

A. M. АЙРАПЕТЯН

## ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ПОДСЕМЕЙСТВА JUANULLOIDEAE (SOLANACEAE)

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцы 8 видов из 5 родов подсемейства *Juanulloideae*: *Juanulloa* Ruiz et Pav., *Hawkesiophyton* Hunz., *Markea* Rich., *Schultesianthus* Hunz., *Trianaea* Planch. et Linden и вида *Solandra viridiflora* Miers из подсемейства *Solanoideae*. Пыльцевые зерна меридиально-3-бороздно-оровые(оровидные) или 3(4)-бороздно-порово(поровидно)-оровые(оровидные) с длинными, промежуточной длины или короткими бороздами. Скульптура экзины гладкая, шероховатая, складчатая (довольно часто в сочетании с орбикулами), реже сетчатая, стенки ячей сетки обычно прерывистые. Для представителей большинства изученных родов подсемейства *Juanulloideae* отмечается наличие внутривидового полиморфизма пыльцы по как по типу апертур, так и скульптуры экзины.

Морфология пыльцы, *Solanaceae*, *Juanulloideae*

**Հայրապետյան Ա. Մ.:** *Juanulloideae* ենթաընտանիքի ծաղկափոշու պալինոմորֆոլոգիան: Լուսային և սկաներային էլեկտրոնային մանրադիտակների օգնությամբ ուսումնասիրվել է *Juanulloideae* ենթաընտանիքի 5 ցեղերի (*Juanulloa* Ruiz et Pav., *Hawkesiophyton* Hunz., *Markea* Rich., *Schultesianthus* Hunz. և *Trianaea* Planch. et Linden.) 8 տեսակների և *Solanoideae* ենթաընտանիքին պատկանող *Solandra viridiflora* Miers տեսակի ծաղկափոշու մորֆոլոգիան: Ըստ ապերտուրային խիւլերի ուսումնասիրված տեսակների ծաղկափոշին 3(4)-ակոսա-շրթնային(շրթնաման) կամ 3(4)-ակոսա-ծլանցքա(ծլանցքաման)-շրթնային(շրթնաման) է՝ երկար, միջանկյալ երկարությամբ կամ կարճ ակոսներով: Էքզինի բանդակը հարթ, անողորկ կամ ծալքավոր է (հաճախակի օրբիկուլների հետ մեկտեղ), հազվադեպ ցանցավոր, ցանցի պատերը սովորաբար ընդհատվող են: Ուսումնասիրված ցեղերի ներկայացուցիչների մեծամասնության համար նշվում է ծաղկափոշու ներցեղային ապերտուրային և էքզինի բանդակի պոլիմորֆիզմ:

Ծաղկափոշու մորֆոլոգիա. *Solanaceae*, *Juanulloideae*

**Hayrapetyan A. M. Palynomorphology of the subfamily Juanulloideae Hunz. (fam. Solanaceae Juss.).** The study of the pollen morphology of 8 species from 5 genera (*Juanulloa* Ruiz et Pav., *Hawkesiophyton* Hunz., *Markea* Rich., *Schultesianthus* Hunz., *Trianaea* Planch. et Linden) of the subfamily *Juanulloideae* Hunz. (fam. *Solanaceae* Juss.) and species *Solandra viridiflora* Miers of the subfamily *Solanoideae* has been carried out with the help of light (LM) and scanning electron (SEM) microscopes. Pollen grains meridional 3(4)-colp-orate(orooidate) or 3(4)-colp-porate(porooidate)-orate(orooidate) with long, intermediate or short colpi. The exine ornamentation are psilate, scabrate, plicate (very often covered in Ubish body), sometimes reticulate, the muri do not join usually. The presence of the infrageneric pollen polymorphism on both the type of aperture and exine sculpture is mentioned for the majority representatives of the investigated genera.

Pollen morphology, *Solanaceae*, *Juanulloideae*

Представители подсемейства *Juanulloideae* (Hunz.) Hunz. – древесные растения, в основном кустарники или лианы (часто эпифитные лианы), реже деревья с плотными кожистыми листьями. В составе подсемейства рассматривается 9 родов (*Juanulloa* Ruiz et Pav., *Dyssochroma* Miers, *Ectozoma* Miers, *Hawkesiophyton* Hunz., *Markea* Rich., *Merinthopodium* J. Donn. Sm., *Rahowardiana* D'Arcy, *Schultesianthus* Hunz. и *Trianaea* Planch. et Linden), произрастающих преимущественно в дождевых лесах Южной Америки, некоторые виды встречаются также в Мексике и Центральной Америке; основное число хромосом  $x = 12$  (Hunziker, 1979, 2001).

Род *Juanulloa* включает 8-10 видов, распространенных от Мексики до Боливии вдоль Анд на высоте 200-2500 м н.у.м. (Денисова, Васильченко, 1981; Hunziker, 2001). Небольшой род *Dyssochroma*, представленный лишь двумя видами (*D. viridiflora* (Sims) Miers и *D. longipes* (Sendtn.) Miers) встречается в дождевых лесах юго-востока Бразилии, а иногда и на довольно высоких утесах (Hunziker, 2001). Представители олиготипного рода *Hawkesiophyton* (5 видов) характерны для влажных дождевых лесов от Панамы и Колумбии до бассейна реки Амазонки (Hun-

ziker, 1979, 2001). Из 17 южноамериканских видов рода *Markea* Rich. 4 вида встречаются в дождевых лесах бассейна реки Амазонки, остальные 13 видов характерны для горных областей, произрастая на высоте 500-3000 м н.у.м. (D'Arcy, 1973; Knapp & al., 1997; Hunziker, 2001). Небольшой род *Schultesianthus* представлен 5 видами, встречающимися во влажных лесах от Мексики до Перу (Persson & al., 1994; Knapp & al., 1997; Hunziker, 2001). Представители рода *Trianaea* (около 6 видов) характерны для тропических дождевых лесов северо-запада Южной Америки в районе Северных Анд (Денисова, Васильченко, 1981; Knapp & al., 1997; Hunziker, 1979, 2001). И, наконец, род *Solandra* представлен 10 видами, встречающимися в тропических горных лесах от Мексики до Бразилии и Венесуэлы.

Кладистический анализ представителей трибы *Juanulloideae* (ныне подсем. *Juanulloideae*), а также ряда других родов сем. *Solanaceae* Juss., основанный на 36 признаках макро- и микроморфологии (из них 6 палиноморфологических) проведен S. Knapp & al. (1997). При этом в пределах трибы *Juanulloideae* авторы идентифицировали 4 основных клада.

Некоторые сведения о палиноморфологии представителей подсем. *Juanulloideae* содержатся в работах G. Erdtman (1952), J. L. Jr. Gentry (1986), V. Persson & al. (1994), S. Knapp & al. (1997). Нашими исследованиями дополнительно охвачены 8 видов из 5 родов подсемейства *Juanulloideae*, а также вид *Solandra viridiflora* Miers из подсемейства *Solanoideae*, ныне рассматриваемый монографом семейства *Solanaceae* A. Hunziker (2001) в качестве синонима типовому виду *Dyssochroma viridiflorum* (Sims) Miers.

Проведенные исследования позволили выявить новые данные в пользу подтверждения или опровержения тех или иных подходов в отношении родовой принадлежности ряда видов и обозначить межродовые родственные связи.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцы 8 видов из 5 родов подсемейства *Juanulloideae*: *Juanulloa* Ruiz et Pav., *Hawkesiophyton* Hunz., *Markea* Rich., *Schultesianthus* Hunz., *Trianaea* Planch. et Linden и вида *Solandra viridiflora* Miers из подсемейства *Solanoideae* (сем. *Solanaceae*). В работе использован пыльцевой материал, полученный из гербариев Института ботаники НАН Армении, Ереван (ERE), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия (LE), Royal Botanic Gardens, Kew, England, Great Britain (K), Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Geneve, Switzerland (G).

Изучение морфологии пыльцевых зерен проводилось с помощью светового (PZO, Warszawa) и ряда сканирующих электронных микроскопов: 1) «Jeol, JSM-35» и «Jeol, JSM-6390» – в кабинете электронной микроскопии лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН г. Санкт-Петербурга (Россия), 2) «НПАСИ S-570» – в кабинете электронной микроскопии Института зоологии РАН г. Санкт-Петербурга (Россия).

Для изучения пыльцы на световом микроскопе (PZO, Warszawa) применялся метод окрашивания основным фуксином (Смолянинова, Голубкова, 1950), а также упрощенный ацетолитный метод (Аветисян, 1950). Обработка

пыльцевых зерен для исследования на СЭМ проводилась методом вакуумного напыления золотом.

Изученные образцы: *Juanulloa* Ruiz & Pav.: *J. aurantiaca* Otto & Dietr.: Sicily, Palermo, via Lincoln, Bot. Garden, from Mexico, E. Gabrielian (ERE, N 79155); *J. ochracea* Cuatrec.: Plants of Colombia, N 2176, T. Plowman (LE). *Dyssochroma* Miers: *D. longipes* (Sendtn.) Miers: Brasilia Australis, Hab. Est. Parana, N 2543, A. Hunziker (K); *Hawkesiophyton* Hunz.: *H. ulei* (Damm.) Cuatrec: Brazilian Amazonia Basin of Rio Madeira, Humayeta, N 6208, Krukoff (G). *Markea* Rich.: *M. coccinea* Rich.: N 19846, R. E. Schultes, I. Cabrera (LE); *M. megalandra* (Dun.) D'Arcy (= *Schultesianthus megalandrus* (Dun.) Hunz.): Colombia Choco, Carmen del Atrato, N 12436, J. L. Luteyn, J. Roldan (K). *Schultesianthus* Hunz.: *S. leucanthus* (Donn.Sm.) Hunz.: Costa Rica, H. Pitier (G); *Solandra* Swartz. nom. conserv.: *S. viridiflora* Miers: Liverpool, Herb. Fischer, N не указ. (LE); *Trianaea* Planch. & Linden: *T. calycina* Soler.: Andibus Ecuadorensibus, 9. 1897, N 5527, R. Spruce (G).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Juanulloa* Ruiz et Pav. (1794) (табл. 1; фототабл. 1, 1-8)

Пыльцевые зерна (п. з.) меридионально-3-бороздно-оровые(оровидные), сфероидальной или сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса округло-треугольные. Борозды длинные (*J. ochracea*) или промежуточной длины (*J. aurantiaca*), узкие, иногда почти шелевидные (*J. ochracea*), концы закругленные или слабо заостренные. Оры у вида *J. ochracea* значительно длиннее и шире, с закругленными концами, у *J. aurantiaca* концы ор диффузные. Эскина несколько толще у вида *J. ochracea*, причем к апертурам эктэскина здесь утолщается до 3-4 раз и приподнимается по краям борозд; эндэскина образует утолщения каплевидной формы. Скульптура эскины у п. з. *J. aurantiaca* перфорированно-мелкоскладчатая, на отдельных элементах складок расположены микрогранулы, у вида *J. ochracea* – шероховато-бугорчатая (СЭМ). Для обоих видов характерно наличие околобороздных экваториальных валиков.

### *Dyssochroma* Miers (1849)

*D. longipes* (Sendtn.) Miers. (табл. 1; фототабл. 1, 9-11). П. з. меридионально-3-бороздно-оровые, сфероидальной или сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса округло-треугольные. Борозды длинные, очень узкие, часто шелевидные. Оры хорошо заметны, ромбоидальной формы, концы иногда слабо закругленные; отмечается утолщение эндэскины по краям ор. Эскина 0,7-0,8 мкм, соотношение толщины экт- и эндэскиновых слоев 1,5 : 1, столбчатый слой эктэскины слабо выражен; к апертурам экт- и эндэскина несколько утолщаются. Скульптура эскины извилисто-мелкоскладчатая в сочетании с отдельными фрагментами сетчатой скульптуры (СЭМ).

### *Hawkesiophyton* Hunz. (1977)

*H. ulei* (Damm.) Cuatrec (табл. 1; фототабл. 1, 14-16). П. з. меридионально-3-бороздно-поровидно(порово)-оровые, округло-ромбоидальной формы, в очертании с полюса 3-4-угольные; полярная ось (п. о.) 15,0-15,2 мкм, экваториальный диаметр (э. д.) 18,8-20,5 мкм. Борозды длинные, очень узкие, концы слабо закругленные; диаметр апокольпиума (д. ак.) 3,5-4,0 мкм, ширина мезокольпиума (ш. мез.) 14,5-15,5 мкм. Поры округлой формы, 2,5-3,0 мкм в диаметре, не всегда четко выражены. Оры 10,5-11,5

мкм длиной, неширокие, края слабо окаймленные. Эскина 1,4-1,5 мкм, соотношение толщины экт- и эндэскиновых слоев 1 : 1,5, столбчатый слой эктэскины из отдельных столбиков, слегка расширяющихся на концах. Скульптура эскины шероховатая (СМ); скульптура мембран борозд густо мелкобороздавчатая; скульптура эскины перфорированно-гранулярно-мелкобугорчатая (СЭМ).

### *Markea* Rich. (1792)

*M. coccinea* L. C. Rich. (табл. 1; фототабл. 2, 1-4). П. з. меридионально-3-бороздно-поровидно-оровые(оровидные), сплюсненно-сфероидальные, в очертании с полюса треугольные; п. о. 29,0-30,0 мкм, э. д. 35,0-36,5 мкм. Борозды промежуточной длины, очень узкие, шелевидные, к порам слегка расширяются, с неровными краями; скульптура мембран борозд неясная; д. ак. 10,5-12,0 мкм, ш. мез. 18,5-20,0 мкм. Поры прямоугольной формы, 6,0 x 2,1 мкм, слабо выражены. Оры не всегда четко выражены, округло-прямоугольные. Эскина до 1,6 мкм, эктэскина на мезокольпиумах по толщине равна эндэскине, однако к апертурам эктэскина утолщается и приподнимается. Скульптура эскины коротко-извилисто-струйчатая (СМ); отмечается наличие экваториальных бороздных валиков довольно своеобразной формы – по обе стороны от экватора, в углах порового участка; скульптура эскины извилисто-мелкоскладчатая (СЭМ).

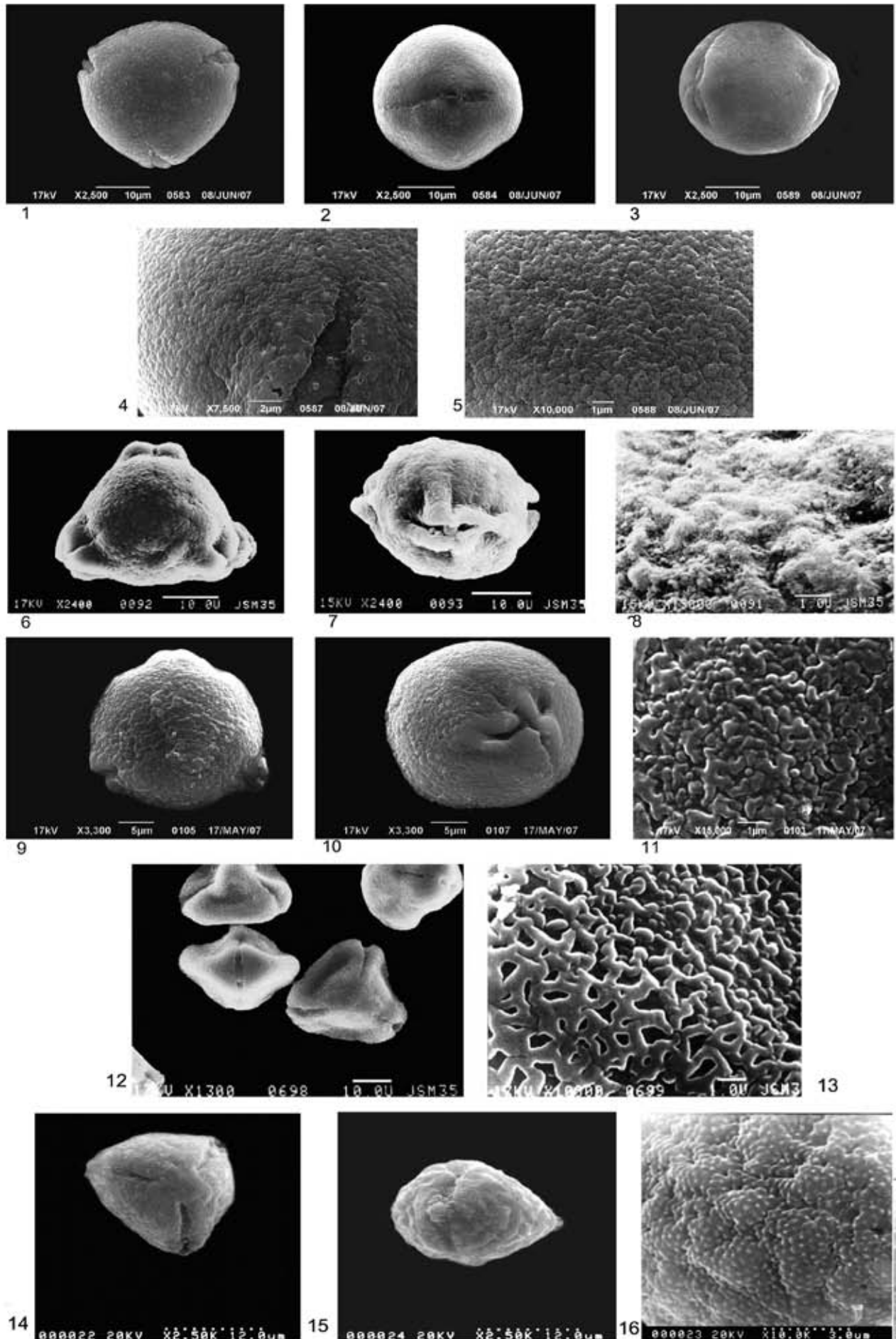
*M. megalandra* (Dun.) D'Arcy (= *Schultesianthus megalandrus* (Dun.) Hunz.) (табл. 1; фототабл. 2, 8-11). П. з. меридионально-3-бороздно-поровые или 3(4)-бороздно-поровидно-оровые, сфероидальной или угловато-округлой формы, в очертании с полюса округло-3-4-угольные. Борозды короткие, неширокие. Поровые участки, если есть, не очень четко выражены, прямоугольной формы. Оры 8,0-10,5 мкм длины, линзовидной формы, окаймленные. Эскина 1,4-1,6 мкм, столбчатый слой эктэскины из отдельных расставленных столбиков. Скульптура эскины перфорированно-мелкоскладчатая с орбикулами (СЭМ).

### *Schultesianthus* Hunz. (1977)

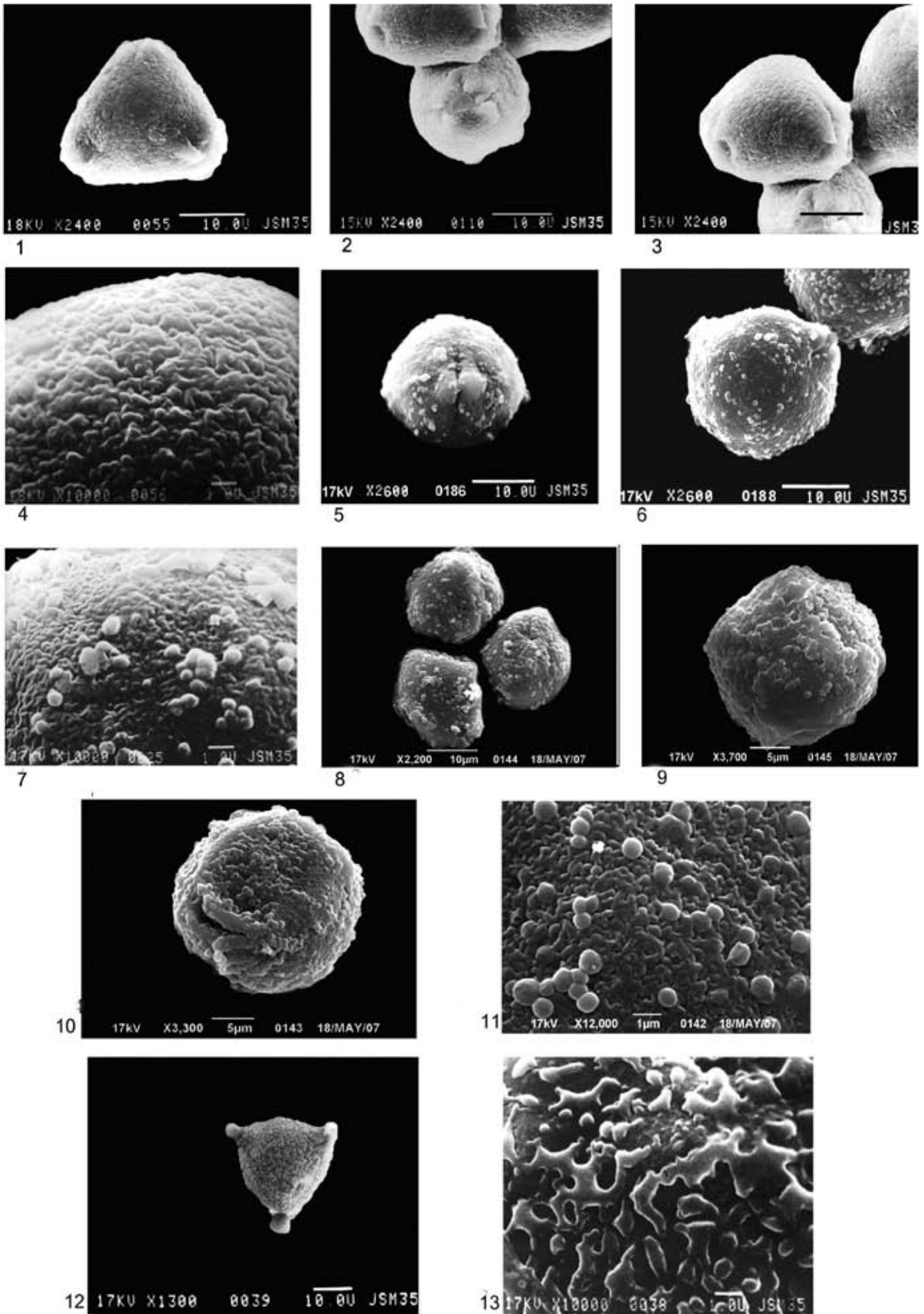
*S. leucanthus* (Donn. Sm.) Hunz. (табл. 1; фототабл. 2, 5-7). П. з. меридионально-3-бороздно-оровые(оровидные) или 3(4)-бороздно-порово-оровые, сфероидальной или угловато-округлой формы, в очертании с полюса округло-3-4-угольные. Борозды короткие, неширокие, часто шелевидные. Поровые участки небольшие, округлой формы. Оры до 14,0 мкм длины, иногда слабо выражены. Эскина 1,4-1,6 мкм, столбчатый слой эктэскины из отдельных расставленных столбиков с шаровидно утолщенными головками. Скульптура эскины мелко извилисто-складчатая с перфорациями и орбикулами, характерно наличие округлых околобороздных валиков (СЭМ).

### *Trianaea* Planch. et Linden (1853)

*T. calycina* Soler. (табл. 1; фототабл. 2, 12-13). П. з. меридионально-3-бороздно-порово-оровидные, сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса округло-треугольные; п. о. 15,2-16,4 мкм, э. д. 22,6-23,8 мкм. Борозды промежуточной длины, узкие, края слабо волнистые, концы заостренные; д. ак. 12,0-12,3 мкм, ш. мез. 20,0-21,5 мкм. Поры до 5 мкм в диаметре, иногда слегка выпуклые. Оры в основном слабо выражены, до 12,2 мкм длиной, концы диффузные. Эскина 1,7-1,9 мкм, соотношение толщины экт- и эндэскиновых слоев 1 : 1, столбчатый слой эктэскины из отдельных столбиков с шаровидно утолщенными головками. Скульптура эскины мелкосетчатая (СМ); скульптура мембран борозд очень



Фототаблица 1. Пыльца подсемейства *Juanulloideae* (*Solanaceae*) (СЭМ)  
 1–5 – *Juanulloa aurantiaca*; 6–8 – *J. ochracea*; 9–11 – *Dyssochroma longipes*;  
 12–13 – *Solandra viridiflora* (= *Dyssochroma viridiflorum*); 14–16 – *Hawkesiophyton ulei*



Фотогатаблица 2. Пыльца подсемейства *Juanulloideae* (*Solanaceae*) (СЭМ)  
 1-4 – *Markea coccinea*; 5-7 – *Schultesianthus leucanthus*;  
 8-11 – *Markea megalandra* (= *Schultesianthus megalandrus*); 12-13 – *Trianaea calycina*

схожа со скульптурой общей поверхности; скульптура экзины разноразмерно-сетчатая, ячеек сетки часто прерывистые или представлены отдельными фрагментами (СЭМ).

### *Solandra Swartz. nom. conserv.*

*S. viridiflora* Miers (= *Dyssochroma viridiflorum* (Sims) Miers) (табл. 1; фототабл. 1, 12-13). П. з. меридионально-3-бороздно-поровидно(порово)-оровые, сфероидальной или сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса треугольные. Борозды длинные, очень узкие, часто щелевидные. Поры небольшие, не всегда четко выражены. Оры хорошо заметны, ромбоидальной формы, концы слабо закругленные; отмечается утолщение эндэкины по краям ор. Экзина до 1,4 мкм, соотношение толщины экт- и эндэкиновых слоев 2 : 1, столбчатый слой эктэкины слабо выражен; к апертурам экт- и эндэкины несколько утолщаются. Скульптура экзины извилисто-сетчатая, иногда стенки ячеек сетки прерывистые; на дне ячеек сетки отмечаются отдельные гранулы или мелкие бородавки (СЭМ).

## ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Палиноморфологический анализ всех изученных представителей подсемейства *Juanulloideae* показывает, что здесь, в отличие от результатов кладистического анализа (Knapp & al., 1997), идентифицирующих 4 основных клада, характерными являются два основных сложных апертурных типа пыльцы: двухкомпонентный меридионально-3-бороздно-оровый(оровидный) тип апертур с длинными, промежуточной длины или короткими бороздами и трехкомпонентный меридионально-3(4)-бороздно-порово(поровидно)-оровый(оровидный) тип с аналогичными вариациями по длине борозд. Скульптура экзины

гладкая, иногда слегка шероховатая (*Rahowardiana*), шероховатая (у ряда видов из родов *Hawkesiophyton*, *Juanulloa*, *Rahowardiana*), перфорированно-шероховатая (*Ectozoma*), складчатая (*Markea coccinea*, *Rahowardiana wardiana*), иногда с многочисленными гранулами на отдельных элементах складчатой скульптуры и довольно часто в сочетании с орбикулами (что свидетельствует о некоторой примитивности), реже сетчатая, стенки ячеек сетки обычно прерывистые (*Trianaea nobilis* Planch. & Linden). При этом для представителей большинства изученных родов отмечается наличие внутривидового полиморфизма пыльцы по как по типу апертур, так и скульптуры экзины.

Попытка наложения палиноморфологических данных на взаимоотношения между родами подсемейства выявила следующую картину.

2. По мнению А. Hunziker (2001), в пределах подсем. *Juanulloideae* не до конца ясны родственные связи рода *Dyssochroma*, и, возможно, наиболее близким к нему может рассматриваться род *Merinthopodium*. Что же касается тесного родства рода *Dyssochroma* с *Trianaea*, отмеченное Persson & al. (1997), то это не подтверждается в связи существующими различиями по целому ряду макромологических признаков (Hunziker, 2001).

Имеющиеся палиноморфологические данные тем не менее подтверждают наличие тесного родства между родами *Dyssochroma* и *Trianaea* как по типу апертур, так и скульптуры экзины. Определенная близость существует также и между родами *Merinthopodium* и *Dyssochroma*, однако в данном случае второй род является более специализированным, благодаря наличию сетчатого типа скульптуры экзины

3. Род *Trianaea* ранее рассматривался в объеме трибы *Solandreae* (Hunziker, 1979; Bernardello & Hunziker, 1987), однако позже, основываясь на признаках семян и зародыша, был перенесен в трибу *Juanulloae* (Hunziker

Таблица 1.

Палиноморфологические данные к подсемейству *Juanulloideae*

Виды	Размеры п. з. (мкм)	Борозды		Поры (мкм)	Длина ор (мкм)	Экзина	
		д. ак. <sup>1</sup> (мкм)	ш. мез. <sup>2</sup> (мкм)			толщина (мкм)	соотношение толщины экт- и эндэкины
<i>Juanulloa aurantiaca</i>	25,0-25,4 в диам.	16,5-17,0	22,5-23,5	—	11,0-14,0	0,7-0,8	—
<i>J. ochracea</i>	п. о. 31,0-31,3, э. д. 38,1-38,4	8,5-10,0	27,8-28,1	—	16,0-16,5	около 1,4	1 : 1
<i>Dyssochroma longipes</i>	22,5-24,0 в диам.	3,0-4,5	18,0-18,5	—	15,0-16,2	0,7-0,8	1,5 : 1
<i>Solandra viridiflora</i> (= <i>Dyssochroma viridiflorum</i> )	п. о. 26,1-26,5, э. д. 33,2-33,6	7,0-8,0	21,3-22,7	до 3,0 в диам.	18,0-20,0	1,4	2 : 1
<i>Hawkesiophyton ulei</i>	п. о. 15,0-15,2, э. д. 18,8-20,5	3,5-4,0	18,8-20,5	2,5-3,0 в диам.	10,5-11,5	1,4-1,5	1 : 1,5
<i>Markea coccinea</i>	п. о. 29,0-30,0, э. д. 35,0-36,5	10,5-12,0	18,5-20,0	6,0 x 2,1	слабо выражены	до 1,6	1 : 1, 1,5 : 1
<i>Schultesianthus leucanthus</i>	20,0-22,7 в диам.	11,5-12,0	17,0-18,2	2,5 x 4,0	до 14,0	1,4-1,6	1 : 1
<i>Markea megalandra</i> (= <i>Schultesianthus megalandrus</i> )	15,0-17,0 в диам.	8,7-10,5	14,5-15,0	—	8,3-10,1	1,4-1,6	1 : 1,5
<i>Trianaea calycina</i>	п. о. 15,2-16,4, э. д. 22,6-23,8	12,0-12,3	20,0-21,5	до 5 в диам.	до 12,2 длиной	1,7-1,9	1 : 1

1 диаметр апокольпиума

2 ширина мезокольпиума

& Bernardello, 1989). Hunziker (2001) отмечает значительную близость данного рода с родами *Juanulloa*, *Markea* и *Rahowardiana*.

Анализ морфологии п. з. указанных четырех родов не вполне согласуется с существующими предположениями, поскольку близкородственными для представителей рода *Trianaea* могут являться, по нашему мнению, лишь некоторые виды рода *Juanulloa*.

4. Род *Hawkesiophyton* часто рассматривают в качестве синонима рода *Markea*, однако, по данным Hunziker (2001), указанные роды отличаются друг от друга по ряду признаков, и, в частности, особенностям андроеца, гинецея, типу плода, а также морфологией п. з.

Полученные нами данные полностью поддерживают мнение А. Hunziker (2001), при этом в первую очередь, на основании отличий по типу апертур.

5. Согласно А. Hunziker (1979), у рода *Hawkesiophyton*, как и у *Rahowardiana*, теки пыльников сросшиеся, что их отличает от родов *Ectozoma*, *Juanulloa* и *Merinthopodium*. У рода же *Rahowardiana*, в отличие от *Hawkesiophyton*, тычиночные нити длиннее пыльников, а вскрытие тек пыльников у данного рода происходит полностью, в то время как у *Hawkesiophyton* вскрытие тек не достигает базальных краев.

Близость между родами *Hawkesiophyton* и *Rahowardiana* не подтверждается палинологическими данными, поскольку у изученного нами вида *Hawkesiophyton ulei* отмечается 3-длиннобороздно-порово(поровидно)-оровый тип апертур, в отличие от 3-короткобороздно-поровых п. з., указывающихся в литературе для видов рода *Rahowardiana*.

6. Род *Schultesianthus*, согласно А. Hunziker (1979), отличается от близкородственного *Markea* толстой кожистой или иногда даже одревесневающей чашечкой цветка, загнутыми книзу столбиком и тычиночными нитями и короткими пыльниками, а также своеобразным колесовидным зародышем.

Палиноморфологические исследования подтверждают тесную близость между указанными двумя родами, однако у п. з. представителей рода *Schultesianthus* отмечается наиболее специализированный в пределах подсем. *Juanulloideae* меридионально-3-короткобороздно-порово-оровый тип скульптуры экзины, а с другой стороны наличие орбикул.

7. Согласно Hunziker (2001), вид *Markea megalandra* следует рассматривать в качестве синонима вида *Schultesianthus megalandrus*, что подтверждается нашими данными.

8. V. Persson & al. (1994) указывают, что представители подсемейства *Juanulloideae*, благодаря общности целого ряда морфологических признаков, состоят в близком родстве с родом *Solandra* (*Solaniodeae*) отличаясь от последнего лишь прижатыми, а не налегающими семядолями и наличием верхней завязи. Отмеченная близость подтверждается также и данными молекулярно-генетических исследований (Olmstead & Palmer, 1992; Olmstead & Sweere, 1994).

Как показали наши исследования, п. з. представителей рода *Solandra* характеризуются наличием меридионально-3-бороздно-оровых или 3-бороздно-порово(поровидно)-

оровых апертур с длинными или промежуточной длины бороздами и сетчатой (иногда стенки ячей прерывистые) скульптурой экзины. Отмеченные признаки указывают на определенную близость рода *Solandra* с некоторыми представителями подсем. *Juanulloideae* и, в частности, с родами *Dysochroma* и *Trianaea*.

8. Согласно Hunziker (2001), вид *Solandra viridiflora* Miens следует рассматривать в составе подсемейства *Juanulloideae* а именно, в качестве синонима вида *Dysochroma viridiflorum*, что подтверждается нашими данными.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М. 1950. Упрощенный ацетолитный метод обработки пыльцы // Бот. журн., 35, 4: 385-387.
- Денисова Г. А., Васильченко И. Т. 1981. Семейство Пасленовые (*Solanaceae*). Жизнь растений, 5(2): 414-420. Москва.
- Смолянинова Л. А., Голубкова В. Ф. 1950. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР, 75, 1: 125-126.
- Bernardello & Hunziker, 1987. A synoptical revision of *Solandra* (*Solanaceae*) // Nordic J. Bot. 639-652.
- D'Arcy W. G. 1973. Flora of Panama. Family 170. *Solanaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard., 60, 3: 573-780.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Gentry J. L. Jr. 1979. Pollen morphology of the *Salpiglossideae* (*Solanaceae*) // Hawkes J. G., Lester R. N., Skelding A. D. (eds.). The biology and taxonomy of the *Solanaceae*: Linn. Soc. Symp., 7: 327-349. London.
- Gentry J. L. Jr. 1986. Pollen studies in the *Cestreae* (*Solanaceae*) // W. D'Arcy (ed.). *Solanaceae*: Biology and systematics: 138-158. New York.
- Hunziker A. T. 1979. South American *Solanaceae*: a synopsis survey // Hawkes J. G., Lester R. N., Skelding A. D. (eds.). The biology and taxonomy of the *Solanaceae*: Linn. Soc. Symp., 7: 49-85. London etc.
- Hunziker A. T. 2001. Genera *Solanacearum*. The genera of *Solanaceae* illustrated, arranged according to a new system. Germany, Ruggell. 500 p.
- Hunziker & Bernardello, 1989. Sobre la posición sistemática de *Trianaea* (*Solanaceae*) // Kurtziana, 20: 215.
- Knapp S., Persson V. & Blackmore S. 1997. A phylogenetic conspectus of the tribe *Juanulloae* (*Solanaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard., 84: 67-89.
- Olmstead R. G. & Palmer J. D. 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the *Solanaceae*: subfamilial relationships and character evolution // Ann. Missouri Bot. Gard., 79: 346-360.
- Olmstead R. G. & Sweere J. A. 1994. Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data sets in the *Solanaceae* // Syst. Biol., 43: 467-481.
- Persson V., Knapp S. & Blackmore S. 1994. Pollen morphology and systematics of tribe *Juanulloae* A. T. Hunziker (*Solanaceae*) // Rev. Palaeobot. Palyn., 83: 1-30 p.
- Stafford P. & Knapp S. 2006. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic-flowered nightshades (*Solanaceae*; *Salpiglossideae* sensu D'Arcy, 1978 and *Cestroideae* sensu D'Arcy, 1991, pro parte): a review // Systematics and Biodiversity, 4, 2: 173-201.

Институт ботаники НАН РА,  
0063, ул. Ачарян, 1, Ереван  
alla.hayrapetyan.63@gmail.com