

СООБЩЕНИЯ

МОРФОЛОГИЯ МНОГОБОРОЗДНЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *PRIMULA* (PRIMULACEAE)© 2019 г. Д. А. Брицкий^{1,*}, А. Н. Иванова^{1,2,**}, В. В. Григорьева^{1,***}¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия² Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: dmibri@mail.ru

**e-mail: alyx@bk.ru

***e-mail: mikhailov_val@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2019 г.

После доработки 29.09.2019 г.

Принята к публикации 08.10.2019 г.

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология многобороздных пыльцевых зерен 16 видов рода *Primula*. Скульптура (размеры и очертания просветов ячеей, ширина и рельеф стенок ячеей), а также форма пыльцевых зерен могут служить дополнительными характеристиками отдельных видов или групп видов. На ультратонких срезах оболочек пыльцевых зерен *P. elatior* и *P. veris* показано наличие тонкого прерывистого подстилающего слоя эктэскины.

Ключевые слова: *Primula*, многобороздные пыльцевые зерна, палиноморфология, ультраструктура спородермы

DOI: 10.1134/S000681361910003X

Семейство Primulaceae объединяет от 13 до 30 родов и около 600–1000 видов травянистых растений (Cronquist, 1981; Anderberg, 2004). Палиноморфологически оно неоднородно. По числу и строению апертур традиционно выделяют 3 основных палино-типа: сплюсненно-3-бороздные, 3-бороздно-оровые и многобороздные. Некоторые исследователи выделяют в семействе до 20 дополнительных палинотипов (Punt et al., 1974). Виды с многобороздной пылью в сем. Primulaceae встречаются только в двух родах: *Primula* L. и *Dionysia* Fenzl.

В роде *Primula* многобороздные пыльцевые зерна описаны для небольшого числа видов из 6 секций рода (Wendelbo, 1961; Spanowsky, 1962; Anderberg, El-Ghazaly, 2000; Morozowska, Idzikowska, 2004; Grigoryeva et al., 2018). Род *Dionysia* считается в палиноморфологическом отношении однородным и характеризуется одним многобороздным типом пыльцы (Wendelbo, 1961; Spanowsky, 1962; Al Wadi, Richards, 1992).

Ультраструктура оболочки многобороздных пыльцевых зерен изучена только у 3 видов рода *Primula*: *P. officinalis* (L.) Jacquinh, *P. veris* L. и *P. sibirica* Jacq. При анализе ультраструктуры оболочки ацетолизированных пыльцевых зерен *P. officinalis* и *P. veris* отмечено отсутствие подстилающего слоя в эктэскине многобороздной пыльцы (Nowicke, Skvarla, 1977). Однако исследование ультратонких срезов пыльцевых зерен *P. sibirica* показало наличие тонкого, фрагментарного подстилающего слоя в эктэскине пыльцевых зерен этого вида (Grigoryeva et al., 2018).

Цель данной работы — оценка таксономической значимости морфологических признаков и ультраструктурных особенностей спородермы многобороздных пыльцевых зерен некоторых видов рода *Primula*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна, полученные с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (ЛЕ). Микроспоры и пыльцевые зерна *P. veris* также были взяты с живых растений из коллекции открытого грунта ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

В работе использовали методы световой (СМ), сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) электронной микроскопии.

Для светооптического исследования применяли классический ацетоллизный метод (Erdtman, 1952). Световые микрофотографии получены на микроскопе Carl Zeiss Jena-val, с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS 20D.

Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования необработанную пыльцу извлекали из пыльников и закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке.

Описания проводили по общепринятой схеме. Учитывали тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры (Kupriyanova, Aleshina, 1967, 1972). Измерения проводили с помощью окулярмикрометра. В каждом образце измеряли не менее 15 пыльцевых зерен.

Ультраструктуру оболочки изучали на ультратонких срезах с помощью трансмиссионного микроскопа Hitachi-600 и Libra 120 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова и Jeol JEM 1400 Ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Санкт-Петербургского государственного университета. Пыльники, содержащие пыльцевые зерна, фиксировали в 2.5%-ном растворе глutarового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8–7.2 при +4°C в течение 16–10 часов, затем в 1%-ном растворе OsO₄ на том же буфере в течение 1 часа при комнатной температуре. Материал обезживали ацетоном с нарастающей концентрацией и заключали в эпоксидную смолу эпон EmBed 812 (EMS, США) с помощью автоматического процессора AMW (Leica, Австрия). Ультратонкие срезы изготавливали на ультратомах LKB и Leica EM UC7. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом (20 мин) и цитратом свинца (10 мин).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный палиноморфологический анализ показал, что пыльцевые зерна всех изученных видов радиально симметричные, равнополярные, многобороздные.

По общепринятой классификации размеров пыльцевые зерна изученных видов *Primula* можно отнести к мелким (до 25 мкм) и средним (25–50 мкм) (Erdtman, 1952). Самые мелкие пыльцевые зерна характерны для длинностолбиковой формы *P. nutans* (полярная ось 11.6–12.5 мкм, экваториальный диаметр 12.7–13.5 мкм), самые крупные — у короткостолбиковой формы *P. cordifolia* (полярная ось 28.1–29.2 мкм, экваториальный диаметр 28.7–30.1 мкм). Вариабельность размеров в одном образце незначительна и не превышает 2 мкм (табл. 1).

Для гетеростильных видов сем. Primulaceae характерен диморфизм пыльцы, выраженный в размерах пыльцевых зерен. При этом короткостолбиковые растения продуцируют пыльцевые зерна заметно крупнее, по сравнению с длинностолбиковыми

Таблица 1. Количественные характеристики пыльцы исследованных видов рода *Primula*
Table 1. The quantitative characteristics of the pollen of the studied *Primula* species

Исследованный образец Sample	Число борозд Aperture number	Длина полярной оси (мкм) Polar axis length (μm)	Длина экваториального диаметра (мкм) Equatorial axis length (μm)	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)
Sect. <i>Carolinella</i>				
<i>P. megaseifolia</i> Boiss et Bal. ex Boiss. Transcaucasia occidentalis. 05.02.1907. A. Fomin (LE)	8	26.2–27.8	24.4–25.7	0.7–0.8
Sect. <i>Cortusoides</i>				
<i>P. paxiana</i> Kuntze, короткостолбиковая форма. Ботанический сад БИН РАН. 25.05.1996. Д. Брицкий, В. Попов / <i>P. paxiana</i> Kuntze, short-styled flowers. Botanical Garden of BIN RAS. 25.05.1996. D. Britski, V. Popov	8	22.1–23.4	25.7–27.3	0.6–0.8
Sect. <i>Primula</i>				
<i>P. acaulis</i> (L.) L., длинностолбиковая форма. Окрестности г. Туапсе. 27.05.1949. Т.А. Луговая / <i>P. acaulis</i> (L.) L., long-styled flowers. Near Tuapse town. 27.05.1949. T.A. Lugovaya	6	18.6–20.4	13.7–14.3	1.1–1.3
<i>P. amoena</i> Bieb., длинностолбиковая форма. Западное Закавказье. 06.07.1978. С. Курганская, А. Андреев / <i>P. amoena</i> Bieb., long-styled flowers. West Transcaucasia. 06.07.1978. S. Kurganskaya, A. Andreev	7	19.3–20.9	17.9–18.5	1.0–1.1
<i>P. cordifolia</i> Rupr., короткостолбиковая форма. Тифлисская губ. 01.06.1914. В.Л. Козловский / <i>P. cordifolia</i> Rupr., short-styled flowers. Tiflis Guberniya. 01.06.1914. V.L. Kozlovskii	8–9	28.1–29.2	28.7–30.1	0.7
<i>P. elatior</i> (L.) Hill, короткостолбиковая форма. Ленинградская обл. 20.05.1972. А.О. Хааре / <i>P. elatior</i> (L.) Hill, short-styled flowers. Leningrad Region. 20.05.1972. A.O. Khaare	6	25.5–26.7	22.8–23.8	0.7–0.9
<i>P. heterochroma</i> Stapf, длинностолбиковая форма. Азербайджанская ССР. 07.05.1968. Н.Ю. Абдуллаева / <i>P. heterochroma</i> Stapf, long-styled flowers. Azerbaidjan SSR. 07.05.1968. N.Yu. Abdullaeva	8	13.9–14.8	13.1–14.1	0.7–0.9
<i>P. macrocalyx</i> Bunge, длинностолбиковая форма. Окрестности г. Красноярск. 05.05.1908. В. Тугаринов / <i>P. macrocalyx</i> Bunge, long-styled flowers. Near Krasnoyarsk. 05.05.1908. V. Tugarinov	6	15.8–16.8	15.3–17.4	0.8
<i>P. macrocalyx</i> Bunge, короткостолбиковая форма. Ленинградская область / <i>P. macrocalyx</i> Bunge, short-styled flowers. Leningrad Region	9	13.0–14.1	12.2–13.7	0.8
<i>P. nutans</i> Georgi, длинностолбиковая форма. Тувинская АССР. Тандинский р-н. 28.06.1971. В. Ханминчун / <i>P. nutans</i> Georgi, long-styled flowers. Tuva ASSR. Tandinskiy distr. 28.06.1971. V. Khanminchun	5	11.6–12.5	12.7–13.5	0.8
<i>P. nutans</i> Georgi, короткостолбиковая форма. Алтай. 20.06.1963. Э. Гонтарь / <i>P. nutans</i> Georgi, short-styled flowers. Altai. 20.06.1963. E. Gontar	5	14.8–15.8	15.2–16.4	0.8–0.9

Таблица 1. Окончание

Исследованный образец Sample	Число борозд Aperture number	Длина полярной оси (мкм) Polar axis length (μm)	Длина экваториального диаметра (мкм) Equatorial axis length (μm)	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)
<i>P. pallasii</i> Lehm. длинностолбиковая форма. Западная Сибирь. Гора Шаман. 24.06.1897. Ю. Вагнер / <i>P. pallasii</i> Lehm., long-styled flowers. West Siberia. Shaman Mt. 24.06.1897. Yu. Vagner	6	18.9–20.3	19.1–20.6	1.2–1.3
<i>P. pallasii</i> Lehm., короткостолбиковая форма. Западная Сибирь. Гора Шаман. 24.06.1897. Ю. Вагнер / <i>P. pallasii</i> Lehm., short-styled flowers West Siberia. Shaman Mt. 24.06.1897. Yu. Vagner	6	20.7–22.8	21.3–22.7	1.2–1.3
<i>P. pseudoelator</i> Kusn., длинностолбиковая форма. Западное Закавказье. 06.07.1973. Беатус / <i>P. pseudoelator</i> Kusn., long-styled flowers. West Transcaucasia. 06.07.1973. Beatus	6	19.5–20.8	19.5–20.7	1.2–1.3
<i>P. ruprechtii</i> Kusn., длинностолбиковая форма. СО АССР. Орджоникидзевский р-н. 25.06. Н.Е. Варгина / <i>P. ruprechtii</i> Kusn., long-styled flowers. North–Osetinskaya ASSR. Ordzhonikidzevskiy distr. 25.06. N.E. Vargina	6–7	12.9–14.1	13.9–15.3	0.7–0.8
<i>P. sibthorpii</i> Hoffmg., длинностолбиковая форма. Грузия. 02.05.1912. В. Козловский / <i>P. sibthorpii</i> Hoffmg., long-styled flowers. Georgia. 02.05.1912. V. Kozlovskii	7	15.1–16.2	15.9–17.6	1.1–1.2
<i>P. veris</i> L., короткостолбиковая форма. Ленинградская обл. 09.06.1955. Григорьева / <i>P. veris</i> L., short-styled flowers. Leningrad Region. 09.06.1955. Grigor'eva	7–8	25.5–27.1	24.2–25.6	0.7
Sect. <i>Juliae</i>				
<i>P. juliae</i> Kusn., короткостолбиковая форма	7–8	16.6–17.7	17.6–18.8	0.6–0.7
<i>P. juliae</i> Kusn., short-styled flowers				
Sect. <i>Sikkimensis</i>				
<i>P. pseudosikkimensis</i> Forrest. Главный Ботанический сад. 07.1921. В. Комаров / <i>P. pseudosikkimensis</i> Forrest. Main Botanical Garden. 07.1921. V. Komarov	7–8	13.5–14.5	14.3–15.7	0.6–0.7

формами того же вида. Размеры пыльцы у разных форм гетеростильного вида примулы могут различаться в 1.5 раза (Morozowska, Idzikowska, 2004; Grigoryeva et al., 2018). Однако у изученных нами видов с многобороздной пылью эта разница в размерах пыльцы короткостолбиковых и длинностолбиковых форм не столь значительна. Так у *P. nutans* разница в размерах между самыми мелкими пыльцевыми зернами у длинностолбиковой формы и самыми крупными зернами у короткостолбиковой формы составляет всего 4.2 мкм, у *P. pallasii* – 4 мкм, у *P. macrocalyx* – 3.8 мкм.

Форма пыльцевых зерен эллипсоидальная (табл. I, 2) или почти сфероидальная (табл. I, 11). Очертания с полюса почти округлые, округлоугловатые или слабо многолопастные, с экватора почти округлые или эллиптические.

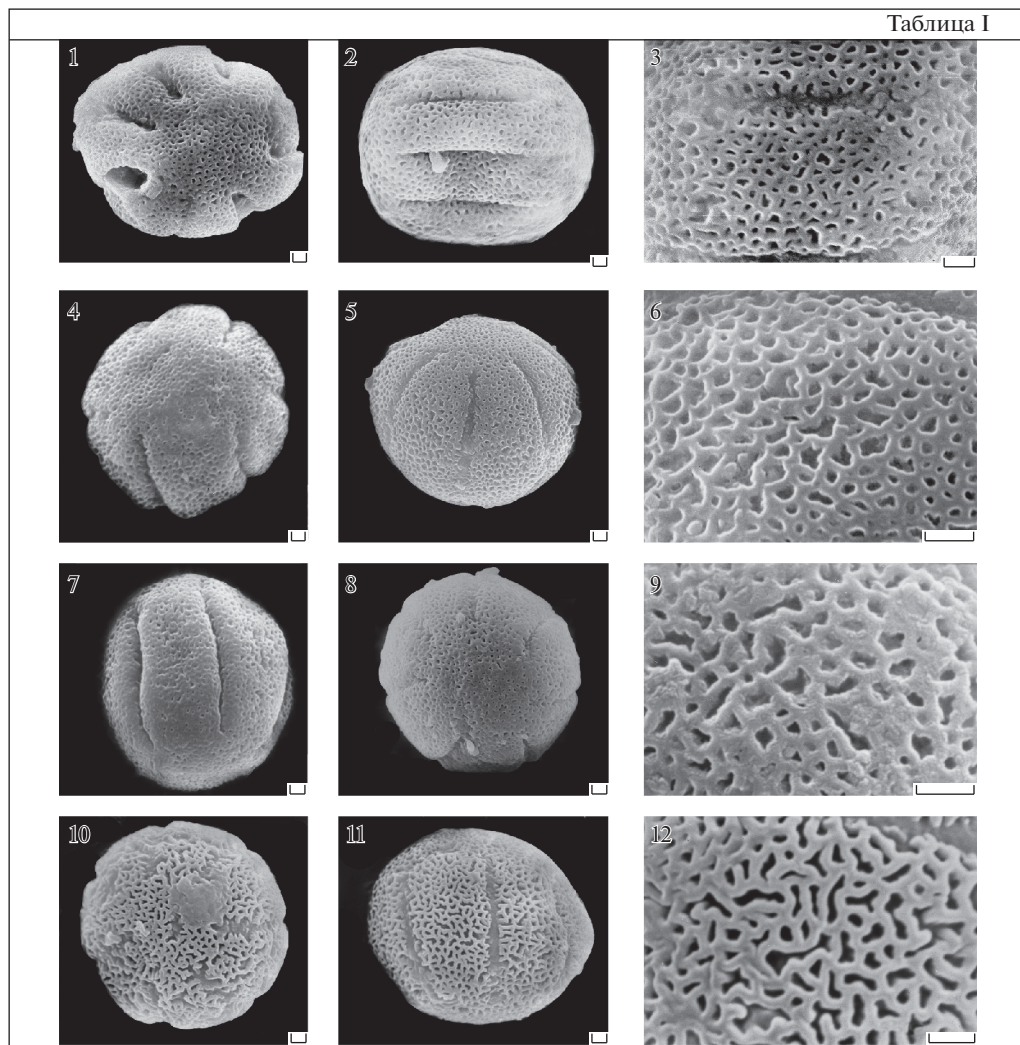


Таблица I. Морфология пыльцы видов рода *Primula* (СЭМ).

1–3 – *P. heterochroma* (длинностолбиковая форма); 4, 7 – *P. macrocalyx* (короткостолбиковая форма); 5, 6 – *P. ruprechtii* (длинностолбиковая форма); 8, 9 – *P. amoena* (длинностолбиковая форма); 10–12 – *P. sibthorpii* (длинностолбиковая форма). 1, 4, 8, 10 – общий вид пыльцевого зерна с полюса; 2, 5, 7, 11 – общий вид пыльцевого зерна с экватора; 3, 6, 9, 12 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1–12 – 1.

Plate I. Pollen morphology of *Primula* species (SEM).

1–3 – *P. heterochroma* (long-styled morph); 4, 7 – *P. macrocalyx* (short-styled morph); 5, 6 – *P. ruprechtii* (long-styled morph); 8, 9 – *P. amoena* (long-styled morph); 10–12 – *P. sibthorpii* (long-styled morph). 1, 4, 8, 10 – polar view of pollen grain; 2, 5, 7, 11 – equatorial view of pollen grain; 3, 6, 9, 12 – detail of ornamentation.

Scale bars, μm : 1–12 – 1.

Борозды неширокие, недлинные, часто слегка извилистые, с заостренными или слегка закругленными концами и мембраной с редкими некрупными гранулами. Число борозд у разных видов варьирует от 6 до 9. Пыльцевые зерна с максимальным числом борозд (9) обнаружены у короткостолбиковых форм *P. macrocalyx*. В литературе

имеются сведения о том, что для многобороздных пыльцевых зерен некоторых примул кроме разницы в размерах существуют различия в размерах скульптурных элементов и числе борозд (Morozowska, Idzikowska, 2004; Maćukanović Jocić et al., 2010). Считается, что более мелкие пыльцевые зерна длинностолбиковых цветков имеют меньшее число борозд по сравнению с пылью короткостолбиковых форм одного и того же вида. Так у *P. macrocalyx* в препаратах, полученных из длинностолбиковых цветков, преобладают 6-бороздные пыльцевые зерна, тогда как у короткостолбиковых цветков преобладает 9-бороздная пыльца. Следует отметить, что число борозд у многобороздной пыльцы примул часто сильно варьирует в пределах одного цветка от 5 до 8, поэтому трудно установить закономерность между числом борозд и формой цветка (Grigoryeva et al., 2018). У гетеростильных *P. pallasii* и *P. nutans* диморфизм пыльцы по числу борозд не обнаружен. Для обеих изученных форм цветков *P. pallasii* характерна 6-бороздная пыльца, а для *P. nutans* 5-бороздная пыльца.

Скульптура у пыльцы всех изученных видов сетчатая. Можно выделить 2 варианта сетчатой скульптуры:

1. Скульптура мелкосетчатая (табл. II, 3, 6, 9, 12).

При исследовании на светооптическом уровне не просматривается. Данные СЭМ показывают, что просветы ячеек меньше или равны расстоянию между ними. Просветы менее 0.5 мкм по максимальной оси, округло-угловатые или узкие вытянутые. Этот вариант встречается у *P. sibthorpii* (табл. I, 3), *P. heterochroma* (табл. I, 12) и у *P. ruprechtii* (табл. I, 6).

2. Скульптура крупносетчатая (табл. II, 2, 4, 6).

Ячейки довольно крупные, скульптура хорошо различима при исследовании с помощью СМ. Просветы ячеек заметно больше ширины стенок. Исследование с помощью СЭМ показало, что очертания просветов ячеек округлые, округло-угловатые или извитые, довольно крупные от 0.5 до 1.6 мкм по максимальной оси, с преобладанием крупных просветов. Размер ячеек на мезокольпумах несколько больше чем на полюсах.

Стенки ячеек слегка изогнутые, неширокие, 0.3–0.5 мкм шириной.

В эту группу можно отнести пыльцу *P. cordifolia*, *P. elatior*, *P. juliae*, *P. nutans* и *P. veris*.

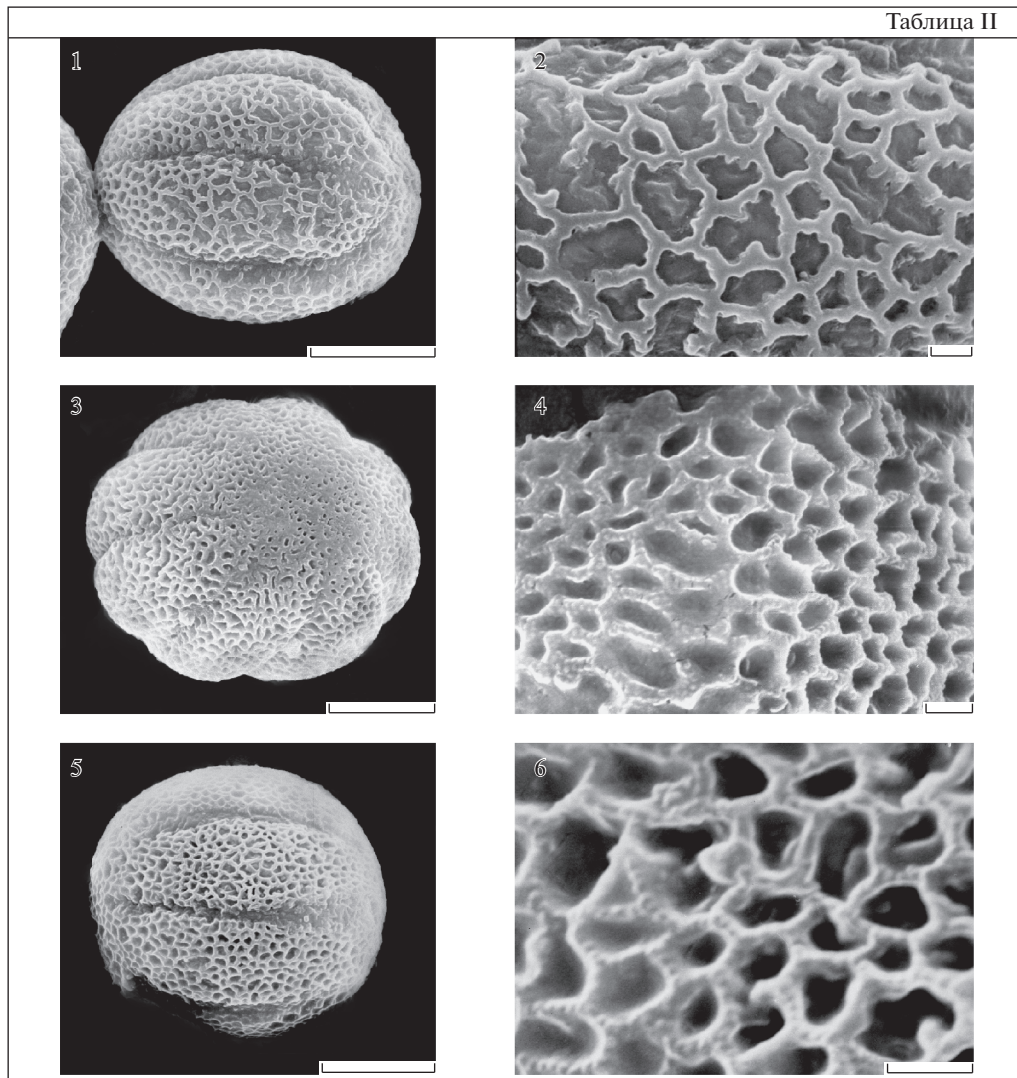
Самая крупная сетка характерна для пыльцевых зерен *P. cordifolia*.

У пыльцевых зерен *P. cordifolia*, *P. elatior* и *P. nutans* стенки ячеек гладкие. На поверхности стенок ячеек пыльцы *P. juliae*, *P. paxiana* и *P. veris* есть дополнительная орнаментация в виде мелких довольно частых гранул (табл. II, 4, 6). У пыльцевых зерен *P. paxiana* и *P. veris* гранулы настолько мелкие, что их возможно рассмотреть только при больших увеличениях СЭМ (не менее 20000), тогда как обычно для изучения скульптуры пользуются увеличением $\times 10000$.

Следует отметить, что граница между выделенными группами условная, поскольку некоторые виды имеют переходный характер скульптуры.

Некоторые исследователи отмечают, что у гетеростильного вида *P. vulgaris* Huds. пыльцевые зерна с разных типов цветков заметно различаются размерами ячеек сетчатой скульптуры. Так, ячейки на поверхности пыльцы короткостолбиковых форм заметно крупнее таковых у длинностолбиковых форм (Maćukanović Jocić et al., 2010). Нам удалось исследовать пыльцу трех гетеростильных примул (*P. macrocalyx*, *P. nutans* и *P. pallasii*) с обеих форм цветков. У них не было обнаружено существенных различий в скульптуре, размеры просветов и толщина стенок ячеек у пыльцевых зерен длинностолбиковых и короткостолбиковых форм также не различаются. Видимо, диморфизм скульптур пыльцы у разных форм гетеростильных видов этого рода видоспецифичен и не является общей чертой всех гетеростильных представителей с многобороздной пылью. Как известно, для большинства гетеростильных видов рода *Linum* (Linaceae) характерен диморфизм пыльцы, выраженный в разных скульптурах у пыльцевых зерен длинно- и короткостолбиковых цветков. Однако среди гетеростильных льнов есть

Таблица II

**Таблица II.** Морфология пыльцы видов рода *Primula* (СЭМ).

1, 2 – *P. elatior* (короткостолбиковая форма); 3, 4 – *P. juliae* (короткостолбиковая форма); 5, 6 – *P. veris* (короткостолбиковая форма); 1, 5 – общий вид пыльцевого зерна с экватора; 3 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 4, 6 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1, 3, 5 – 10; 2, 4, 6 – 1.

Plate II. Pollen morphology of *Primula* species (SEM).

1, 2 – *P. elatior* (short-styled morph); 3, 4 – *P. juliae* (short-styled morph); 5, 6 – *P. veris* (short-styled morph). 1, 5 – equatorial view of pollen grain; 3 – polar view of pollen grain; 2, 4, 6 – detail of ornamentation.

Scale bars, μm : 1, 3, 5 – 10; 2, 4, 6 – 1.

виды, у которых диморфизм пыльцы отсутствует и пыльцевые зерна короткостолбиковых и длинностолбиковых цветков имеют одинаковую скульптуру (Grigoryeva, 1989).

Ультраструктура спородермы многобороздной пыльцы нами изучена с помощью трансмиссионного электронного микроскопа у *P. elatior* и *P. veris* (табл. III, 7, 8). Для

них характерна очень тонкая оболочка, около 1 мкм толщиной. Спородерма имеет сходное строение. На ультратонких срезах отчетливо видны экзина и интина. В экзине по электронной плотности различаются эктэкзина (более светлая) и эндэкзина (более темная). Эктэкзина тектатно-колумеллятного типа. Колумеллы (столбики) часто неровные, около 0.2 мкм высотой и около 0.1 мкм в диаметре, с расширенными головками. Столбики располагаются плотно друг к другу, расстояние между ними не более 0.1 мкм. Головки колумелл сливаются, образуя довольно толстый наружный слой тектум (покров), около 0.2–0.3 мкм толщиной. Тектум прерывистый, характерный для пыльцы с сетчатой скульптурой поверхности. Подстилающий слой очень тонкий, не более 0.04 мкм толщиной, прерывистый. Он различим только в случаях, когда срез проходит строго перпендикулярно оболочке. На “косых” срезах подстилающий слой не виден, что, по-видимому, и позволило сделать ошибочный вывод об отсутствии подстилающего слоя в оболочках многобороздной пыльцы среди видов *Primula* (Nowicke, Skvarla, 1977). Прерывистый подстилающий слой был обнаружен у многобороздной пыльцы *P. sibirica* из секции *Farinosae* (Grigoryeva et al., 2018). Расположенная под подстилающим слоем эндэкзина отличается от эктэкзины большей электронной плотностью, и на срезах выглядит более темной по сравнению с эктэкзиной. Представлена редкими, часто плохо различимыми ламеллами, плотно прилегающими к эктэкзине, и гомогенным прерывистым слоем, с максимальной толщиной не более 0.2 мкм. Интина мелко фибриллярная, довольно толстая, 0.4 мкм толщиной, без утолщений в области апертур. Мембрана борозд образована за счет интины и очень тонкого плохо различимого слоя спорополленина эктэкзины.

Внутривидовая изменчивость. Размеры и форма пыльцевого зерна внутри видов изменяются незначительно. Также консервативными признаками являются тип апертур (борозды у изученных видов) и скульптура, тогда как признаки борозд не стабильны. Даже в одном цветке встречаются пыльцевые зерна, которые различаются числом, расположением, характером слияния борозд. У типичных зерен все борозды б. м. одинаковой длины и не сливаются концами. У атипичных зерен длина борозд может варьировать. Встречаются пыльцевые зерна, у которых сливаются концы соседних борозд (табл. III, 3, 5), могут сливаться только 2 борозды или несколько. У некоторых зерен процесс слияния концов борозд лишь намечается (табл. III, 2, 4). У типичных зерен борозды ровные или слегка извилистые, тогда как у нетипичных зерен борозды имеют разнообразные изгибы и различаются длиной. У большинства изученных видов атипичные зерна встречаются редко и составляют менее 1% от общего числа в образце. Однако у *P. macrocalyx*, *P. megaseifolia* и *P. paxiana* доля пыльцевых зерен с разнообразными отклонениями по числу и расположению апертур может достигать 30–40%. Показано, что наличие нетипичных фертильных пыльцевых зерен и их количество характеризует отдельный образец и не является видоспецифичным признаком (Pozhidaev, 1993, 1995).

Причины появления в одном образце (а часто и в одном цветке) пыльцевых зерен с другим числом и расположением апертур по сравнению с основным типом пока не ясны, хотя в настоящее время ведутся работы по выявлению генов, влияющих на число апертур у разных мутантов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Dobritsa, Coerper, 2012; Prieu et al., 2016).

Для некоторых видов рода *Viola* (Violaceae) характерно наличие в одном цветке пыльцы с разным числом апертур. Было показано, что преобладание тех или других зерен у одного и того же вида зависит от места произрастания (в горах или на равнине). Пыльца фиалок с большим числом апертур прорастает быстрее, но при этом и быстрее теряет жизнеспособность. Пыльца с меньшим числом апертур прорастает медленнее, но дольше сохраняет способность к прорастанию (Dajoz et al., 1991, 1993; Mignot et al., 1994; Till-Bottraud et al., 1999). Вероятно, разное число апертур у пыльцевых зерен одного растения расширяет его репродуктивные возможности.

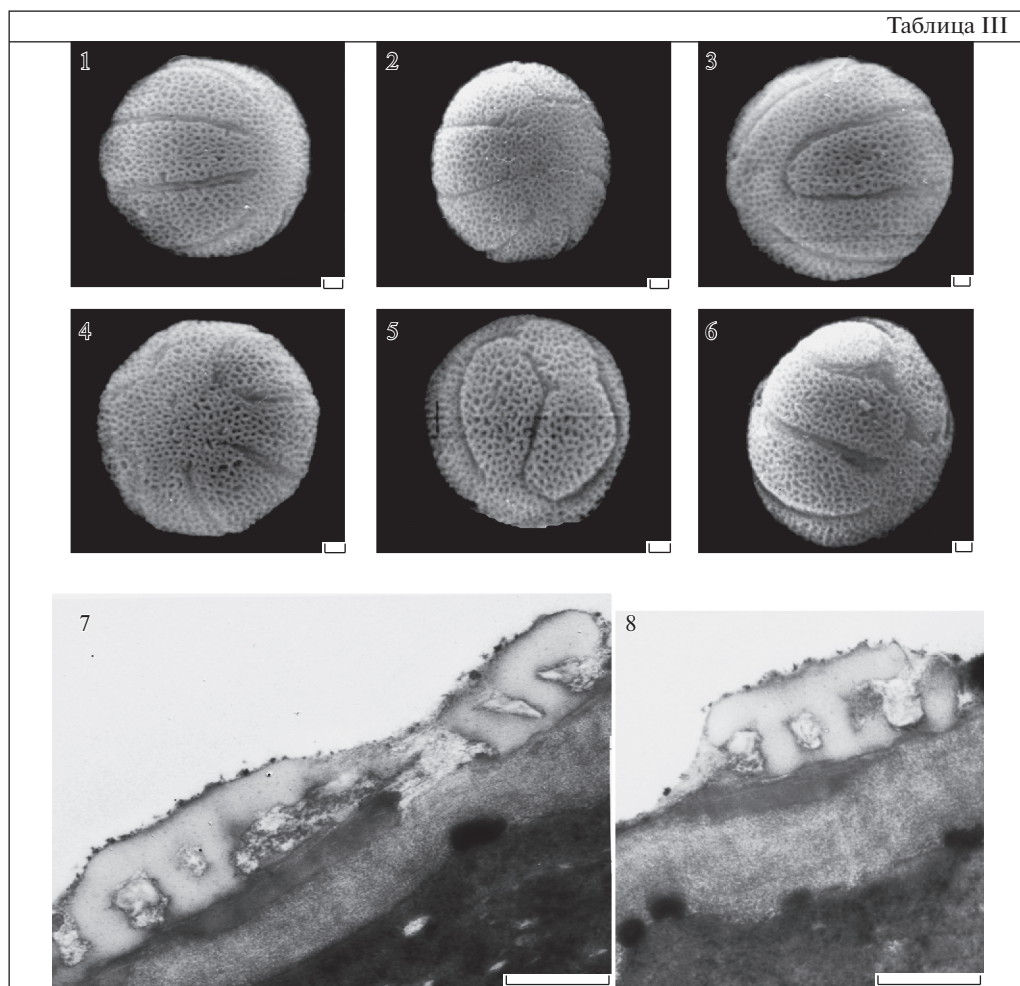


Таблица III. Вариабельность пыльцевых зерен *Primula paxiana*. Ультраструктура спородермы *P. veris*.

1–6 – *P. paxiana*. 7, 8 – *P. veris*. 1 – типичное пыльцевое зерно; 2–6 – атипичные пыльцевые зерна; 7, 8 – ультратонкие срезы оболочки; 7 – межапертурный участок; 8 – предапертурный участок.

Масштабные линейки, мкм: 1–8 – 1.

Plate III. Variability of pollen grains in *Primula paxiana*. Sporoderm ornamentation in *P. veris*.

1–6 – *P. paxiana*. 7, 8 – *P. veris*. 1 – typical pollen grain; 2–6 – atypical pollen grains; 7, 8 – ultra-thin sections of sporoderm; 7 – interaperture part; 8 – pre-aperture part.

Scale bars, μm : 1–8 – 1.

Таким образом, многобороздные пыльцевые зерна исследованных видов из секций *Carolinella*, *Cortusoides*, *Primula*, *Juliae* и *Sikkimensis* обладают сходными чертами, при этом виды из одной и той же секции могут различаться особенностями скульптуры, числом борозд, размерами пыльцевых зерен и толщиной экзины. Такие признаки, как форма пыльцевого зерна, размеры, число борозд и характер скульптуры могут быть важными дополнительными характеристиками отдельных видов *Primula* с многобороздной пылью, но не секций этого рода.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) и ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Санкт-Петербургского государственного университета в рамках выполнения госзадания по теме “Пыльца и споры современных и ископаемых растений: морфология и развитие” АААА-А19-119080790048-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Al Wadi H., Richards A.J. 1992. Palynological variation in *Primula* L. subgenus *Sphondylia* (Duby) Rupr., and its relationship with *Dionysia* Fenzl. — *New Phytol.* 121(2): 303–310.
- Anderberg A.A. 2004. Primulaceae. — In: *The families and genera of vascular plant*. Vol. 6. Springer. Berlin, Heidelberg. P. 313–319.
- Anderberg A.A., El-Ghazaly G. 2000. Pollen morphology in *Primula* sect. *Carolinella* (Primulaceae) and its taxonomic implication. — *Nordic J. Bot.* 20(1): 5–14.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb00726.x>
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. 1262 p.
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1991. Evolution of pollen morphology. — *Science*. 253(5015): 66–68.
<https://doi.org/10.1126/science.253.5015.66>
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diversifolia*. — *Evolution*. 47(4): 1080–1093.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02137.x>
- Dobritsa A., Coerper D. 2012. The novel plant protein inaperturate pollen 1 marks distinct cellular domains and controls formation of apertures in the *Arabidopsis* pollen exine. — *Plant Cell*. 24(11): 4452–4464.
<https://doi.org/10.1105/tpc.112.101220>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- [Grigoryeva] Григорьева В.В. 1989. О диморфизме пыльцы некоторых видов рода *Linum*, Linaceae. — *Бот. журн.* 74(1): 65–72.
- [Grigoryeva et al.] Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Коробков А.А. 2018. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов секции *Farinosae* рода *Primula* (Primulaceae). — *Бот. журн.* 103(5): 645–654.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. 184 с.
- Mačukanović Jocić M.P., Rančić D.V., Dajić Stevanović Z. P. 2010. Palynomorphological study of primrose (*Primula vulgaris* Huds.) grown in natural reserve obedska bara (Serbia). — *J. Agricult. Sci.* 55(3): 227–234.
<https://doi.org/10.2298/JAS1003227M>
- Mignot A., Hoss C., Dajoz I., Leuret C., Henry J.-P., Dreuillaux J.-M., Heberle-Bors E., Till-Bottraud I. 1994. Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences. — *Acta Bot. Gallica*. 14(2): 109–122.
<https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515144>
- Morozowska M., Idzikowska K. 2004. Morphological differentiation of *Primula veris* L. pollen from natural and cultivated populations. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 73(3): 229–232.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2004.029>
- Nowicke J.W., Skvarla J.J. 1977. Pollen morphology and the relationship of the Plumbaginaceae, Polygonaceae and Primulaceae to the order Centrospermae. — *Smithsonian Contrib. Bot.* 37: 1–64.
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana*. 32: 79–85.
<https://doi.org/10.1080/00173139309429457>
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana*. 34: 10–20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>

Prieu C., Matamoro-Vidal A., Raquin C., Dobritsa A., Mercier R., Gouyon R., Albert B. 2016. Aperture number influences pollen survival in *Arabidopsis* mutants. — *Am. J. Bot.* 103(3): 452–459. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500301>

Punt W., Weenen D.L.V., Van Dostrum W.A.P. 1974. The Northwest European Pollen Flora. 3. Primulaceae. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 17(3/4): 31–70.

Spanowsky W. 1962. Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. — *Feddes Repert. Spec. Nov. Reg. Veg.* 65(3): 149–214.

Till-Bottraud I., Vincent M., Dajoz I., Mignot A. 1999. Pollen aperture heteromorphism: Variation in pollen type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata* (Violaceae). — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. Life Sciences.* 322(7): 579–589.

Wendelbo P. 1961. Studies in Primulaceae III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology. — *Arb. Univ. Bergen Mat. Nat.* 19: 1–31.

MORPHOLOGY OF POLYCOLPATE POLLEN GRAINS IN SOME SPECIES OF *PRIMULA* (PRIMULACEAE)

D. A. Britski^{a, #}, A. N. Ivanova^{a, b, ##}, and V. V. Grigoryeva^{a, ###}

^a Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, 197376, St. Petersburg, Russia

^b Saint-Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7–9, 199034, St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: dmibri@mail.ru

^{##}e-mail: alyx@bk.ru

^{###}e-mail: mikhailov_val@mail.ru

The pollen morphology of 16 species from 5 sections of *Primula* (*Carolinella*, *Cortusoides*, *Primula*, *Juliae*, *Sikkimensis*) was examined using the light and scanning electron microscope with respect to the taxonomy of the genus. The sporoderm ultrastructure of *P. elatior* and *P. veris* was examined using the transmission electron microscope.

The polycolpate pollen grains are small-sized (ranging in size from 11.6–12.5 × 12.7–13.5 μm in *P. nutans* (long-styled flowers) to 28.1–29.2 × 28.7–30.1 μm in *P. cordifolia* (short-styled flowers)), subspheroidal or spheroidal, radially symmetrical, isopolar. The shape in polar view is nearly circular or lobate, the shape in equator view is elliptic or nearly circular.

The shape of atypical grains is also variable. Some species showed a remarkable variation in pollen morphology, namely in colpi number, from the flowers belonging to the same specimen. This variability is difficult to explain and has no taxonomic value.

The ornamentation of the exine is reticulate (from microreticulate and reticulate), luminae varying in shape and size. Transmission electron microscopy reveals the exine structure. The exine is subdivided into ectexine and endexine. The ectexine consists of well-developed tectum, short columellae and irregular foot layer. The endexine is massive in the mesocolpial regions and is missing in the region of the colpus.

Keywords: *Primula*, polycolpate pollen grains, palynomorphology, sporoderm ultrastructure

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Centers “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) and “Molecular and cell technologies” of Saint Petersburg State University in the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences “Pollen et spores of modern and fossil plants: morphology and development” (AAAA-A19-119080790048-7).

REFERENCES

Al Wadi H., Richards A.J. 1992. Palynological variation in *Primula* L. subgenus *Sphondylia* (Duby) Rupr., and its relationship with *Dionysia* Fenzl. — *New Phytol.* 121(2): 303–310.

- Anderberg A.A. 2004. Primulaceae. — In: The families and genera of vascular plant. Vol. 6. Springer. Berlin, Heidelberg. P. 313–319.
- Anderberg A.A., El-Ghazaly G. 2000. Pollen morphology in *Primula* sect. *Carolinella* (Primulaceae) and its taxonomic implication. — *Nordic J. Bot.* 20(1): 5–14.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb00726.x>
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. 1262 p.
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1991. Evolution of pollen morphology. — *Science*. 253(5015): 66–68. DOI: 10.1126/science.253.5015.66
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diversifolia*. — *Evolution*. 47(4): 1080–1093.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02137.x>
- Dobritsa A., Coerper D. 2012. The novel plant protein inaperturate pollen 1 marks distinct cellular domains and controls formation of apertures in the *Arabidopsis* pollen exine. — *Plant Cell*. 24(11): 4452–4464.
<https://doi.org/10.1105/tpc.112.101220>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Grigoryeva V.V. 1989. On pollen dimorphism in some distylous species of the genus *Linum* (Linaceae). — *Botanicheskii Zhurnal*. 74(1): 65–72. (In Russ.).
- Grigoryeva V.V., Britski D.A., Ivanova A.N., Korobkov A.A. 2018. Pollen morphology of some species in the genus *Primula* section *Farinosae* (Primulaceae). — *Botanicheskii Zhurnal*. 103(5): 645–654 (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1967. Palinologicheskaya terminologia pokrytosemennykh rastenii [A palynological terminology of angiosperms]. Leningrad. 84 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1972. Pyltsa i spory rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Pollen and spores of plants from European part of USSR]. T. 1. Leningrad. 184 p. (In Russ.).
- Mačukanović Jocić M.P., Rančić D.V., Dajić-Stevanović Z.P. 2010. Palynomorphological study of primrose (*Primula vulgaris* Huds.) grown in natural reserve obedska bara (Serbia). — *J. Agricult. Sci.* 55(3): 227–234.
<https://doi.org/10.2298/JAS1003227M>
- Mignot A., Hoss C., Dajoz I., Leuret C., Henry J.-P., Dreuillaux J.-M., Heberle-Bors E., Till-Bottraud I. 1994. Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences. — *Acta Bot. Gallica*. 14(2): 109–122.
<https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515144>
- Morozowska M., Idzikowska K. 2004. Morphological differentiation of *Primula veris* L. pollen from natural and cultivated populations. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 73(3): 229–232.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2004.029>
- Nowicke J.W., Skvarla J.J. 1977. Pollen morphology and the relationship of the Plumbaginaceae, Polygonaceae and Primulaceae to the order Centrospermae. — *Smithsonian Contrib. Bot.* 37: 1–64.
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana*. 32: 79–85.
<https://doi.org/10.1080/00173139309429457>
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana*. 34: 10–20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Prieu C., Matamoro-Vidal A., Raquin C., Dobritsa A., Mercier R., Gouyon R., Albert B. 2016. Aperture number influences pollen survival in *Arabidopsis mutants*. — *Am. J. Bot.* 103(3): 452–459.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500301>
- Punt, W., Weenen, D.L.V., Van Dostrum, W.A.P. 1974. The Northwest European Polen Flora. 3. Primulaceae. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 17(3/4): 31–70.
- Spanowsky W. 1962. Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. — *Feddes Repert. Spec. Nov. Reg. Veg.* 65 (3): 149–214.
- Till-Bottraud I., Vincent M., Dajoz I., Mignot A. 1999. Pollen aperture heteromorphism: Variation in pollen type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata* (Violaceae). — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. Life Sciences*. 322(7): 579–589.
- Wendelbo P. 1961. Studies in Primulaceae III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology. — *Arb. Univ. Bergen Mat. Nat.* 19: 1–31.