

А. М. АЙРАПЕТЯН

ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ АПЕРТУРНЫХ ТИПОВ ПЫЛЬЦЫ В ПОРЯДКЕ SOLANALES

В эволюции типов апертур пыльцы в порядке *Solanales* отмечаются три основных уровня специализации: 1) нижний — бороздный, 2) средний — бороздно-поровый и бороздно-орывый, 3) верхний — представленный вариациями сложного бороздно-порово-орывого, а также поровым типами. С другой стороны, выявлена доминантность двух основных эволюционных направлений, а именно, бороздно-порового и бороздно-орывого. Завершающим этапом в развитии апертур бороздно-орывого направления в пределах порядка *Solanales* может считаться появление наиболее высокоспециализированного в эволюционном плане меридионально-3-бороздно-порово-орывого апертурного типа, а для бороздно-порового направления — экваториально-3(4, 5)-порового типа.

Эволюция, типы апертур, Solanales

Նայրապետյան Ա. Մ. Ծաղկափռչող սպերմատոֆիտների էվոլյուցիայի հնարավոր ուղղությունները *Solanales* կարգի սահմաններում: *Solanales* կարգում ծաղկափռչող սպերմատոֆիտների էվոլյուցիայում նշվում են մասնագիտացման երեք հիմնական ուղիներ՝ 1) ստորին՝ ակոսային, 2) միջին՝ ակոսա-ծլանցքային եւ ակոսա-շրթնային, 3) վերին, որը ներկայացված է բարդ ակոսա-ծլանցքա-շրթնային փխիկ փարբերակներով, ինչպես նաև ծլանցքային փխիկով: Մյուս կողմից, բացահայտվել է երկու հիմնական՝ ակոսա-ծլանցքային եւ ակոսա-շրթնային էվոլյուցիոն ուղղությունների առկայությունը: *Solanales* կարգի սահմաններում ակոսա-շրթնային էվոլյուցիոն ուղղության ամփոփիչ փուլ կարող է համարվել առավել բարձր մասնագիտացված՝ մերիդիոնալ-ակոսա-ծլանցքա-շրթնային փխիկ առաջացումը, իսկ ակոսա-ծլանցքային ուղղության համար՝ հասարակած-3(4, 5)-ծլանցքային փխիկ առաջացումը:

Էվոլյուցիա, սպերմատոֆիտների փխիկը, Solanales

Hayrapetyan A. M. Possible Ways of Evolution of Apertural Types of Pollen Grains in the Order Solanales. The evolution of apertural types of pollen grains in the order *Solanales* is characterized by three basic levels of specialisation: 1) bottom — colpate, 2) average — colp-porate and colp-orate and 3) top, the last one is expressed by variations of compound colp-pore-orate and porate types. On the other hand, the domination of two basic evolutionary directions, i.e. colp-porate and colp-orate has been revealed. Within the order *Solanales* the formation of a more particularized meridional-colp-pore-orate apertural type can be considered as the final development stage of apertures of the colp-orate directions and, in case of colp-porate directions the final stage is a 3(4, 5)-porate apertural type.

Evolution, apertural types, Solanales

Многочисленными данными по изучению морфологических особенностей пыльцы различных групп цветковых растений доказана доминирующая роль апертур в характеристиках пыльцевых зерен таксонов различных рангов — в основном родов, а также семейств и выше, как наиболее константного диагностического признака.

Известно, что понятие морфологического типа пыльцы обычно представляет собой сочетание апертурного типа с типом скульптуры экзины. Однако, рассматривая вопросы эволюции пыльцы, можно предположить, что уровни эволюции отражают именно типы апертур, а число и размеры апертур, возможно, лишь частные эволюционные линии или направления, скульптура же, в основном, сугубо специфический признак для отдельно взятых таксонов низких рангов — видов, реже родов.

Согласно системе А. Л. Тахтаджяна (1987), в пределах порядка *Solanales* принимается 5 семейств: *Solanaceae* Juss., *Nolanaceae* Dumort., *Duckeodendraceae* Kuhlman., *Sclerophylacaceae* Miers и *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw. Выбор именно этой системы согласуется с данными, представленными монографом семейства *Solanaceae* А. Hunziker (2001), который отмечает тесные связи между указанными пятью семействами, входящими в состав порядка *Solanales*.

Семейство *Solanaceae* — одна из крупнейших и широко распространенных групп цветковых растений, насчитывающая более 90 родов и почти 2500 видов. Фитогеографические данные, приводимые в литературе по се-

мейству, показывают, что наибольшая концентрация родов пасленовых наблюдается на американском континенте, и особенно в Южной Америке, а также в Австралии. В Южной Америке встречаются виды из приблизительно 60 родов, из которых около 50 являются эндемиками (D'Arcy, 1991). Общими для Старого и Нового Света являются примерно 10 родов, из них роды *Solanum*, *Physalis*, *Lycium* являются космополитами.

Семейство *Nolanaceae* (роды *Alona* Lindl., *Nolana* L. f.) — суккулентные травы и кустарнички с прибрежных районов Перу и Чили, один вид (*Nolana galapagensis* (Christoph.) I. M. Johnston.) встречается на Галапагосских островах. Большинство представителей семейства являются узкими эндемиками с ограниченным географическим ареалом и специфическими условиями произрастания. Так, например, некоторые чилийские виды произрастают на почвах, содержащих высокую концентрацию солей или щелочей.

Семейство *Sclerophylacaceae* характеризуется единственным южноамериканским родом *Sclerophylax* Miers, представители которого являются суккулентными галофитами.

Монотипное семейство *Duckeodendraceae* из Бразилии представлено монотипным родом *Duckeodendron* Kuhlman. (вид *D. cestroides* Kuhlman.) — высокие деревья с грушевидными косточковыми плодами с красным блестящим экзокарпом.

Семейство *Goetzeaceae* охватывает четыре рода вечнозеленых деревьев или кустарников (*Goetzea* Wydl., *Espadaea* A. Rich., *Henoonia* Griseb. и *Coeloneurum* Radlk.), которые можно встретить исключительно в районе Больших Антильских островов — Куба, Гаити (Испаньола), Пуэрто-Рико, причем как в прибрежных зарослях или в саванне, так и во влажной лесной чаще.

Как неоднократно отмечалось ранее (Айрапетян, 1990, 1992, 1995, 2002, 2010), характерной особенностью пыльцы представителей семейства *Solanaceae* является наличие самых разнообразных, в основном меридионально расположенных апертур — как простых (борозды и поры), так и сложных, характеризующихся обязательным присутствием борозд. С другой стороны, для каждого из простых или сложноапертурных бороздных типов отмечается варьирование длины борозд (длинные, промежуточной длины и короткие). Другая отмеченная особенность — многообразие переходных апертурных форм или вариаций (бороздовидный, бороздно-орывидный, бороздно-поровидный и др.), позволяющих установить как отдельные уровни, так и возможные направления в апертурной эволюции пыльцы семейства.

Следует также указать, что довольно частым явлением в семействе является наличие полиморфных родов, для которых выявлен целый ряд апертурных типов пыльцы, отмеченных у отдельных видов одного и того же рода. К ним относятся роды *Anisodus* Link, *Physochlaina* G. Don, *Scopolia* Jacq., *Jaborosa* Juss., *Datura* L., *Brugmansia* Pers. (*Solanoideae*), *Brunfelsia* L., *Browallia* L., *Streptosolen* Miers (*Cestroideae*) и др.

В целом в эволюции типов апертур в порядке *Solanales* явственно выступают три основных уровня специализации: 1) нижний — бороздный, 2) средний — бороздно-поровый и бороздно-орывый, 3) верхний — представленный вариациями сложного бороздно-порово-орывого и поровым типами (схема 1).

Что же касается основных эволюционных направлений, то в качестве исходного нами принимается бороздное направление, берущее свое начало от безапертурного типа, отмеченного для ряда представителей родов *Anisodus*, *Physochlaina*, *Scopolia* (*Solanoideae*, *Solanaceae*) (схема 1).

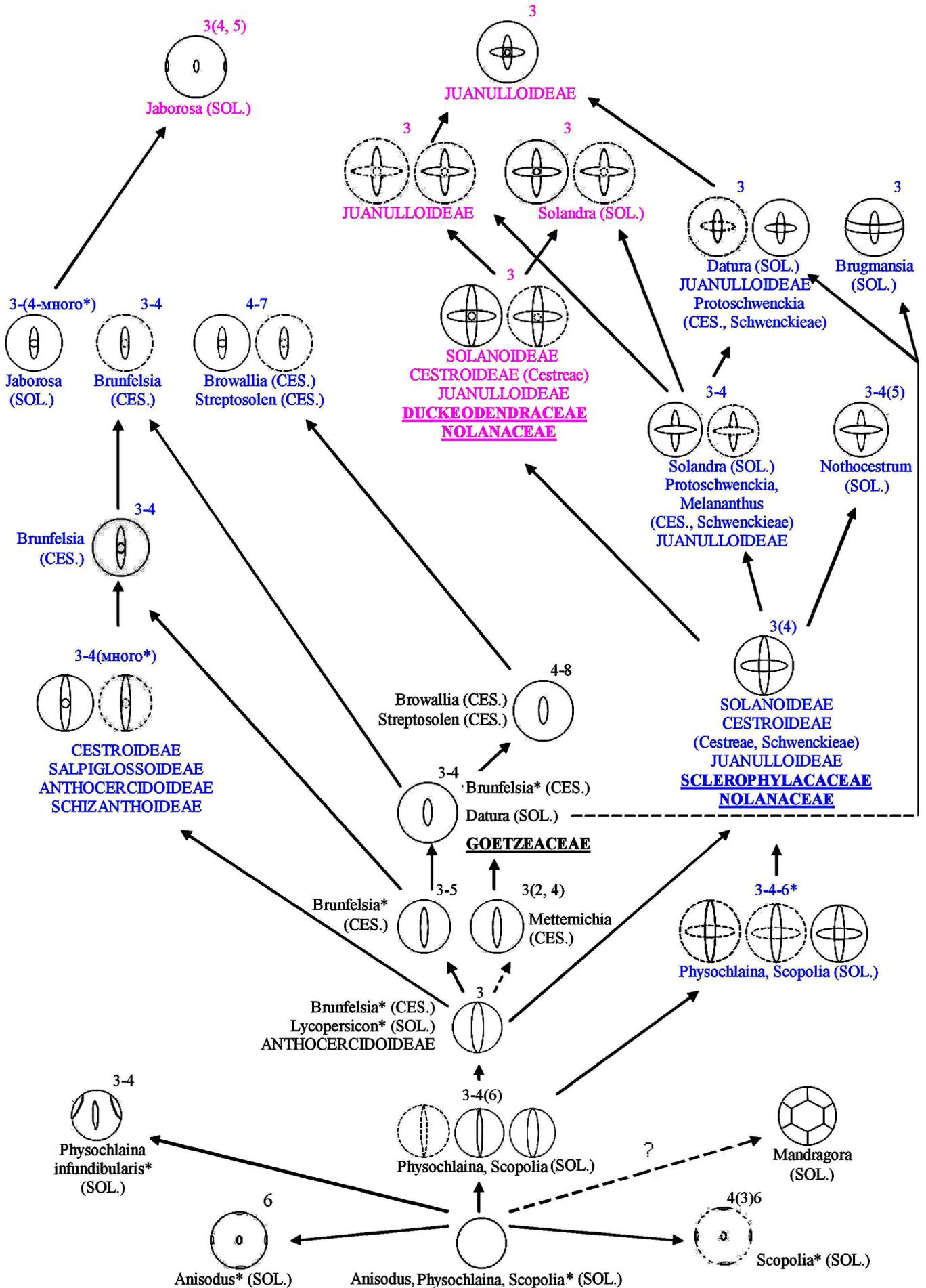


Схема 1. Возможные пути эволюции апертурных типов пыльцы в пределах порядка Solanales (* — по литературным данным)

Наиболее примитивными бороздными апертурными как в пределах семейства *Solanaceae*, так и порядка *Solanales*, по нашему мнению, являются слабо выраженные, узкие меридиально-3—4(6)-длиннобороздные (бороздовидные) апертурные, отмеченные у видов из родов *Physochlaina* и *Scopolia*. Дальнейшая специализация подобных борозд в пределах бороздного направления могла привести к образованию также длинных, но уже четко выраженных и довольно широких борозд с ровными краями. Такие борозды в семействе *Solanaceae* характерны для пыльцы родов *Brunfelsia* (*Cestroideae*), *Lycopersicon* Mill. (*Solanoideae*), а также всех семи родов подсемейства *Anthocercidoideae* (*Anthocercis* Labill., *Anthotroche* Endl., *Cyphanthera* Miers, *Crenidium* Haegi, *Duboisia* R. Br., *Grammosolen* Haegi, *Symonanthus* Haegi) (Natarajan, 1957; Plowman, 1998; Knapp & al., 2000; Айрапетян, 2010).

В процессе эволюции укорочение борозд могло привести к образованию меридиально-3—5-бороздного (у рода *Brunfelsia*) или 3(2, 4)-бороздного (у рода *Metternichia* Mik.) типа апертур с бороздами промежуточной длины (оба рода из подсемейства *Cestroideae*, *Solanaceae*).

Следующий этап в эволюции бороздных типов предполагает образование эволюционно наиболее специализированного для данного уровня короткобороздного типа апертур. Исходя из числа апертур, выделены две вариации, первая — пыльцевые зерна с меридиально-3—4-короткобороздными апертурными, отмеченные для родов *Brunfelsia* (*Cestroideae*) и *Datura* L. (*Solanoideae*) из семейства *Solanaceae*, а также для всех родов семейства *Goetzeaceae*. При этом, по нашему мнению, если учитывать также и типы скульптуры экзины, то с эволюционной точки зрения переход от рода *Metternichia* (пыльца с бороздами промежуточной длины и шиповатой с мелкими перфорациями скульптурой экзины) к представителям семейства *Goetzeaceae* (с короткобороздной пылью и шиповатой, между шипами мелкосетчатой экзиной) выглядит достаточно достоверным.

Вторая вариация короткобороздного типа (меридиально-4—8-короткобороздные пыльцевые зерна) отмечается для пыльцы двух родов (*Browallia* L. и *Streptosolen* Miers) из подсемейства *Cestroideae* (*Solanaceae*), имеющих струйчатую или складчато-струйчатую скульптуру экзины. Подобная вариация, по всей вероятности, могла возникнуть от предыдущей 3—4-короткобороздной путем удвоения числа борозд.

Дальнейшее эволюционное развитие различных отличающихся по длине простых бороздных типов апертур, приведшее к образованию преимущественно сложных апертурных типов, могло идти в двух основных направлениях (бороздно-поровое и бороздно-ороевое). При этом, значительно расширенный (по числу родов и видов) и более углубленный палиноморфологический анализ как семейства *Solanaceae*, так и порядка *Solanales* в целом, подтверждает высказанное ранее мнение (Айрапетян, 1992) о доминантности в эволюции апертурных типов пыльцы именно двух последних указанных направлений.

Бороздно-поровое направление характерно исключительно для семейства *Solanaceae*, где меридиально-3—4(много)-длиннобороздно-поровый (поровидный) тип, берущий свое начало от длиннобороздных (с четко выраженными бороздами) апертур, охватывает подавляющее большинство родов и видов из четырех подсемейств (*Cestroideae*, *Salpiglossoideae*, *Anthocercidoideae*, *Schizanthoideae*).

Меридиально-3—4-бороздно-поровые пыльцевые зерна с бороздами промежуточной длины отмечаются лишь для полиморфного рода *Brunfelsia*.

Наиболее интересным в данном направлении нам представляется меридиально-короткобороздно-поровый тип,

который мы условно разделили на три вариации. Первая — это 4—7-короткобороздно-поровые (поровидные) пыльцевые зерна, отмеченные для ряда видов из родов *Browallia* и *Streptosolen* из подсемейства *Cestroideae*. При этом не вызывает сомнения, что исходным для данного короткобороздно-порового типа является пыльца с 4—8-короткобороздными апертурными, отмеченными для ряда видов из тех же родов.

Дальнейшее усложнение меридиально-3—4-короткобороздных апертур, характерных для рода *Brunfelsia*, привело к образованию у пыльцевых зерен некоторых представителей данного рода 3—4-короткобороздно-поровидных апертур. При этом поровые участки слабо развиты и не вполне четко выражены. Указанный апертурный тип, очевидно, является завершающим этапом в эволюционной цепочке развития апертурных типов пыльцы в пределах рода *Brunfelsia*.

Довольно неожиданным оказалось расположение как в пределах данного типа, так и всего бороздно-порового направления одного из представителей подсемейства *Solanoideae* — рода *Jaborosa* Juss., характеризующегося меридиально-3(4-много)-короткобороздно-поровым типом апертур (Barbosa, 1989; Айрапетян, 2010). Отметим, что именно у данного рода отмечается появление одного из наиболее высокоспециализированных типов апертур в пределах всего порядка *Solanales*, а именно, экваториально-3(4, 5)-порового типа, не встречающегося более ни у одного из представителей данного порядка. При этом по своей форме данные продолговатые поры несколько отличаются от классических пор сфероидальной формы, характерных для большинства таксонов с истинно поровым типом апертур. Данный факт, возможно, указывает на переходный статус палинологически полиморфного рода *Jaborosa*, который, по нашему мнению, может в дальнейшем рассматриваться в качестве связующего звена между порядком *Solanales* и некоторыми семействами из других близкородственных порядков.

Исходными для второго, бороздно-ороевого направления являются меридиально-3—4(6)-длиннобороздно (бороздовидно)-ороевые (ороевидные) пыльцевые зерна обычно со слабой выраженностью либо бороздных, либо оровых участков и примитивными шероховатой, гранулярной, бугорчатой и др. скульптурой экзины, характерные некоторым видам из родов *Physochlaina* и *Scopolia* (*Solanoideae*, *Solanaceae*) (Basak, 1967; Zhang & Lu, 1984; Айрапетян, 2010).

Следующей ступенью эволюционного развития бороздно-ороевых апертур является появление меридиально-3(4)-длиннобороздно-ороевого типа в основном с четко выраженными оровыми участками. Следует отметить, что данный апертурный тип в семействе *Solanaceae* является наиболее объемным по числу родов, охватывающим не только подавляющее число представителей подсемейства *Solanoideae*, но и несколько родов подсемейства *Cestroideae*, а именно, роды *Cestrum* L., *Vestia* Willd. и *Sessea* Ruiz et Pav. (*Cestreae*), а также *Schwenckia* L., *Melananthus* Walp., *Protochwenckia* Soler., *Heteranthia* Nees et Mart. (*Schwenckieae*) (Basak, 1967; Heusser, 1971; Salgado-Labouriau, 1973; Valdes & al., 1987; Айрапетян, 2010) В составе данной группы приводится также большинство представителей подсемейства *Juanulloideae* (Persson & al., 1994; Knapp & al., 1997; Айрапетян, 2010).

В пределах порядка *Solanales* подобный длиннобороздно-ороевый тип апертур является практически единственным для монотипного семейства *Sclerophylacaceae*. Что же касается *Nolanaceae*, то у представителей данного семейства, помимо указанного апертурного типа, отмечаются также бороздно-порово(поровидно)-ороевые пыльцевые зерна.

Дальнейшая эволюция в сторону укорочения борозд у бороздно-оровых апертур отмечается в семействе *Solanaceae* в основном для представителей подсемейства *Juanulloideae* и лишь небольшого числа родов из подсемейств *Solanoideae* и *Cestroideae*. Так, среди представителей подсемейства *Solanoideae* меридионально-3—4(5)-бороздно-оровые апертуры с бороздами промежуточной длины отмечаются лишь для пыльцы видов рода *Nothocestrum* A. Gray, а 3—4-бороздно-оровые (оровидные), помимо подсемейства *Juanulloideae* — также и для пыльцевых зерен представителей рода *Solandra* Swartz. (*Solanoideae*), а также *Melanathus* и *Protoschwenckia* (*Cestroideae*).

И, наконец, отметим появление меридионально-3-короткобороздно-орового апертурного типа, характерного, как указывалось ранее, для пыльцевых зерен ряда родов из подсемейства *Juanulloideae*, пыльце рода *Protoschwenckia* (*Cestroideae*), а также двух близкородственных родов из подсемейства *Solanoideae* (*Datura* и *Brugmansia* Persoon). При этом возникновение подобного типа апертур для родов *Datura* и *Brugmansia* могло произойти двумя различными путями, а именно: или вследствие дальнейшего укорочения борозд у бороздно-оровых апертур с бороздами промежуточной длины, или, что более вероятно, появлением оровых участков у пыльцевых зерен с короткобороздными апертурами. Второе предположение представляется более вероятным, поскольку подобные 3—4-короткобороздные апертуры отмечались нами ранее для пыльцы рода *Datura*.

Наиболее специализированным типом апертур бороздно-орового направления в пределах порядка *Solanales* является меридионально-3-бороздно-порово-оровый апертурный тип. Как и в случае с бороздно-оровыми апертурами, наибольшее число родов и видов в семействе *Solanaceae*, входящих в подсемейство *Solanoideae*, а также представители подсемейств *Cestroideae* (триба *Cestreae*) и *Juanulloideae* (род *Hawkesiophyton*), характеризуются наличием сложных 3-компонентных апертур с длинными бороздами. К данному апертурному типу примыкают также и семейства *Nolanaceae* и *Duckeodendraceae* (Айрапетян, 2007а, 2007б).

В семействе *Solanaceae* меридионально-3-бороздно-порово-оровые апертуры с бороздами промежуточной длины, представленные в сочетании со складчатой или сетчатой скульптурой экзины, наблюдаются у пыльцы двух представителей подсемейства *Juanulloideae* (роды *Markea* Rich. и *Trianaea* Planch. et Linden), однако в данном случае поровые и оровые участки слабо выражены. Полноценный же 3-бороздно-порово-оровый тип апертур, где четко заметны все три компонента сложной апертуры, выявлен лишь у пыльцы рода *Solandra* (*Solanoideae*).

Меридионально-3-короткобороздно-порово-оровые пыльцевые зерна с мелкоскладчатой или перфорированно-мелкоскладчатой с орбикулами скульптурой экзины отмечены лишь для рода *Schultesianthus* из подсемейства *Juanulloideae*.

Таким образом, в каждом из двух указанных основных направлений эволюции пыльцевых зерен в порядке *Solanales* явственно выявляются свои специфические особенности. Так, если для бороздно-орового направления характерно дальнейшее усложнение апертур с возникновением в конечном счете сложного меридионально-3-бороздно-порово-орового типа, то для бороздно-порового направления, наоборот, отмечена тенденция к редукции частей апертур с образованием экваториально-3(4, 5)-порового типа.

В целом же преобладание сложноапертурных типов пыльцы характеризует порядок *Solanales* как довольно высокоразвитую группу в общей системе цветковых растений.

Совершенно обособленное положение в апертурной эволюции пыльцевых зерен занимают скрытноапертурные пыльцевые зерна рода *Mandragora* L. Выявленные при этом отличия по общей форме пыльцевых зерен, особенностям структуры экзины, а также типу скульптуры общей поверхности, свидетельствуют об изолированности данного рода по палинологическим признакам.

Что же касается глобально-4(3)-6-поровидных или глобально-6-(скрытно)поровых пыльцевых зерен с шероховатой, бородавчатой, бугорчатой и др. примитивными типами скульптуры, отмеченные в литературе для ряда представителей из родов *Anisodus* и *Scopolia* (Сандина, Тарасевич, 1982; Hoare & Knapp, 1997) то они, по нашему мнению, не имеют ничего общего с родом *Jaborosa*, где, как было указано выше, отмечается наличие экваториально-3(4, 5)-поровой пыльцы. Скорее всего, данные вариации порового типа апертур могли возникнуть в процессе эволюции непосредственно от безапертурного типа, не получив, однако, дальнейшего развития в пределах порядка *Solanales*. Подобное предположение относится также и к пыльцевым зернам с 3—4-ругатым (т.е. глобально-бороздковым) типом апертур, отмеченным у одного из представителей рода *Physochlaina* (Zhang & Lu, 1984). В то же время не исключается возможность, что данные роды, аналогично роду *Jaborosa*, могут также рассматриваться в дальнейшем в качестве переходного этапа, или связующего звена семейства *Solanaceae* с рядом других близкородственных семейств.

Обобщающий анализ возможных путей эволюции апертур пыльцы в пределах семейства *Solanaceae* показал, что представители подсемейства *Solanoideae* присутствуют как на начальных позициях представленной эволюционной схемы, так и практически на всех эволюционных направлениях и уровнях, что, несомненно, свидетельствует об исходности данной группы. С другой стороны, анализ типов скульптуры экзины пыльцевых зерен показал, что как в семействе *Solanaceae*, так и в пределах порядка *Solanales* в целом, подсемейство *Solanoideae* также является самым полиморфным, а следовательно, исходным по данному признаку. Таким образом, представленные данные указывают на некоторое несоответствие палиноморфологических данных с исходным расположением подсемейства *Cestroideae* в системах A. Hunziker (2001) и A. Takhtajan (2009).

И, наконец, на схеме 2 представлены возможные эволюционные связи семейства *Solanaceae* с остальными семействами порядка *Solanales* через предполагаемые роды-связки. Анализ указанных связей проведен с учетом морфологического типа пыльцы, когда наряду со схожими апертурными типами обязательно учитывался также и тип скульптуры экзины.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетян А. М. 1990. Палиноморфологическая характеристика и типы пыльцы в подсемействе *Solanoideae* (*Solanaceae*) // Труды III мол. конф. ботаников г. Ленинграда. ВИНТИ, No. 5701-B90: 83—92.
- Айрапетян А. М. 1992. Палиноморфология семейства *Solanaceae* Juss. // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ереван. 25 с.
- Айрапетян А. М. 1995. Апертурные типы и возможные пути эволюции пыльцы в семействе *Solanaceae* // Бот. журн., 80, 8: 1—9.
- Айрапетян А. М. 2002. Палинологические данные к подсемейству *Solanoideae* (*Solanaceae*): триба *Solaneae* // Фл., растит., раст. рес. Армении, 14: 118—130.
- Айрапетян А. М. 2007а. Палиноморфология пыльцы сем. *Duckeodendraceae* Kuhl. (*Solanales*) // Фл., растит., раст. рес. Армении, 16: 54—57.

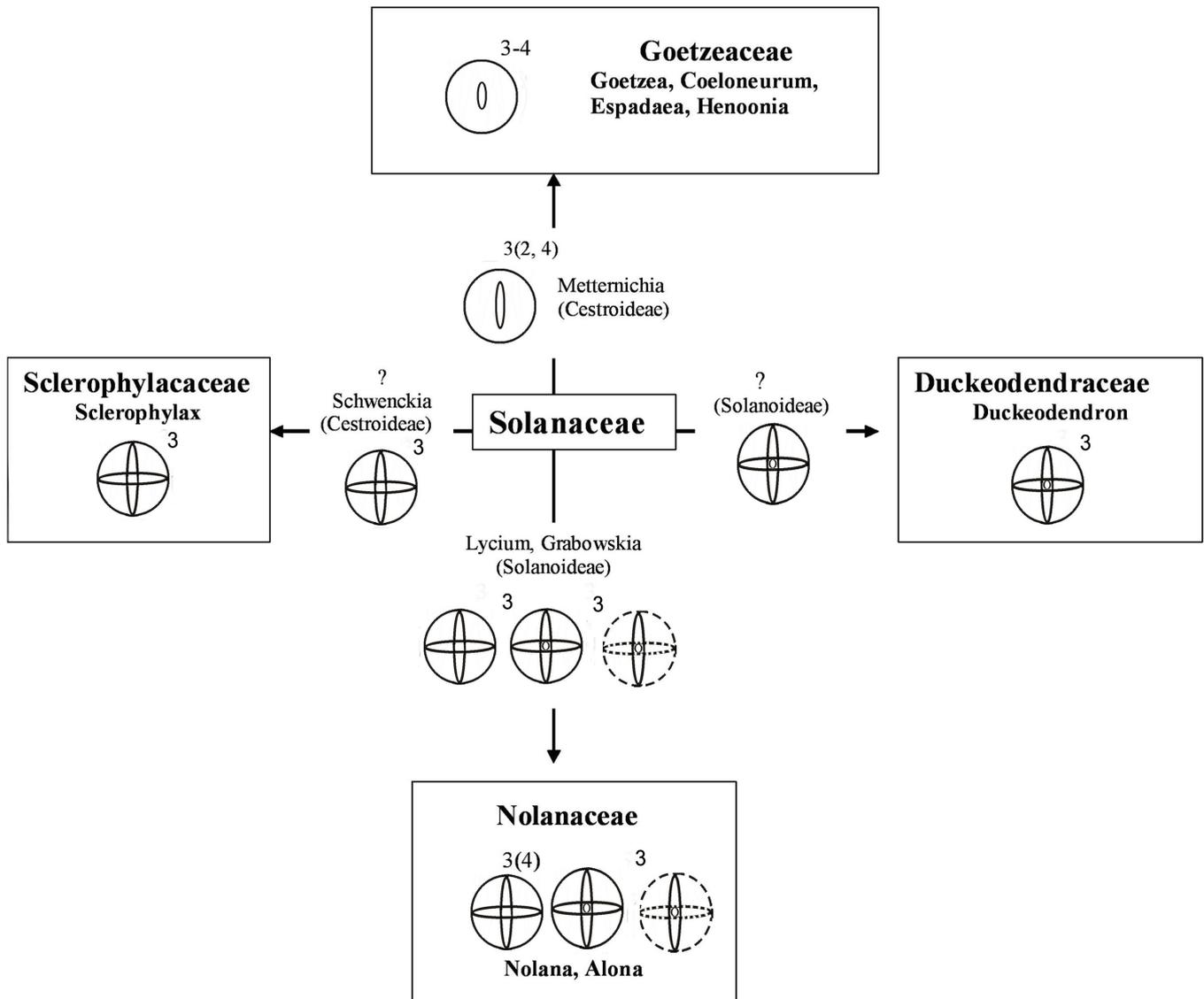


Схема 2. Предполагаемые эволюционные связи *Solanaceae* с остальными семействами порядка *Solanales*

- Айрапетян А. М. 20076. Особенности морфологии пыльцы в порядке *Solanales*. Сем. *Nolanaceae* Dumort. // Фл., растит., раст. рес. Армении, 16: 48—53.
- Айрапетян А. М. 2010. Палинология надпорядка *Solananae* в пределах порядков *Solanales* и *Convolvulales* // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Ереван. 47 с.
- Сандина И. Б., Тарасевич В. Ф. 1982. Палинологические данные к изучению родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. // Бот. журн., 67, 2: 146—154.
- Тахтаджян А. Л. 1987. Система магнолиофитов. Л.: Наука. 439 с.
- Barbosa G. E. 1986. Estudios palinologicos en *Jaborosa* Juss. y *Trechonaetes* Miers (*Solanaceae*) // Bol. Acad. Nac. Cienc., Cordoba, Argentina, 57, 3—4: 357—376.
- Basak R.K. 1967. The pollen grains of *Solanaceae* // Bull. Bot. Soc. Bengal, 21, 1: 49—58.
- D'Arcy W. G. 1991. The *Solanaceae* since 1976, with a review of its biogeography // J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee & N. Estrada (eds.). *Solanaceae* III: Taxonomy, Chemistry, Evolution. Royal Botanic Gardens, Kew: 75—137.
- Heusser C. I. 1971. Pollen and spores of Chile. Modern types of the *Pteridophyta*, *Gymnospermae* and *Angiospermae*. Tucson, Arizona. 167 p.
- Hoare A. & Knapp S. 1997. A phylogenetic conspectus of the tribe *Hyoscyameae* (*Solanaceae*) // Bull. Nat. Hist. Mus. Lon. (Bot.), 27, 1: 11—29.

- Hunziker A. T. 2001. *Genera Solanacearum*. The genera of *Solanaceae* illustrated, arranged according to a new system. Germany, Ruggell. 500 p.
- Knapp S., Persson V. & Blackmore S. 1997. A phylogenetic conspectus of the tribe *Juanulloae* (*Solanaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard., 84: 67—89.
- Knapp S., Stafford P. & Persson V. 2000. Pollen morphology in *Anthocercideae* // Kurtziana, 28, 1: 7—18.
- Natarajan A. T. 1957. Studies in the morphology of pollen grains — *Tubiflorae* // Phytion, 8, 1: 21—42.
- Persson V., Knapp S. & Blackmore S. 1994. Pollen morphology and systematics of tribe *Juanulloae* A. T. Hunziker (*Solanaceae*) // Rev. Palaeobot. Palyn., 83. 30 p.
- Plowman C. 1998. A revision of the South American species of *Brunfelsia* (*Solanaceae*) // Fieldiana: Botany, 39. 135 p.
- Salgado-Labouriau M. L. 1973. Contribuicao a palinologia dos cerrados. Rio de Janeiro: 161—165.
- Takhtajan A. L. 2009. Flowering Plants (2nd edition). Springer Science+Business Media B. V. 871 p.
- Valdes B. & Diez M. J. & Fernandez I. 1987. Atlas Polinico de Andalucia Occidental. Sevilla. 452 p.
- Zhang Zhi-yu & Lu An-ming. 1984. Pollen morphology of the subtribe *Hyoscyaminae* (*Solanaceae*) // Acta Phytotax. Sin., 22, 3: 175—180.