

## POTENTILLA L. В ПРИБАЛТИКЕ

### ПЫЛЬЦЕВЫЕ ЗЕРНА И СЕМЕНА

Изучение морфологии пыльцевых зерен с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) решает многие проблемы по выяснению внутривидовой систематики некоторых родов, например, *Aegitalis*, *Trillium*, *Cicer*, *Ephedra*, *Salvia*, *Paeonia*, *Paris*, *Rubus* и др. (Brisson, Peterson, 1976; Weber-El Ghobary, 1985; Lamba, Gupta, 1981 и др.).

Целью данной работы было изучение морфологии семян и пыльцевых зерен прибалтийских видов рода *Potentilla* L. и близких ему родов из семейства *Rosaceae* для выяснения важности некоторых генеративных признаков в систематике рода.

### Материал и методика

С помощью СЭМ изучали пыльцу и семена гербарного материала всех прибалтийских видов лапчаток *Potentilla* L. (21 вид из 4 подродов). Изучали 5—8 экземпляров, из редких видов — в зависимости от количества доступного материала (Лехт, 1987; 1988).

От каждого экземпляра брали 3 зрелых пыльника и 3—5 зрелых семян. Пыльники приклеивали с помощью двухсторонней липкой ленты на столики и разбивали иглой. Семена приклеивали клеем ПВА или липкой лентой. Препараты покрывали тонким слоем золота (методом напыления) и просматривали с помощью СЭМ TESLA BS 300 в лаборатории электронной микроскопии Таллиннского политехнического института и TESLA BS 301 в Институте зоологии и ботаники АН ЭССР.

### Результаты

#### Пыльцевые зерна

Все изученные прибалтийские лапчатки имеют изополярные трехбороздные пыльцевые зерна продолговато-эллипсоидальной, иногда немного округленной формы. Размеры пыльцевых зерен в одном пыльнике иногда сильно варьируют (рис. 1), довольно часто встречаются деформированные зерна (рис. 2), что зависит, вероятно, от степени их зрелости.

Размеры пыльцевых зерен прибалтийских лапчаток варьируют в следующих пределах: полярная ось от (18)20 до 35(40) мкм, экваториальный диаметр от (10)12 до 18(20) мкм. Маленьких зерен меньше, чем больших. Длина полярной оси пыльцевых зерен одного вида варьирует в основном в пределах 10 мкм и экваториальный диаметр в пределах 5 мкм (таблица).

По шкале Г. Эрдтмана (Erdtman, 1945), где группы размеров пыльцевых зерен установлены с учетом длины полярной оси, пыльцевые зерна *Potentilla* относятся к группе средних (от 25 до 50 мкм).

Орнаментация экзины пыльцевых зерен у всех видов рода *Potentilla* струйчатая (рис. 3—13). Скульптурные элементы длинные, расположены более или менее меридионально и параллельно; иногда соединяются анастомозами или запутаны между собой. Варьирует их высота и ширина — на фотографиях это хорошо видно по четко или слабо выра-

Пределы варьирования размеров пыльцевых зерен прибалтийских лапчаток  
*Potentilla* L.

Observed range of dimensions of pollen grains  
of the Baltic cinquefoils *Potentilla* L.

Вид Species	Число измеренных зерен Number of measured grains	Длина полярной оси, мкм Length of the polar axis	Длина экваториального диаметра, мкм Length of the equatorial axis
<i>P. norvegica</i>	20	40,7 — 23,9	12,4 — 19,6
<i>P. erecta</i>	20	33,5 — 26,7	13,7 — 17,6
<i>P. argentea</i>	20	20,8 — 31,5	9,8 — 15,6
<i>P. crantzii</i>	10	22,4 — 31,6	12,6 — 18,1
<i>P. tabernaemontani</i>	15	23,8 — 35,7	12,1 — 18,3
<i>P. arenaria</i>	15	24,3 — 30,9	13,6 — 18,9
<i>P. subarenaria</i>	26	27,2 — 36,0	13,3 — 17,9
<i>P. goldbachii</i>	10	25,4 — 38	13,9 — 19,8
<i>P. anserina</i>	11	26,2 — 31,1	13,9 — 16,2
<i>P. reptans</i>	11	25,3 — 34,4	13,2 — 15,3
<i>P. fruticosa</i>	10	23 — 28,5	11,8 — 16,8
<i>P. bifurca</i>	7	20,5 — 32,7	13,6 — 17,3
<i>P. canescens</i>	6	20,9 — 28	15,2 — 18,4
<i>P. leucopolitana</i>	9	17,9 — 34,6	14,5 — 17,3

женному рисунку экзины. Экзина, по нашим данным, неперфорированная. Орнаментация пыльцевых зерен слабее всего выражена у *P. subarenaria* Borb. и *P. silesiaca* Uecht. Частота струек у разных зерен различается очень мало.

Для сравнения были просмотрены также пыльцевые зерна некоторых представителей близких к *Potentilla* родов из подсемейств *Rosoideae*. Рисунок пыльцевых зерен *Geum* L., *Fragaria* L. и *Comarum* L. в основном такой же, как у лапчаток — струйчатый, неперфорированный, пыльцевые зерна продолговато-эллипсоидальные, трехбороздные (рис. 14—16).

Поверхность пыльцевых зерен у остальных наблюдаемых родов существенно отличается (рис. 17—23). Экзина *Rubus* L. шиповатая, перфорированная, у *Alchemilla* L. — покрыта рядами нежных невысоких бугорков, у *Filipendula* Adans. бугорки крупнее и расположены рассеянно. Скульптура микроспор *Rosa* L. состоит из извилистых густо расположенных штрихов, межштриховая экзина перфорированная. Орнаментация *Agrimonia* L. напоминает скульптуру *Rosa*, но не имеет перфорации. Пыльцевые зерна всех названных родов трехбороздные, а *Sanguisorba* L. — шестибороздные, со слабовыраженным гранулярным рисунком. Зерна *Poterium* L. без четких борозд, с тремя выступами, поверхность мелкозернистая.

За исключением *Filipendula*, все изученные пыльцевые зерна подсемейства *Rosoideae* можно отнести к группе средних по Г. Эрдтману. Пыльцевые зерна *Filipendula* самые маленькие в подсемействе *Rosoideae* и принадлежат к группе мелких (10—25 мкм).

#### Семена

Строение поверхности семян в роде *Potentilla* различается больше, чем строение поверхности пыльцевых зерен.

Семена яйцевидные или продолговато-яйцевидные, не совсем регулярной формы, коричневые, бугристые, морщинистые.

Рисунок поверхности семян нами исследовался на трех уровнях. При

маленьких увеличений (200×) распознаваемый рисунок формируется из широких, довольно плоских штрихов, покрывающих спинную сторону семени. На спинке штриха обычно образуется невысокий гребень. Вся поверхность сетчатая. На этом уровне виды не различить между собой (рис. 24—26).

При средних увеличениях (1000—2000×) становится хорошо заметной сетчатая структура, рисунок у разных подродов разный.

У *P. argentea* L., *P. impolita* Wahl., *P. canescens* Bess., *P. intermedia* L., *P. norvegica* L. и других видов из подрода *Hypargyrium* Fourg. границы клеток нечеткие, петли образуются из-за углубления центра и выступающих краев клеток. При больших увеличениях (6000×) поверхность клеток гладкая (рис. 27—29).

У *P. tabernaemontani* Asch., *P. crantzii* (Crantz) Beck, *P. arenaria* Vogb., *P. subarenaria*, *P. erecta* (L.) Hampe, *P. reptans* L. (подрод *Dynamidium* Fourg.) сетчатый рисунок образуется из ясно выраженных межклеточных линий. Центральная часть клетки обычно не углубляется (рис. 30—32). При больших увеличениях поверхность клеток гладкая.

У *P. anserina* L. сетчатость формируется тоже из межклеточных линий, но поверхность эпидермиса слегка морщинистая и напоминает пергамент. Центральные части клеток не углублены, но по краям эпидермис немного возвышен (рис. 33).

У всех этих видов семена без волосков. Длинными прямыми волосками покрыты семена *P. fruticosa* L. (рис. 34).

Отличаются и размеры семян: самые мелкие в подроде *Hypargyrium* (средняя длина *P. argentea* 0,85 мм; *P. heidenreichii* 0,99 мм; *P. norvegica* 0,9 мм). У видов из подрода *Dynamidium* (*P. subarenaria* 1,68 мм; *P. erecta* 1,6 мм; *P. reptans* 1,3 мм) семена крупнее, у *P. anserina*, единственного прибалтийского представителя подрода *Chenopotentilla* — самые крупные (длиной от 1,8 до 2,2 мм). Измеряли в среднем 50 семян.

### Обсуждение

Трехбороздные зерна, т. е. зерна с тремя меридиональными бороздами, по-видимому, являются основным типом, характерным для двудольных. Этот тип не известен для других семенных растений. Трехбороздный тип считают примитивным, в процессе эволюции из него по одной линии образовались многобороздный и безбороздный типы. В пределах другой линии зерна с единственной дистальной бороздой по отношению к положению споры в тетраде привели к образованию проксимального однобороздного, двухбороздного, многобороздного и безбороздного типов. Форма и величина пыльцевых зерен, видимо, практического значения при классификации не имеют, хотя очень крупные или очень мелкие пыльцевые зерна характеризуют некоторые таксоны (Имс, 1964).

Скульптурирование экзины, несомненно, связано со способом опыления. У энтомофильных растений зерна скульптурированные, у анемофильных — нет. Энтомофилию считают примитивным способом опыления (Фегри, Пэйл, 1982).

Среди изученных нами пыльцевых зерен видов подсемейства *Rosoidae* только *Sanguisorba officinalis* L. и *Poterium sanguisorba* L. оказались малоскульптурированными (первая из них шестибороздная, вторая — с неясными бороздами). Это единственные анемофильные виды среди изученных. По теории А. Имса (1964) и К. Фегри и Л. ван дер Пэйла (1982), они, по всей вероятности, более развиты среди изученных.

Известно, что строение генеративных органов растений консервативнее, чем вегетативных. В семействе *Rosaceae* большинство родов по строению цветка очень похожи, варьируют в основном размеры цветка и цвет лепестков.

В цветке гинецей имеет более консервативную структуру, чем наружные части цветка. Наиболее изменчивой частью гинецея считают рыльце, служащее органом восприятия пыльцевых зерен. Известно, что поверхность рыльца и ткани столбика проявляют избирательность в отношении прорастания пыльцевого зерна и роста пыльцевой трубки (Фегри, ван дер Пейл, 1982).

В роде *Potentilla* многообразной частью в цветке является гинецей, хотя К. Фегри и Л. ван дер Пейл (1982) считают его самой консервативной частью цветка. Т. Вольф разделил род *Potentilla* на подроды в основном по форме и месту отхождения столбика от завязи (Wolf, 1908). По тем же принципам составлял свою систему лапчаток СССР С. В. Юзепчук (1941). Он разделил род *Potentilla* на 7 подродов. Прибалтийские лапчатки принадлежат к четырем из них. Эта система с некоторыми изменениями используется и сейчас.

В отличие от системы Т. Вольфа, С. В. Юзепчук относит *P. fruticosa* (*Dasiphora fruticosa*) в самостоятельный род *Dasiphora*, а *P. palustris* (*Comarum palustre*) — в род *Comarum*. П. В. Бал и другие (Ball и др., 1968) объединяют подроды *Hypargyrium*, *Dynamidium* и *Chenopotentilla* в подрод *Potentilla*, а *P. fruticosa* и *P. palustris* относят к самостоятельным подкладам рода *Potentilla*.

Важным диагностическим признаком является в этой системе форма и место отхождения столбика. В других родах семейства *Rosaceae* форма столбика такой диагностической важности не имеет (кроме рода *Geum*, где у всех прибалтийских видов форма столбика отличается).

Струйчатая орнаментация поверхности пыльцевых зерен у всех прибалтийских видов одинакова (рис. 23—33), существенных различий нет и в их размерах. Аналогична поверхность у пыльцевых зерен *Fragaria*, *Comarum* и *Geum*.

Хотя внешняя форма и место отхождения столбика в роде *Potentilla* довольно различные, эта разница не является препятствием при гибридизации — в роде много видов, которые возникли именно этим путем (среди прибалтийских видов *P. subarenaria*, *P. silesiaca* и др.). Так в подроде *Potentilla* (напоминаем, что он состоит из 3 подродов С. В. Юзепчука) встречается гибриды между большинством (3/4) видов этого подрода (Ball и др., 1986).

Экспериментально были получены гибриды при скрещивании *Potentilla* и *Fragaria*; *Comarum* и *Fragaria*. Жизнеспособные семена развивались после нескольких скрещиваний, но до взрослых растений выростали только гибриды *P. fruticosa* × *F. vesca*; *P. fruticosa* × *F. grandiflora*; *Comarum palustre* × *F. vesca* и *C. palustre* × *F. grandiflora*, которые все оказались стерильными (Ellis, 1962).

Этот эксперимент указывает на близость *Fragaria*, *Comarum* и *Potentilla*, а также на то, что преграда, которая могла бы препятствовать гибридизации, т.е. взаимодействию пыльцевой трубки со столбиком, внешний вид которого отличается в разных подкладах, не надежная. Это наводит на мысль, что различия в форме столбика не имеют таксономически столь важного значения, чтобы главным образом по этому признаку выделять подклады в роде *Potentilla*.

Оказывается, что поверхность семян в роде *Potentilla* не так однообразна, как поверхность пыльцевых зерен. Скульптура поверхности и размеры семян различаются у представителей разных подродов (рис. 24—34).

Опираясь на морфологию главных генеративных органов, гинецея и семян, можно утверждать, что подклады в роде *Potentilla* — естественные таксоны, хотя пыльцевые зерна у всех лапчаток одинаковые. Остается неясным, почему эволюция привела к внешнему разнообразию гинецея, в то время как пыльцевые зерна остались однообразными?

По строению пыльцевых зерен, гинецея и семян можно утверждать, что *Comarum palustre*, *Dasiphora fruticosa* и *Potentilla* sp. принадлежат к роду *Potentilla*, как и считают авторы «Флоры Европы». Но в пределах рода надо использовать систему подродов С. В. Юзепчука — подроды *Hypargyrium*, *Dynamidium* и *Chenopotentilla* нельзя соединять в один подрод.

Роды подсемейства *Rosoideae* соединены в 5 трибусов. К трибусу *Potentillae* принадлежат роды *Geum*, *Fragaria*, *Comarum*, *Potentilla* и *Rubus*. По строению генеративных органов, *Rubus* в этот трибус не входит — экина пыльцевых зерен не струйчатая, как у остальных, а шиповатая, перфорированная; семена не на поверхности гипантии, а в сочных костяниках. В другие трибусы *Rubus* тоже не входит. В трибусе *Ulmariæ* только один род — *Filipendula*. В трибусе *Sanguisorbæ* их больше — *Alchemilla*, *Agrimonia*, *Poterium* и *Sanguisorba*. По строению пыльцевых зерен (рис. 18, 21—23) этот трибус выглядит очень разнообразно, пыльцевые зерна очень разные. У трибуса сборный, а не естественный характер. О гетерогенности этого трибуса пишут М. М. Федорончук и В. Д. Савицкий (1987).

Признаки генеративных органов — пыльцевых зерен, семян и гинецея оказались таксономически полезными не на уровне вида, а в подразделениях выше вида. Исходя из морфологии семян, формы и места отхождения столбика можно утверждать, что к самостоятельным под родам рода *Potentilla* принадлежат *Comarum palustre* и *Dasiphora fruticosa*. Следует обратить внимание на то, что подроды *Hypargyrium*, *Dynamidium* и *Chenopotentilla* нельзя объединять в один подрод. По строению пыльцевых зерен видно, что роды *Fragaria*, *Potentilla*, и *Geum* близкие, а род *Rubus* отличается от них и заслуживает самостоятельного трибуса; строение пыльцевых зерен в трибусе *Sanguisorbæ* указывает на его сборный (не естественный) характер.

Автор выражает благодарность У. Каллаус, М. Рахи и Н. Кирьяновой за проведение анализов на СЭМ.

## ЛИТЕРАТУРА

- Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964.  
Лехт М. *Potentilla* L. в Прибалтике // Изв. АН ЭССР. Биол., 1987, 36, № 3, 220—226.  
Лехт М. *Potentilla* L. в Прибалтике. Эпидермис листа. // Изв. АН ЭССР. Биол., 1989, 38, № 1, 33—39.  
Федорончук М. М., Савицкий В. Д. Порівняльно-морфологічний аналіз родів родини *Rosaceae* Juss. флори України // Укр. ботан. ж., 1987, 44, 32—38.  
Фегри К., ван дер. Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982.  
Юзепчук С. В. *Rosoideae* // Флора СССР. М., 1941, 10.  
Ascherson, P., Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 6. Leipzig, 1900—1905.  
Ball, P. W., Pawlowski, B., Walters, S. M. *Potentilla* // Flora Europaea. 2. Cambridge, 1968. 36—47.  
Brisson, J. D., Peterson, R. L. A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat // Scanning Electron Microsc., 1976, 2, 477—495.  
Ellis, J. R. *Fragaria* — *Potentilla* intergeneric hybridization and evolution in *Fragaria* // Proc. Linn. Soc. Lond., 1962, 173, 99—106.  
Erdtman, G. Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L. with an addition on pollen — morphological terminology // Svensk Bot. Tidskr., 1945, 39, 187—191.  
Lamba, L. C., Gupta, V. SEM study of seed surface in *Argemone mexicana* L. and *Brassica campestris* L. var. *brown Toria* // Curr. Sci., 1981, 50, 737—740.  
Weber-El Ghobary, M. O. Dimorphic exine sculpturing in two distylous species of *Dyero-phytum* (*Plumbaginaceae*) // Plant Syst. Evol., 1986, 152, Nos 3—4, 267—276.  
Wolf, T. Monographie der Gattung *Potentilla* // Bibliographie der Botanik, hf. 71. Stuttgart, 1908.

## POTENTILLA L. BALTIKUMIS

## Tolmuterad ja seemned

Skaneeriiva elektronmikroskoobi abil uuriti 21 Baltikumi maranaliigi (*Potentilla* L.) ja neile lähedaste perekondade (alamsugukonnast *Rosoideae*) liikide tolmuterade ja seemnete pindu. Maranate tolmuterad on ühesugused — piklik-elliptilised, kolmevaolised, triibulise pinnaga. Samasugune on ka maranatega ühte triibusesse kuuluvate perekondade *Geum*, *Fragaria* ja *Comarum* esindajate tolm. Samasse triibusesse (*Potentillae*) on arvatud ka perekond *Rubus*, mille tolmuterade pinna ja viljade ehitus erineb ülejäänud perekondade omast niivõrd, et ta peaks kuuluma omaette triibusesse. Triibuse *Sanguisorbae* tolmuterade ehituse võrdlemine osutab sellele, et vaadeldud triibus pole loomulik, vaid kunstlik takson. *Alchemilla* liikide tolm on madalate näsadega, *Agrimonia* tolmuterade pinna mustrit moodustavad pööristesse ühinenud triibud, *Sanguisorba* tolmuterad on koguni kuuevaolised ja väga väikeste näsakestega, tolmuterad perekonnas *Poterium* on selgete vagudeta, kolme suurema kõbrukesega, väga peeneteralise pinnamuustriga.

Perekonnas *Potentilla* on alamperekonnad püstitatud põhiliselt emakakaelte ehituslike iseärasuste põhjal. Kuna tolmuterad on aga täiesti ühesuguse ehitusega, tekib küsimus, kas on õige emakakaela ehitust nii tähtsaks pida, et selle alusel alamperekonnad püstitada. Alamperekondadevaheliste «piiride» õigsust kinnitab aga ka seemnete ehitus: seemnepinna morfoloogia ja ka seemnete mõõtmised erinevad alamperekondade lõikes.

Kõigi vaadeldud generatiivsete tunnuste põhjal võib Baltikumi maranate näitel öelda, et alamperekonnad selles perekonnas on loomulikud taksonid. S. Juzepčuki süsteemi alamperekondi *Chenopotentilla*, *Hypargyrium* ja *Dynamidium* pole õige ühendada üheks alamperekonnaks, nagu tehakse «Euroopa flooras»; *Comarum palustre* ja *Dasiphora fruticosa* kuuluvad iseseisvate alamperekondadena perekond *Potentilla* koosseisu.

Malle LEHT

## POTENTILLA L. IN THE BALTIC REPUBLICS

## Pollen grains and seeds

Surfaces of pollen grains and seeds of 21 species of the Baltic cinquefoils and of some species from 9 closely related genera of the subfam. *Rosoideae* were studied using scanning electron microscope. The pollen of studied cinquefoils is monomorphic: their grains are isopolar, tricolpate, the exine is meridionally striped. The pollen grains of the genera *Geum*, *Fragaria* and *Comarum* which belong to the tribe *Potentillae* are very similar to the grains of *Potentilla*. The genus *Rubus* has also been included in the tribe *Potentillae*, but its pollen and fruits are so different from those of other genera that it should make up a tribe of its own. The heteromorphism of pollen grains in the tribe *Sanguisorbae* indicates that the tribe is not a natural taxon but a combined one: the pollen surface of *Alchemilla* is papillate, that of *Agrimonia* is covered with whittled stripes, that of *Sanguisorba* is slightly granulous and sixcolpate, and that of *Poterium* nearly noncolpate with stripes and rows of very small papillae.

Subgenera in the genus *Potentilla* are mostly based on the structure of styles. As pollen grains are monomorphic, a question arises whether the differences in the form and the position of the style are taxonomically so important that subgenera should be distinguished on this basis. However, the study of seeds reveals some differences between subgenera: in subgen. *Hypargyrium* the seeds are small (about 1 mm long), in subgen. *Dynamidium* they are about 1.5 mm long, and the seeds of *P. anserina*, the only Baltic representative of the subgen. *Chenopotentilla*, are about 2 mm long. The sculpture of the seedcoat is also different: in subgen. *Hypargyrium* the network pattern is formed by clear cellwall lines, in subgen. *Dynamidium* the network is formed by emerged cell edges, the surface of cells being flat, in *P. anserina* it resembles parchment paper.

On the basis of all generative characters examined it may be concluded that the genus *Potentilla* consists of subgenera. However, the subgenera *Chenopotentilla*, *Dynamidium* and *Hypargyrium* (Juzepčuck, 1941) should not be joined into one subgenus, as it has been done in "Flora Europaea" (1968); *Comarum palustre* and *Dasiphora fruticosa* belong to the genus *Potentilla*, to the subgenera of their own.