремов секция *Alpestres* разделена на две подсекции – типовую *Alpestres* и *Suaveolentes*, виды которой занимают промежуточное положение между секциями *Mediterraneae* и *Alpestres*. У видов подсекции *Alpestres* чашечка опушена прямыми и серповидными волосками, реже единичными полукрючковатыми, ареола эремов эллиптическая с короткими боковыми кавеями. У видов подсекции *Suaveolentes* в опушении чашечки имеются полукрючковатые и крючковатые волоски, ареола эремов округлая или широкоэллиптическая.

Форма рыльца видов секции *Alpestres* схожа с таковой секции *Sylvaticae*, но у видов секции *Alpestres* оно более низкое, а борозды более глубокие, по средней части проходит глубокая продольная борозда, которая разделяет рыльце на две выраженные лопасти.

Ранее нами установлено, что секции *Alpestres* и *Sylvaticae* относятся к разным и параллельным филиям (Nikiforova, 2000). Признаки рыльца и папилл также проявляют параллельную изменчивость в бореальных филиях рода *Myosotis*.

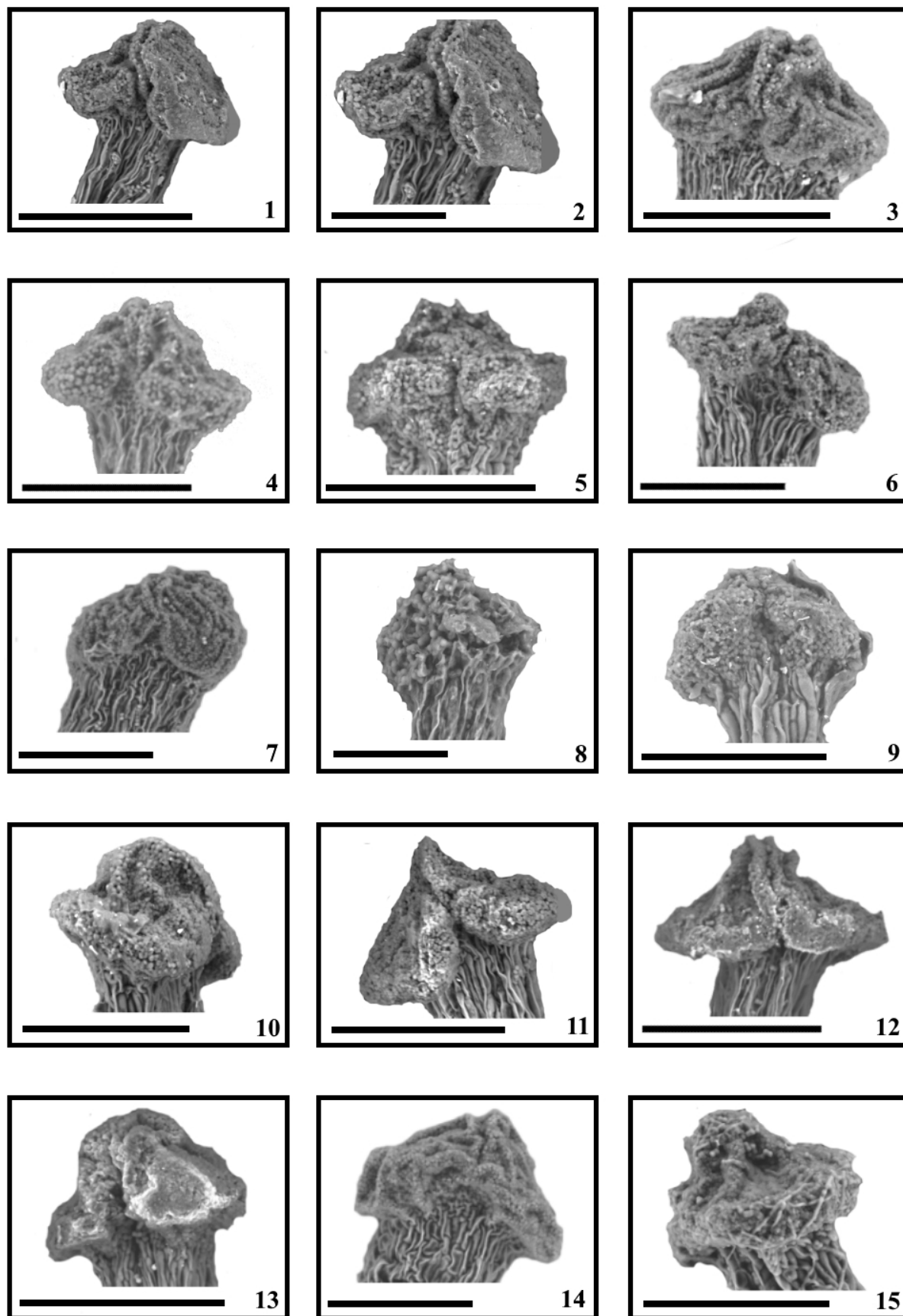


Рис. 5. Форма рыльца у видов *Myosotis* секции *Sylvaticae*: 1, 2 – *M. sylvatica*; 3 – *M. krylovii*; 4 – *M. rivularis*; 5 – *M. sachalinensis*; 6 – *M. sajanensis*; 7 – *M. sajanensis* var. *austrobaicalensis* (O. D. Nikif.) O. D. Nikif.; 8 – *M. arvensis*; 9 – *M. lazica*; 10 – *M. latifolia*; 11 – *M. decumbens*; 12 – *M. kernerii*; 13 – *M. variabilis*; 14 – *pseudovariabilis*; 15 – *M. transsylvanica*. Масштабная линейка: 1, 3, 4, 5, 7, 9–13, 14 – 100 мкм; 2, 8 – 50 мкм; 6, 14 – 200 мкм.

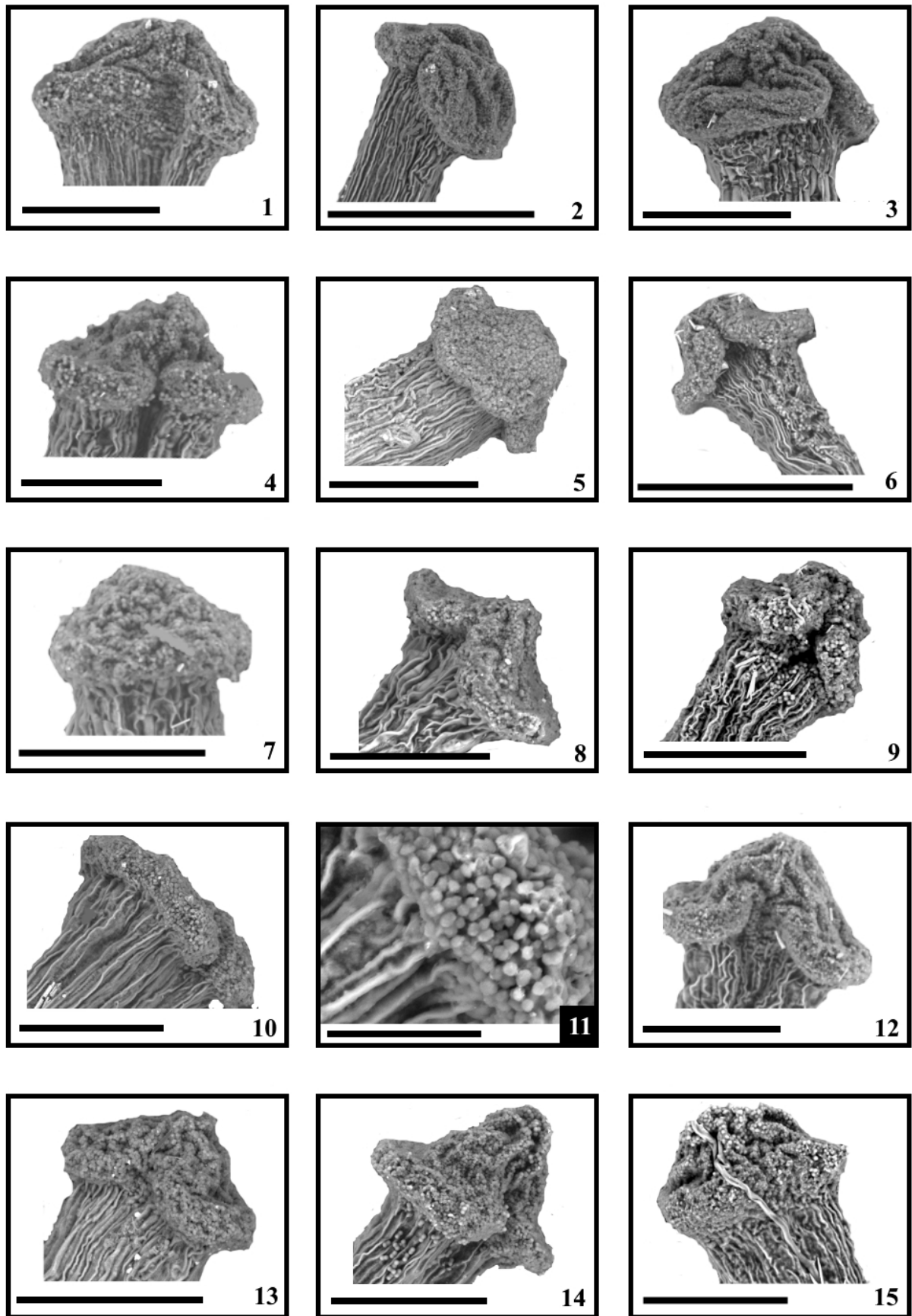


Рис. 6. Форма рыльца у видов *Myosotis* секции *Alpestris*: 1 – *M. alpestris*; 2 – *M. asiatica*; 3 – *M. imitata*; 4 – *M. baicalensis*; 5 – *M. schmakovii*; 6 – *M. austrosibirica*; 7 – *M. verchijanica*; 8 – *M. superalpina*; 9 – *M. ochotensis*; 10, 11 – *M. alpina*; 12 – *M. popovii*; 13 – *M. schistosa*; 14 – *M. daralaghezica*; 15 – *M. suaveolens*. Масштабная линейка: 1, 3, 4, 5, 7–10, 13–15 – 100 мкм; 2, 6, 12 – 200 мкм; 11 – 30 мкм.

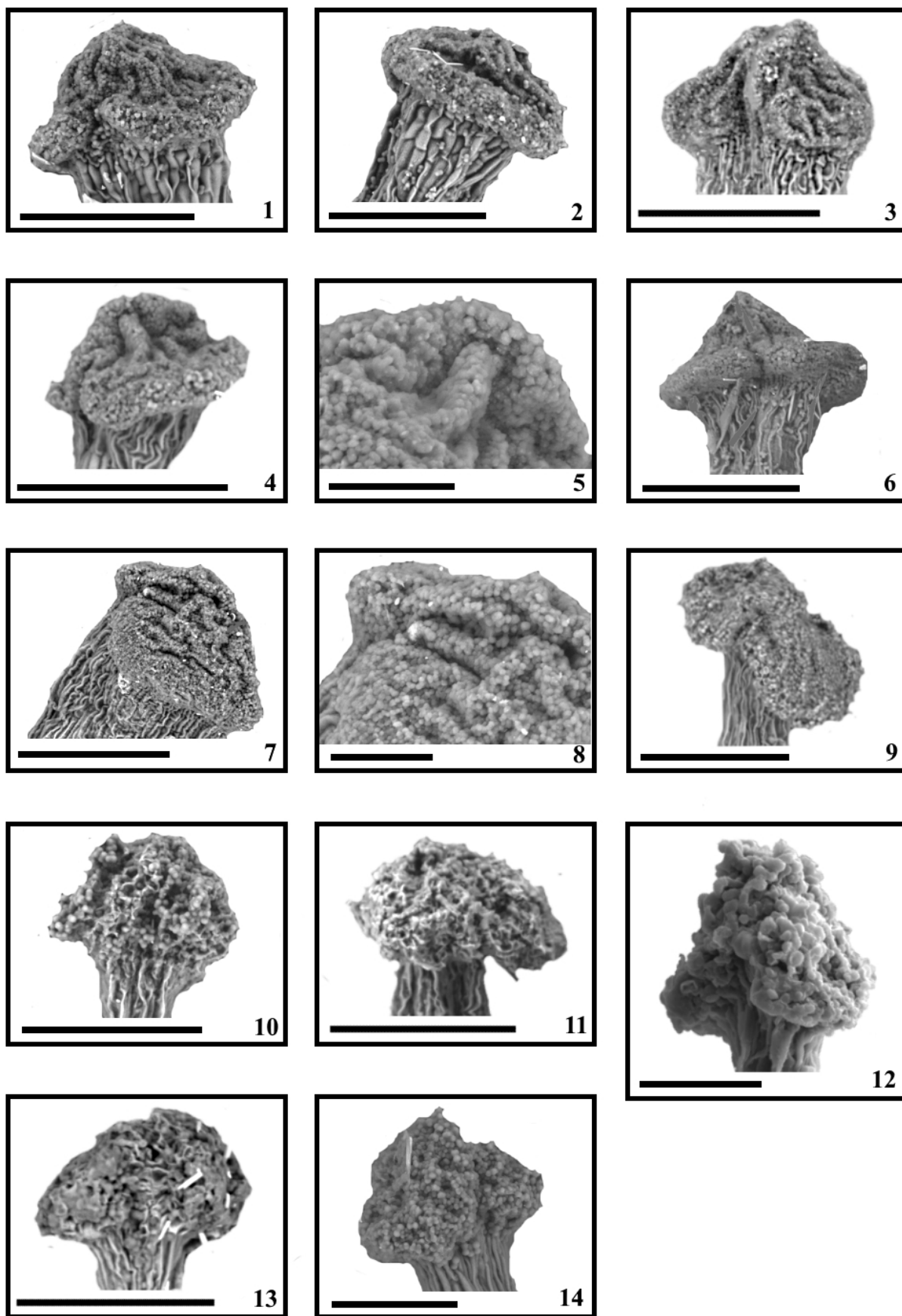


Рис. 7. Форма рылец у *Myosotis* секций *Mediterraneae* и *Litorales*: 1 – *M. lithospermifolia*; 2 – *M. kamelinii*; 3 – *M. radix-palaris*; 4, 5 – *M. kolakovskiyi*; 6 – *M. densiflora* (= *M. cyanea*); 7, 8 – *M. olympica*; 9 – *M. heteropoda*; 10 – *M. incrassata*; 11 – *M. ucrainica*; 12 – *M. litoralis*; 13 – *M. pusilla*; 14 – *M. cadmaea*. Масштабная линейка: 1–4, 6, 7, 9–11, 13 – 100 мкм; 5, 8 – 30 мкм; 12 – 20 мкм; 14 – 50 мкм.



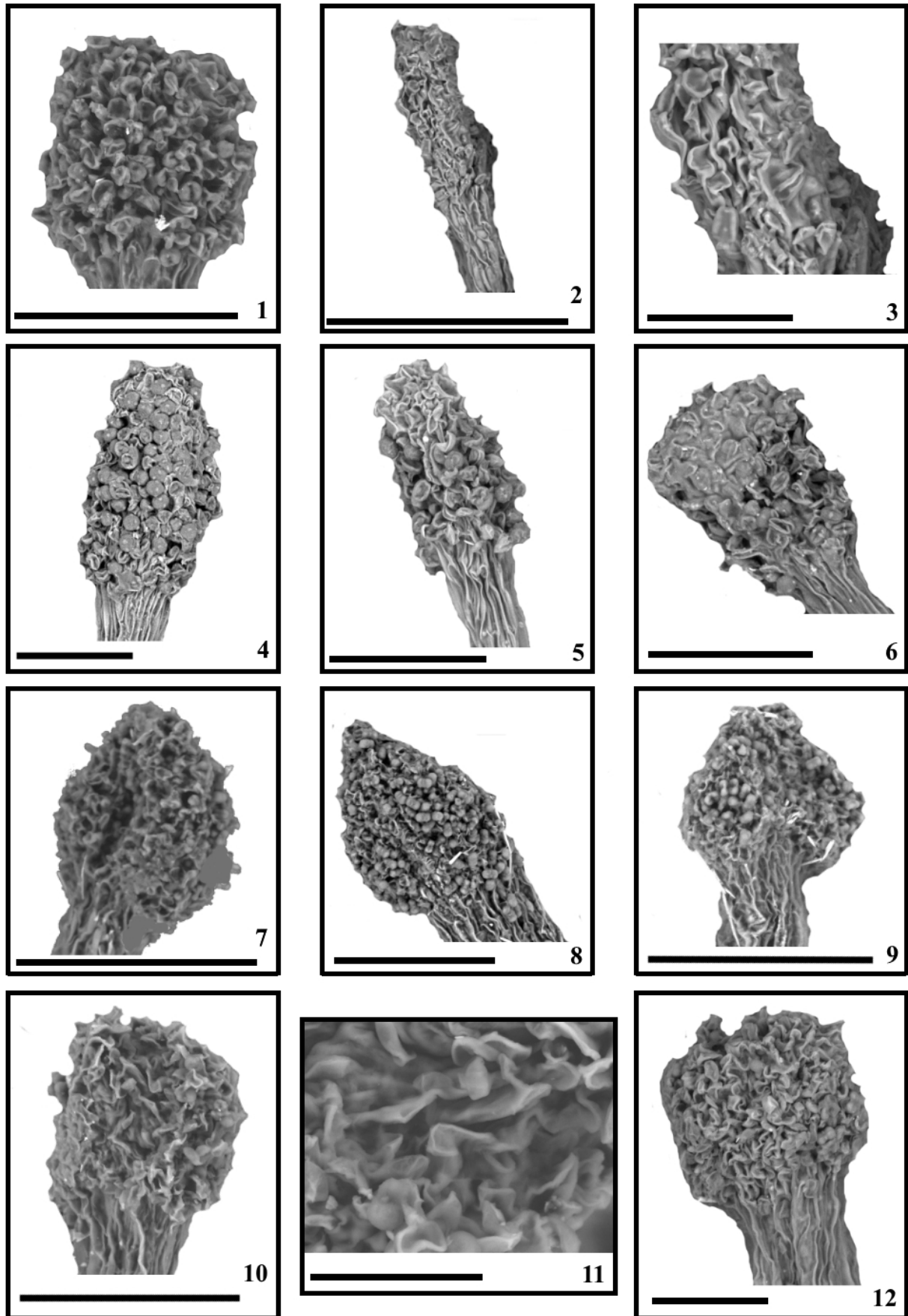


Рис. 8. Форма рылец у видов *Myosotis* секции *Discolores*: 1 – *M. abyssinica*; 2, 3 – *M. congesta*; 4 – *M. discolor*; 5 – *M. balbisiana*; 6 – *M. personii*; 7 – *M. stricta*; 8 – *M. ramosissima*; 9 – *M. minutiflora*; 10, 11 – *M. virginica*; 12 – *M. refracta*. Масштабная линейка: 1, 2, 4–10 – 100 мкм; 2 – 200 мкм; 11 – 30 мкм; 12 – 50 мкм.

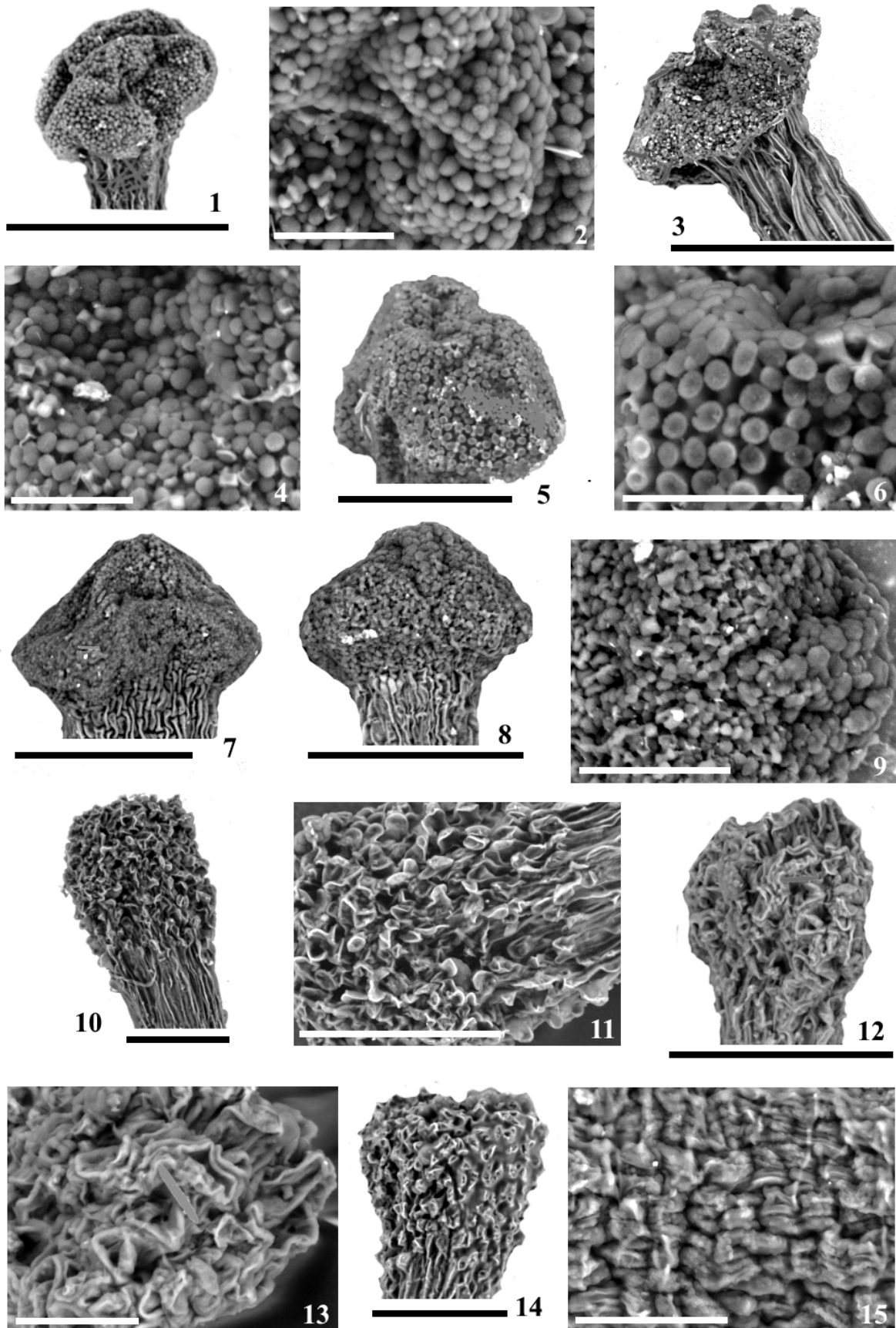


Рис. 9. Форма рылец и их поверхность у родов *Trigonotis* и *Exarrhena*, *Strophostoma*: 1, 2 – *T. radicans*; 3, 4 – *T. myosotideae*; 5, 6 – *T. peduncularis*; 7 – *S. amoenum*; 8, 9 – *S. propinquum*; 10, 11 – *E. spatulata*; 12, 13 – *E. australis*; 14, 15 – *E. forsteri*. Масштабная линейка: 1, 3 – 200 мкм; 2, 4, 6, 9, 13, 15 – 30 мкм; 5, 7, 8, 10–12, 14 – 100 мкм.

**Subsect. 1. *Alpestres*** (T. N. Pop.) O. D. Nikif.

Изучены рыльца 12 видов секции: *M. alpestris*, *M. alpina*, *M. schistosa*, *M. asiatica*, *M. austrosibirica*, *M. schmakovii*, *M. imitata*, *M. baicalensis*, *M. ochotensis*, *M. superalpina*, *M. verchijanica*, *M. popovii* (рис. 6, 1–13).

Для всех видов характерно рыльце пирамидальное, двулопастное, со сглаженной верхушкой, в средней части проходит продольная глубокая борозда, которая разделяет рыльце на две выраженные, расходящиеся нижними концами лопасти. Поверхность глубоко извилисто-бороздчатая, борозды в основном продольные. В нижней, 1/4 части рыльца, по окружности проходит глубокая борозда, остальные борозды поперечные.

У большинства видов верхушка рылец сглаженная, а у *M. superalpina*, напротив, верхушка заостренная. У *M. asiatica* рыльце низкопирамидальное, в центре имеется углубление от центральной борозды; окольцованная борозда слабо заметная, а поперечные борозды глубокие. Рыльце *M. alpina* плоское, что отличает его от рылец других видов секции, но при этом оно двулопастное и бороздчатое на поверхности, что в целом характерно для секции. Папиллы плотно расположены на поверхности рыльца, по форме их можно отнести к «lageniform»-типу, их ножка короткая, верхняя часть булавовидной формы.

**Subsect. 2. *Suaveolentes*** O. D. Nikif.

Из четырех видов подсекции изучены рыльца двух видов – *M. suaveolens* и *M. daralaghezica* (рис. 6, 14–15).

У данных видов форма рыльца сходная с рыльцами типовой подсекции: оно пирамидальное, 0,13 мм шир. и 0,08 мм выс. Как у видов типовой подсекции по центру проходит поперечная борозда, но она менее выражена, поэтому лопасти рыльца также менее выражены. Этот признак показывает родственную связь с видами секции *Mediterraneae*. Папиллы плотно расположены на поверхности рыльца, относятся к «lageniform»-типу, их ножка короткая, верхняя часть булавовидной формы.

**Секция 7. *Mediterraneae*** O. D. Nikif.

Секция *Mediterraneae* насчитывает около 11 видов, ареал которых относится к древнесредиземноморскому типу. Виды секции распространены на Балканском п-ове, Юго-Западной Азии и проникают далее на восток, вглубь Азиатского материка, произрастают на территории Северного Ирана и Ирака. Северная граница проходит по

Крымскому п-ову, где встречается единственный вид секции *M. lithospermifolia*, более обычный в Закавказье. *M. lithospermifolia*, *M. olympica* и *M. densiflora* (= *M. cyanea*) – наиболее широко распространенные виды, остальные являются локальными эндемиками. Наибольшее разнообразие видов представлено на Кавказе. Здесь встречаются 5 видов секции, при этом 2 вида, *M. radix-palaris* и *M. kolakovskiyi*, являются локальными реликтами.

Виды секции *Mediterraneae* – преимущественно мезоксерофиты, они обитают на щебнистых, южных, солнечных склонах лесного пояса (*M. radix-palaris*, *M. lithospermifolia*, *M. densiflora*) или близ снежников субальпийского и альпийского поясов (*M. olympica*).

Изучены рыльца 7 видов: *M. lithospermifolia*, *M. kamelinii*, *M. radix-palaris*, *M. kolakovskiyi*, *M. heteropoda*, *M. densiflora*, *M. olympica* (рис. 7, 1–9).

У большинства изученных видов рыльце пирамидальное, со сглаженной верхушкой, лопастное. У *M. olympica* и *M. heteropoda* рыльце по форме отличается от других видов: оно низкопирамидальное, посередине имеется глубокая борозда, которая лишь в нижней части, разделяет рыльце на отдельные лопасти. Поверхность рыльца бороздчато-извилистая, борозды глубокие. Папиллы «lageniform»-типа, плотно расположены на поверхности рыльца, их ножка короткая, верхняя часть булавовидной формы.

**Секция 8. *Discolores*** O. D. Nikif.

Секция включает около 20 однолетних видов, большая часть которых обитает в Древнем Средиземье, один вид *M. virginica* широко распространен в Северной Америке. Широкий ареал имеет *M. discolor*, он обычен на Скандинавском п-ове, реже – юге Европы и Юго-Западной Азии. Близкородственный ему вид *M. abyssinica* произрастает на Африканском континенте.

Секция разделена на две подсекции: многовидовую *Discolores* и монотипную *Refractae* O. D. Nikif. Типовая подсекция неоднородна по морфологическим признакам (окраска венчика, форма чашечки, форма эремов и их ареолы, форма п. з.). По форме п. з. виды подсекции *Discolores* можно разделить три четко обособленные группы:

1. Виды, у которых п. з. *discolor*-type, т. е. крупные и сфероидальные. Они относятся к ряду *Discolores* (*M. discolor*, *M. congesta*, *M. persoonii*, *M. abyssinica*).

2. Виды, у которых п. з. verna-type, т. е. коконообразные, 8–4-бороздно-оровые): *M. virginica*, *M. ramosissima* и *M. ruscinonensis*.

3. Виды, у которых п. з. arvensis-type, п. з. коконообразные, 6–3-бороздно-оровые. Известен лишь у *M. stricta*.

Наряду с разнообразием п. з. мы видим разнообразие форм рылец и папилл. Для видов секции характерны следующие формы рыльца: шаровидные, полусферовидные, цилиндрические, высокопирамидальные, но при этом они всегда цельные и не разделенные на лопасти. Папиллы лентовидные («banded-form»), лепестковидные («petaliform») разной длины и высоты. Два признака рыльца – его форма (цельное, не разделенное на лопасти) и лепестковидная или лентовидная форма папилл – существенно отличает рыльца видов секции *Discolores* от рылец других евразийских видов. Следует отметить, что в целом эти формы папилл характерны для рылец австрало-новозеландского рода *Exarrhena*. Как отмечено ранее, впервые данный феномен выявили немецкие ботаники Grau и Schwab (1982), которые показали, что однолетние средиземноморские виды родства *M. discolor* имеют рыльца морфологически сходные с рыльцами видов Южного полушария.

Изучены рыльца 10 видов: *M. discolor*, *M. personii*, *M. abyssinica*, *M. ramosissima*, *M. stricta*, *M. virginica*, *M. minutiflora*, *M. congesta*, *M. balbisiana*, *M. refracta* (рис. 8).

В секции *Discolores* рыльца можно разделить на 4 группы: 1) рыльца шаровидной формы: отмечены для *M. abyssinica*, *M. virginica* и *M. refracta*; 2) рыльца полусферовидные – *M. personii* и *M. discolor*; 3) рыльца высокопирамидальные, встречаются у *M. ramosissima*, *M. stricta*, *M. minutiflora*; 4) рыльца цилиндрические – у *M. balbisiana* и *M. congesta*.

Выявлена коррелятивная связь формы рыльца и формы п. з. Оказалось, что у видов, которые имеют п. з. verna-type и arvensis-type (Grau, Leins, 1967), характерны высокопирамидальные рыльца. Для видов с п. з. discolor-type характерны шаровидные и полусферовидные рыльца.

Для сравнительно-морфологического анализа нами дополнительно изучены рыльца некоторых видов близкородственных родов из трибы *Myosotideae* – *Exarrhena* R. Br., *Strophostoma* Turcz. и *Trigonotis* Steven.

## Genus 2. *Exarrhena* R. Br.

Виды рода *Exarrhena* распространены в Южном полушарии, в основном, в Австралии и Новой Зеландии. У видов рода *Exarrhena* длинная трубка венчика, превышающая длину чашечки, а также длинный столбик и тычиночные нити, которые выставляются из трубки венчика.

Изучены рыльца 3 видов: *E. australis* (= *Myosotis australis* R. Br.), *E. spatulata* (= *M. spatulata* G. Forst., *Gymnomysotis spatulata* (G. Forst.) O. D. Nikif.) и *E. forsteri* (= *M. forsteri* Lehm.).

Рыльце почти шаровидное, цельное, на верхушке плоское (*E. forsteri*) или с небольшой выемкой (*E. spatulata*). Папиллы лепестковидные, короткие, «petaliform»-типа, или ленточно-извилистые, длинные, «banded-form» (рис. 2, 14–15; рис. 9, 10–15).

У *E. forsteri* рыльце шаровидное, высота и ширина достигает 0,14 мм, папиллы имеют форму лепестка со сглаженной или слегка заостренной верхушкой; они короткие, равномерно и плотно распределены по поверхности рыльца. У *E. spatulata* рыльце почти шаровидное (выс. 0,13 мм, шир. – 0,14 мм), но поверхность рыльца отличается большим разнообразием форм папилл: их стенки извилистые, иногда сливаются в форму коротких трубочек или толстостенных бугорков. У *E. australis* рыльце 0,09–0,1 мм высоты и 0,08 мм ширины, папиллы более крупные, лентообразно-извилистые и длинные.

## Genus 3. *Strophostoma* Turcz.

Юго-западноазиатский род, насчитывает около 9 видов, у них венчик брахиморфного типа и сходный с видами рода *Myosotis*, пыльники и столбик спрятаны в трубке венчика. Отличается наличием карункулы у эремов.

Изучены рыльца двух видов: *S. amoenum* Rupr., *S. propinquum* Turcz. (рис. 9, 7–9). У обоих видов рыльце пирамидальное, со сглаженной верхушкой, с едва заметной поперечной бороздой, разделяющей рыльца на малозаметные лопасти. У *S. amoenum* по окружности рыльца проходит глубокая борозда, отделяющая верхнюю и нижнюю части рыльца, у второго вида она отсутствует. У *S. amoenum* высота рыльца достигает 0,14 мм, а ширина 0,11 мм, а у *S. propinquum* – 0,06 мм и 0,1 мм соответственно. Форма папилл сходная с видами секций рода *Myosotis*: папиллы плотно посажены на поверхности рыльца имеют лагениобразную форму, ножка очень короткая и

широкая, верхняя часть булавовидной формы, при этом в верхней части рыльца папиллы более крупные, чем в нижней.

#### Genus 4. *Trigonotis* Steven

Восточноазиатский род, насчитывающий около 50 видов, у которых венчик брахиморфного типа, как у видов рода *Myosotis*, пыльники и столбик спрятаны в трубке венчика. От родов трибы *Myosotideae* отличается тетраэдрически, а не эллиптическими эремами.

Изучены рыльца 3 видов: *T. radicans* Steven, *T. myosotideae* (Maxim.) Maxim., *T. peduncularis* (Trevir.) Steven ex Palib. (рис. 9, 1–6).

Самый короткий столбик, 0,6–0,7 мм дл., отмечен у *T. radicans*, рыльце высотой 0,12–0,13 мм, шириной 0,095 мм. У *T. myosotideae* столбик 0,7–0,8 мм дл., а рыльце 0,1 мм выс., 0,2 мм шир. У *T. peduncularis* столбик 0,7–0,8 мм дл., а рыльце 0,14 мм и 0,15 мм соответственно. У *T. radicans* и *T. myosotideae* рыльце низкопирамидальное с заметными бороздами, у однолетнего вида *T. peduncularis* рыльце высокопирамидальное. Особенно глубокие борозды характерны для рылец *T. radicans*: они разделяют рыльце на 4–5 лопастей. У *T. myosotideae* и *T. peduncularis* рыльце двулопастное, с углублением на верхушке, борозды неглубокие.

Папиллы имеют бутылеобразную форму. Однако их форма заметно отличается от других изученных родов: 1) папиллы более крупные и более рыхло расположены на поверхности, они хорошо просматриваются под микроскопом; 2) ножка длинная и узкая, а верхняя часть стенки плоская или слегка вздутая и напоминает форму шляпки гвоздя.

#### Выводы

1. Формы рыльца и папилл являются таксономическими признаками и могут служить маркерами для классификации рода *Myosotis*, а также родственных ему родов.

2. В роде *Myosotis* s. str. выявлено две формы рылец: 1) рыльца пирамидальные, слабо или выражено двулопастные, с короткими папиллами на поверхности; 2) рыльца шаровидные, полушаровидные или цилиндрические, цельные, с длинными лепестковидными или лентовидными папиллами на поверхности. Первый тип рылец характерен для большинства евразийских видов из разных секций, а второй встречается только

у однолетних видов из секций *Discolores* и *Litorales*, а также у видов Южного полушария из рода *Exarrhena*.

3. Согласно терминологии Bigazzi и Selvi (2011), папиллы рылец видов секций *Myosotis*, *Stoloniferae*, *Azorenses*, *Sylvaticae*, *Alpestres* и *Mediterraneae*, а также родов *Strophostoma* и *Trigonotis* имеют бутылеобразную форму («lageniform»-тип).

4. Для видов секций *Discolores* и *Litorales* рода *Myosotis*, а также видов рода *Exarrhena* характерны папиллы «petaliform» (лепестковидные) или «banded-form» (лентовидные).

5. Исследования показали, что форма папилл и их размеры связаны с формой и размерами п. з. У тех видов, которые имеют папиллы «lageniform»-тип, характерны коконообразные, 6–3-бороздно-оровые, с чередованием оровых и безоровых борозд п. з. Они самые мелкие не только в семействе Boraginaceae, но и у других семейств цветковых растений. Напротив, т. е. виды, для которых характерны лепестковидные или лентовидно-извилистые папиллы (секции *Lithorales* и *Discolores*), имеют совершенно другой тип п. з. – они либо сфероидальные, крупные, 10–12-бороздно, 5–6-оровые или коконообразные, 6–3-бороздно-оровые, как у видов секции *Lithorales*, но тогда они более крупные, с полярной осью 8–10 мкм.

6. По форме рыльца и папилл *M. sicula* (секция *Stoloniferae*) более близок видам секции *Litorales*, особенно *M. ucrainica*.

7. Выявлено сходство в морфологии рылец многовидовых евразийских секций *Sylvaticae* и *Alpestres*: они выражено двулопастные, с глубокими бороздами на поверхности. Так как виды данных секций относятся к разным эволюционным линиям, то можно сделать вывод о том, что признаки «форма рыльца» и форма папилл проявляют параллельную изменчивость в главных линиях рода *Myosotis*.

8. Рыльца подсекции *Suaveolentes* секции *Alpestres* морфологически схожи с рыльцами секции *Mediterraneae*, что указывает на принадлежность секций *Alpestres* и *Mediterraneae* к одной эволюционной линии.

9. Форма рылец и папилл видов рода *Strophostoma* показывает близкое родство с видами рода *Myosotis* s. str.

10. У изученных видов рода *Trigonotis* рыльце более крупное по сравнению с видами рода *Myosotis*, но папиллы также имеют бутылеобразную

форму («lageniform»-тип), но в отличие от папилл рода *Myosotis*, они более крупные и рыхло расположены на поверхности рыльца, ножка узкая, а верхняя часть плоская, а не булавовидно-вздутая, как у большинства видов рода *Myosotis*.

11. Проведенные исследования совпадают с мнением немецких ботаников J. Grau и A. Schwab (1982) о морфологическом сходстве формы рылец и папилл видов секции *Discolores* рода *Myosotis* и видов рода *Exarrhena*. Эти признаки,

наряду с морфологическими признаками чашечки цветка и формы пыльцевых зерен, подтверждают гипотезу о гибридной природе евразийского рода *Myosotis* s. str., у которого одна часть секций (особенно *Myosotis* и *Stoloniferae*) указывает на родство с арктотретичным восточноазиатско-гималайским родом *Trigonotis*, а секция *Discolores* – с австрало-новозеландским родом Южного полушария *Exarrhena*.

## REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

**Bigazzi M., Selvi F.** 1998. Pollen morphology in *Boragineae* (Boraginaceae) in relation to the taxonomy of the tribe. *Plant Systematics and Evolution* 213: 121–151.

**Bigazzi M., Selvi F.** 2011. Stigma form and surface in the tribe *Boragineae* (Boraginaceae): Micromorphological diversity, relationships with pollen, and systematic relevance. *Canadian Journal of Botany* 78(3): 388–408.

**Blaise S.** 1972. Problemes taxonomiques posés par l'homogenéité apparente du genre *Myosotis* L. *Candollea* 27: 65–81.

**Buys M. H.** 2001. The stigma and style of *Lobostemon* (Boraginaceae) and their systematic implications. *South African Journal of Botany* 67: 47–52.

**De Candolle A. P.** 1846. *Myosotis* L. In: *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Ps. 10. Parisiis. Pp. 105–117.

**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.** 2016. The borage family (Boraginaceae s. str.): A revised ifrafamilial classification based on new phylogenetic evidence, with emphasis on the placement of some enigmatic genera. *Taxon* 65 (3): 523–546. DOI: <http://dx.doi.org/10.12705/653.6>

**Grau J., Leins P.** 1968. Pollenkorntypen und Sektions-gliederung der Gattung *Myosotis*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 81(3–4): 107–115.

**Grau J., Schwab A.** 1982. Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis*. *Mitt. Bot. Staatssam. Munchen* 18: 9–58.

**Heslop-Harrison Y.** 1981. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. *Nord. J. Bot.* 1: 401–420.

**Heslop-Harrison Y., Shivanna K. R.** 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. *Ann. Bot. (London)* 41: 1233–1258.

**Mehrabian A.-R., Arabameri M., Sadeghi S.** 2017. Stigma morphology in *Onosma* spp. (Boraginaceae) with emphasis on its systematics implication in Iran. *Bangladesh J. Bot.* 46(4): 1269–1276.

**Nikiforova O. D.** 2000. The boreal sections of the genus *Myosotis* L. and their genesis. *Turczaninowia* 3, 1: 5–24. [In Russian] (**Никифорова О. Д.** Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // *Turczaninowia*, 2000. Т. 3, № 1. С. 5–24).

**Nikiforova O. D.** 2001. System of the genus *Myosotis* (Boraginaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 86(12): 77–86. [In Russian] (**Никифорова О. Д.** Система рода *Myosotis* (Boraginaceae) // *Бот. журн.*, 2001. Т. 86, № 12. С. 77–86).

**Nikiforova O. D.** 2002. Palynomorphological study of the genus *Myosotis* and some related genera (Boraginaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 87 (3): 44–53. [In Russian] (**Никифорова О. Д.** Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (Boraginaceae) и некоторых родственных ему родов // *Бот. журн.*, 2002. Т. 87, № 3. С. 44–53).

**Riedl H.** 1968. Die neue Tribus *Trigonotideae* und das System der *Boraginoideae*. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 115: 291–321.

**Schuster R.** 1967. Taxonomische Untersuchungen über die serie *Palustres* M. Pop. der Gattung *Myosotis* L. *Feddes Repert.* 74(1–2): 39–98.

**Weigend M., Gottschling M., Selvi F., Hilger H. H.** 2010. Fossil and extant Western Hemisphere Boragineae, and the polyphyly of “*Trigonotideae*” Riedl (Boraginaceae: *Boraginoideae*). *Syst. Bot.* 35: 409–419.

**Winkworth R. C., Grau J., Robertson A. W., Lockhart P. J.** 2002. The origins and evolution of the genus *Myosotis* L. (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 180–193.