

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ТРИБЫ *ANDROSACEAE* (*PRIMULACEAE*)

© 2021 г. Д. А. Брицкий^{1,*}, В. В. Григорьева^{1,**}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

*e-mail: dmibri@mail.ru

**e-mail: mikhailov_val@mail.ru

Поступила в редакцию 25.08.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцевых зерен 26 видов рода *Androsace*, 7 видов *Douglasia*, 1 вида *Vitaliana*, 1 вида *Pomatosace* и 6 видов *Primula*. Пыльцевые зерна всех изученных видов 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные или вытянутые. Выявлено 3 типа эндоапертур: округлые, эллиптические и экваториально вытянутые, образующие экваториальный пояс. Скульптура перфорированная, микросетчатая, складчато-перфорированная, мелкобугорчатая. Границы между секциями рода *Androsace* по морфологическим признакам пыльцы в большинстве случаев установить не удается. Исключение составляет секция *Megista*, пыльцевые зерна видов из этой секции обладают уникальной для пыльцы *Androsace* мелкобугорчатой скульптурой. Форма и очертания пыльцевых зерен, особенности строения эндоапертур, скульптура экзины позволяют различать отдельные виды внутри секций.

Ключевые слова: *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*, Primulaceae, морфология пыльцы

DOI: 10.31857/S0006813621010038

Триба *Androsaceae* Rchb. ex Pax. (сем. Primulaceae Vent.) объединяет роды *Androsace* L., *Douglasia* Lindl., *Pomatosace* Maxim. и *Vitaliana* Sest. Наиболее многочисленным в трибе является род *Androsace* (проломник), в пределах которого насчитывается около 120 видов, распространенных преимущественно в горных областях Евразии, с наибольшим обилием в горах Малой Азии и Китая (Wendelbo, 1961; Hu, 1994; Hu, Kelso, 1996; Mabberley, 2009). Виды *Androsace* – однолетние, двулетние или многолетние травы с восходящими или стелющимися побегами, образующими рыхлые или плотные подушкообразные дерновины. По числу входящих в него видов этот род занимает третье место в семействе Primulaceae. Род *Androsace* разделен на несколько секций, критериями для выделения которых стали такие признаки, как жизненная форма, строение цветка, способ раскрытия коробочек и хромосомное число (Wendelbo, 1961; Hu, Yang, 1986). Во Флоре СССР описано 33 вида *Androsace* из 5 секций (*Chamaejasme*, *Pseudodouglasia*, *Samuelia*, *Andraspis*, *Megista*) (Shishkin, Bobrov, 1952).

Род *Douglasia* объединяет 9–11 видов, которые встречаются в Северной Америке, на Аляске и Дальнем Востоке России, чаще всего на прибреж-

ных скалах и в высокогорьях. Основное отличие представителей рода от *Androsace*: большее число хромосом и неравномерно утолщенные клеточные стенки эндосперма (Kelso, 1992; Anderberg and Kelso, 1996).

Монотипный род *Vitaliana* встречается в горах Италии, Франции, Швейцарии, Австрии, с конца XIX века широко культивируется при создании альпийских садов. *V. primuliflora* Bertol. отличается от всех других представителей трибы *Androsaceae* наличием гетеростилии, что и стало основанием для выделения этого вида в самостоятельный род (Ferguson, 1972; Smith, Lowe, 1997). Некоторые авторы включают *V. primuliflora* в род *Androsace* в ранге секции (Wendelbo, 1961; Kress, 1965, 1967). Современные молекулярно-генетические исследования также свидетельствуют о том, что этот вид должен располагаться среди *Androsace* (Trift et al., 2002; Martins et al., 2003; Dixon et al., 2016).

Pomatosace filicula Maxim. – единственный представитель рода *Pomatosace*, встречается только в северо-восточной части Цинхай-Тибетского плато, в китайских провинциях Сычуань, Сицзан (Тибет) и Цинхай, растет в различных местах обитания, включая альпийские луга и песчаные рав-

нины вдоль рек, на высотах 2800–4500 м. Отличается от представителей *Androsace* морфологическими особенностями семян (Hu, Kelso, 1996).

Проломники обычно тесно связывают с такими родами, как *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, статус которых до сих пор остается предметом дискуссии (Martins et al., 2003; de Vos et al., 2014 и др.).

Молекулярно-филогенетические данные показали, что роды *Androsace* и *Primula* L. рассматриваются как две основные клады семейства Primulaceae, от которых, вероятно, произошли еще несколько небольших родственных родов (Martins et al., 2003; de Vos et al., 2014 и др.).

Род *Primula* – самый большой и полиморфный род в семействе Primulaceae, объединяет около 500 видов травянистых растений, произрастающих в холодном, умеренном и субтропическом поясах Северного полушария. Центрами видового разнообразия считаются Гималаи, горы Юго-Западного Китая, Кавказ и Альпы (Mast et al., 2001). Еще в первой монографии, посвященной роду *Primula* (Rax, 1889) впервые было высказано предположение о близком родстве между родами *Androsace* и *Primula* и отсутствии между ними четких границ. Основанием для такого предположения послужил тот факт, что ряд видов *Primula* (*P. forbesii* Franch., *P. malacoides* Franch., *P. malvaceae* Franch. и др.), произрастающих в первичных центрах разнообразия этих родов (Гималаях и горах Юго-Западного Китая) обладают признаками, свойственными как *Primula*, так и *Androsace* и, по мнению F. Rax (1889), могут быть отнесены как к тому, так и к другому роду.

P. Wendelbo (1961), используя световую микроскопию (СМ), описал пыльцевые зерна 48 видов *Androsace* из 7 секций. На основании полученных данных этот автор сделал вывод об уникальности пыльцы родов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana* и *Pomatosace* и выделил в семействе Primulaceae отдельный палиноморфологический “*Androsace*-тип”. Кроме того, Wendelbo предположил, что размер пыльцы может быть использован для разграничения секций в пределах рода *Androsace*. Y.J. Nasir (1986), изучив морфологию пыльцы 22 видов *Androsace*, произрастающих в Пакистане, отметил, что ширину пыльцевого зерна и длину борозд можно считать таксономически значимыми признаками секционного уровня в этом роде. Масштабное палинологическое исследование 78 видов из рода *Androsace*, произрастающих главным образом в Китае, а также связанных с ним родов *Douglasia*, *Vitaliana* и *Pomatosace* значительно расширило представления о палиноморфологии этих родов (Xu et al., 2016) и подтвердило вывод о монофилетичности группы *Androsace*,

сделанный рядом авторов в ходе молекулярно-филогенетических исследований (Mast et al., 2001; Trift et al., 2002; Martins et al., 2003; de Vos et al., 2014).

Сведения о пыльце отдельных видов имеются также в работах, посвященных систематике рода *Androsace* (Kim, Kim, 1988) и палиноморфологии семейства Primulaceae (Spanowsky, 1962; Punt et al., 1974; Kupriyanova, Aleshina, 1978 и др.).

Несмотря на довольно большой объем информации о морфологии пыльцы *Androsace*, остаются неясными некоторые вопросы их палиноморфологии. В частности нет сведений о строении эндоапертур, при том что этот признак часто играет важную роль для уточнения вопросов систематики и филогении. Кроме того, до сих пор остается открытым вопрос о границах между родами *Androsace* и *Primula*, в связи с чем дополнительно была изучена пыльца некоторых видов рода *Primula*, обладающих значительным морфологическим (и прежде всего палиноморфологическим) сходством с представителями *Androsace*.

Цель данной работы – оценка таксономической значимости особенностей морфологии пыльцы родов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace* и видов *Primula* с 3-бороздно-оровым типом пыльцы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна видов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula* (Primulaceae), взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE).

Для светооптического исследования применяли классический ацетолизный метод Эрдтмана (Erdtman, 1952). Световые микрофотографии получены на микроскопе Carl Zeiss Jenaval, 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 сплав золота и палладия в вакуумной установке. Из-за мелких размеров пыльцы исследованных видов при изучении поверхности пыльцевых зерен с помощью СЭМ использовали большее увеличение по сравнению со стандартным, общепринятым в палинологии.

При изучении морфологии пыльцевых зерен учитывали: тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и

экваториального диаметра, особенности строения борозд и межпертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры (Kurpianova, Aleshina, 1967, 1972). Измерения проводили с помощью окулярмикрометра, в каждом образце измеряли не менее 15 пыльцевых зерен.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные морфологические характеристики пыльцы изученных видов представлены в табл. 1 “Основные характеристики пыльцы исследованных видов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*”.

Род *Androsace*

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые, мелкие (табл. I). Длина полярной оси не превышают 25 мкм. Самые мелкие зерна выявлены у *A. filiformis* (полярная ось 10.3–11.3 мкм, экваториальный диаметр 10.1–11.3 мкм). Следует отметить, что у пыльцы некоторых видов, при несколько больших значениях длины полярной оси, экваториальный диаметр не достигает 10 мкм. Например, у пыльцевых зерен *A. rotundifolia* полярная ось 11.7–12.4 мкм, тогда как экваториальный диаметр всего 7.2–7.6 мкм. Самые крупные зерна обнаружены у *A. fedtschenkoi* (полярная ось 21.7–23.1 мкм, экваториальный диаметр 18.0–19.1 мкм). У пыльцы большинства исследованных видов длина полярной оси колеблется от 0.7 до 1.3 мкм. Только у пыльцы *A. fedtschenkoi* эта разница достигает 2 мкм. Значения длины экваториального диаметра изменяются от 0.3 мкм у пыльцы *A. coccinea* до 1.4 мкм у пыльцы *A. gmelini*.

Как известно, форму пыльцевого зерна определяют по соотношению размеров полярной оси и экваториального диаметра (P/E) (Erdtman, 1952). Исходя из полученных значений P/E, пыльцевые зерна почти всех изученных видов имеют эллипсоидальную форму (P/E > 1). Исключение составляет *A. filiformis*, у этого вида пыльца почти сфероидальная (табл. III, 1, 2). В препаратах пыльцы *A. gmelini* (табл. I, 1, 2) наряду с эллипсоидальными пыльцевыми зернами встречается довольно много пыльцы почти сферической формы. В зависимости от значения P/E можно выделить несколько вариантов формы пыльцевого зерна у изученных видов *Androsace*.

P/E = 1, пыльца почти сфероидальная (*A. filiformis*).

P/E = 1.2, пыльца широкоэллипсоидальная (*A. fedtschenkoi*, *A. maxima*, *A. turczaninowii*).

P/E = 1.3–1.5, пыльца эллипсоидальная (*A. acbaitalensis*, *A. albana*, *A. bungeana*, *A. capitata*, *A. elongata*, *A. erecta*, *A. henryi*, *A. incana*, *A. septentrionalis*, *A. umbellata*).

P/E > 1.5, пыльца вытянуто-эллипсоидальная (*A. aizoon*, *A. alascana*, *A. alaskanica*, *A. coccinea*, *A. chamaejasme*, *A. rotundifolia*, *A. spinulifera*, *A. strigilosa*).

Выделенные группы не имеют четких границ, так как встречаются виды, форма пыльцы которых может считаться промежуточной между описанными выше группами. Примером может служить пыльца видов *A. chamaejasme*, *A. triflora*, *A. villosa* со значением P/E = 1.5–1.6. Кроме того, в препаратах *A. gmelini* встречаются почти сфероидальные (P/E = 1) и эллипсоидальные пыльцевые зерна (P/E = 1.3).

Важными палиноморфологическими признаками являются очертания пыльцевого зерна, прежде всего очертание пыльцы в экваториальном положении. По этому признаку можно выделить 4 группы: почти округлые (табл. I, 1, 2; табл. III, 1, 2), эллиптические (табл. I, 29, 30, 34, 35), сжатокругло-прямоугольные (табл. I, 13) и округло-прямоугольные (табл. I, 7, 11). Так же как в случае с формой, деление на группы по очертаниям — условно из-за наличия переходных форм.

В очертании с полюса пыльцевые зерна могут быть 3-лопастными (табл. I, 25, 26), от слабо-3-лопастных до почти округлых (табл. I, 31, 32) и округло-треугольными (табл. I, 8). Для зерен, имеющих эллиптические очертания с экватора, чаще характерно 3-лопастное или слабо-3-лопастное очертание с полюса. Тогда как округло-4-угольные в очертании с экватора пыльцевые зерна обычно имеют округло-треугольные очертания с полюса. Следует отметить, что в препаратах с сильно вытянутыми по полярной оси пыльцевыми зернами положение зерен с полюса встречается крайне редко.

Апертуры у пыльцы изученных видов сложные. Наружная апертура представлена длинной, очень узкой, практически шелевидной, бороздой с ровными краями и острыми концами. СЭМ позволяет рассмотреть скульптуру мембраны борозды. В большинстве случаев поверхность мембраны шероховатая. И только у пыльцевых зерен *A. maxima* и *A. turczaninowii* из секции *Megista* мембрана борозд крупно-зернистая. Число борозд у большинства видов стабильно, однако в образце *A. spinulifera* кроме типичных для рода 3-бороздно-оровых зерен встречаются одиночные 2-бороздно-оровые. Вариация числа борозд явление довольно частое, как в целом среди цветковых, так и в семействе Primulaceae. Вариабельность числа апертур подробно описана у пыльцы многих видов рода *Primula* (Grigoryeva et al., 2018; Britskii et al., 2019).

Таблица 1. Основные характеристики пылцы исследованных видов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatoseae*, *Primula*
 Table 1. Main characteristics of pollen of the studied species of *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatoseae*, *Primula*

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (µm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (µm)	Соотношение P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (µm)	Скульптура Exine ornamentation
Genus <i>Androsace</i> L./Sect. <i>Samuelia</i> Schlechtid.								
<i>A. gmelini</i> Guert. 08.08.1970. В. Грубов/V. Grubov	Эллиптическое или почти округлое/Elliptic to almost circular	3-лопастное 3-lobate	12.4–15.6	12.0–13.0	1.0–1.3	Нечеткая, выгнута по п.о. Fuzzy outline, extended along the P axis 2.2–2.4 × 2.4–2.6 µm	0.7–0.8	Перфорированная Perforate
<i>A. henryi</i> Oliver China. 22.08.1904. № 4033. Е. Н. Wilson	Округло-прямоугольное Slightly rectangular	3-лопастное 3-lobate	12.4–13.2	9.2–9.6	1.3–1.4	Нечеткая, округлая или выгнута по п.о. Fuzzy outline, circular or extended along the P axis 1.6–1.9 × 2.0–2.3 µm	0.8–0.9	Перфорированная Perforate
<i>A. rotundifolia</i> Sm. Китай, Сычуань/China, Sichuan. 26.03.1893. G. N. Potanin	Выгнутое, слегка сжатое с боков Lalongate	3-лопастное 3-lobate	11.7–12.4	7.2–7.6	1.6	Округлые или вытянуты по п.о./Fuzzy outline, circular or extended along the P axis 2.0–2.2 × 1.9–2.2 µm	0.4–0.6	Перфорированная Perforate
<i>A. umbellata</i> Merrill Рункун. Pref. Окинава. 06.03.1975. М. Togashi	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	11.3–12.1	7.9–8.5	1.4	Неясная в очертании Fuzzy outline	0.8–0.9	Перфорированная Perforate
Sect. <i>Aizoitium</i> Hand.-Mazz.								
<i>A. aizoan</i> Duby Yunnan. 1887. Delavay	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	17.3–18.6	9.9–10.7	1.7	Экваториальный пояс, 2.0–2.2 мкм шириной Endoringula, 2.0–2.2 µm wide	1.4–1.5	Перфорированная Perforate
<i>A. coccinea</i> Franch. Yunnan. 1886. Delavay	Округло-прямоугольное слегка сжатое по экватору Rectangular	Округло-треугольное Triangular	19.5–20.7	10.5–11.8	1.8–1.9	Экваториальный пояс Endoringula	0.8–0.9	Микро-сетчатая Micro-reticulate
Sect. <i>Chamaejasme</i> C. Koch								
<i>A. asbaitalensis</i> Derg. Памир. Чечекты/Памир. Чечекты. 05.08.1960. Э. О. Белянская, С. С. Иконников/Е. О. Belyanskaya, S. S. Ikonnikov	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	12.7–13.5	9.2–10.4	1.3–1.4	Эллиптические/Elliptic 2.2–2.6 × 3.7–4.5 µm	1.1–1.2	Микро-сетчатая Micro-reticulate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (µm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (µm)	Соотношение P/E	Эндоапелтура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (µm)	Скульптура Exine ornamentation
<i>A. alaschanica</i> Maxim. Ю. Монголия. Алашан/S. Mongolia. Alashan. 27.04.1908. С.С. Четырин/S.S. Chetyrin	Вытянутое Lalongate	Округло-треугольное Triangular	17.5–18.6	9.9–11.1	1.7–1.8	Экваториально вытянуты, иногда образуют пояс Lalongate 1.8–2.1 × 3.0–3.7 µm	0.8–0.9	Микро-сетчатая Micro-reticulate
<i>A. alasana</i> Coville et Standley ex Huitten Alaska, 4.07.1951. J.A. Calder. № 5626	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	20.7–21.9	11.8–12.6	1.7–1.75	Эллиптические, вытянуты по э.д./Lalongate 2.3–2.8 × 4.2–4.7 µm	1.1–1.2	Микро-сетчатая Micro-reticulate
<i>A. bungeana</i> Schischk. et Bobrov Анадырский р-н/Anadyr Distr. 11.06.1951. Б. Юрцев/B. Yurtsev	Округло-прямоугольное Rectangular	Треугольное Triangular	19.8–21.1	14.1–14.9	1.4	Экваториальный пояс с нечеткими краями, 1.7–2.2 мкм шириной Endosingula with fuzzy margins, 1.7–2.2 µm wide	0.7–0.8	Перфорированная Perforate
<i>A. capitata</i> Willd. ex Roem. et Schult. Чукотский нац. округ/Chukotka National District. 08.07.1950. М.Н. Аврамчик/ M.N. Avramchik	Эллиптическое Elliptic	Округло-треугольное Triangular	13.1–14.1	9.1–9.9	1.4	Эллиптические по э.д. Elliptic 1.5–1.8 × 2.9–3.3 µm	0.8–0.9	Микро-сетчатая Microreticulate
<i>A. incana</i> Lam. МНР/Mongolian People's Republic. 05.06.1975. Чепурнов/Chepurnov	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	13.0–13.9	8.8–9.9	1.4–1.5	Эллиптические по э.д. или пояс Lalongate or endosingula	0.8–0.9	Микро-сетчатая Microreticulate
<i>A. stanaeajuste</i> Wulfen ex Host Чукотский п-ов, бассейн реки Адзвы/Chukchi Peninsula. Adzva River basin. 12.07.1959. В.М. Герасимова/V.M. Gerasimova	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	16.9–17.9	10.3–11.5	1.5–1.6	Эллиптические вытянуты по э.д. Lalongate 2.4–2.6 × 2.4–2.8 µm	0.7–0.8	Складчатоперфорированная Rugulate-perforate
<i>A. spinulifera</i> Knuth Tibet oriental. Tongolo. 07.1894. № 2929. J.-A. Soulie	Округло-прямоугольное, слегка сжатое по экватору Rectangular	Округло-треугольное Triangular	16.6–17.8	9.2–10.4	1.7–1.8	Экватор пояс 2.0–2.3 мкм шириной или экваториально вытянутые Lalongate or endosingula 2.0–2.3 µm wide	0.9–1.0	Микро-сетчатая Micro-reticulate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (µm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (µm)	Соотношение P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (µm)	Скульптура Exine ornamentation
<i>A. strigillosa</i> Franch. Сычуань/ Sichuan. 1938. № Ac225. McLaren	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	18.6–19.8	8.9–9.5	2.1	Экваториальный пояс 2.4–2.9 мкм шириной Endoringula 2.4–2.9 µm wide	0.6–0.7	Микро-сетчатая Microreticulate
<i>A. triflora</i> Adams. Таймырский п-ов/ Таймуг Peninsula. 03.08.1949. И. Серебряков, П. Кузнецов/I. Se- rebrakov, P. Kuznetsov	Округло-прямо- угольное, слегка сжатое по экватору Rectangular	Округло- треугольное Triangular	13.6–14.4	8.5–9.7	1.5–1.6	Экваториальный пояс 2.2–2.6 мкм шириной Endoringula 2.2–2.6 µm wide	0.7–0.8	Складчатоперфорированная Rugulate-perforate
<i>A. villosa</i> L. Кирг. ССР. Джеты-Огу- зовский р-н/Kirghiz SSR. Jeti-Ögüz Distr. 20.07.1935. Савич, Сабардина/Savich, Sabardina	Округло-прямо- угольное, реже почти эллиптиче- ское Rectangular or elliptic	Округло- треугольное Triangular	13.4–14.6	8.7–9.3	1.5–1.6	Нечеткий экваториаль- ный пояс 2.2–2.6 мкм шириной Endoringula 2.2–2.6 µm wide	0.9–1.0	Перфориро- ванная или складчатоперфориро- ванная Perforate or rugate- perforate
Sect. <i>Orthocaulon</i> Hand.-Mazz.								
<i>A. erecta</i> Maxim. 14–26.07.1880	Округло- прямоугольное Rectangular	слабо-3- лопастное или почти округлое Slightly 3- lobate or almost circular	14.1–15.3	9.5–10.3	1.5	Эллиптические по э.д. Elliptic 2.8–3.3 × 4.1–4.6 µm	0.7–0.8	микро- сетчатая Micro- reticulate
Sect. <i>Andraspis</i> (Duby) C. Koch								
<i>A. albana</i> Stev. Кавказ, верховья Кубани/Caucasus, upper reaches of the Kuban. 20.05.1900. Десу- лав/Desoulavi	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	15.8–16.9	11.4–12.6	1.3–1.5	Округлые Circular 2.3–2.5 µm	0.9	Микро- сетчатая Micro- reticulate
<i>A. elongata</i> L. Самарская губ. Ново- уездный у./Samara Govern. Novouyezdnyi Uyezd/01.05.1900. В. Богдан/V. Bogdan	Эллиптическое Elliptic	Почти округлое Almost circular	14.9–16.2	10.9–12.1	1.3–1.4	Округлые Circular 4.1–4.6 µm	0.9	Микро- сетчатая Micro- reticulate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (µm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (µm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапелтура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (µm)	Скульптура Exine ornamentation
<i>A. fedtschenkoi</i> Ovcz. Киргизская ССР. Кочкорский р-н. Верховья р. Кара-Кобга/Kirghiz SSR. Kochkor Distr. Upper reaches of the Kara-Kobta River. 28.06. 1936. Блументаль, Овчинников/Blumental, Ovchinnikov	Эллиптическое или почти округлое Elliptic or almost circular	3-лопастное 3-lobate	21.7–23.1	18.0–19.1	1.1–1.2	Эллиптические Elliptic 1.9–2.2 × 2.9–3.5 µm	1.1–1.2	Микросетчатая Microreticulate
<i>A. filiformis</i> Retz. Приморский край. Ханкайский р-н/Primorye Territory. Khanka Distr. 05.06.1955. Г.Ф. Патревева/С.Ф. Patreyevskaya	Округлое или эллиптическое Circular or elliptic	Округлое Circular	10.3–11.3	10.1–11.3	1–1.2	Эллиптические Elliptic 1.7–2.1 × 2.6–3.1 µm		Перфорированная Perforate
<i>A. lactiflora</i> Franch.ex Willd. 18.06.1971. № 98. В.И. Грубов/V.I. Grubov	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	14.7–15.9	8.1–9.3	1.7–1.8	Округлые Circular 2.3–2.7 × 2.7–3.2 µm	0.7–0.8	Перфорированная Perforate
<i>A. septentrionalis</i> L. Омск/Omsk. 15.05.1920. Г.И. Городков/G.I. Gorodkov	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	Округлое или округло-треугольное Circular or triangular	13.3–14.5	8.7–9.4	1.5	Вытянуты по э.д., часто образуют пояс Endocingula 1.5–2.1 × 3.1–3.4 µm	0.6–0.7	Морщинисто-перфорированная Rugate-perforate
Sect. <i>Megista</i> Schlechtld.								
<i>A. maxima</i> L. Центральный Саян. Бадаиха/Central Sayan. Badaikha. 24.05.1948. А. Федоров и др./A. Fedorov et al.	Эллиптическое Elliptic	Округло-треугольное или почти округлое Triangular or almost circular	18.4–19.6	14.9–15.9	1.2	Эллиптические Elliptic 3.2–3.6 × 5.9–6.7 µm	0.8–0.9	На полюсе перфорированная, на экваторе мелкобугорчатая/Perforate at arcosolium and microverrucate at mesocolpium

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) Polar axis length (P) (µm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) Equatorial axis length (E) (µm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (µm)	Скульптура Exine ornamentation
<i>A. turganilovii</i> Freyn. Тувинская АССР/Тува ASSR. 29.05.1972. В. Ханминчун/V. Khanminchun	Эллиптическое Elliptic	Слабо 3-лопастное или почти округлое Slightly 3-lobate or almost circular	14.9–16.0	12.1–12.8	1.2–1.25	Эллиптические 2.6–2.9 × 3.2–3.7 µm	0.8–0.9	Мелкобугорчатая Microverrucate
Genus <i>Douglasia</i> Lindl.								
<i>D. arctica</i> Hook. Alaska. 28.07.1964. Fran Chauvin	Эллиптическое или прямоугольное Elliptic or rectangular	3-лопастное 3-lobate	18.3–20.1	9.8–10.3	1.9–1.95	Округлые или выгнутые по э.д. Circular or lalongate 3.3–3.9 × 2.8–3.9 µm	1.0	Складчатоперфорированная Rugate-perforate
<i>D. biflora</i> A. Nelson Yellowstone National park. 29.07.1899. № 6203. Aven Nelson, Elias Nelson	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	3-лопастное 3-lobate	20.1–21.3	10.5–11.2	1.9	Экваториально выгнутые Lalongate 2.8–3.1 × 4.2–4.8 µm	0.8	Складчатоперфорированная Rugate-perforate
<i>D. gormanii</i> Constance Canada, Yukon. 15.07.1971. № 11123. S.L. Welsh, J.K. Rigby	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	Округло-треугольное или 3-лопастное Triangular or 3-lobate	19.7–20.9	10.5–11.6	1.8–1.9	Эллиптические по э.д. Lalongate 2.4–3.2 × 3.6–4.0 µm	0.9–1.0	Складчатоперфорированная Rugate-perforate
<i>D. laevigata</i> A. Gray Washington. 31.05.1936. W.J. Egerdan	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	24.1–25.6	12.9–13.5	1.8–1.9	Выгнуты по э.д. Lalongate 2.8–3.3 × 3.3–4.0 µm	0.9–1.0	Складчатоперфорированная Rugate-perforate
<i>D. montana</i> A. Gray Idaho. № 13766. Dr. Lincoln Constance	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	20.5–21.7	11.4–12.2	1.8	Округлые или слегка выгнуты по э.д. Circular or lalongate 3.5–3.9 × 3.8–4.1 µm	0.9–1.0	Складчатоперфорированная Rugate-perforate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (µm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (µm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапелтура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (µm)	Скульптура Exine ornamentation
<i>D. nivalis</i> Lindl. Washington. 4.07.1933. W.J. Egerdam	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	19.7–20.9	11.1–11.7	1.7–1.8	Округлые или слегка вытянутые по э.д. Circular or lalongate 3.3–3.6 × 3.7–4.1 µm	0.9–1.0	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate
<i>D. ochotensis</i> (Willd. ex Roem. et Schult.) Nult. Якутская АССР/Yakut ASSR. 02.07.1974. А.А. Коробков, В.В. Кульпина, М.А. Михайлова/А.А. Korobkov, V.V. Kultina, M.A. Mikhailova	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	Округло-треугольное Triangular	18.4–19.5	11.3–11.8	1.6	Эллиптические Elliptic 2.3–2.6 × 3.4–3.7 µm	0.9–1.0	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate
Genus <i>Vitaliana</i> Sestl.								
<i>V. primiflora</i> Bertol. СПб. Ботанический сад БИН РАН/St. Petersburg. Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute. 13.05.1998. Д.А. Брицкий/D.A. Britskii	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	26.3–27.8	14.4–15.5	1.8	Округлые или слегка вытянуты по э.д. Circular or lalongate 4.5–4.9 × 4.8–5.1 µm	1.1–1.2	Перфорированная Perforate
Genus <i>Pomatiosace</i> Maxim.								
<i>P. filicula</i> Maxim. Тибет. Озеро Русское/Тибет. Russkoye Lake. 20.06.1900. В.Ф. Ладыгин/V.F. Ladygin	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	17.9–18.9	10.7–11.1	1.7	Эллиптические, по э.д. Elliptic 4.1–4.4 × 5.6–5.9 µm	0.9–1.1	Микро-сетчатая Micro-reticulate
Genus <i>Primula</i> L./Sect. <i>Aleurita</i> Daby								
<i>P. dartialica</i> Rupr., короткостолбиковая форма/short-styled form/Гербарий Срединского/Sredinsky's herbarium	Эллиптическое Elliptic	Округло-треугольное Triangular	12.8–14.2	12.1–12.8	1–1.1	Эллиптические по э.д. Elliptic 3.8–4.2 × 4.0–4.6 µm	1.1–1.3	Микро-сетчатая Micro-reticulate
<i>P. farinifolia</i> Rupr., короткостолбиковая форма/short-styled form./Грузинская ССР/Georgian SSR. 08.04.1966. Е.В. Мордак/E.V. Mor-dak	Широкоэллиптическое Broadly elliptic	Округло-треугольное Triangular	11.4–12.3	11.1–11.9	1	Неясные Fuzzy outline	1.1–1.2	Микро-сетчатая Micro-reticulate

Таблица 1. Окончание

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (µm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (µm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапелтура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (µm)	Скульптура Exine ornamentation
<i>P. longiscapa</i> Ledeb., длинноствольниковая форма/long-styled form Тургайская обл./Turgay Region 08.07.1908. М. Крашенинников/М. Krasheninikov	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	16.1–17.1	8.5–9.2	1.8–1.9	Округлые или слегка вытянутые в полярном направлении Circular 1.9–2.2 × 1.5–1.8 µm	1.1–1.2	Микро-сетчатая Micro-reticulate
<i>P. longiscapa</i> Ledeb., короткостольниковая форма/short-styled form/Тургайская обл./Turgay Region 08.07.1908. М. Крашенинников/М. Krasheninikov	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	10.9–12.1	10.1–11.5	1	Fuzzy outline	1.1–1.2	Микро-сетчатая Micro-reticulate
<i>P. zeylanica</i> Charadze et Kapell. Бассейн реки Ассы/Assa River basin. Н 2300 м. 24.07.1948. А. Харадзе, Д. Очиаури, Л. Хинтибидзе/А. Khargadze, D. Ochauri, L. Khintibidze	Эллиптическое Elliptic	Округло-треугольное Triangular	12.4–13.5	12.5–13.7	0.9	Эллиптическая Elliptic 3.6–4.2 × 4.4–4.7 µm	1.2–1.3	Микро-сетчатая Micro-reticulate
Sect. <i>Malacoides</i> Balf.								
<i>P. forbesii</i> Franch., длинноствольниковая форма/long-styled form Yunnan. № 9853. А. Henry	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	11.7–12.5	8.5–9.3	1.3–1.4	Округлые или слегка вытянуты по п.о. Circular 2.2–2.6 × 2.1–2.4 µm	1.1–1.3	Микро-сетчатая Micro-reticulate
<i>P. forbesii</i> Franch., короткостольниковая форма/short-styled form/Yunnan. 02.1887. № 311. Delavay	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	13.4–14.8	9.1–9.7	1.5	Округлые или слегка вытянуты по п.о. Circular 2.1–2.4 × 2.0–2.3 µm	1.1–1.3	Микро-сетчатая Micro-reticulate
<i>P. malacoides</i> Franch., короткостольниковая форма/short-styled form/Yunnan. 20.02.1891. № 6770. Delavay	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	28.4–30.2	23.5–25.5	1.2	Слегка вытянуты по э.д. Elliptic 1.1–1.3 × 1.6–2.0 µm	1.0	Микро-сетчатая Micro-reticulate

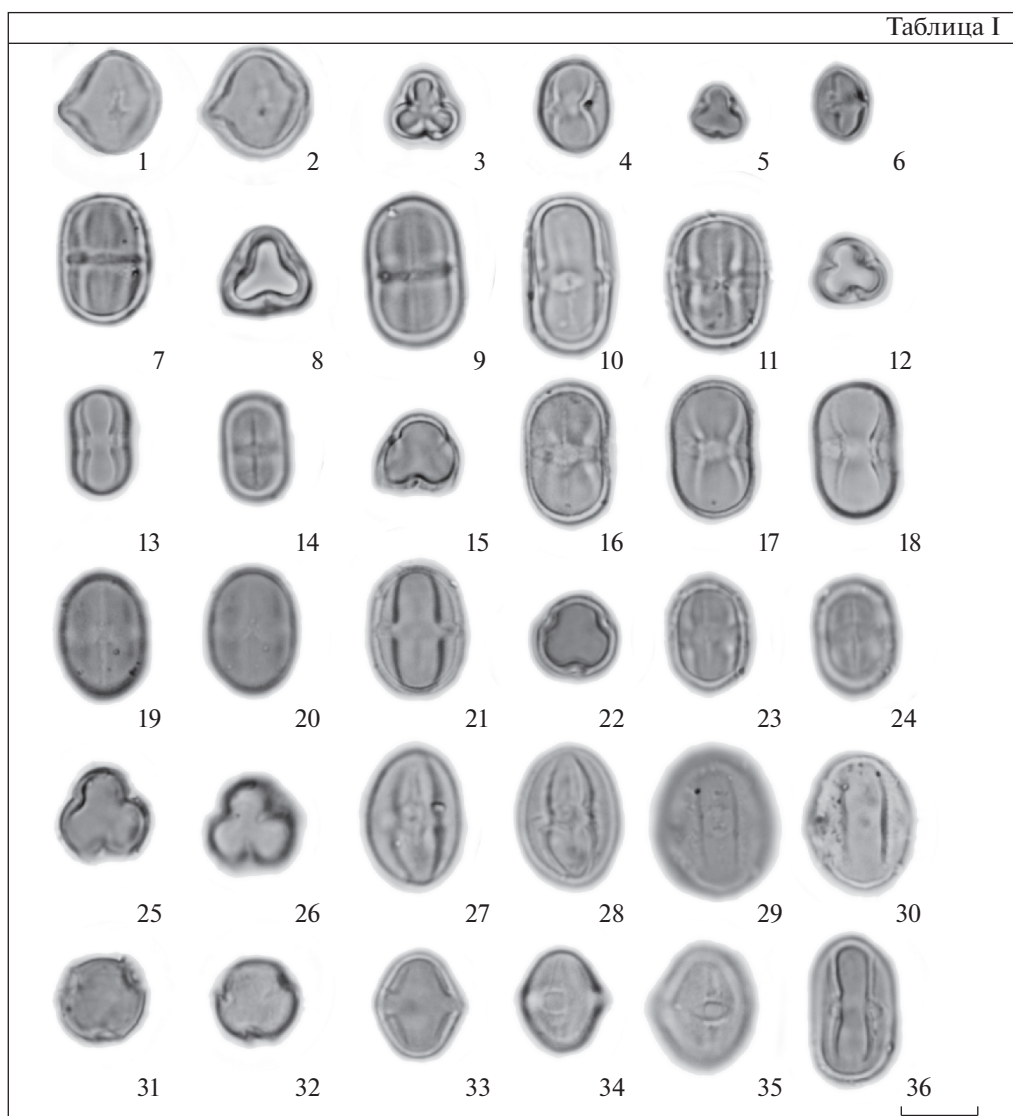


Таблица I. Морфология пыльцы представителей рода *Androsace* (СМ)

1–6 – секция *Samuelia*; 1–2 – *A. gmelini*; 3–4 – *A. henryi*; 5–6 – *A. umbellata*; 7–9 – секция *Aizoidium*; 7–8 – *A. aizoon*; 9 – *A. coccinea*; 10–21 – секция *Chamaejasme*; 10 – *A. alascana*; 11 – *A. bungeana*; 12–14 – *A. incana*; 15–18 – *A. strigillosa*; 19–21 – *A. villosa*; 22–24 – секция *Orthocaulon*, *A. erecta*; 25–30 – секция *Andraspis*; 25–28 – *A. albana*; 29–30 – *A. elongata*; 31–35 – секция *Megista*, *A. turczaninowii*; 36 – *Douglasia ochotensis*. 1, 2, 4, 6, 7, 9–11, 13, 14, 16–21, 23, 24, 28–30, 33–36 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 5, 8, 12, 15, 22, 25, 26, 31, 32 – общий вид пыльцевого зерна с полюса.

Масштабные линейки, мкм: 1–36 – 10.

Plate I. Pollen morphology of the *Androsace* (LM)

1–6 – section *Samuelia*; 1–2 – *A. gmelini*; 3–4 – *A. henryi*; 5–6 – *A. umbellata*; 7–9 section *Aizoidium*; 7–8 – *A. aizoon*; 9 – *A. coccinea*; 10–21 – section *Chamaejasme*; 10 – *A. alascana*; 11 – *A. bungeana*; 12–14 – *A. incana*; 15–18 – *A. strigillosa*; 19–21 – *A. villosa*; 22–24 – section *Orthocaulon*, *A. erecta*; 25–30 – section *Andraspis*; 25–28 – *A. albana*; 29–30 – *A. elongata*; 31–35 – section *Megista*, *A. turczaninowii*; 36 – *Douglasia ochotensis*. 1, 2, 4, 6, 7, 9–11, 13, 14, 16–21, 23, 24, 28–30, 33–36 – equatorial view of pollen grain. 3, 5, 8, 12, 15, 22, 25, 26, 31, 32 – polar view of pollen grain.

Scale bars, μm : 1–36 – 10.

Эндоапerture (оры) у пыльцы разных видов *Androsace* различаются размерами и очертаниями, от едва заметных до хорошо очерченных. По форме можно выделить 3 основных морфологических типа ор: округлые или слегка вытянутые по полярной оси или по эквато-

риальному диаметру (табл. I, 4, 27, 29), эллиптические, вытянутые по экваториальному диаметру (табл. I, 10) и экваториальный пояс (endocingula), образованный за счет слияния концов длинных экваториально вытянутых ор (табл. I, 7, 9).

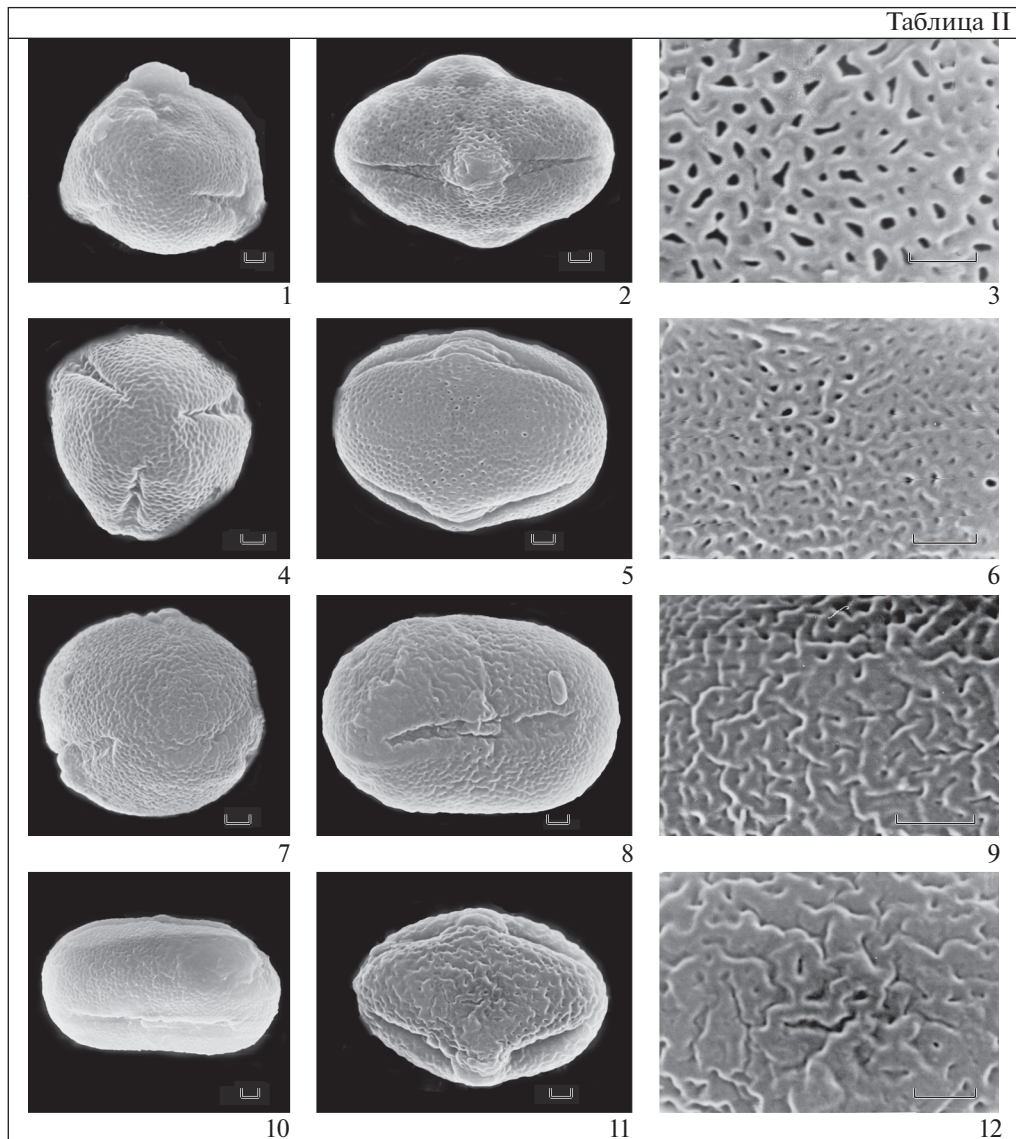


Таблица II. Морфология пыльцы представителей рода *Androsace* (секция *Chamaejasme*) (СЭМ)

1–3 – *A. capitata*; 4–6 – *A. villosa*; 7–10 – *A. triflora*; 11–12 – *A. chamaejasme*. 1, 4, 7 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 5, 8, 10, 11 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6, 9, 12 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1–12 – 1.

Plate II. Pollen morphology of the *Androsace* section *Chamaejasme* (SEM)

1–3 – *A. capitata*; 4–6 – *A. villosa*; 7–10 – *A. triflora*; 11–12 – *A. chamaejasme*.

1, 4, 7 – polar view of pollen grain. 2, 5, 8, 10, 11 – equatorial view of pollen grain. 3, 6, 9, 12 – detail of ornamentation.

Scale bars, μm : 1–12 – 1.

Светооптический микроскоп не позволяет рассмотреть скульптуру экзины. На фотографиях, полученных с помощью СМ пыльцевые зерна проломников выглядят бесцветными, прозрачными, гладкими (табл. I). Использование же сканирующего электронного микроскопа позволяет не только рассмотреть детали рельефа поверхности, но и выделить 4 основных варианта скульптуры.

1. Перфорированная. Просветы очень мелкие, не более 0.1 мкм в диаметре, округлые или вытянутые, расстояние между ними, как правило, превышает размеры самих перфораций (табл. II, 3).

2. Складчато-перфорированная. Складки короткие извитые, между ними довольно редкие перфорации. Ширина складок у пыльцы разных видов различается. Так, широкие складки, до 0.5 мкм шириной характерны для экзины пыль-

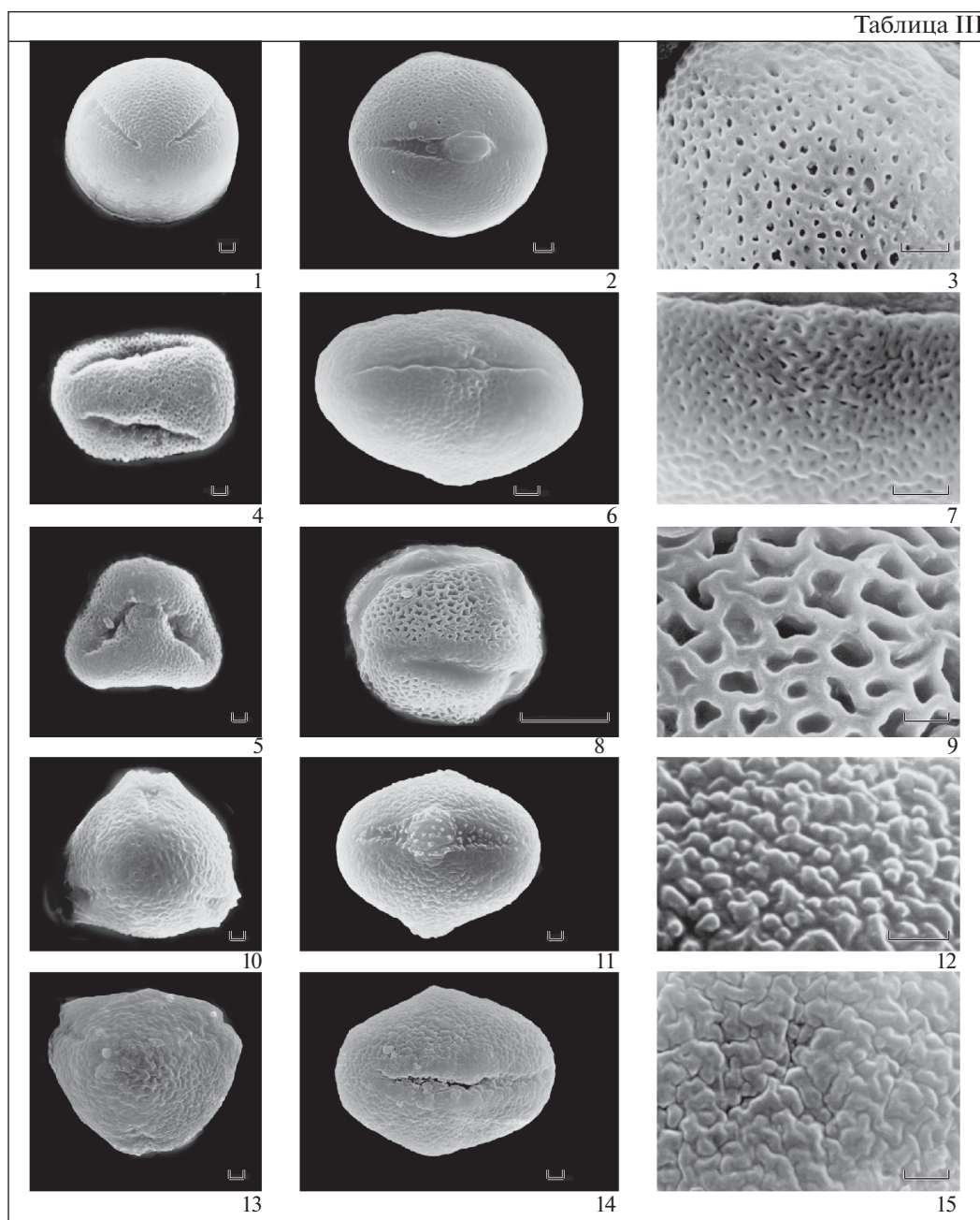


Таблица III. Морфология пыльцы представителей рода *Androsace* (секции *Andraspis* и *Megista*) (СЭМ)

1–3 – *A. filiformis*; 4–5 – *A. elongata*; 6–7 – *A. septentrionalis*; 8–9 – *A. fedtschenkoi*; 10–12 – *A. turczaninowii*; 13–15 – *A. maxima*. 1, 5, 10, 13 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 4, 6, 8, 11, 14 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 7, 9, 12, 15 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1–15 – 1.

Plate III. Pollen morphology of the *Androsace* sections *Andraspis* and *Megista* (SEM)

1–3 – *A. filiformis*; 4–5 – *A. elongata*; 6–7 – *A. septentrionalis*; 8–9 – *A. fedtschenkoi*; 10–12 – *A. turczaninowii*; 13–15 – *A. maxima*. 1, 5, 10, 13 – polar view of pollen grain. 4, 6, 8, 11, 14 – equatorial view of pollen grain. 3, 7, 9, 12, 15 – detail of ornamentation. Scale bars, μm : 1–15 – 1.

цевых зерен *A. chamaejasme*. Тогда как у пыльцы большинства видов они более узкие и не превышают 0.2 мкм, как например, у пыльцы *A. triflora* (табл. II, 6, 9, 12).

3. Микросетчатая. Просветы округлые, слегка вытянутые или неправильной формы, до 0.8 мкм длиной. Стенки ячеек узкие, 0.4–0.5 мкм шириной, слегка извитые, гладкие. Самая крупная сет-

чатость поверхности экзины характерна для пыльцы *A. fedtschenkoi* (табл. III, 9).

4. Мелкобугорчатая. Характерна для пыльцы *A. maxima* и *A. turczaninowii*. Бугорки мелкие, невысокие, 0.4–0.5 мкм в диаметре, округлые, вытянутые или разветвленные, довольно плотно прилегают друг к другу или расположены рыхло, на расстоянии друг от друга (табл. III, 12, 15).

Как и в случае с другими палиноморфологическими признаками выделенные группы условны, поскольку существуют переходные варианты скульптуры, которые сложно отнести к какому-то одному из перечисленных выше типов. В группе складчато-перфорированной скульптуры экзины можно построить размерный ряд с постепенными переходами от широких складок к узким. Переходные формы существуют между мелкоскладчатой и перфорированной скульптурой, а также между перфорированной и сетчатой скульптурой.

Палиноморфологический анализ секций рода *Androsace*.

Секция *Samuelia* (*A. gmelini*, *A. henryi*, *A. rotundifolia*, *A. umbellata*) (табл. I, 1–6, табл. 1).

Палиноморфологически секция неоднородна.

Пыльца мелкая, длина полярной оси составляет 15 мкм. Очертания с экватора у разных видов либо эллиптические, либо округло-прямоугольные. Р/Е колеблется от 1.0 до 1.6. Оры нечетко очерченные, б. м. округлые или вытянутые по экватору. Нечеткие оры – признак, характерный для пыльцы всех изученных видов проломников из этой секции. Скульптура перфорированная или микросетчатая.

Секция *Aizoidium* (*A. aizoon*, *A. coccinea*) (табл. I, 7–9).

Пыльцевые зерна крупнее чем у видов из предыдущей секции. Полярная ось 17.3–20.7 мкм. В очертании с экватора округло-прямоугольные, слегка сжатые по экватору. Р/Е от 1.7 до 1.9. Эндоапертуры экваториально вытянутые, сливаются или почти сливаются, образуя экваториальный поясок. Скульптура складчато-перфорированная.

Пыльца изученных видов различается незначительно. У пыльцы *A. aizoon* по сравнению с пыльцой *A. coccinea* меньше значение Р/Е и в меньшей степени выражено сжатие в экваториальной области.

Секция *Chamaejasme* (*A. acbaitalensis*, *A. alaskanica*, *A. alascana*, *A. bungeana*, *A. capitata*, *A. incana*, *A. chamaejasme*, *A. spinulifera*, *A. strigillosa*, *A. triflora*, *A. villosa*) (табл. I, 10–21, табл. II).

Палиноморфологически секция неоднородна. Длина полярной оси пыльцевых зерен варьирует в диапазоне от 12.7 до 21.9 мкм. Соотношение Р/Е колеблется от 1.3 до 2.1. В очертании с экватора

эллиптические или округло-прямоугольные. Эндоапертуры большей частью эллиптические, вытянутые по экватору или сливаются концами, образуя экваториальный поясок. Скульптура от микросетчатой до складчато-перфорированной. Пыльца *A. chamaejasme* отличается от пыльцы других видов секции широкими складками на поверхности экзины.

Секция *Orthocaulon*. Из этой секции изучена пыльца только 1 вида *A. erecta* (табл. I, 22–24). Полярная ось 14.1–15.3 мкм, очертания пыльцевых зерен с экватора округло-прямоугольные, Р/Е = 1.5. Оры эллиптические вытянуты по экватору. Скульптура микросетчатая.

Секция *Andraspis* (*A. albana*, *A. elongata*, *A. fedtschenkoi*, *A. filiformis*, *A. lactiflora*, *A. septentrionalis*) (табл. I, 25–30, табл. III), палиноморфологически полиморфная. Длина полярной оси варьирует в диапазоне от 10.3 мкм до 23.1 мкм. В очертании с экватора пыльцевые зерна почти округлые, эллиптические, реже округло-прямоугольные. Значение Р/Е от 1 до 1.8. Оры разнообразны: округлые или слегка вытянутые по полярной оси, слегка вытянутые по экватору, экваториально вытянутые, образующие экваториальный поясок. Скульптура микросетчатая или складчато-перфорированная. У пыльцевых зерен разных видов с микросетчатой скульптурой экзины варьируют размеры скульптурных элементов.

Секция *Megista* (*A. maxima*, *A. turczaninowii*) (табл. I, 31–35, табл. III, 10–15). Длина полярной оси 14.9–19.6 мкм, в очертании с экватора пыльцевые зерна эллиптические. Значения Р/Е от 1.2 до 1.25. Оры четко очерченные, эллиптические, вытянутые по экватору, с острыми концами. Скульптура мелко бугорчатая. Экзина пыльцы *A. maxima* и *A. turczaninowii* различается элементами скульптуры. Так у пыльцы *A. turczaninowii* бугорки в очертании почти округлые и располагаются на расстоянии друг от друга, тогда как у пыльцевых зерен *A. maxima* бугорки большей частью вытянутые и плотно прилегают друг к другу. Кроме того, пыльца *A. maxima* немного крупнее пыльцы *A. turczaninowii*.

Основные палиноморфологические характеристики видов из большинства секций сходны, что не позволяет использовать полученные данные для разграничения секций. Исключение составляет секция *Megista*. Пыльца видов этой секции отличается от пыльцы всех остальных изученных видов *Androsace*, прежде всего, мелко бугорчатой скульптурой. Некоторые авторы помещают *A. maxima* в секцию *Andraspis* (Wang et al., 2004), однако морфологические признаки пыльцы поддерживают выделение этого вида в самостоятельную секцию. Особенности строения пыльцы подтверждают самостоятельность

A. turczaninowii (Shishkin, Bobrov, 1952), который по данным IPNI считается синонимом *A. maxima*.

Таким образом, сравнительное палиноморфологическое исследование показало, что важными диагностическими признаками пыльцы разных видов рода *Androsace* являются: форма и очертания пыльцевых зерен, особенности скульптуры экзины, строение апертур и прежде всего морфологические особенности эндоапертур (их очертания, размеры, расположение).

Следует отметить, что при изучении пыльцы проломников важнейшее значение имеют данные светооптической микроскопии, из всех важных палиноморфологических признаков только для изучения скульптуры нужен СЭМ.

Род *Douglasia* (табл. I, 36, табл. IV, 1–2). Изучена пыльца 7 видов, описания приведены в табл. 1.

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые. Самые крупные пыльцевые зерна у *D. laevigata* (полярная ось 24.1–25.6, экваториальный диаметр 12.9–13.5), у остальных зерен полярная ось не превышает 22 мкм, самые мелкие зерна выявлены у *D. arctica* (полярная ось 18.3 мкм) и у *D. ochotensis* (полярная ось 18.4 мкм). Пыльцевые зерна вытянуто-эллипсоидальные. P/E у разных видов колеблется от 1.6 у *D. ochotensis* до 1.95 у *D. arctica*. Очертания с полюса 3-лопастные или округло-треугольные. С экватора эллиптические (*D. arctica*, *D. ochotensis*) или округло-4-угольные.

Борозды длинные, узкие с четкими краями и острыми концами. Оры от почти округлых или слегка вытянутых по экватору у пыльцы *D. arctica*, *D. montana*, *D. nivalis* до эллиптических у остальных исследованных видов. Экзина слегка разрастается над бороздой в месте расположения эндоапертуры, образуя небольшой двузубчатый замок. Замок возможно рассмотреть только при использовании СЭМ. Скульптура не просматривается при использовании светооптического микроскопа. СЭМ позволяет выявить 2 типа скульптуры: перфорированную у пыльцевых зерен *D. montana* и складчато-перфорированную у пыльцы остальных изученных видов.

Род *Vitaliana*, *V. primuliflora* (табл. IV, 3–4).

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые. Средних размеров. Полярная ось 26.3–27.8 мкм, экваториальный диаметр 14.4–15.5 мкм. P/E = 1.8. В очертании с экватора округлопрямоугольные, с полюса округлотреугольные. Борозды длинные, узкие с четкими краями и острыми концами. Оры крупные (табл. 1), округлые, четко очерченные. Скульптура перфорированная с мелкими неглубокими складками. Перфорации разноразмер-

ные, не более 0.2 мкм в диаметре, округлые, погруженные.

Род *Pomatosace*, *P. filicula*.

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые, мелкие (полярная ось не более 19 мкм), P/E = 1.7, в очертании с экватора округлопрямоугольные, с полюса слабо трехлопастные. Борозды длинные, узкие с четкими краями и острыми концами. Оры часто нечеткие, вытянуты по экваториальной оси. Скульптура перфорированная.

Род *Primula* (табл. IV, 5–15).

Для палиноморфологического сравнения родов *Androsace* и *Primula* была изучена пыльца 6 видов *Primula* с 3-бороздно-оровой пыльцой (*P. darialica*, *P. farinifolia*, *P. forbesii*, *P. longiscapa*, *P. malacoides*, *P. zeylamica*).

Изученные пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые, у большинства видов мелкие (длина полярной оси не более 17 мкм). Только у *P. malacoides* пыльцевые зерна средних размеров (полярная ось 28.4–30.2 мкм, экваториальный диаметр 23.5–25.5 мкм). Большей частью эллипсоидальные (P/E > 1), реже почти сфероидальные (P/E = 1) или широкоэллипсоидальные (P/E < 1). В очертании с экватора эллиптические, почти округлые или широкоэллиптические, с полюса слабо 3-лопастные. Борозды длинные, узкие. Оры большей частью нечеткие. Скульптура микросетчатая.

Сравнительный палиноморфологический анализ родов *Androsace*, *Douglasia*, *Pomatosace*, *Vitaliana*, *Primula*.

По мнению многих систематиков, род *Androsace* считается не менее полиморфным чем близкородственный ему род *Primula*. Сравнительный палинологический анализ показал, что пыльца *Androsace* менее разнообразна, чем пыльца разных видов *Primula*, для которой описано 3 основных палинотипа и 20 дополнительных подтипов (Punt et al., 1974). Изученный материал и литературные данные позволяют утверждать, что для рода *Androsace* характерен один 3-бороздно-оровый палинотип. Хотя в пределах этого палинотипа пыльца разных видов довольно разнообразна. Палиноморфологический анализ полученных данных и имеющихся в литературе сведений показал, что и в роде *Androsace* есть виды, пыльца которых сходна с пыльцой некоторых видов *Primula*. Большинство видов *Primula* характеризуется сплюснутыми 3-слитнобороздными пыльцевыми зернами, однако есть небольшое число видов примул (например, *P. darialica*, *P. farinifolia*, *P. forbesii*, *P. longiscapa*, *P. malacoides*, *P. zeylamica* и др.) с эллипсоидальной 3-бороздно-оровой пыльцой, нечеткими орами и перфорированной или мелкосет-

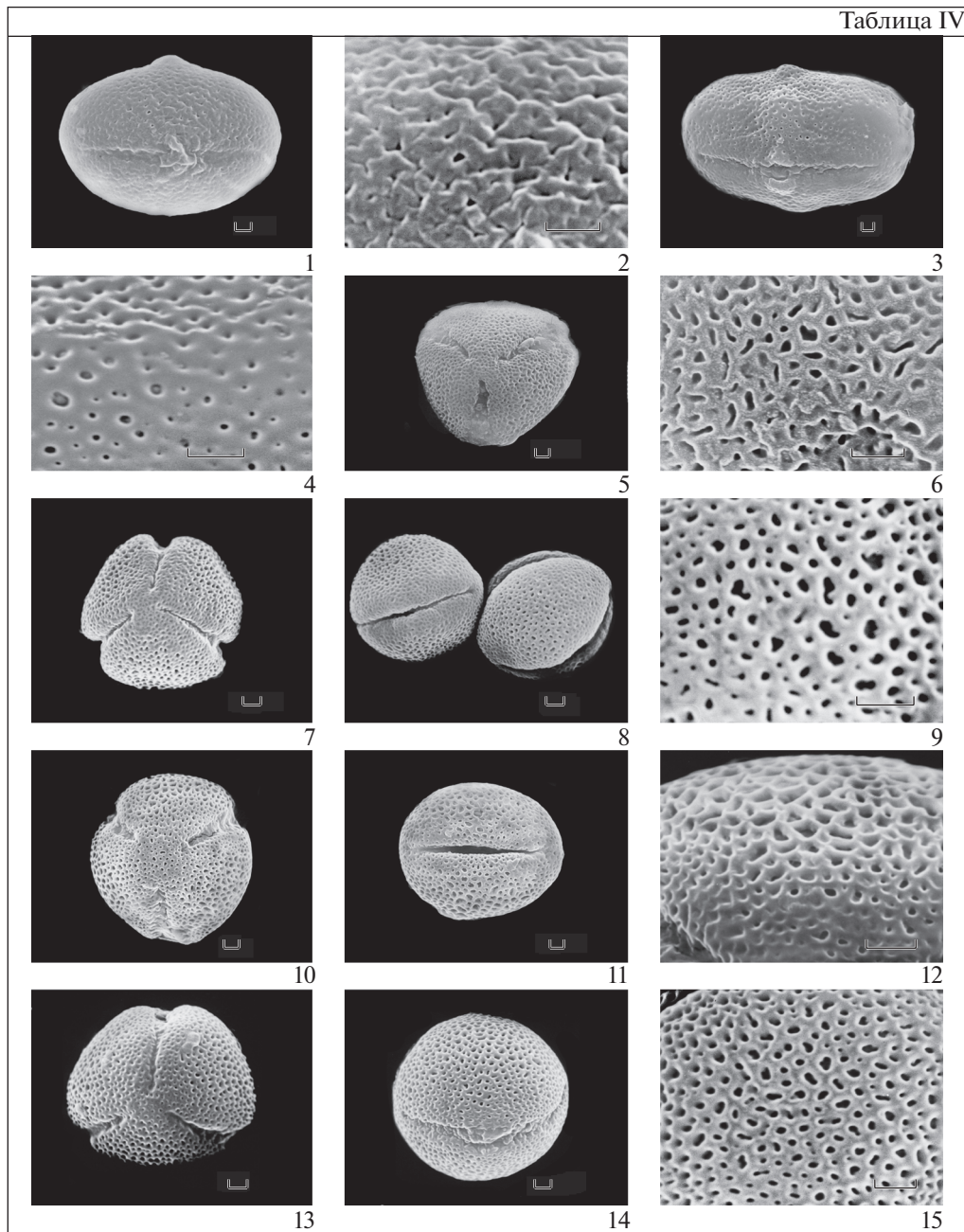


Таблица IV. Морфология пыльцы представителей родов *Douglasia*, *Vitaliana*, *Primula* (СЭМ)

1–2 – *D. ochotensis*; 3–4 – *V. primuliflora*; 5–6 – *P. darialica*; 7–9 – *P. forbesii*; 10–12 – *P. longiscapa*; 13–15 – *P. malacoides*. 1, 3, 8, 11, 14 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 5, 7, 10, 13 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 4, 6, 9, 12, 15 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1–15 – 1.

Plate IV. Pollen morphology of the *Douglasia*, *Vitaliana*, *Primula* (SEM)

1–2 – *D. ochotensis*; 3–4 – *V. primuliflora*; 5–6 – *P. darialica*; 7–9 – *P. forbesii*; 10–12 – *P. longiscapa*; 13–15 – *P. malacoides*. 1, 3, 8, 11, 14 – equatorial view of pollen grain. 5, 7, 10, 13 – polar view of pollen grain. 2, 4, 6, 9, 12, 15 – detail of ornamentation.

Scale bar, μm : 1–15 – 1.

чатой скульптурой экзины. Сходными палиноморфологическими чертами обладают и некоторые виды *Androsace*, такие как, например, *A. gmelini*, *A. henryi*, *A. rotundifolia*. В дисперсном состоянии

определить принадлежат такие пыльцевые зерна видам *Androsace* или *Primula* не представляется возможным. Существование видов с такой пыльцой (3-бороздно-оровые, с нечеткими орами и

перфорированной скульптурой) не позволяет провести четкую границу между родами, несмотря на то что пыльца большинства видов *Primula* хорошо отличается от пыльцы большинства видов *Androsace*. Таким образом, полученные нами данные не согласуются с утверждением Wendelbo (1961) об отсутствии какого-либо палинологического сходства между родами *Primula* и *Androsace*.

Также определенный интерес представляет палиноморфологическое сравнение родов *Androsace* и *Douglasia*. Большинство авторов, особенно североамериканских, считают *Douglasia* самостоятельным родом (Constance, 1938; Robbins, 1944; Kelso, 1992; Kelso et al., 1994), тогда как многие европейские исследователи рассматривают *Douglasia* лишь в ранге секции в пределах рода *Androsace* (Shishkin, Bobrov, 1952; Wendelbo, 1961; Kress, 1965; Smith, Lowe, 1997). Сравнительный палиноморфологический анализ *Androsace* и *Douglasia* показал, что по основным признакам пыльцы (форма, очертания с экватора, апертуры, скульптура) эти два рода не различаются. В литературе отмечают, что пыльцевые зерна видов *Douglasia* крупнее пыльцы *Androsace* (Xu et al., 2016). Однако, наше исследование показало, что ряд видов *Androsace* (например, *A. alaschanica*, *A. bungeana*, *A. coccinea*, *A. fedtschenkoi* и некоторые другие) имеют пыльцу, близкую по размерам пыльце *Douglasia* (табл. 1). Молекулярные исследования также указывают на положение *Douglasia* среди *Androsace* (Trift et al., 2002; Martins et al., 2003). Таким образом, палинологические сведения полностью согласуются с современными молекулярно-генетическими данными.

До сих пор продолжается обсуждение статуса рода *Vitaliana*. Благодаря наличию гетеростилии этот род считается уникальным в трибе *Androsaceae* и на основании этого некоторые авторы трактуют его как самостоятельный род (Ferguson, 1972; Smith, Lowe, 1997 и др.), другие как секцию в роде *Androsace* (Wendelbo, 1961; Kress, 1965, 1967). Современные молекулярно-генетические исследования свидетельствуют о том, что виды рода *Vitaliana* должны быть включены в состав *Androsace* (Trift et al., 2002; Martins et al., 2003; Dixon et al., 2016). Полученные нами палиноморфологические данные показывают, что по форме, очертаниям пыльцевых зерен и по перфорированной скульптуре экзины пыльца *Vitaliana* сходна с пыльцой многих видов *Androsace*. Главным отличительным признаком пыльцевых зерен *Vitaliana* являются крупные (около 5 мкм в диаметре), четко очерченные округлые оры. Таких эндоапертур у пыльцы исследованных видов *Androsace* не было обнаружено. Кроме того, от пыльцы большинства *Androsace* пыльца *Vitaliana* отличается значительно большими размерами (табл. 1).

Пыльцевые зерна рода *Pomatosace* не отличаются от пыльцевых зерен исследованных видов рода *Androsace*, что согласуются с ранее полученными палиноморфологическими данными (Wendelbo, 1961; Spanowsky, 1962). Нами не обнаружено никаких палиноморфологических черт (форма зерна, апертуры, скульптура экзины), которые, по мнению некоторых авторов (Xu et al., 2016) позволяют отличить морфотип пыльцы *Pomatosace* от других подгрупп *Androsace*. Последние молекулярно-филогенетические исследования поддерживают слияние *Pomatosace* и *Androsace* (Schneeweiss et al., 2004; Wang et al., 2004; Boucher et al., 2012; de Vos et al., 2014) и палинологические данные, на наш взгляд, не противоречат такому объединению родов в один таксон.

Таким образом, сравнительное исследование пыльцы видов *Androsace* показало, что род характеризуется одним (3-бороздно-оровым типом пыльцы). В пределах этого типа пыльцевые зерна разных видов хорошо различаются размерами, формой, очертанием, особенностями эндоапертур и скульптурой экзины. Во всех секциях рода, кроме секции *Megista*, встречаются виды с похожей пыльцой, что затрудняет использование признаков пыльцы для разграничения секций, установленных по макроморфологическим признакам.

Обнаруженное большое сходство пыльцы родов *Androsace*, *Douglasia*, *Pomatosace* и *Vitaliana*, вероятно, свидетельствует о их близком родстве и не противоречит объединению этих родов в один таксон.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) по теме “Пыльца и споры современных и ископаемых растений: морфология и развитие”, № государственной регистрации АААА-А19-119080790048-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anderberg A.A., Kelso S. 1996. Phylogenetic implications of endosperm cell wall morphology in *Douglasia*, *Androsace* and *Vitaliana* (Primulaceae). — Nord. J. Bot. 16 (5): 481–486.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1996.tb00262.x>
- Boucher F.C., Thuiller W., Roquet C., Douzet R., Aubert S., Alvarez N., Lavergne S. 2012. Reconstructing the origins of high-alpine niches and cushion life form in the genus *Androsace* s. l. (Primulaceae). — Evolution. 66 (4): 1255–1268.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01483.x>
- [Britskii et al.] Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Григорьева В.В. 2019. Морфология многобороздных

- пыльцевых зерен некоторых видов *Primula* (Primulaceae). — Бот. журн. 104 (10): 1610–1621. <https://doi.org/10.1134/S000681361910003X>
- Constance L. 1938. A revision of the genus *Douglasia* Lindl. — Am. Midl. Nat. 19 (1): 249–259.
- Dixon C.J., Gutermann W., Schönswetter P., Schneeweiss G.M. 2016. Taxonomy and nomenclature of the polymorphic European high mountain species *Androsace vitaliana* (L.) Lapeyr. (Primulaceae). — PhytoKeys 75: 93–106. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.75.10731>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Ferguson I.K. 1972. *Vitaliana* Sesler, *Androsace* L. — In: Flora Europaea. Vol. 3. Cambridge. P. 20–23.
- [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.
- Hu C.M. 1994. On the geographical distribution of the Primulaceae. — J. Trop. Subtrop. Bot. 2 (4): 1–14.
- Hu C.M., Yang Y.C. 1986. A revision of the genus *Androsace* L. in China. — Acta Phytotaxon. Sin. 24 (3): 215–232.
- Hu C.M., Kelso S. 1996. Primulaceae. — In: Flora of China. Vol. 15. St. Louis. P. 80–99.
- Kelso S. 1992. Conspectus of the genus *Douglasia* (Primulaceae) with comments on *Douglasia alaskana*, an Alaska-Yukon alpine endemic. Can. J. Bot. 70 (3): 593–596. <https://doi.org/10.1139/b92-076>
- Kelso S., Yurtsev B.A., Murray D.F. 1994. *Douglasia beringensis* (Primulaceae): A new species from northwestern Alaska. — Novon. 4 (4): 381–385. <https://doi.org/10.2307/3391448>
- Kim Y.S., Kim H.K. 1988. A taxonomic study on genus *Androsace* in Korea. — Kor. J. Plant Tax. 18 (3): 233–262.
- Kress A. 1965. Zur Zytotaxonomie der *Androsace-Vitaliana-Douglasia*-Verwandtschaft. — Mitt. Bot. Staatsamml. München. 5: 653–674.
- Kress A. 1967. 104. Familie Primulaceae. Nachträge, Berichtigungen und Ergänzungen. — In: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Vol. 5. München. P. 2246b–2250b.
- [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.
- [Kupriyanova, Aleshina]. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л. С. 84.
- Mabberley D.J. 2009. Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses. Cambridge. 920 p.
- Martins L., Oberprieler C., Hellwig F.H. 2003. A phylogenetic analysis of Primulaceae s. l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data. — Plant Syst. Evol. 237 (3): 75–85. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0258-1>
- Mast A.R., Kelso S., Richards A.J., Lang D.J., Feller D.M.S., Conti E. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. — Int. J. Plant Sci. 162 (6): 1381–1400.
- Nasir Y.J. 1986. Pollen morphological studies in the *Androsace* (Primulaceae) species found in Pakistan. — Pak. J. Bot. 18 (2): 301–307.
- Pax F. 1889. Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula*. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 10: 75–241.
- 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.
- Robbins G.T. 1944. North American species of *Androsace*. — Am. Midl. Nat. 32 (1): 137–163. <https://doi.org/10.2307/2421367>
- [Shishkin, Bobrov] Шишкин Б.К., Бобров Е.Г. 1952. Род 1118. *Androsace* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.—Л. С. 221–243.
- Smith G., Lowe D.B. 1997. The genus *Androsace*: a monograph for gardeners and botanists. Pershore, Worcestershire. 208 p.
- Schneeweiss G.M., Schönswetter P., Kelso S., Niklfeld H. 2004. Complex Biogeographic Patterns in *Androsace* (Primulaceae) and Related Genera: Evidence from Phylogenetic Analyses of Nuclear Internal Transcribed Spacer and Plastid trnL-F Sequences. — Syst. Biol. 53 (6): 856–876. <https://doi.org/10.1080/10635150490522566>
- Spanowsky W. 1962. Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. — Feddes Rep. 65 (3): 149–214.
- Trift I., Källersjö M., Anderberg A.A. 2002. The monophyly of *Primula* (Primulaceae) evaluated by analysis of sequences from the chloroplast gene rbcL. — Systematic Botany. 27 (2): 396–407. <https://www.jstor.org/stable/3093879>
- de Vos J.M., Hughes C.E., Schneeweiss G.M., Moore B.R., Conti E. 2014. Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. — Proc. Biol. Sci. 281 (1784): 20140075. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0075>
- Wang Y.J., Li X.J., Hao G., Liu J.Q. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of *Androsace* (Primulaceae) and the convergent evolution of cushion morphology. — J. Syst. Evol. 42 (6): 481–499. <http://www.jse.ac.cn/EN/Y2004/V42/I6/481>
- 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.
- Xu Y., Hu C.-M., Hao G. 2016. Pollen morphology of *Androsace* (Primulaceae) and its systematic implications. — J. Syst. Evol. 54 (1): 48–64. <https://doi.org/10.1111/jse.12149>

POLLEN MORPHOLOGY OF TRIBE ANDROSACEAE (PRIMULACEAE)

D. A. Britskii^{a,#} and V. V. Grigoryeva^{a,##}

^a Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

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

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

The pollen morphology of 26 species of *Androsace*, 7 of *Douglasia*, 6 of *Primula*, 1 of *Vitaliana* and 1 of *Pomatosace* was examined using the light and scanning electron microscope with respect to the taxonomy of the tribe Androsaceae. The pollen grains of Androsaceae are radially symmetrical, isopolar, 3-colporate, subspheroidal, elliptic or prolate, small or medium-sized (ranging in size from 10.3 μm in *Androsace* to 28.8 μm in *Vitaliana*), with perforate, microreticulate, rugulate-perforate, microverrucate exine. The shape in polar view is trilobate, almost circular or triangular, the shape in equator view is almost circular, elliptic or rectangular. The colpi are long and narrow, the endoapertures are circular or lalongate. The palynological data do not agree with the systems of *Androsace*. It seems to be difficult to differentiate sections of *Androsace*, except for the section *Megista*.

The palynological data supports the inclusion of *Douglasia*, *Pomatosace* and *Vitaliana* in *Androsace*. The pollen morphology of most *Androsace* is unique within Primulaceae. However, pollen of some species of *Androsace* (*A. gmelini*, *A. henryi*, *A. rotundifolia*) is similar to that of some *Primula* (for example, *P. darialica*, *P. farinifolia*, *P. forbesii*, *P. longiscapa*, *P. malacoides*, *P. zeylamica*).

Keywords: *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*, Primulaceae, pollen morphology

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Center “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) 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

- Anderberg A.A., Kelso S. 1996. Phylogenetic implications of endosperm cell wall morphology in *Douglasia*, *Androsace* and *Vitaliana* (Primulaceae). — Nord. J. Bot. 16 (5):481–486.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1996.tb00262.x>
- Boucher F.C., Thuiller W., Roquet C., Douzet R., Aubert S., Alvarez N., Lavergne S. 2012. Reconstructing the origins of high-alpine niches and cushion life form in the genus *Androsace* s.l. (Primulaceae). — Evolution. 66 (4): 1255–1268.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01483.x>
- Britskii D.A., Ivanova A.N., Grigoryeva V.V. 2019. Morphology of polycolpate pollen grains in some species of *Primula* (Primulaceae). — Botanicheskii zhurnal. 104 (10): 1610–1621 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S000681361910003X>
- Constance L. 1938. A revision of the genus *Douglasia* Lindl. — Am. Midl. Nat. 19 (1): 249–259.
- de Vos J.M., Hughes C.E., Schneeweiss G.M., Moore B.R., Conti E. 2014. Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. — Proc. Biol. Sci. 281 (1784): 20140075.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0075>
- Dixon C.J., Gutermann W., Schönswetter P., Schneeweiss G.M. 2016. Taxonomy and nomenclature of the polymorphic European high mountain species *Androsace vitaliana* (L.) Lapeyr. (Primulaceae). — PhytoKeys. 75: 93–106.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.75.10731>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Ferguson I.K. 1972. *Vitaliana* Sesler, *Androsace* L. — In: Flora Europaea. Vol. 3. Cambridge. P. 20–23.
- Grigoryeva V.V., Britskii 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.).
- Hu C.M. 1994. On the geographical distribution of the Primulaceae. — J. Trop. Subtrop. Bot. 2 (4): 1–14.
- Hu C.M., Yang Y.C. 1986. A revision of the genus *Androsace* L. in China. — Acta Phytotaxon. Sin. 24 (3): 215–232.
- Hu C.M., Kelso S. 1996. Primulaceae. — In: Flora of China. Vol. 15. St. Louis. P. 80–99.
- Kelso S. 1992. Conspectus of the genus *Douglasia* (Primulaceae) with comments on *Douglasia alaskana*, an Alaska-Yukon alpine endemic. — Can. J. Bot. 70 (3): 593–596. <https://doi.org/10.1139/b92-076>
- Kelso S., Yurtsev B.A., Murray D.F. 1994. *Douglasia beringensis* (Primulaceae): A new species from northwestern Alaska. — Novon. 4 (4): 381–385.
<https://doi.org/10.2307/3391448>
- Kim Y.S., Kim H.K. 1988. A taxonomic study on genus *Androsace* in Korea. — Kor. J. Plant Tax. 18 (3): 233–262.
- Kress A. 1965. Zur Zytotaxonomie der *Androsace-Vitaliana-Douglasia-Verwandschaft*. — Mitt. Bot. Staatsamml. München. 5: 653–674.
- Kress A. 1967. 104. Familie Primulaceae. Nachträge, Berichtigungen und Ergänzungen. — In: Illustrierte

- Flora von Mitteleuropa. Vol. 5. München. P. 2246b–2250b.
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1967. Palinologicheskaya terminologiya pokrytozemnykh rastenii [A palynological terminology of angiosperms]. Leningrad. 84 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. Pyltsa i spory rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Pollen and spores of plants from European part of URSS]. T. 1. Leningrad. 184 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. Pyltsa dvudolnikh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR (Lamiaceae-Zygophyllaceae) [Pollen of dicotyledonous plants of flora of the European part of the USSR (Lamiaceae-Zygophyllaceae)]. Leningrad. P. 71–73 (In Russ.).
- Mabberley D.J. 2009. Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses. Cambridge. 920 p.
- Martins L., Oberprieler C., Hellwig F.H. 2003. A phylogenetic analysis of Primulaceae s. l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data. — *Plant Syst. Evol.* 237 (3): 75–85.
<https://doi.org/10.1007/s00606-002-0258-1>
- Mast A.R., Kelso S., Richards A.J., Lang D.J., Feller D.M.S., Conti E. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. — *Int. J. Plant Sci.* 162 (6): 1381–1400.
- Nasir Y.J. 1986. Pollen morphological studies in the *Androsace* (Primulaceae) species found in Pakistan. — *Pak. J. Bot.* 18 (2): 301–307.
- Pax F. 1889. Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula*. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 10: 75–241.
- 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.
- Robbins G.T. 1944. North American species of *Androsace*. — *Am. Midl. Nat.* 32 (1): 137–163.
<https://doi.org/10.2307/2421367>
- Smith G., Lowe D.B. 1997. The genus *Androsace*: a monograph for gardeners and botanists. Pershore, Worcestershire. 208 p.
- Shishkin B.K., Bobrov E.G. 1952. Rod 1118. *Androsace* L. — In: *Flora SSSR*. V. 18. Moscow, Leningrad. P. 221–243 (In Russ.).
- Schneeweiss G.M., Schönswetter P., Kelso S., Niklfeld H. 2004. Complex Biogeographic Patterns in *Androsace* (Primulaceae) and Related Genera: Evidence from Phylogenetic Analyses of Nuclear Internal Transcribed Spacer and Plastid trnL-F Sequences. — *Syst. Biol.* 53 (6): 856–876.
<https://doi.org/10.1080/10635150490522566>
- Spanowsky W. 1962. Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. — *Feddes. Rep.* 65 (3): 149–214.
- Trift I., Källersjö M., Anderberg A.A. 2002. The monophyly of *Primula* (Primulaceae) evaluated by analysis of sequences from the chloroplast gene rbcL. — *Syst. Bot.* 27 (2): 396–407.
<https://www.jstor.org/stable/3093879>
- Xu Y., Hu C.-M., Hao G. 2016. Pollen morphology of *Androsace* (Primulaceae) and its systematic implications. — *J. Syst. Evol.* 54 (1): 48–64.
<https://doi.org/10.1111/jse.12149>
- Wang Y.J., Li X.J., Hao G., Liu J.Q. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of *Androsace* (Primulaceae) and the convergent evolution of cushion morphology. — *J. Syst. Evol.* 42 (6): 481–499.
<http://www.jse.ac.cn/EN/Y2004/V42/I6/481>
- 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.