

УДК 582.948

Ольга Дмитриевна Никифорова,
 доктор биологических наук,
 старший научный сотрудник,
 Центральный Сибирский ботанический сад
 Сибирского отделения Российской академии наук
 (630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101),
 e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Морфологические особенности однолетних видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum* (триба *Myosotideae*, *Boraginaceae*)

Обсуждаются морфологические признаки однолетних видов родов *Strophostoma* Turcz. и *Trigonocaryum* Trautv. из трибы *Myosotideae* Reichenb. (семейство *Boraginaceae* Juss.). Подтверждены основные положения теории М. Г. Попова о гибридном происхождении таксонов семейства и соматической редукции тела. Как и у видов рода *Myosotis* L., у однолетних видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum* наблюдается уменьшение (редукция) размеров цветка и его частей (венчика, пыльников), а также изменчивость по признаку «опушение чашечки». Наибольшая гипертрофия в сторону крючковатости волосков выявлена у однолетних видов – *S. pseudopropinquum* Popov и *S. sparsiflorum* (Mikan ex Pohl) Turcz., у которых чашечка по всей поверхности, особенно у основания, опушена грубыми, короткими, полукрючковатыми и единичными цепляющимися крючковатыми жёсткими волосками. Эремы однолетних видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum* являются более крупными, чем у их многолетних родственников. Также на брюшной стороне эрема киль резко выступает, отчего его форма становится слегка трёхгранной. Гипертрофированная килеватость эремов у однолетних видов этих родов может служить основанием для предположения, что предковыми элементами данных таксонов могли быть виды с выраженной трёхгранной или тетраэдрической структурой плода. Отмечаются особенности структуры побеговой системы, а также формы соцветия у однолетних видов *Strophostoma sparsiflorum* и *Trigonocaryum involucreatum* (Stev.) Kusn. В отличие от многолетних видов, у них соцветие – облиственное, стебли – слабые, часто лежащие, из пазух даже верхних листьев выходят вегетативные и цветочные побеги.

Ключевые слова: однолетние виды, *Strophostoma*, *Trigonocaryum*, триба *Myosotideae*, семейство *Boraginaceae*, соматическая редукция

Olga D. Nikiforova,
 Doctor of Biology, Senior Researcher,
 Central Siberian Botanical Garden,
 Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
 (101 Zolotodolinskaya st., Novosibirsk, 630090, Russia),
 e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Morphological Features of Annuals in the Genera *Strophostoma* and *Trigonocaryum* (Tribe *Myosotideae*, *Boraginaceae*)

We discuss the morphological characteristics of annual species of the genera *Strophostoma* Turcz. and *Trigonocaryum* Trautv. from the tribe *Myosotideae* Reichenb. (family *Boraginaceae* Juss.). The most fundamental tenets of the M.G Popov's theory about hybrid origin of taxa of *Boraginaceae* family and somatic reduction of the body are affirmed. Like in species of the genus *Myosotis* L., in annuals of genera *Strophostoma* and *Trigonocaryum* a decrease (reduction) of the size of the flower and its parts (corolla, anthers), is seen and so does variability of characteristic "cup pubescence". Most hypertrophy towards hooked hairs was found in annual species *S. pseudopropinquum* Popov and *S. sparsiflorum* (Mikan ex Pohl) Turcz. in which the cup over the entire surface, especially at the base, is pubescent with rough short half-hooked and single clinging hooked stiff hairs. Erem's size of annual species in genera *Strophostoma* and *Trigonocaryum* is larger than those of their perennial relatives. In addition, in annuals keel on the ventral side of the erem appears sharply, making its shape slightly triangular. Hypertrophic

lobation of erems in annual species of these genera may serve as a basis for the assumption that the ancestral elements of these taxa could be with expressed triangular or tetrahedral structure of the fruit. At the annual species *Strophostoma sparsiflorum* and *Trigonocaryum involucreatum* (Stev.) Kusn. structural features of the sprout system and inflorescence forms are registered. In contrast to the perennial species they have leafy inflorescence, and weak, often decumbent stems, vegetative and flowering offshoots from the axils of even the upper leaves are formed.

Keywords: annual species, genus *Strophostoma*, genus *Trigonocaryum*, tribe *Myosotideae*, family *Boraginaceae*, somatic reduction

Введение. В опубликованной ранее статье [10] нами рассмотрены морфологические особенности однолетников семейства *Boraginaceae* на примере видов рода *Myosotis* L. (триба *Myosotideae* Reichenb.). В ней показаны основные проявления соматической редукции венчика, чашечки, эремов, пыльцевых зёрен и хромосомных чисел у однолетних видов по сравнению с их ближайшими многолетними родственниками.

Данная статья является её продолжением, и в ней в качестве доказательной базы теории гибридогенеза [15; 16] рассматриваются закономерности соматической редукции на примере двух других родов трибы *Myosotideae* – *Strophostoma* Turcz. и *Trigonocaryum* Trautv., виды которых распространены в Северном полушарии [3; 4].

Следует напомнить, что согласно идее М. Г. Попова [15; 16], соматическая эволюция каждой филии сопровождается редукцией сомы, тела, которую можно представить в виде редукционного ряда эволюции покрытосеменных: дерево → кустарник → многолетняя трава → однолетняя трава. Таким образом, однолетнюю форму жизни можно рассматривать как конечный этап эволюции любой филии. М. Г. Попов наглядно показал, что последняя, финальная стадия соматической редукции покрытосеменных – образование однолетников – представляет ряд интересных особенностей, которые особенно наглядно проявляются в семействе *Boraginaceae*. По его мнению, у однолетних форм легко увидеть самые поразительные и гипертрофированные отклонения от обычной, типовой морфологии многолетников: 1) уменьшение размеров цветка; 2) увеличение размеров эрема по сравнению с их многолетними родственниками; 3) наличие более плотного и густого опушения листьев и стеблей, если вид относится к ксерофитной линии развития, и наоборот, если он является мезофитом; 4) гипертрофия разного рода выростов, морщин, трихомных образований, крючков и т. п. на плодах и чашечке.

Основным материалом для изучения морфологических признаков видов родов трибы *Myosotideae* послужили гербарные коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK, NS).

Род *Strophostoma* насчитывает около 7 мезофитных видов, распространённых в лесном поясе Юго-Западной Азии (Кавказ, Турция, Иран), за исключением однолетнего, более широко распространённого вида – *S. sparsiflorum* (Mikan ex Pohl) Turcz., который обычен в Европе, но спорадически встречается в Северной Азии до Байкала. М. Г. Попов [14] во «Флоре СССР» род *Strophostoma* рассматривал в ранге подрода рода *Myosotis*. От видов последнего он хорошо отличается наличием у эремов белой мясистой карункулы, с помощью которой он прикрепляется к гинобазису. Из 7 видов рода два вида – *S. sparsiflorum* и *S. pseudopropinqua* Popov – являются настоящими однолетниками, остальные виды – многолетние, а *S. propinqua* Fisch. et C. A. Mey. – перенирующий вид, одно-двулетний, который может зацвести в первый год. В примечании к виду *S. sparsiflorum* Попов [14] приводит следующий редукционный ряд для видов рода *Strophostoma*, обитающих на Кавказе: *M. amoena* (Rupr.) Boiss. (многолетник) → *M. propinqua* (перенирующий) → *M. pseudopropinqua* (однолетник) → *M. sparsiflorum* (однолетник), при этом отмечает, что филогенетический ряд является настолько полным, что не вызывает сомнения. Как видно из этой схемы, однолетний вид *S. sparsiflorum* является конечным элементом филии и, согласно теории гибридогенеза, у данного вида в наибольшей степени должна проявляться соматическая редукция признаков разных органов растений, связанных с однолетностью.

Рассмотрим более детально эти особенности.

Редукция цветка и его частей. Как и у однолетних видов рода *Myosotis*, в роде *Strophostoma* также наблюдается редукция размеров венчика в сторону их уменьшения по сравнению с их многолетними родственниками, при этом выявлено, что она соответствует редукционному ряду многолетник → однолетник, который выявил М. Г. Попов [14] для кавказских видов. Например, у многолетнего вида *S. amoenum* венчик – крупный, 6–8(10) мм диам.,

у *S. propinquum* – 4–6 мм диам., у *S. pseudopropinquum* и *S. sparsiflorum* – 2–3 мм диам. Как видно, выстраивается редуционный ряд в сторону уменьшения размеров венчика, конечным звеном которого является однолетний вид – *S. sparsiflorum*, у которого самый мелкий венчик. Кроме того, выявлена закономерность в изменчивости окраски венчика. У многолетних видов венчик – более яркий, тёмно-синий, иногда розово-фиолетовый, у однолетних – более светлый, обычно голубой, а у *S. sparsiflorum* – бледно-голубой венчик (рис. 1–2).

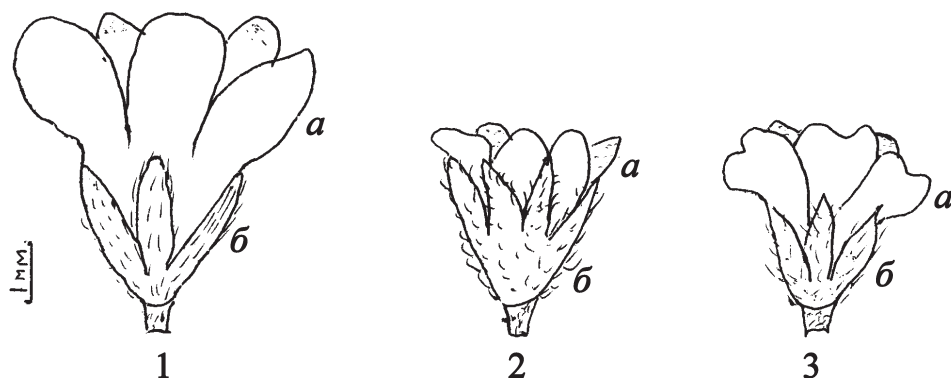


Рис. 1. Схематическое изображение цветка и размеров венчика по сравнению с чашечкой у видов родов *Strophiosstoma* и *Trigonocaryum*: 1 – *S. amoenum* (многолетник); 2 – *S. sparsiflorum* (однолетник); 3 – *T. involucreatum* (однолетник). Условные обозначения: а – венчик; б – чашечка

Fig. 1. Schematic representation of the flower and size of corolla compared to the calyx in the species and genera *Strophiosstoma* and *Trigonocaryum*: 1 – *S. amoenum* (perennial); 2 – *S. sparsiflorum* (annual); 3 – *T. involucreatum* (annual). Symbols: в – corolla; ч – calyx

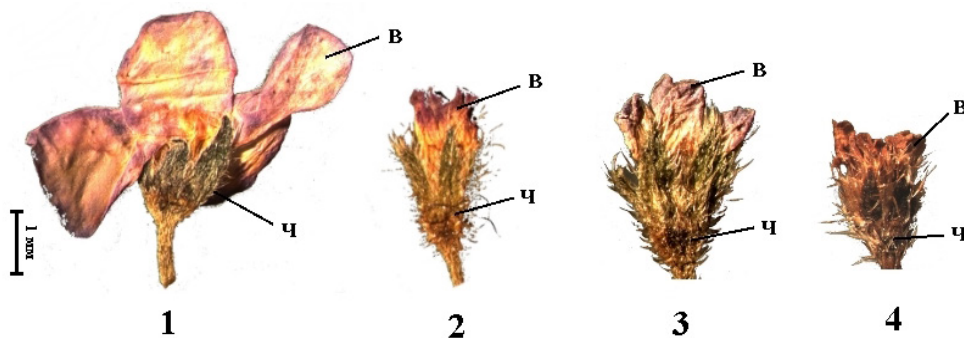


Рис. 2. Форма и размеры венчика: 1 – *S. amoenum* (многолетник); 2 – *S. propinquum*; 3 – *S. sparsiflorum* (однолетник); 4 – *T. involucreatum* (однолетник). Условные обозначения: в – венчик; ч – чашечка

Fig. 2. The shape and size of the corolla 1 – *S. amoenum* (perennial); 2 – *S. propinquum*; 3 – *S. sparsiflorum* (annual); 4 – *T. involucreatum* (annual). Symbols: в – corolla; ч – calyx

Уменьшение размеров пыльников. У видов рода *Strophiosstoma* пыльники, морфологически сходны с пыльниками рода *Myosotis*, и также, как в роде *Myosotis*, у однолетних видов сохраняется тенденция в сторону уменьшения их размеров [10]. Редуционный ряд наглядно демонстрирует изменчивость размеров пыльников: 1.0 мм дл. (*S. amoenum*) → 0.5 мм дл. (*S. propinquum*) → 0.5 мм дл. (*S. pseudopropinqua*) → 0.3–0.35 мм дл. (*S. sparsiflorum*). Из приведённых параметров видно, что многолетник *S. amoenum* имеет самые крупные пыльники, а у последнего представителя филогенетического ряда – однолетнего вида *S. sparsiflorum* – они являются самыми мелкими.

Особенности опушения чашечки. У видов рода *Strophiosstoma* чашечка колокольчатая, пятираздельная, со сросшимися на разную длину долями, опушенная волосками разной формы, в цвету – 1–5 мм дл., при плодах (постфлорально) увеличивается до 4–6 мм дл. При этом

отмечено, что у однолетников она увеличивается значительно, чем у многолетников. Так, у многолетнего вида *S. amoenum* чашечка в цвету – 2–3 мм дл. при плодах до 4–5 мм дл., а у однолетника *S. sparsiflorum* – конечного вида редукционной филии – при плодах чашечка достигает 6 мм дл.

Наибольшие морфологические отклонения чашечки у однолетних видов рода *Strophostoma* проявляются по признаку «опушение чашечки разной формы волосками». Оказалось, что у многолетних видов чашечки опушены только прямыми, более или менее мягкими, короткими, прижатыми волосками, а оттопыренные и крючковатые волоски отсутствуют. У перенирующего вида *S. propinquum* в основании чашечки имеются единичные полукрючковатые волоски. Но особая гипертрофия признака в сторону крючковатости волосков наблюдается у однолетних видов – *S. pseudopropinqua* и *S. sparsiflorum*. У них волоски на чашечке – более жёсткие, а при плодах они утолщаются и становятся грубыми. Так, у однолетника *S. pseudopropinqua* чашечка по всей поверхности опушена более или менее грубыми утолщёнными саблевидными и прямыми щетинками, но они отсутствуют на плодоножке. Редукционный максимум проявляется у *S. sparsiflorum*, у которого чашечка по всей поверхности, особенно у основания и на плодоножках, опушена грубыми короткими полукрючковатыми и единичными цепляющимися крючковатыми волосками.

На рис. 3 показаны признаки опушения чашечки у видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum*.

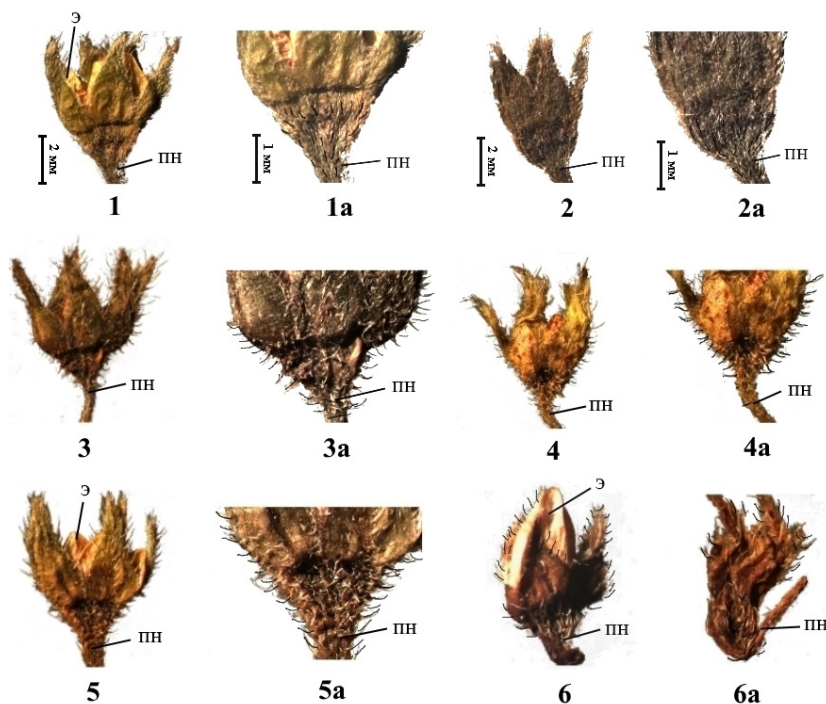


Рис. 3. Особенности опушения чашечки у видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum*: 1, 1а – *S. amoenum* (многолетник); 2, 2а – *S. platyphyllum* (= *Myosotis platyphylla* Boiss.); 3, 3а – *S. propinquum*; 4, 4а – *S. pseudopropinqua*; 5, 5а – *S. sparsiflorum* (однолетник); 6, 6а – *T. involucreatum* (однолетник). Условные обозначения: э – эрем; пн – плодоножки. Масштабная линейка сверху вниз – для всего ряда

Fig. 3. Features of calyx pubescence in species of the genera *Strophostoma* and *Trigonocaryum*: 1, 1а – *S. amoenum* (perennial); 2, 2а – *S. platyphyllum* (perennial) (= *Myosotis platyphylla* Boiss.); 3, 3а – *S. propinquum*; 4, 4а – *S. pseudopropinqua*; 5, 5а – *S. sparsiflorum* (annual); 6, 6а – *T. involucreatum* (annual). Symbols: э – arem; пн – fruit-stem. Scale bar top to bottom for the entire series

Форма и размеры эремов. У видов рода *Strophostoma* эремы – тёмно-коричневые, гладкие, блестящие, с хрупким перикарпием и мясистой белой карункулой, с помощью которой эрем прикрепляется к гинобазису. В семействе *Boraginaceae* эти признаки эремов являются довольно редкими и встречаются только у видов трибы *Myosotideae* [7–9]. Из трибы *Myosotideae*

карункула характерна только для видов двух родов – *Strophostoma* и *Trigonocaryum*, у остальных таксонов эремы прикрепляются к гинобазису с помощью ареолы [5; 7; 8].

По мнению М. Г. Попова [16], в связи с однолетностью в родах семейства *Boraginaceae*, соматическая редукция направлена в сторону увеличения размеров эремов. В целом, в роде *Strophostoma* данная тенденция сохраняется: у многолетнего вида *S. amoenum* эремы – около 1,5 мм дл., у других видов рода они составляют 1,4–1,6 мм дл. Самые крупные эремы характерны для однолетника *S. sparsiflorum*, к концу плодоношения они увеличиваются до 2 мм дл. (рис. 4). Однако в большей степени редукция эремов проявилась в их особой форме. У многолетних видов на брюшной стороне эрема киль слабо развит и выражен только в верхней части, т. е. эремы – лишь слегка килеватые. Напротив, у однолетников киль на брюшной стороне резко выступает, отчего эрем приобретает слегка трёхгранную форму. Гипертрофированная килеватость эремов у однолетних видов рода *Strophostoma* может служить основанием для предположения, что предковыми видами данного таксона могли быть виды с выраженной трёхгранной или тетраэдрической структурой плода.

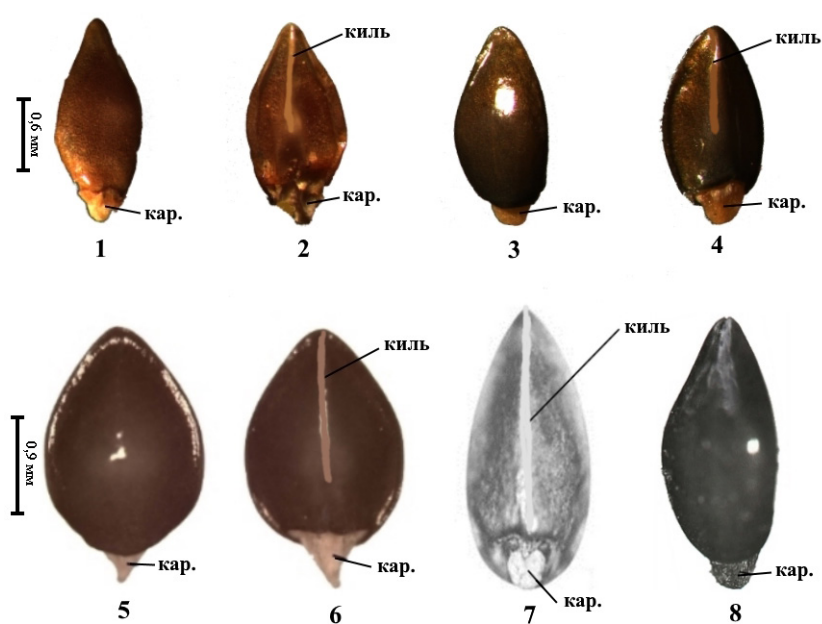


Рис. 4. Морфологические особенности эремов у некоторых видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum*: 1, 2 – *S. propinquum*; 3, 4 – *S. pseudopropinquum*; 5, 6 – *S. sparsiflorum*; 7, 8 – *T. involucratum*.
1, 3, 5, 7 – вид со спинной стороны; 2, 4, 6, 8 – вид с брюшной стороны.

Условные обозначения: кар. – карункула; киль – киль. Масштабная линейка – на рисунке

Fig. 4. Erem's morphological features in some species of the genera *Strophostoma* and *Trigonocaryum*:
1, 2 – *S. propinquum*; 3, 4 – *S. pseudopropinquum*; 5, 6 – *S. sparsiflorum*; 7, 8 – *T. involucratum*.
Symbols: кар. – caruncula; киль – carina. The scale bar is shown in the figure

Морфология соцветия у однолетних видов. Для видов трибы *Myosotideae* характерно цимозное соцветие – дихазий, состоящий из многочисленных монохазиев [2]. В начале цветения монохазии находятся в плотных улиткозакрученных завитках, по мере отцветания и на фазе плодоношения ветви сильно удлиняются, распрямляются, соцветие становится рыхлым. Данный тип соцветия можно назвать плейотрис из монохазиев [12; 13].

Отсутствие листьев на цветonoсном побеге, а также у основания монохазиев и дихазиев (необлиственное соцветие) – характерная особенность многолетних видов родов *Myosotis* и *Strophostoma*. Однако у однолетних видов рода *Strophostoma* наблюдается изменение формы соцветия в сторону его облиственности. Так, у многолетника *S. amoenum* соцветие – верхушечное, обособленное, более или менее рыхлое, безлистное (необлиственное), цветки расположены по оси соцветия, в числе 10–15. У перенирующегося вида *S. propinquum* соцветие также является необлиственным, но более рыхлым, цветки – в числе до 10, которые рас-

положены по оси соцветия. У *S. pseudopropinqua* верхняя часть соцветия – необлиственная, а в основании имеются листочки. Изменение формы соцветия в направлении облиственности наиболее выражено у *S. sparsiflorum*: у данного вида всё соцветие – облиственное, фрондозного типа, цветки выходят из пазух листьев и распределяются по всей поверхности побега, что характерно для соцветия фрондозного кистевидного тирса.

Облиственное соцветие характерно для видов восточноазиатско-гималайского рода *Trigonotis* Stev., у которого немногочисленные цветки рыхло расположены на оси соцветия и как бы выходят из пазух листьев (а на самом деле обычно вне их пазух).

Особенно наглядно в роде *Strophostoma* проявляется изменчивость структуры побеговой системы. Например, у многолетних видов стебли – прямостоячие и крепкие, соцветие – верхушечное, в пазухах нижних листьев не формируются дополнительные цветоносные и вегетативные побеги. У однолетних видов стебли – слабые, часто полегающие, из пазух даже верхних листьев выходят вегетативные побеги, на которых в дальнейшем формируются кисти, отчего растение становится кустистым. У *S. sparsiflorum* на дополнительных боковых побегах формируются облиственные соцветия, а цветки расположены рыхло и на очень длинных (до 2 см дл.), дуговидно изогнутых и горизонтально отклоненных цветоножках. У многолетних видов плодоножки – 0,8–1 см дл., косо вверх направленные.

Особенности опушения листьев. Все виды рода *Strophostoma* являются мезофитными лесными растениями, у которых листья – теневые, тонко перепончатые и зелёные, в разной степени опушенные. По своей экологии они являются типичными мезофитами, обитающими в горных лесах, в зарослях кустарников вблизи ручьёв. Выявлена следующая закономерность: у многолетних видов листья с обеих сторон слабо опушены мягкими, редкими, прижатыми волосками. У однолетних видов листовая поверхность – более густо опушенная, а волоски являются более короткими и щетинистыми (рис. 5).

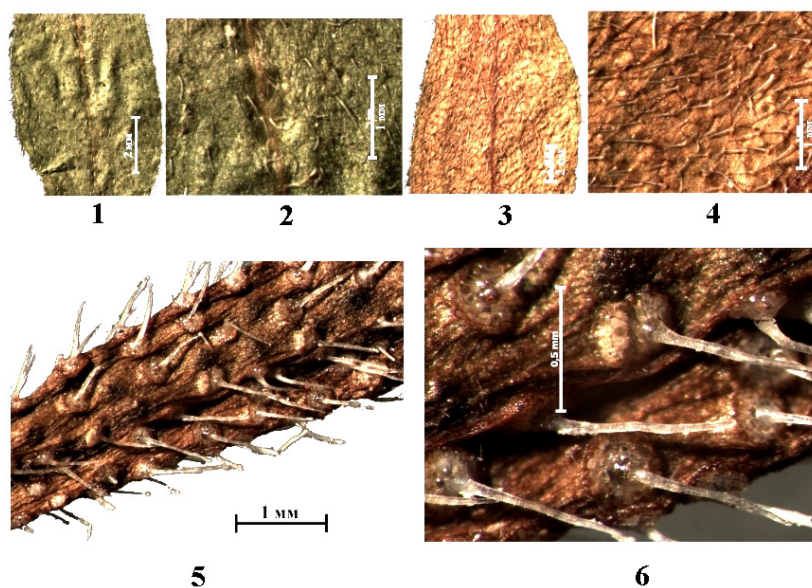


Рис. 5. Особенности опушения листовой пластинки у видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum*: 1, 2 – *S. amoenum*; 3, 4 – *S. sparsiflorum*; 5, 6 – *T. involucrellum*

Fig. 5. Features of pubescence of the leaf blade in species of the genera *Strophostoma* and *Trigonocaryum*: 1, 2 – *S. amoenum*; 3, 4 – *S. sparsiflorum*; 5, 6 – *T. involucrellum*

Рассмотрим основные проявления соматической редукции у монотипного рода *Trigonocaryum* Trautv., который включает однолетний эндемичный вид Кавказа – *T. involucrellum* (Stev.) Kusn. По морфологическим признакам эремов, особенно наличию карункулы, *T. involucrellum* близко родственен видам рода *Strophostoma*. Приведём морфологическое описание вида. Ветвистый однолетник, 2–10 см высоты. Из пазух нижних стеблевых листьев выходят боковые вегетативные и цветоносные побеги. Листья – лопатчато-линейные, на верхушке – тупые, 1–1,5 см длины, опушенные длинными оттопыренными щетинистыми волосками, сидящими

на утолщённых стекловидных белых бугорках. Соцветия – облиственные, рыхлые и немногочетковые. Венчик – мелкий, 2–3 мм диам., скрученный в почкосложении, едва выставляется из чашечки, брахиморфный, со сводиками в зеве, с короткой трубкой, не выставляющейся из чашечки, и плоским сине-фиолетовым отгибом. Чашечка – около 2 мм дл., со сросшимися почти наполовину долями, опушенная, особенно по краям долей, щетинистыми волосками, свободные доли (зубцы) – треугольно-ланцетные. Эремы – прямые, эллиптические, 2,0–2,5 мм дл., при созревании сильно выставляются из чашечки, в сечении нерезко трёхгранные, с округлой спинкой и выраженным, особенно на верхушке, брюшным килем, голые, блестящие, вначале матово-белые, к концу созревания темнеющие, с хрупким перикарпием, к гинобазису прикрепляются с помощью мясистой карункулы.

Распространён в центральной и восточной частях Большого Кавказа, небольшая часть ареала заходит на южный макросклон в пределах Азербайджана и Восточной Грузии [1]. Растёт на галечниках и осыпях, в трещинах известковых скал, реже на щебенистых и каменистых склонах в субальпийском и альпийском поясах, иногда в среднем поясе на высоте 600–1200 м над уровнем моря.

В трибе *Myosotideae* соматическая редукция венчика, чашечки, эремов, опушения листьев в наиболее полной мере проявилась у однолетнего вида *T. involucreatum*.

T. involucreatum является карликовым растением, 2–10 см выс., как у всех однолетников, цветок – мелкий, 2–3 мм диам., венчик едва выставляется из чашечки, которая имеет около 2 мм дл. (рис. 1, 2). В то время как у многолетних видов, близких родов *Myosotis* и *Strophostoma* венчик обычно составляет 5–7 мм дл.

У *T. involucreatum* эремы – крупные, 2,0–2,5 мм дл., в сечении нерезко трёхгранные. В родах *Myosotis* и *Strophostoma* эремы многолетних видов обычно составляют 1,4–1,5 мм дл., с брюшной стороны являются лишь слегка килеватыми. Гипертрофированная килеватость эремов у *T. involucreatum* показывает, что предковыми видами данного таксона были виды с выраженной трёхгранной структурой плода.

Пыльники у *T. involucreatum* – мелкие, около 0,4 мм дл., а пыльцевые зёрна по сравнению с многолетними видами рода *Strophostoma* – более крупные (длина полярной оси (6,2)7–7,8 мкм), а у *S. amoenum* длина полярной оси составляет 5,2–5,8 мкм. При этом у *T. involucreatum* сужение в области экватора пыльцевого зерна является более выраженным [6]. Как видно, редукция пыльников и размеров пыльцевых зерен в роде *Trigonocaryum* была сходной с однолетними видами родов *Myosotis* [10] и *Strophostoma*.

Выявлено, что облиственное соцветие у *T. involucreatum* морфологически сходно с соцветием однолетника *Strophostoma sparsiflorum*. Стебли у обоих видов – полегающие, из пазух нижних листьев выходят многочисленные боковые вегетативные и цветonoсные побеги.

Кроме того, у *T. involucreatum* наблюдается наибольшая гипертрофия формы волосков в сторону их жёсткости: они длинные, щетинистые, расположены на белых стекловидных бугорках (рис. 5).

В заключение следует отметить, что в процессе эволюции деспециализация морфологических признаков венчика, чашечки, эремов и соцветий однолетних видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum* имела сходный вектор с видами рода *Myosotis* [11]. Это подтверждает точку зрения М. Г. Попова об общих закономерностях филогении таксонов семейства *Boraginaceae* и их гибридном происхождении.

Благодарности

Рисунки выполнены с использованием фотографий, полученных в центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V.12. Выражаем благодарность А. А. Красникову, ответственному за оборудование центра.

Список литературы

1. Галушко А. И. Семейство *Boraginaceae* Juss. // Флора Северного Кавказа (Определитель). Ростов, 1980. С. 310–329.
2. Кузнецова Т. В., Прягина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: Хим.-фарм. ин-т, 1992. 126 с.
3. Никифорова О. Д. Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // *Turczaninowia*. 2000. Т. 3, вып. 1. С. 5–24.
4. Никифорова О. Д. К систематике подтрибы *Myosotidinae* трибы *Myosotideae* (*Boraginaceae*) // Флора и растительность Алтая. 2001б. Т. 6, № 1. С. 27–31.

5. Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 12. С. 77–86.
6. Никифорова О. Д. Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) и некоторых родственных ему родов // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 3. С. 44–53.
7. Никифорова О. Д. Особенности ультраскульптуры поверхности эремов родов *Myosotis*, *Trigonotis*, *Trigonocaryum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 9. С. 77–81.
8. Никифорова О. Д. Морфологические особенности плодов в трибах *Myosotideae* и *Trigonotideae* (семейство *Boraginaceae*) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений, посвященной памяти Р. Е. Левиной: материалы междунар. конф. Ульяновск, 2008. С. 172–179.
9. Никифорова О. Д. Ключи для определения родов семейства *Boraginaceae* Алтайской горной страны по признакам цветка и плода // Раст. мир Азиат. России. 2014. № 1. С. 9–18.
10. Никифорова О. Д. Морфологические особенности однолетних в семействе *Boraginaceae* на примере видов рода *Myosotis* L. // Ученые записки ЗабГУ. 2016а. № 1. С. 6–16.
11. Никифорова О. Д. Древнесредиземноморские элементы в секции *Alpestres* рода *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XV Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 23–26 мая 2016 г.). Барнаул. 2016б. С. 338–344.
12. Овчинникова С. В. Структурные типы соцветий и возможные направления их эволюции в трибе *Eritrchieae* (*Boraginaceae*) // Мат. конф. по морфологии и систематике раст., посв. 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М., 2007а. С. 189–191.
13. Овчинникова С. В. Триба *Eritrchieae* (*Boraginaceae*) во флоре внетропической Евразии: систематика, карпология, эволюция: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Новосибирск, 2007б. 32 с.
14. Попов М. Г. Семейство *Boraginaceae* Juss. Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 97–691.
15. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
16. Попов М. Г. Филогения. Флорогенетика. Флорография. Систематика. Избр. тр.: в 2 ч. Киев: Наукова думка, 1983. Ч. 2. 477 с.

References

1. Galushko A. I. Semeistvo *Boraginaceae* Juss. // Flora Severnogo Kavkaza (Opredelitel'). Rostov, 1980. S. 310–329.
2. Kuznetsova T. V., Pryakhina N. I., Yakovlev G. P. Sotsvetiya. Morfologicheskaya klassifikatsiya. SPb.: Khim.-farm. in-t, 1992. 126 s.
3. Nikiforova O. D. Boreal'nye seksii roda *Myosotis* L. i ikh genezis // Turczaninowia. 2000. Т. 3, вып. 1. S. 5–24.
4. Nikiforova O. D. K sistematike podtriby *Myosotidinae* triby *Myosotideae* (*Boraginaceae*) // Flora i rastitel'nost' Altaya. 2001b. Т. 6, № 1. S. 27–31.
5. Nikiforova O. D. Sistema roda *Myosotis* (*Boraginaceae*) // Bot. zhurn. 2001. Т. 86, № 12. S. 77–86.
6. Nikiforova O. D. Palinomorfologicheskoe issledovanie roda *Myosotis* (*Boraginaceae*) i nekotorykh rodstvennykh emu rodov // Bot. zhurn. 2002. Т. 87, № 3. S. 44–53.
7. Nikiforova O. D. Osobennosti ul'traskul'ptury poverkhnosti eremov rodov *Myosotis*, *Trigonotis*, *Trigonocaryum* (*Boraginaceae*) // Bot. zhurn. 2006. Т. 91, № 9. S. 77–81.
8. Nikiforova O. D. Morfologicheskie osobennosti plodov v tribakh *Myosotideae* i *Trigonotideae* (semeistvo *Boraginaceae*) // Sovremennye problemy morfologii i reproductivnoi biologii semennykh rastenii, posvyashchennoi pamyati R. E. Levinoi: materialy mezhdunar. konf. Ul'yanovsk, 2008. S. 172–179.
9. Nikiforova O. D. Klyuchi dlya opredeleniya rodov semeistva *Boraginaceae* Altaiskoi gornoj strany po priznakam tsvetka i ploda // Rast. mir Aziat. Rossii. 2014. № 1. S. 9–18.
10. Nikiforova O. D. Morfologicheskie osobennosti odnoletnikov v semeistve *Boraginaceae* na primere vidov roda *Myosotis* L. // Uchenye zapiski ZabGU. 2016a. № 1. S. 6–16.
11. Nikiforova O. D. Drevnesredizemnomorskie elementy v seksii *Alpestres* roda *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.) // Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii: sb. nauch. st. po materialam XV Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (Barnaul, 23–26 maya 2016 g.). Barnaul. 2016b. S. 338–344.
12. Ovchinnikova S. V. Strukturnye tipy sotsvetii i vozmozhnye napravleniya ikh evolyutsii v tribe *Eritrchieae* (*Boraginaceae*) // Mat. konf. po morfologii i sistematike rast., posv. 300-letiyu so dnya rozhdeniya Karla Linneya. M., 2007a. S. 189–191.
13. Ovchinnikova S. V. Triba *Eritrchieae* (*Boraginaceae*) vo flore vnetropicheskoi Evrazii: sistematika, karpologiya, evolyutsiya: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk: 03.00.05. Novosibirsk, 2007b. 32 s.
14. Popov M. G. Semeistvo *Boraginaceae* Juss. Flora SSSR. M.; L., 1953. Т. 19. S. 97–691.
15. Popov M. G. Osnovy flороgenetiki. M.: Izd-vo AN SSSR, 1963. 135 s.
16. Popov M. G. Filogeniya. Florogenetika. Florografiya. Sistematika. Izbr. tr.: v 2 ch. Kiev: Naukova dumka, 1983. Ch. 2. 477 s.

Статья поступила в редакцию 29.11.2016; принята к публикации 15.12.2016

Received: November 29, 2016; accepted for publication: December 15, 2016

Библиографическое описание статьи

Никифорова О. Д. Морфологические особенности однолетних видов родов *Strophostoma* и *Trigonocaryum* (триба *Myosotideae*, *Boraginaceae*) // Ученые записки ЗабГУ. Сер. Биологические науки. 2017. Т. 12, № 1. С. 80–87.

Reference to the article

Nikiforova O. D. Morphological Features of Annuals in the Genera *Strophostoma* and *Trigonocaryum* (Tribe *Myosotideae*, *Boraginaceae*) // Scholarly Notes of Transbaikal State University. Series Biological sciences. 2017. Vol. 12, No. 1. PP. 80–87.