

УДК 582.948.

О.Д. Никифорова

O. Nikiforova

К СИСТЕМАТИКЕ ПОДТРИБЫ MYOSOTIDINAE ТРИБЫ MYOSOTIDEAE (BORAGINACEAE)

ON THE SYSTEMATICS OF THE SUBTRIBUS MYOSOTIDINAE
OF THE TRIBUS MYOSOTIDEAE (BORAGINACEAE)

Триба *Lithospermeae* DC. семейства *Boraginaceae* характеризуется наличием плоского гинобазиса, к которому основанием прикрепляются гладкие или слегка морщинистые блестящие эремы. По данному признаку A. De Candolle (1846), а позднее M. Guerke (1897) отнесли к трибе 16 родов, из которых во “Флору СССР” (Попов, 1953) включены следующие роды: *Lithospermum* L., *Macrotomia* DC., *Arnebia* Forsk., *Stenosolenum* Turcz., *Onosma* L., *Alkana* Tausch, *Moltkia* Lehm., *Trigonotis* Stev., *Myosotis* L., *Mertensia* Roth., *Botryospermum* Bunge, *Brachybotrys* Maxim. Накопившиеся в последние десятилетия факты указывают на неоднородность этой трибы. Так, А.И. Федосеева (1935, 1963) для целей систематики изучала анатомические особенности эремов *Boraginaceae*. Она выявила, что наиболее важными с карпологической стороны является анатомическое строение околоплодника, а именно положение механического слоя (или слоев) в околоплоднике. В семействе *Boraginaceae* ею выделено три более или менее хорошо выраженных типа: 1 – тип *Cynoglossum*; 2 – тип *Anchusa*; 3 – тип *Lithospermum*. Роды *Lithospermum*, *Moltkia*, *Onosma*, *Macrotomia*, *Arnebia*, *Stenosolenum* имеют околоплодник *Lithospermum*-типа, который характеризуется низкими клетками наружного эпидермиса, наличием многорядного склеренхиматического слоя под наружным эпидермисом и внутренним одинаковым эпидермисом на всей внутренней поверхности околоплодника. Они, несомненно, принадлежат трибе *Lithospermeae*, а околоплодник родов *Myosotis*, *Trigonotis*, *Mertensia* заметно отличается от околоплодника *Lithospermum*-типа. У этих родов наружный эпидермис состоит из высоких колонковидных кремневых клеток с волнистыми боковыми стенками. За наружным эпидермисом следует многослойная паренхима, далее – внутренний эпидермис, состоящий из тонкостенных клеток, мало отличающихся от паренхимы, а склеренхиматический слой отсутствует. Анатомически они ближе всего к *Anchusa*-типу.

Анализ палиноморфологических характеристик пыльцевых зерен трибы *Lithospermeae* на основе данных, полученных Е.М. Аветисян (1956), Т.Н. Поповой и Е.А. Земсковой (1990, 1995), Земсковой и Поповой (1991), также показывает, что эта триба таксономически неоднородна и представлена двумя эволюционными линиями. К первой относится собственно *Lithospermeae* с родами: *Lithospermum*, *Macrotomia*, *Arnebia*, *Stenosolenum*, *Onosma*, *Alkana*, *Moltkia*, которые имеют крупные эллипсоидальные, округло-эллипсоидальные или грушевидные пыльцевые зерна, чаще с многочисленными бороздами (3–10), которые все являются оровыми. По данным Федосеевой, у них околоплодник *Lithospermum*-типа. Вторая группа объединяет роды: *Trigonotis*, *Myosotis*, *Mertensia*, *Botryospermum*, *Brachybotrys*, *Trigonocaryum* Trautv. Данные роды имеют мелкие коконообразные пыльцевые зерна, суженные в области экватора, 6-бороздные, из которых три оровые борозды чередуются с тремя безоровыми. Микрокарпологически они относятся к *Anchusa*-типу. Из перечисленных родов род *Trigonocaryum* относят к трибе *Anchuseae* (Guerke, 1897; Попов, 1953) из-за наличия белого мясистого придатка (каррункулы), с помощью которого эрем прикрепляется к плоскому гинобазису. Наличие каррункулы у эремов – характерный признак трибы *Anchuseae*. Но по морфологии цветка (скрученный в почкосложении венчик), вегетативных органов и особенно форме пыльцевых зерен этот род близкородственен роду *Myosotis*. С точки зрения микрокарпологии (Федосеева, 1935, 1963), род *Trigonocaryum* гораздо ближе роду *Myosotis*, чем к членам трибы *Anchuseae*, куда его обычно включают (Guerke, 1897; Попов, 1953). Те же выводы сделала Е.М. Аветисян (1956), на осно-

вании исследования пыльцевых зерен большинства родов семейства *Boraginaceae*. По ее мнению, род *Trigonocaryum* имеет коконообразные 6-бороздные пыльцевые зерна, как у рода *Myosotis*. Полученные нами данные морфологии пыльцевых зерен на сканирующем электронном микроскопе полностью подтверждают выводы Аветисян.

Итак, триба *Lithospermeae* является неоднородной по составу, и в ней четко определяется по крайней мере две эволюционные линии. Первая объединяет роды, родственные *Lithospermum*, вторая – *Myosotis*.

В.Р. Григорьев (1964) на основании изучения семейства *Boraginaceae* методом анализа морфологического строя (Виноградов, 1947) предложил вторую группу родов объединить в самостоятельную трибу *Myosotideae* Reichenb, в которой он выделил три подтрибы *Myosotidinae*, *Trigonotidinae* M. Pop., *Botrysperminae* M. Pop. Изучение таксономии рода *Myosotis* и близкородственных ему родов привело меня к заключению, что с выводами Григорьева и предложенной им системой следует согласиться. Григорьев семейство *Boraginaceae* s. str. разделил на 3 подсемейства: *Trichodesmoideae*, *Lithospermoideae*, *Cynoglossoideae*. Это согласуется с морфологическими типами гинобазиса (площадка прикрепления эремов), которые присутствуют в семействе: для *Boraginaceae* характерно 3 типа гинобазиса: 1) плоский (*Lithospermum*-тип), 2) пирамидальный (*Cynoglossum*-тип), 3) промежуточный между двумя первыми – низкопирамидальный (*Trichodesma*-тип). Тип гинобазиса является морфологическим признаком более высокого ранга, чем триба, поэтому у De Candolle и Guerke трибы оказались неоднородными по составу, как показано мною на примере трибы *Lithospermeae*.

По моему мнению, признаком уровня трибы является не тип гинобазиса, а характер прикрепления эремов к гинобазису. На основании этого подсемейство *Lithospermoideae* естественным образом распадается на три трибы:

1. Триба *Lithospermeae* – эремы прикреплены плоской и базальной площадкой, затененной перикарпом.

2. Триба *Anchuseae* – эремы прикреплены тоже базальной площадкой, но не затененной перикарпом, а открытой; основание эрема имеет вид утолщенного кольца, которое охватывает мягкую паренхиматическую ткань – карункулу, и когда эремы отпадают, карункула остается в кольце, как мягкая пробочка.

3. Триба *Myosotideae* является промежуточной между двумя крайними трибами. С одной стороны, эремы прикрепляются своим основанием, как у видов трибы *Lithospermeae*, с другой – эремы имеют ареолу (площадка прикрепления эремов к гинобазису), которая частично охватывает мягкую паренхиматическую ткань, как у видов трибы *Anchuseae*, но, в отличие от последней, у большинства родов (за исключением *Trigonocaryum* и *Strophostoma*) трибы *Myosotideae* карункула отсутствует. Часто у некоторых видов рода *Myosotis* на эремах в районе ареолы можно наблюдать лишь слабо заметную ткань цветоложа в виде беловатой, почти прозрачной пленки. Этот признак встречается у *M. caespitosa* K.F. Schultz, *M. sicula* Guss. и др.

Остановимся более подробно на таксономии рода *Myosotis* и близкородственных ему родов. Исследователи *Boraginaceae* отмечали, что род *Myosotis* по своим признакам является одним из уникальных родов в семействе. Он представлен нежными мезофильными травами без жесткого опушения, столь характерного для *Boraginaceae*. Венчик брахиморфный (незабудковый), скрученный в почкосложении, эремы эллиптические, темные, с гладкой блестящей поверхностью, нежным перикарпом. По наличию плоского гинобазиса, к которому своим основанием прикрепляются эремы, De Candolle, а позднее Guerke включали его в трибу *Lithospermeae*. Однако H.G.L. Reichenbach (1857) считал, что род *Myosotis* занимает особое место в системе *Boraginaceae* и выделил его в самостоятельную трибу *Myosotideae*. Того же мнения придерживался Попов (1949; 1953).

Уникальность рода *Myosotis* проявляется как в морфологической, так и в пространственной структурах. С одной стороны, род является активным элементом Голарктического царства Северного полушария, с другой – распространен в Австралии, Новой Зеландии, Южной

Африке и Южной Америке. Guerke (1897) род *Myosotis* разделил на 5 секций. Секции *Eumyosotis*, *Strophostoma* и *Phyllocephalum* представлены бореальными видами Северного полушария. Секции *Exarrhena* и *Gymnomyosotis* – субтропические виды Южного полушария. Все секции резко обособлены морфологией цветка и эремов, их отличительные признаки, по Guerke (1897), представлены ниже.

Sect. 1. *Myosotis* DC. Эремы плоско-трехгранные, без мясистого придатка (карнукулы). Венчик равен чашечке, со сводиками в зеве, тычинки и столбик не выставляются из трубки венчика. Большей частью бореальные виды Голарктического царства и субтропические виды Северной Африки.

Sect. 2. *Strophostoma* Endl. Эремы плоско-трехгранные, с мясистой карнукулой. Венчик равен чашечке, со сводиками в зеве. Тычинки и столбик не выставляются наружу. Бореальные и субтропические виды Кавказа и Передней Азии.

Sect. 3. *Phyllocephalum* Boiss. Эремы трехгранные, со слабо выраженной карнукулой. Венчик равен чашечке, со сводиками в зеве. Тычинки и столбик не выставляются наружу. Монотипная. В секцию Guerke включил единственный вид под названием *M. involucrata* Stev. Однако первоначально он был описан Trautvetter (1875) в качестве особого рода *Trigonocaryum* – *T. prostratum*. Под этим названием он также был включен Guerke в трибу *Anchuseae*.

Sect. 4. *Exarrhena* DC. Эремы плоско-трехгранные, без карнукулы. Венчик значительно длиннее чашечки, со сводиками в зеве, тычинки и столбик сильно выставляются наружу. Субтропические виды Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки и Южной Америки.

Sect. 5. *Gymnomyosotis* DC. Эремы плоско-трехгранные, без карнукулы. Венчик равен чашечке, без сводиков в зеве, тычинки и столбик выставляются наружу. Субтропические виды Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки и Южной Америки.

Бореальные секции *Strophostoma* и *Phyllocephalum* имеют особую морфологию эремов, а именно карнукулу, характерную для трибы *Anchuseae*. Они узаконены в качестве самостоятельных родов *Strophostoma* (Turczaninow, 1840) и *Trigonocaryum* (Trautvetter, 1875).

Секции Южного полушария обособлены по морфологии цветка. Секция *Exarrhena* имеет длинную трубку венчика, с сильно выставляющимися из нее крупными тычинками и столбиком, а секция *Gymnomyosotis* характеризуется отсутствием сводиков в зеве. Обе секции свойственны Южному полушарию – Австралии, Новой Зеландии и южным частям Африки и Америки, т.е. географически изолированы от бореальных евразийских секций.

На существенные различия секций указывают и палинологические данные.

J. Grau и P. Leins (1968) с помощью светового микроскопа изучили морфологию пыльцевых зерен (п.з.) секций De Candolle рода *Myosotis*. Они выявили палиноморфологические отличия видов из разных секций рода. Обнаружено 7 типов пыльцевых зерен, которые ими разделены на две большие группы. Первая группа видов характеризуется очень мелкими (7–8 мкм) п.з. коконообразной формы с сужением в области экватора, 6-бороздными (*arvensis*-type), где оровые борозды чередуются с безоровыми, и 4-бороздно-оровыми (*verna*-type). Данные типы п.з. характерны для бореальных секций Северного полушария – *Myosotis* и *Strophostoma*. Вторая группа видов имеет крупные (11–20 мкм) п.з. сфероидальной или сфероидально-эллипсоидальной формы, 4–5(6) бороздно-оровые, и представлена 5 типами (*discolor*-, *australis*-, *uniflora*-, *exarrhena*- и *angustata*-types). Это виды секций *Exarrhena* и *Gymnomyosotis* из Южного полушария.

Таким образом, исследования, проведенные немецкими ботаниками, показали корреляцию морфологических признаков цветка и плода с морфологией п.з. Кроме того, исследователи выявили закономерность географического распределения основных морфологических типов п.з. в роде *Myosotis* s. l. и установили, что признаки секций тесно связаны с их ареалами. Существенные морфологические особенности цветка, эремов и пыльцевых зерен дают основания признать секции De Candolle рода *Myosotis* за самостоятельные роды: *Myosotis* L., *Strophostoma* Turcz., *Trigonocaryum* Trautv., *Exarrhena* R. Br., *Gymnomyosotis* (DC.)

О. Nikiforova (Никифорова, 2000). Их следует объединить в трибу *Myosotideae* Reichenb., как предлагал М.Г. Попов (1949; 1953), либо в подтрибу *Myosotidinae*, по предложению Григорьева (1964).

На наш взгляд, система семейства *Boraginaceae*, в частности, трибы *Myosotideae*, куда относится род *Myosotis*, разработанная Григорьевым, наиболее естественна. Поэтому род *Myosotis* и близкие ему роды следует включить в трибу *Myosotideae* в качестве самостоятельного таксона – подтрибы *Myosotidinae*, как предлагает Григорьев (1964).

Согласно статьям 10.6 и 47 “Международного кодекса ...” (1996), оба таксона основаны на одном номенклатурном типе – роде *Myosotis*. Поэтому замена фамилии автора при названии подтрибы *Myosotidinae* трибы *Myosotideae*, выделенной Reichenbach (1857), не требуется.

Ниже приводится синонимия и состав подтрибы *Myosotidinae*.

Tribus *Myosotideae* subtribus *Myosotidinae* – Григорьев, 1964, Автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 13; Доброчаева, 1978, Новости сист. высших и низших раст. 1977 : 181. – Tribus *Myosotideae* Reichenb. 1857, Ic. Fl. Germ. 18 : 70; Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 351.

Typus: genus *Myosotis* L.

Подтриба *Myosotidinae* представлена в следующем объеме:

- 1) genus *Myosotis* L.;
- 2) genus *Strophostoma* Turcz.;
- 3) genus *Trigonocaryum* Trautv.;
- 4) genus *Exarrhena* R. Br.;
- 5) genus *Gymnomyosotis* (DC.) O. Nikiforova.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е.М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР. – Ереван, 1956. – Т. 10. – С. 7–66.
- Виноградов И.С. Новый принцип систематики покрытосеменных // Бюлл. Моск. об-ва исп. прир. Отд. биол., 1947. – Т. 52. – № 5. – С. 65–79.
- Григорьев В.Р. Метод анализа морфологического строя и его данные к построению системы Бурачниковых (*Boraginaceae*) // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Орджоникидзе, 1964. – 18 с.
- Земскова Е.А., Попова Т.Н. Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн., 1991. – Т. 76. – № 9. – С. 1279–1291.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский Кодекс) – СПб.: Мир и семья, 1996. – 191 с.
- Никифорова О.Д. Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // Turczaninowia, 2000. – Т. 3. – Вып. 1. – С. 5–24.
- Попов М.Г. Очерк растительности флоры Карпат // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. – М., 1949. – 303 с.
- Попов М.Г. Сем. Бурачниковые – *Boraginaceae* G. Don // Флора СССР. – М.-Л., 1953. – Т. 19. – С. 97–691.
- Попова Т.Н., Земскова Е.А. Биосистематическое изучение групп *Suffruticosa* рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн., 1990. – Т. 75. – № 6. – С. 835–840.
- Попова Т.Н., Земскова Е.А. Палиноморфологическое изучение некоторых видов семейства *Boraginaceae* (подсемейства *Boraginoideae*) // Бот. журн., 1995. – Т. 80. – № 10. – С. 1–13.
- Федосеева А.И. К анатомо-карпологической характеристике сем. *Boraginaceae* // Тр. Воронежск. гос. ун-та, 1935. – Т. 7. – С. 43–68.
- Федосеева А.И. Некоторые вопросы систематики Бурачниковых (*Boraginaceae*) в свете данных микрокарпологии // Изв. Воронеж. отд. Всесоюз. Ботан. об-ва, 1963. – С. 86–92.
- De Candolle A.P. Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis ... – Parisiis, 1846. – Т. 10. – 679 p.
- Grau J., Leins P. Pollenkorntypen und Sektions-gliederung der Gattung *Myosotis* // Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1968. – Bd. 81. – H. 3–4. – S. 107–115.
- Guerke M. *Boraginaceae* // A. Engler, K. Prantl Die naturlichen Pflanzenfamilien, 1897. – Teil 4. – S. 71–131.

Reichenbach H.G.L. Icones Florae germanicae et helveticae. – Lipsiae et Gerae, 1857. – T. 18. – S. 70.

Trautvetter E.R. Aliquot species novas plantarum discripsit // Тр. Петерб. бот. сада, 1875. – Т. 3. – С. 267–279.

Turczaninow N.S. Observations sur quelques genres et especes de la familie de Boraginees // Bull. Soc. Nat. Mosc., 1840. – Vol. 13. – P. 241–259.

SUMMARY

The analysis of palynomorphological characteristics of pollen grains and anatomical peculiarities of pericarp erems has shown that the tribe *Lithospermeae* D. DC. is taxonomically heterogeneous and is represented by two evolutionary lines. Genera *Lithospermum* L., *Macrotomia* DC., *Arnebia* Forsk, *Stenosolenum* Turcz., *Onosma* L., *Alkana* Tausch, *Moltkia* Lehm. belong to the first line. Genera *Myosotis* L., *Trigonotis* Stev., *Mertensia* Roth., *Botryospermum* Bunge, *Brachybotrys* Maxim. belong to the second one. The genus *Myosotis* and genera related to it should be included in the tribe *Myosotideae* Reichenb. as an independent taxon of the subtribe *Myosotidinae* Grigorjev.