



УДК 582.948.2

**Таксономия *Mertensia dschagastanica* и
видов рода *Stephanocaryum* (Boraginaceae)**

**Taxonomy of *Mertensia dschagastanica* and
species of the genus *Stephanocaryum* (Boraginaceae)**

О.Д. Никифорова

O.D. Nikiforova

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Zolotodolinskaya st., 101, Novosibirsk, 630090, Russia.
E-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Ключевые слова: таксономия, морфология цветка, морфология эремов, Boraginaceae, *Mertensia*, *Stephanocaryum*.

Key words: taxonomy, flower morphology, morphology of erems, Boraginaceae, *Mertensia*, *Stephanocaryum*.

Аннотация. Морфологические признаки плодов (форма эремов и гинобазиса), а также признаки пыльцевых зерен указывают на близкое родство *Mertensia dschagastanica* и видов рода *Stephanocaryum*, которые во «Флоре СССР» относятся не только к разным родам, но и разным трибам. Род *Stephanocaryum* включает в настоящее время 3 вида: *S. olgae*, *S. popovii* и *S. dschagastanica*. Первые два вида являются близкородственными и объединены в типовую секцию *Stephanocaryum*, а *S. dschagastanica* в секцию *Mertensianthe*. Род *Stephanocaryum* имеет гибридную природу, виды которого сохранились на Тянь-Шане.

Summary. Morphological characteristics of the fruit (form of erem and ginobasis), as well as characteristics of pollen grains indicate a close relationship between of *Mertensia dschagastanica* (Boraginaceae, tribus *Trigonotideae*) and species of the genus *Stephanocaryum* (tribus *Eritrchieae*), which in the «Flora of USSR» refer not only to different genera, but also to different tribes. The genus *Stephanocaryum* includes 3 species: *S. olgae*, *S. popovii*, and *S. dschagastanica*. The first two species are closely related and merged into a section *Stephanocaryum*, and *S. dschagastanica* in section *Mertensianthe*. Genus *Stephanocaryum* has a hybrid origin, species of which are preserved in Tian-Shan.

Mertensia dschagastanica Regel (Boraginaceae Juss.) – весьма редкий памиро-алайско-тяньшаньский вид, представленный многолетними

неввысокими, 10–15 см выс., мезофитными растениями с розеткой вегетативных побегов и почковидными или округло-яйцевидными листьями на длинных тонких черешках. В семействе Boraginaceae до сих пор этот вид занимает неясное таксономическое положение. М.Г. Попов вначале выделил его в самостоятельный невалидизированный род *Mertensianthe* Попов (Zakirov, 1941), а позднее, во «Флоре СССР» и монографической обработке, он включил его в состав рода *Mertensia* Roth в качестве отдельной секции *Mertensianthe* Попов (Попов, 1953а, с).

Основанием для данной комбинации послужили признаки венчика, а также габитуальное сходство *M. dschagastanica* с некоторыми видами рода *Mertensia*. Как у большинства видов этого рода, у *M. dschagastanica* венчик мезоморфный, 15–17 мм дл., с широкой длинной трубкой и коротким отгибом, столбик длинный и лентовидный, выставляется из трубки венчика, пыльники на длинных нитях и расположены выше сводиков (рис. 1). Однако по признакам эремов (их форме и характеру прикрепления к гинобазису) он существенно отличается от других видов этого рода. Данный факт впервые отметил М.Г. Попов: «Среднеазиатский припамирский вид [*M. dschagastanica*], географически

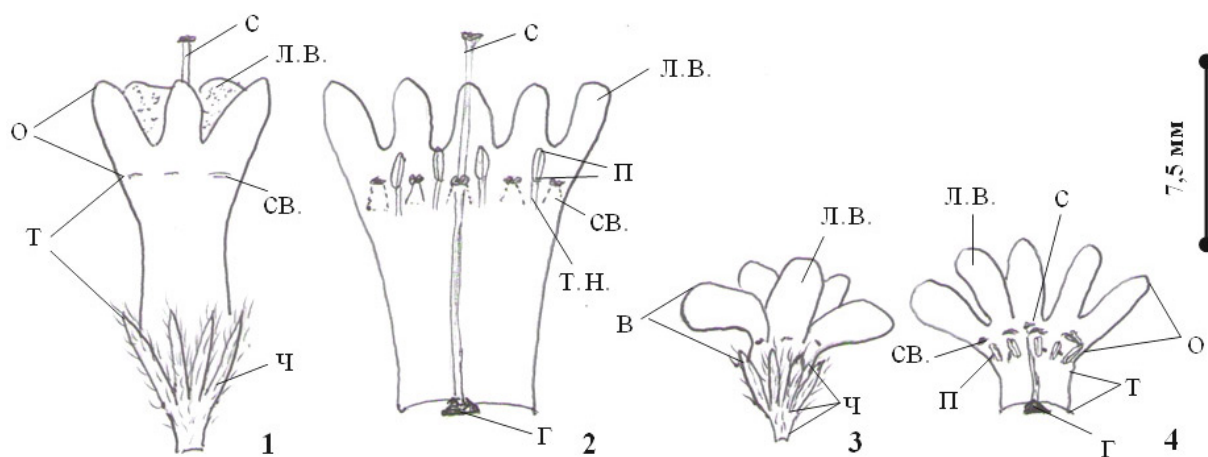


Рис. 1. Форма венчика: 1, 2 – *Mertensia dschagastanica*; 3, 4 – *Stephanocaryum olgae* (1, 3 – общий вид; 2, 4 – венчик в разрезе). Условные обозначения: в – венчик; ч – чашечка; о – отгиб; т – трубка; л. в. – лепестки венчика; св – сводики; с – столбик; п – пыльники; т. н. – тычиночная нить; г – гинобазис. Масштабная линейка – 7,5 мм.

далеко удаленный от сибирских видов основной секции, резко отличается от представителей последней совершенно особыми, кубарчатыми и на верхушке крылатыми орешками [эремами], напоминающими орешки припамирского рода *Stephanocaryum* Роров» (Роров, 1953с, р. 251).

Отмеченное сходство эремов *M. dschagastanica* с видами рода *Stephanocaryum* подтверждается современными исследованиями их морфологии с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) (Nikiforova, 2008a, 2011; Ovczinnikova, 2007a). У данных видов эремы обратноконусовидные, кубарчатые, на верхушке со скошенным диском, по краю которого имеется узкое окаймление – коронка 0,5 мм шир. Края коронки и диск эрема коротковолосистые, бока голые. Гинобазис сглаженно низкопирамидальный, к нему эремы прикрепляются вершиной перевернутого конуса, цикатрикс (место прикрепления эрема к гинобазису) округлый и расположен базально (рис. 2).

Напротив, у видов рода *Mertensia* эремы тетраэдрические или дорсивентрально сжатые, с выпуклой килеватой или, реже, прямой овальной спинкой, со сходящимися на брюшной стороне боками в виде острого или сглаженного брюшного кия, неопушенные. Цикатрикс супрабазальный, гинобазис низкопирамидальный (Nikiforova, 2008a).

Род *Stephanocaryum* описан М.Г. Поповым (Роров, 1951) и включал единственный вид – *S. olgae* (В. Fedtsch.) Роров, который ранее был обнаружен Б.А. Федченко с Тянь-Шаня под названием *Trigonotis olgae* В. Fedtsch. в составе монотипной секции *Antiphyllum* В. Fedtsch. рода *Trigonotis* Stev. (Fedtschenko, 1903). Основанием

для его описания послужила особая комбинация признаков цветка и эремов у *T. olgae*. Как у всех видов рода *Trigonotis*, у него брахиморфный венчик, но признаки эремов существенно отличают его от других видов рода *Trigonotis* (рис. 2). У *S. olgae* эремы обратноконусовидные, а у видов восточноазиатского рода *Trigonotis* эремы тетраэдрические, бока сходящиеся и образующие ножку, с помощью которой они прикрепляются к низкопирамидальному гинобазису (Nikiforova, 2006a).

В настоящее время род *Stephanocaryum* представлен двумя близкородственными видами – *S. olgae* и *S. popovii* Kamelin. *Stephanocaryum popovii* описан позднее – Р.В. Камелиным (Kamelin, 1974) из Восточной Ферганы (Киргизия), и от близкого *S. olgae* отличается габитусом, характером опушения чашечки, более крупными листьями и наличием всех четырёх нормально развитых эремов. Как отмечает Р.В. Камелин, ареалы обоих видов разобщены. *Stephanocaryum olgae* известен из высокогорий Западного Тянь-Шаня (в бассейнах рек Аксу, Джабаглы, Чирчика, Чаткала и Ангрена), а *S. popovii* встречается в кленовых лесах Восточной Ферганы, и облик его вполне соответствует лесному растению. Оба вида имеют брахиморфный венчик, 7–8 мм диам., с короткой трубкой и колесовидным отгибом, столбик короткий и спрятан в трубке венчика, пыльники на очень коротких нитях и расположены ниже сводиков.

Таким образом, в семействе Boraginaceae имеются три вида: *M. dschagastanica*, *S. olgae* и *S. popovii* со сходной морфологией эремов, но различными признаками цветка, а именно: у первого вида цветки крупные, мезоморфного

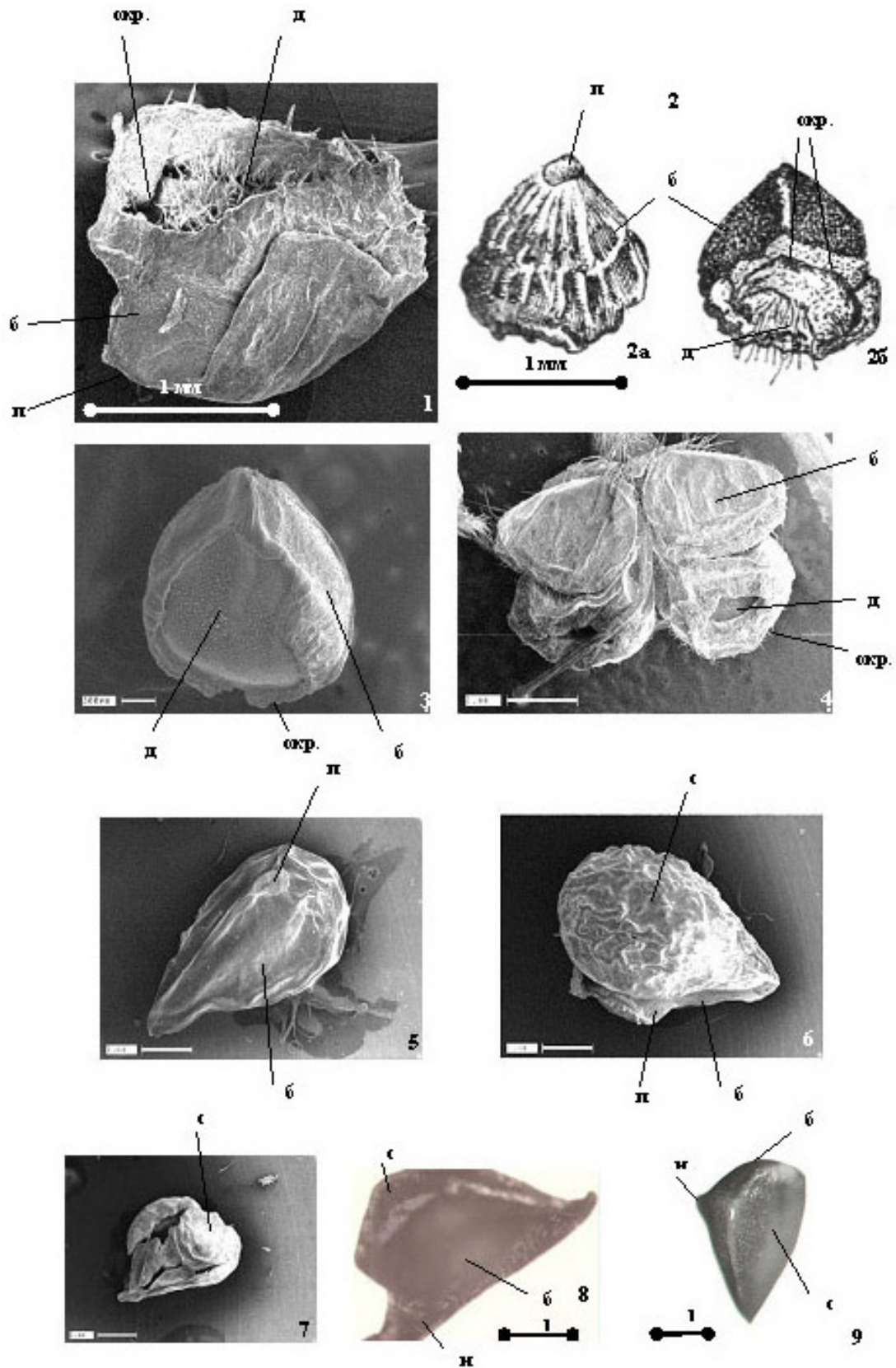


Рис. 2. Форма эремов: 1, 2 – *Mertensia dschagastanica* (2а – вид эрема снизу вверх; 2б – вид со стороны диска); 3 – *Stephanocaryum olgae*; 4 – *S. popovii*; 5 – *Mertensia simplicissima* Ledeb.; 6 – *M. sibirica* (L.) G. Don fil.; 7 – *M. tarbagataica* B. Fedtsch.; 8 – *Trigonotis radicans* (Turcz.) Stev.; 9 – *T. myosotidea* Maxim. Масштабная линейка – 1, 2, 4, 8, 9 – 1 мм; 3 – 300 мкм; 5–7 – 100 мкм. Условные обозначения: б – бока; д – диск; с – спинка; окр. – окрыление; н – ножка; п – площадка прикрепления. Примеч.: фотография № 2 отсканирована из работы М.Г. Попова (Поров, 1953с); фотографии 3, 4 любезно предоставлены С.В. Овчинниковой и опубликованы в работе (Ovczinnikova, 2007a).

(мертензиевого) типа, в рыхлых зонтиковидных завитках; у остальных – более мелкие, брахиморфного (тригонотисового) типа, в рыхлых облиственных кистях. В семействе Boraginaceae они относятся не только к разным родам, но и к разным трибам: *M. dschagastanica* в составе рода *Mertensia* – к трибе *Trigonotideae* Riedl, а *S. olgae* и *S. popovii* – к трибе *Eritrchieae* (Ovczinnikova, 2007b; Popov, 1953b).

В данном случае возникает вопрос: являются ли признаки цветка или плода определяющими для выявления степени родства таксона и установления принадлежности вида к роду? В таксономии семейства Boraginaceae этот вопрос наиболее отчетливо и остро впервые поставил М.Г. Попов (Popov, 1983). Он показал, что традиция выделения родов по признакам венчика уходит к временам Д. Турнефора (Tournefort, 1694), а позднее – К. Линнея (Linnaei, 1753), которые устанавливали свои роды по признакам цветка. Понимание ценности признаков плода для систематики семейства Boraginaceae формировалось постепенно. Многие линнеевские роды оказались слишком гетерогенными и быстро распались, когда стали учитывать признаки плодов. Подвергая сомнению приоритетность признаков цветка для классификации семейства Boraginaceae («гипноз цветка»), М.Г. Попов процитировал письмо Alphonse de Candolle к отцу, A. P. de Candolle, инициатору мировой сводки «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis»: «... Напротив, я легко относил роды или к литоспермовым [триба], или к циноглоссовым [триба] по прикреплению орешков [эремов], что подтверждалось и обликом родов» (Popov, 1983, p. 367). Однако, обнаружив сходство эремов *M. dschagastanica* и *S. olgae*, М.Г. Попов сам оказался под влиянием «гипноза цветка», определив эти таксоны в разные роды.

Доказательством приоритетности признаков плодов для таксономии семейства Boraginaceae по сравнению с признаками цветка служит заключение, к которому мы пришли, изучая фенотипическую структуру ряда родов семейства. Нами выявлено, что признаки венчика проявляют изменчивость даже в пределах одного рода (Nikiforova, 2006b, 2013). Например, большая часть видов рода *Mertensia* имеет мезоморфный венчик, а три североамериканских вида родства *M. alpina* (Torr.) G. Don fil. – брахиморфный венчик. В роде *Anchusa* L. виды большинства секций имеют мезоморфный венчик, а секции *Cynoglottis* Gusul. – брахиморфный (Popov,

1953a), что послужило неоправданным основанием признания авторами (Vural, Tan, 1983) этой секции за самостоятельный род. Даже в роде *Myosotis* L. проявляется тенденция к длинотрубчатости венчика у видов подсекции *Decumbentes* O.D. Nikif. секции *Sylvaticae* (Popov ex Riedl) Tzvel. (Nikiforova, 2001).

Аргументами в пользу доказательства родства трех видов – *M. dschagastanica*, *S. olgae* и *S. popovii* служат признаки пыльцевых зерен (п. з.), сходное опушение чашечки и вегетативных органов (немаловажный таксономический признак в семействе Boraginaceae!), а также их экология и ареал.

Значимость признаков п. з. для таксономии семейства Boraginaceae не оспаривается монографами (Avetisyan, 1956; Grau, Leins, 1968; Grau, Schwab, 1982; Nikiforova, 2002; Ovczinnikova, 2006b; Popova, Zemsikova, 1995; Zemsikova, Popova, 1991 и др.). Впервые морфологию п. з. *M. dschagastanica* и *S. olgae* под световым микроскопом изучила Е.М. Аветисян (Avetisyan, 1956), позднее сведения по морфологии п. з. *M. dschagastanica* были дополнены О.Д. Никифоровой (Nikiforova, 2008b). У *M. dschagastanica* п. з. коконообразные, 6-бороздно-3-оровые, с чередованием оровых и безоровых борозд и слабым сужением в области экватора. Ора округлая, выпуклая с экваториальным расположением. Поверхность экины на полюсах сетчато-шиповатая, по экватору редкошиповатая.

У *S. olgae* п. з. также коконообразные, 6-бороздно-3-оровые, с сужением в области экватора и экваториально расположенной орой. Отличаются они только размерами: у *M. dschagastanica* п. з. более крупные (п. о. – 12,0–13,5 мкм, э. д. – 6,3), у *S. olgae* – (п. о. – 8,4 мкм, э. д. – 5,6 мкм) соответственно (Avetisyan, 1956).

У *M. dschagastanica*, *S. olgae* и *S. popovii* чашечка опушена полуоттопыренными щетинистыми волосками и почти до основания разделена на остротреугольные доли. Черешки листьев и листья опушены полуприжатymi и отстоящими щетинистыми волосками.

Предположение о близких связях трех видов дополняют сведения об их распространении и экологии. *Mertensia dschagastanica*, *S. olgae* и *S. popovii* произрастают только в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Ареал *M. dschagastanica* значительно шире по сравнению с *S. olgae* и *S. popovii*. Он обычен на Памиро-Алае, реже встречается в западной части Тянь-Шаня, восточнее отмечен на Северном Тянь-Шане – хр. Кетмень в Республике Казахстан (Kudabaeva, 1979), самым

восточным форпостом вида, изолированным от основного ареала, является его классическое местонахождение – Джагастай, Кульджа (Синьцзян, Китай), расположенный на границе с Казахстаном. Ареал *S. olgae* и *S. popovii* занимает более восточную позицию по отношению к ареалу *M. dschagastanica*: на северо-востоке он ограничен Таласским и Чаткальским хребтами Северного Тянь-Шаня (Киргизия), на западе – Ташкентской областью (Узбекистан), а на юго-западе – Восточной Ферганой (Киргизия). В отличие от них, распространение крайне западных азиатских бореальных видов рода *Mertensia*, в частности, высокогорного и габитуально сходного вида *M. tarbagataica* В. Fedtsch. ограничено западной частью Алтайской горной страны и за ее пределами не встречается.

Mertensia dschagastanica произрастает в поясе криофитной растительности на выс. 3000–4000 м над ур. м., на каменистых влажных склонах, под скалами (Czukavina, 1984), в горных системах Тянь-Шаня и Памиро-Алая (хребты: Зеравшанский, Гиссарский, Дарвазский, Алайский), в Сурхан-Дарьинская области Узбекистана (Бухара). *S. olgae* растет на Тянь-Шане в трещинах известняковых скал альпийского и субальпийского поясов, а *S. popovii* – в среднем горном поясе, на щебнистых склонах древесно-кустарникового пояса, в кленовых лесах Ферганского хребта (Зап. Тянь-Шань).

Перечисленные выше аргументы дают основание признать родство трех видов – *M. dschagastanica*, *S. olgae* и *S. popovii* и, соответственно, принадлежность этих видов к одному роду. Приоритетное название в ранге рода остается за *Stephanocaryum*, так как более раннее родовое название *Mertensianthe*, также данное М.Г. Поповым (Zakirov, 1941), является *nomen nudum*. Для *M. dschagastanica* предлагаем новую комбинацию ***Stephanocaryum dschagasticum*** (Regel) O.D. Nikif., **comb. nov.** (*Mertensia dschagastanica* Regel, 1880, Acta Horti Petrop. 6(2): 340).

Выявление родственных отношений рода *Stephanocaryum* и его положения в системе семейства Boraginaceae является нелегкой задачей. Род *Stephanocaryum* М.Г. Попов (Popov, 1951, 1953b) определил в трибу *Eritrchieae* Benth. et Hook. fil., аргументируя это решение сходством формы эремов с некоторыми видами рода *Eritrichium* Schrad. Однако роды трибы *Eritrchieae* имеют либо высокий, узкоконический или шиловидный гинобазис (подтриба *Echinosperrinae* Ovczinnikova) или длинно-, коротко-пирамидаль-

ный гинобазис (подтриба *Eritrchieae*), но при этом эремы у большинства видов дорсивентрально сжатые, с 1–3 рядами якорных шипов, а если кубарчатые, то по краю усажены одним рядом шипов с заметной или малозаметной якорной головкой (Ovczinnikova, 2005, 2007a). Наличие на поверхности эремов шипов с якорной головкой – один из важнейших таксономических признаков трибы *Eritrchieae*. Однако у *M. dschagastanica*, *S. olgae* и *S. popovii* на поверхности эремов шипы отсутствуют, а сверху, на диске, имеются мягкие короткие волоски. В семействе *Boraginaceae* наличие тонких и длинных волосков на поверхности эремов характерно для части видов рода *Trigonotis* (Nikiforova, 2006a).

С родами трибы *Trigonotideae* род *Stephanocaryum* объединяет низкопирамидальный гинобазис, 6-бороздно-3-оровые, с экваториальным расположением ор п. з., морфология эремов, которая сходна с некоторыми видами рода *Trigonotis*. Их разнообразие велико в Юго-Западном Китае, Гималаях и Малайзии (Banerjee, 1966; Ge-Ling et al., 1995; Riedl, 1997), при этом именно в данных районах встречаются виды с обратноконической формой эремов, прикрепленных к низкопирамидальному гинобазису вершиной перевернутого конуса, как у видов рода *Stephanocaryum*, но без коронки и опушения (Quan, Shuqin, 1999).

У родов трибы *Eritrchieae* п. з. также 6-бороздно-3-оровые с чередованием оровых и безоровых борозд, но они существенно отличаются числом ор и их расположением: они обычно расположены по три по обеим сторонам экватора или одна в одной, а две остальные в другой половине зерна (Avetisyan, 1956; Ovczinnikova, 2006b).

Таким образом, изложенные факты дают основание признать родство рода *Stephanocaryum* с родами трибы *Trigonotideae*, а не трибы *Eritrchieae*. Наличие в роде *Stephanocaryum* видов с разной формой цветка (брахиморфной и мезоморфной), но единой структурой плодов указывает на его гибридное происхождение.

По всей вероятности, его предковыми формами были древние (палеогеновые) структуры родов *Trigonotis* и *Mertensia*, т. е. родов с североамериканскими и восточноазиатскими корнями. Дивергенция рода *Stephanocaryum* продолжалась до позднего палеогена, в результате которой сформировались две эволюционные линии с брахиморфной и мезоморфной структурой венчика. К настоящему времени от многовидо-

вой североазиатской линии рода *Stephanocaryum* сохранились только три вида – *S. olgae*, *S. popovii* и *S. dschagastanica*, свидетельствующие о древней гибридизации палеогеновых родов. Согласно флорогенетическим построениям М.Г. Попова (Поров, 1983), отражающим в наиболее полной мере филогению семейства Boraginaceae и его основных подразделений, виды рода *Stephanocaryum* являются реликтами ранней третичной эпохи, сохранившиеся на островах Древнего Средиземья, которыми ныне являются горы Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

ЛИТЕРАТУРА

- Avetisyan E.M.** Morfologia microspor Boraginaceae [Pollen morphology of Boraginaceae] // Trudy Bot. Inst. Acad. Nauk ArmSSR, 1956. – Vol. 10. – P. 7–65 [in Russian]. (**Аветисян Е.М.** Морфология микроспор бурчаниковых // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1956. – Т. 10. – С. 7–65).
- Banerjee S.P.** A Taxonomic revision of Indian *Trigonotis* Stev. (Boraginaceae) // Bull. Bot. Surv. India, 1966. – Vol. 8. № 3–4. – P. 319–327.
- Czukavina A.P.** Fam. Boraginaceae // Flora of Tajikistan. – Leningrad: Nauka, 1984. – Vol. 7. – P. 371–506 [in Russian]. (**Чукавина А.П.** Сем. Boraginaceae // Флора Таджикистана. – Л.: Наука, 1984. – Т. 7. – С. 371–506).
- Fedtschenko B.** Über die Elemente der Flora des West Tian-Schan // Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1903. – Bd. 21. Hf. 6. – S. 323–326.
- Grau J., Leins P.** Pollenkorntypen und Sektionsgliederung der Gattung *Myosotis* // Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1968. – Bd. 81. Hf. 3–4. – S. 107–115.
- Grau J., Schwab A.** Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis* // Mitt. Bot. Staatssam. München, 1982. – Bd. 18. – S. 9–58.
- Ge-Ling Z., Riedl H., Kamelin R.** Boraginaceae // Flora of China: Gentianaceae through Boraginaceae. – Beijing, 1995. – Vol. 16. – P. 329–427.
- Kamelin R.V.** Vtoroy vid roda *Stephanocaryum* M. Pop. [The second species of the genus *Stephanocaryum* M. Pop.] // Bot. Mat. Herb. Inst. Bot. Akad. Nauk UzSSR. – Tashkent, 1974. – Vol. 19. – P. 11 [in Russian]. (**Камелин Р.В.** Второй вид рода *Stephanocaryum* M. Pop. // Бот. мат. Герб. ин-та бот. АН УзССР. – Ташкент, 1974. – Вып. 19. – С. 11).
- Kudabaeva G.M.** De invento primo Mertensiae in montibus Tian-Schan notula // Bot. Mat. Herb. Inst. Bot. Akad. Nauk KazSSR, 1979. – Vol. 11. – P. 63–64 [in Russian]. (**Кудабеева Г.М.** Первая находка мертензии на Тянь-Шане // Бот. мат. Герб. ин-та бот. АН КазССР, 1979. – Вып. 11. – С. 63–64).
- Linnaeus C.** Species Plantarum. – Vol. 1. – Holmiae, 1753. – 1200 p.
- Nikiforova O.D.** System of the genus *Myosotis* (Boraginaceae) // Bot. Zhurn., 2001. – Vol. 86, Nr. 12. – P. 77–86 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Система рода *Myosotis* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 12. – С. 77–86).
- Nikiforova O.D.** Palinomorphological study of the genus *Myosotis* and some related genera (Boraginaceae) // Bot. Zhurn., 2002. – Vol. 87, Nr. 3. – P. 44–53; 172–175 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (Boraginaceae) и некоторых родственных ему родов // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 3. – С. 44–53; 172–175).
- Nikiforova O.D.** Ultrasculptural features of erem surface in the representatives of the genera *Myosotis*, *Trigonotis*, and *Trigonocaryum* (Boraginaceae) // Bot. Zhurn., 2006a. – Vol. 91, Nr. 9. – P. 1389–1393 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Особенности ультракультуры поверхности эремов у представителей родов *Myosotis*, *Trigonotis* и *Trigonocaryum* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2006а. – Т. 91, № 9. – С. 1389–1393).
- Nikiforova O.D.** Some peculiarities of the variability of the morphological structure at related species in the genus *Mertensia* Roth (Boraginaceae Juss.) // Problems of botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of 5th International Scientific-Practical Conference (Barnaul, 21–23 November 2006). – Barnaul: Azbuka, 2006b. – P. 169–172 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Особенности изменчивости морфологической структуры у близкородственных видов рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae Juss.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы V междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 21–23 ноября 2006 г.). – Барнаул: АзБука, 2006б. – С. 169–172).
- Nikiforova O.D.** Morphology and structure of erem surface of the genus *Mertensia* species (Boraginaceae) // Bot. Zhurn., 2008a. – Vol. 93, Nr. 11. – P. 1749–1759 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Морфология и структура поверхности эремов видов рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Бот., журн., 2008а. – Т. 93, № 11. – С. 1749–1759).
- Nikiforova O.D.** Morphology of pollen grains of some genera of the tribes *Trigonotideae* and *Myosotideae* (Boraginaceae) // Flora of Asian Russia, 2008b. – Nr. 1. – P. 37–51 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Морфология пыльцевых зерен некоторых родов из триб *Trigonotideae* и *Myosotideae* (Boraginaceae) // Раст. мир Азиатской России, 2008б. – № 1. – С. 37–51).
- Nikiforova O.D.** Znachenie priznakov plodov dlja vyjavleniya stepeni rodstva nekotorych kriticheskikh taksonov triby *Trigonotideae* (Boraginaceae) vyschych rasteny [Significance of the fruit characters for discovery of degree of

relationship of some critical taxa of the tribe *Trigonotideae* (Boraginaceae)] // Karpologia i reprodukciwnaj biologija vysch. rast.: Mat. confer. mem. A.P. Melikjana. – Moskow, 2011. – P. 146–149 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Значение признаков плодов для выявления степени родства некоторых критических таксонов трибы *Trigonotideae* (Boraginaceae) высших растений // Карпология и репродуктивная биология высш. растений: Материалы конф., посвящ. памяти проф. А.П. Меликяна. – М., 2011. – С. 146–149).

Nikiforova O.D. Rodstvennyye svyazi i osobennosti klassifikatsii aziatskikh i amerikanskikh vidov roda *Mertensia* (Boraginaceae) [Relations and some peculiarities of classification of Asian and American species of the genus *Mertensia* (Boraginaceae)] [in Russian]. // Nauchnye osnovy ochrany i ispolzovania rast. pokrova Wolzskogo bass.: Trudy XIII s'ezda Russkogo botanicheskogo obchestva i conf. (Tolajty, 16–22 September, 2013). – Vol. 2. – Tolyatti: Kassandra, 2013. – P. 48–50 [in Russian]. (**Никифорова О.Д.** Родственные связи и особенности классификации азиатских и американских видов рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Научные основы охраны и использования раст. покрова Волжского бассейна: Тр. XIII съезда Русского ботанического общества и конф. (Тольяти, 16–22 сентября 2013). – Т. 2. – Тольяти: Кассандра, 2013. – С. 48–50).

Ovczinnikova S.V. The system of the subtribe *Echinosperminae* (tribe *Eritrichieae*, Boraginaceae) // Bot. Zhurn., 2005. – Vol. 90, Nr. 8. – P. 1153–1172 [in Russian]. **Овчинникова С.В.** Система подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae*, Boraginaceae) // Бот. журн., 2005. – Т. 90, № 8. – С. 1153–1172.

Ovczinnikova S.V. The palynomorphology of the representatives of the tribe *Eritrichieae* (Boraginaceae) // Problems of botany of South Siberia and Mongolia. – Proceedings of 5th International Scientific-Practical Conference (Barnaul, 21–23 November 2006). – Barnaul: Azbuka, 2006. P. 173–180 [in Russian]. (**Овчинникова С.В.** Палиноморфология представителей трибы *Eritrichieae* (Boraginaceae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы V междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 21–23 ноября 2006 г.). Барнаул: АзБука, 2006. – С. 173–180).

Ovczinnikova S.V. Ultrasculpture of fruits in some genera of the tribes *Eritrichieae* (subtribe *Eritrichinae*) and *Trigonotideae* of the tribes *Eritrichieae* // Bot. Zhurn., 2007a. – Vol. 92, Nr. 2. – P. 228–240 [in Russian]. (**Овчинникова С.В.** Ультраскульптура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichinae*) и *Trigonotideae* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2007a. – Т. 92, № 2. – С. 228–240).

Ovczinnikova S.V. The system of the tribe *Eritrichieae* (Boraginaceae) // Bot. Zhurn., 2007b. – Vol. 92, Nr. 5. – P. 751–759 [in Russian]. (**Овчинникова С.В.** Система трибы *Eritrichieae* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2007б. – Т. 92, № 5. – С. 751–759).

Popov M.G. Dva novich roda iz sem. Boraginaceae Sredney Azii // Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk SSSR, 1951. – Vol. 14. – P. 336–342 [in Russian]. (**Попов М.Г.** Два новых рода из сем. бурачниковых Средней Азии // Бот. мат. (Ленинград), 1951. – Т. 14. – С. 336–342).

Popov M.G. *Mertensia* Roth // Flora of USSR. – Moscow & Leningrad, 1953a. – Vol. 19. – P. 238–258 [in Russian]. (**Попов М.Г.** Род *Mertensia* Roth // Флора СССР. – М.; Л., 1953a. – Т. 19. – С. 238–258).

Popov M.G. *Eritrichium* Schrad. // Flora of USSR. – Moscow & Leningrad, 1953b. Vol. 19. – P. 482–521 [in Russian]. (**Попов М.Г.** Род *Eritrichium* Schrad. // Флора СССР. – М.; Л., 1953б. – Т. 19. – С. 482–521).

Popov M.G. De generis *Mertensiae* Roth (Boraginaceae) systemate et evolutione comparatis speciebus americanis et asiaticis adnotationes // Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk SSSR, 1953c. – Vol. 15. – P. 248–266 [in Russian]. (**Попов М.Г.** О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae) на основании сравнения американских и азиатских видов // Бот. мат. (Ленинград). – М.; Л., 1953в. – Т. 15. – С. 248–266).

Popov M.G. Filogenia, florogenetica, florografia, systematica. Izbrannye trudi v 2-ch cz. Cz. 2. Kiev: Naukova dumka, 1983. – 477 p. [in Russian]. (**Попов М.Г.** Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избр. тр. в 2-х ч. Ч. 2. – Киев: Наукова думка, 1983. – 477 с.).

Popova T.N., Zemskova E.A. Palinomorphology study of some species of Boraginaceae (subfamily *Boraginoideae*) // Bot. Zhurn., 1995. – Vol. 80, Nr. 10. – P. 1–14 [in Russian]. (**Попова Т.Н., Земскова Е.А.** Палиноморфологическое изучение некоторых видов семейства Boraginaceae (подсемейства *Boraginoideae*) // Бот. журн., 1995. – Т. 80, № 10. – С. 1–14).

Quan X., Shuqin C. Boraginaceae // Flora of China. Illustrations. Beijing, 1999. – Vol. 16. – P. 319–321.

Riedl H. *Trigonotis* Stev. // Flora Malesiana. – Vol. 13. Ser. 1. – 1997. – P. 127–140.

Tournefort J.P. Elemens de botanique ou methode pour connoitre les plantes. – Vol. 1. – Paris, 1694. – 902 p.

Vural M., Tan Kit. New taxa and records from Turkey // Notes of the Royal Bot. Gard. Edinb., 1983. – Vol. 41, Nr. 1. – P. 65–76.

Zakirov K.Z. Materialy k flore Zeravshana. Fam. Boraginaceae // Trud. Uzb. Gos. Univ., 1941. – Nov. Ser., № 28. Biologia, vyp. 15. – 26 p. [in Russian]. (**Закиров К.З.** Материалы к флоре Зеравшана. Сем. Бурачниковые // Тр. Узб. гос. унив., 1941. – Нов. сер., № 28. Биология, вып. 15. – 26 с.).

Zemskova E.A., Popova T.N. The palynomorphological investigation of the genus *Onosma* (Boraginaceae) // Bot. Zhurn., 1991. – Vol. 76, Nr. 9. – P. 1279–1291 [in Russian]. (**Земскова Е.А., Попова Т.Н.** Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (Boraginaceae) // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 9. – С. 1279–1291).