

1993

ВЫП. ХЛІ

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
ТРИБЫ ГОРЦОВЫХ (POLYGONACEAE) СЕМ. ГРЕЧИХОВЫХ ВО
ФЛОРЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Л. М. Борзова

Приморское отделение РВО, Владивосток

Владимир Леонтьевич Комаров уделял много внимания изучению и разработке вопросов систематики обширного семейства Polygonaceae (Комаров, 1936). О древности этого семейства можно судить по палеоботаническим находкам. Находки гречиховых указываются в олигоценовых янтарях; пыльца и остатки растений из рода Polygonum встречаются в третичных и четвертичных отложениях европейской части России, Закавказья, Ирана, Западной Сибири и Дальнего Востока (Заклинская, 1954; Меркулова, 1971; Никитин, 1975; Фрадкина, 1975). Нами отмечалась пыльца Persicaria из четвертичных (позднеплейстоценовых) отложений подводной возвышенности Ямато, в центральной части Японского моря (Горбаренко, Борзова и др., 1979).

Сем. гречиховых почти космополитно, но его виды преимущественно распространены в странах умеренного климата (Тахтаджян, 1966), однако встречаются также в тропиках и даже - в полярных арктических областях. Они разнообразны по жизненным формам. Среди них есть мезоксерофильные и ксерофильные кустарники, многолетние корневищные травы, стержнекорневые многолетние травы (Шубин, 1983). Ряд видов (например, из рода Persicaria) - гидро- и гигрофиты.

Имеются два крупных центра разнообразия видов Polygonum s.l. - Памироалайский и Уссурийский флористические районы.

Интерес к систематике Polygonum восходит к временам Турнефора и К. Линнея. Tournefort (1719) установил следующие роды: Polygonum, Bistorta, Persicaria, Fagopyrum. Позднее Linnaeus (1753) объединил их под общим родовым названием - Polygonum; затем из него были выделены роды Atraphaxis (Linnaeus, 1762) и Fagopyrum (Miller, 1754).

При секционном делении Polygonum монографом этого рода К. Мейснером (Meisner, 1826) было установлено 7 секций: Bistorta, Amblygonon, Aconogonon, Fagopyrum, Tiniaria, Persicaria, Avicularia.

Не все систематики принимали род Polygonum в широком объеме Polygonum L. s.lat. Ряд систематиков делили род Polygonum на несколько (3-9) родов, признавая при этом родовую самостоятельность некоторых секций (например, Adanson, 1769; Miller, 1754; Gross, 1913; Nakai, 1930). Некоторые систематики объединяли несколько секций в один род (например, Jaretzky, 1926; Löve and Löve, 1956). Для "Флоры СССР", т. 5 (1936) род Polygonum обработан В. Л. Комаровым и Ю. С. Григорьевым. В эту сводку вошли более 120 видов дикорастущих горцов, которые распределены по 8 секциям.

Большой вклад в изучение этого рода на Дальнем Востоке внес В. Н. Ворошилов (1966, 1967, 1982). Им разработан ключ для определения спорышей Дальнего Востока.

В сводке С. К. Черепанова (1981) в сем. Polygonaceae рассматривается 11 родов. Род Polygonum принят здесь в широком объеме - Polygonum s.l.

В обработке для сводки "Сосудистые растения советского Дальнего Востока", т. 4 Н. Н. Цвелевым (1989) сем. Polygonaceae впервые поделено на трибы. Многие секции значатся здесь в ранге рода. Автором приняты для РДВ следующие 13 родов трибы Polygonaceae: Bistorta Scop., Persicaria Mill., Antenoron Rafin., Truellum Houtt., Chylocalyx Hassk. et Miq., Cephalophilon (Meissn.) Spach, Knorringia (Czukav.) Tzvel., Aconogonon (Meissn.) Reichenb., Fagopyrum Mill., Polygonum L., Reynoutria Houtt., Fallopia Adans. В этой работе приводятся сведения о строении пыльцевых зерен у некоторых представителей Polygonaceae.

Данные о морфологии пыльцевых зерен (ПЗ) некоторых гречиховых имеются в публикациях ряда авторов (Fritzsche, 1832, 1837; Mohl, 1834; Griffith and Henfrey, 1875; Oetker, 1888; Fischer, 1890; Wodehouse, 1935, 1959; Griebel, 1930; Erdtman, 1943, 1952; Erdtman et al., 1961; Selling, 1947; Hedberg, 1946 и др.).

Из работ отечественных исследователей, содержащих сведения о строении пыльцы у гречиховых, упомянем исследования

А.А.Кузнецова (1910), В.Н.Андреева (1925, 1926), В.П.Гричука и Е.Д.Заклинской (1948), Е.Д.Заклинской (1950, 1954), Ф.Е.Руденко (1956), Е.Н. Анановой (1958, 1959), А.П.Соколовской (1958), Т.Г.Суровой (1975), Л.А.Куприяновой и Л.А.Алешинной (1978), А.Н.Сладкова (1967), а также наши работы (Борзова, Сладков, 1968, 1969; Борзова, 1969, 1976, 1977 и др.).

Нами была подтверждена справедливость выделения в роде *Polygonum* особой секции *Knorringia* Czuk., а в секции *Polygonum* - трех рядов, и установлено два новых ряда: *Ovczinnikoviana* Borz. et Sladk. и *Atraphaxiformia* Borz. et Sladk., а также показана целесообразность признания рода *Persicaria* в качестве самостоятельного (Борзова, Сладков, 1968). Это же подтверждается нами (Борзова, 1977) на основе палиноморфологического исследования 12 видов - представителей дальневосточной флоры.

Дальнейшее исследование палиноморфологии трибы *Polygonaceae* флоры РДВ предпринято нами в связи с недостаточной изученностью ее дальневосточных представителей.

Препараты пыльцы готовились по упрощенной методике. Выделенная из препарированного цветка пыльца в капле глицерина рассматривалась под микроскопом "Биолам-5" при увеличении $\times 400-600$. При этом сохранялась естественная окраска пыльцы.

При исследовании пыльцы делались описания, зарисовки, промеры, фотографирование на световом (СМ) и сканирующем электронном (СЭМ) микроскопах.

Проведено обобщение признаков, характерных для данных родов.

Изученные автором виды указаны в Приложении I. Виды перечислены по системе, принятой Н.Н.Цвелевым (1989).

Триба *Polygonaceae*

Род *Bistorta* Scop. (прилож. 2, рис. I-2)

ПЗ 3-кольпоратные, ортокольпоратные. Очертания в экваториальном положении овальные; в полярном положении округло-треугольные или трехлопастные (*B.alopescuroides*). Борозд 3, расположены по углам треугольника (*B.manshuriensis*) или же по сторонам треугольника, если они находятся в полярном положении, тонкие, на апокольпумах обрываются. Встречается незакрепленное положение борозд. Оры (ога) экваториальные, до-

вольно крупные, оконтурены двойным ободком (*B.manshuriensis*). Оры бывают угловатыми, что хорошо заметно со стороны периферии ПЗ (*B.pacificae*). Сэкзина несколько толще нэкзины, столбчатая, на полюсах немного приподнята и утолщена. Скульптура негативно-сетчатая. На полюсах хорошо заметен толстый грубый сетчатый надпокров, к мезокольпиумам он утончается. У *B.manshuriensis* иногда проявляется укрупнение элементов поверхности ПЗ в виде "щетиности". Внешний и внутренний контуры ПЗ в экваториальном положении ровные, у округло-треугольных ПЗ в полярном положении в области борозды нэкзина как бы оттянута внутрь, и внутренний контур ПЗ наблюдается в виде трехлопастного. Величина полярной оси (P) - 33,6-42,0 мк, экваториального диаметра (E) - 25,2-34,4 мк.

Род *Persicaria* Mill. (прилож. 3 и 4)

ПЗ гетерополярные. Очертания сфероидальные, иногда эллипсоидальные, рассеянно-поликольпатные или рассеянно-полипоратные. Сэкзина грубосетчатая (см. фото СЭМ). Более подробная характеристика была опубликована нами ранее (Борзова, 1977). Замечена "гребенчатость" стенки сетки сэкзины, заключающаяся в том, что слагающие ее столбики как бы отделены один от другого и создают впечатление "гребенчатости". Отметим также, что проксимальный полюс устроен иначе, чем дистальный, в связи с функцией "гармомегата" (реагирования на условия увлажнения окружающей среды, что также создает условия для улучшения летучести пыльцевого зерна). Количество ячеек по диаметру ПЗ: от 6-7 до 12-13.

Строение ПЗ у *P.amphibia* s.l. несколько иное, чем у остальных видов рода *Persicaria*: они рассеянно-бороздные и имеют форму как бы кристалла, всего борозд 30. Спородерма состоит из толстого покрова, стерженькового слоя и тонкого подстилающего слоя; эндэксина представлена несколькими ламеллами (Рябкова, 1987).

Род *Antenoron* Rafin. (прилож. 5, рис. 5)

ПЗ по форме сфероидальные, очертания в полярном положении округло-многоугольные. Апертур много, они сложные, бороздкоровые, расположены в основном по экватору округлого многоугольника. Сэкзина толще нэкзины, грубая, столбчатая. Скульптура

грубосетчатая, скорее ямчатая. Ямки глубокие, стенки их толстые, округлые, чуть угловатые. Диаметр: 34,4-39,2 мк.

Совершенно особый, отличный от всех других тип ПЗ.

Род *Truellum* Houtt. (прилож. 5, рис. 1)

ПЗ гетерополярные, рассеянно-полипоратные. Очертания сфероидальные, иногда эллипсоидальные. Сэкзина грубосетчатая, многоячейчатая, ячей 6-7 - 12-13 по диаметру ПЗ. Ячей сетки крупные, чаще правильные, бывают равновеликими, пяти-шестиугольными, замкнутыми (редко ячей незамкнутые). На дне ячей иногда слабо заметны небольшие выросты. Поровые ячей более мелкие и их мало. Стенки ячей по высоте равновеликие, составлены стержневидными столбиками, стенки более толстые, чем у видов р. *Persicaria*; столбики, слагающие стенки, как бы отделены один от другого, так что создается впечатление "гребневидной" стенки. Проксимальный полюс, который, по-видимому, выполняет функции "гармомегата", составлен также из ячеек, перегородки которых образуют грубую сетку. В центре имеется одна ячейка, крупная, с очень извилистыми стенками. Диаметр: 34,4-61,6 мк.

Род *Chylocalyx* Hassk. ex Miq.

ПЗ сходны по морфологии с ПЗ рода *Persicaria*. Количество ячей по диаметру ПЗ: 8-9.

Род *Cephalophilon* (Meissn.) Spach. (прилож. 3, рис. 1)

ПЗ экваториально-3-кольчатые, ортокольчатые. Форма сфероидальная. Очертания в полярном положении округло-трехлопастные, в экваториальном - округлые. Борозды короткие. Сэкзина толще экзины. Сэкзина грубосетчатая, стенки сетки закругленные, палочковидные, каждый просвет сетки обособлен своим собственным рядом стерженьков и плотно примыкает к другим таким же. Дно каждого просвета также покрыто пучками стерженьков, но более мелких. Диаметр ПЗ: 39,2-65 мк.

Род *Knorringia* (Czukai.) Tzvel. (прилож. 3, рис. 2,4)

ПЗ экваториально-3-кольчатые, ортокольчатые. Форма округлая. Очертания в полярном положении округло-трехлопастные, в экваториальном - овальные. Оры экваториальные, обычно не соединяются. Экзина у полюсов толще, чем у экватора. Сэкзина

покровная, с мелкосетчатым рисунком. Петли сетки одинаковы по всей поверхности ПЗ. Величина полярной оси (P) - 22-32 мк, экваториального диаметра (E) - 19-35 мк.

Род *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. (прилож. 2, рис. 5-6)

ПЗ экваториально-3-кольчатые, ортокольчатые. Форма эллипсоидальная; очертания в полярном положении округло-трехлопастные, в экваториальном - овальные. Иногда встречаются ПЗ округло-треугольные в полярном положении, тогда борозды расположены в углах треугольника (*A. ocreatum*). Экзина у полюсов толще, чем у экватора. Сэкзина грубомелкосетчатая или грубоямчатая, плотная. Стенки составлены из столбиков. Иногда отмечается слабая струйчатость поверхности ПЗ. На околобороздных пространствах рисунок поверхности сэкзины часто отсутствует. Встречается незакрепленное положение борозд. Размеры: P - 16,8-37,8 мк, E - 19,6-42,0 мк.

У *A. tripterocarpon* ПЗ очень сходны с ПЗ рода *Polygonum* s. str.

Род *Fagopyrum* Mill. (прилож. 5, рис. 2)

ПЗ экваториально-3-кольчатые, ортокольчатые, по форме эллипсоидальные или сфероидальные, в полярном положении округло-трехлопастные или округло-треугольные. Борозды длинные, доходят до полюсов, узкие, неглубокие. В экваториальном положении третья борозда просматривается очень слабо. Внутренние части - оры - почти округлые или широкоэллиптические. Экзина у ор утолщена. Рисунок поверхности сэкзины четкий, в области борозд несколько сглажен. Скульптура сэкзины ямчатая. Ямки равновеликие, глубокие. Стенки ямок толстые, слегка приподнятые над ямками в виде валиков. Спородерма состоит из толстого покрова, стерженькового слоя, редуцированного подстилающего слоя и тонкой эндэкзины (Рябкова, 1987). Размеры: P - 30,8-64,4 мк, E - 20,8-47,6 мк.

Род *Polygonum* L. s. str. (прилож. 2, рис. 3-4)

ПЗ экваториально-3-кольчатые, ортокольчатые. Форма эллипсоидальная. Очертания в полярном положении округло-трехлопастные, в экваториальном - овальные, округлые. Оры эквато-

риальные, вытянутые, иногда соединяющиеся, как бы "опоясывающие" ПЗ. Борозды к полюсам суживаются. Толщина экзины одинакова по всему профилю ПЗ, реже экзина утолщена неравномерно. Сэкзина покровная, с мелкосетчатым рисунком; стенки ее сетки составлены из ряда столбиков, петли сетки одинаковы и равномерны по всей поверхности ПЗ, или они наиболее крупные в апокольпиумах и мелкие у краев борозд. У большинства дальневосточных видов столбики по краю ПЗ незаметны. Размеры: Р - 12-37 мк, Е - 8-29 мк.

Род *Koenigia* L. (прилож. 5, рис. 4)

ПЗ поли-пантопоратные. Форма сфероидальная, очертания округлые или округло-многоугольные. Поры пасположены по поверхности ПЗ неравномерно. Столбиковый слой не наблюдается. Поверхность сэкзины покрыта мелкими шипиками, относительно далеко отстоящими один от другого. Шипики заостренные. ПЗ мелкие: диаметр всего 19,6-30,8 мк.

Род *Reynoutria* Houtt. (прилож. 5, рис. 3)

ПЗ экваториально-3-кольпоратные, ортокольпоратные. В экваториальном положении очертания эллипсоидальные. В полярном положении встречены редко и имеют округло-трехлопастные очертания. Борозды длинные, узкие, расположены в ямках лопастей. Поверхность сэкзины ямчатая. Ямчатость на апокольпиумах имеет вид струйчатости или волнистости, в межбороздных пространствах она неясная. Оры овальные, вытянуты в меридиональном направлении. В области ор экзина как бы раздваивается и несколько утолщается. Размеры: Р - 28,0-38,0 мк, Е - 19,6-22,4 мк.

Род *Fallopia* Adans. (прилож. 3, рис. 3)

ПЗ экваториально-3-кольпоратные, ортокольпоратные. Очертания в экваториальном положении эллипсоидальные. Экзина у двух видов - *F.convolvulus* и *F.dumetorum* утолщена в области апокольпиумов и в середине экваториальных частей мезокольпиумов. Внутренние части апертур (оры) - вытянуты вдоль экватора и, смыкаясь, образуют как бы "поясок" по экватору ПЗ. У ПЗ *F.dentato-alata* этот поясок иногда слегка прерывается в области мезокольпиумов. Рисунок эктосэкзинной подпокровной

сетки ясный (у *F.dentato-alata* он более плотный). Размеры: Р - 19-30 мк, Е - 19-27 мк.

Обсуждение результатов

Из палиноморфологического анализа трибы *Polygoneae* видно, что она гетерогенна; каждый род характеризуется своим типом пыльцы. Основной тип пыльцы здесь, по-видимому, определяется, прежде всего, строением апертурного аппарата, а также архитектоникой скульптуры сэкзины.

В трибе наблюдаются представители с ПЗ, характеризующимися простыми апертурами (*pp. Aconogonon, Cephalophilon*) - кольчатными, и поровыми (*Persicaria, Truellum, Chylocalyx, Koenigia*), с бороздковыми апертурами (*Persicaria sect. Amphibia*), а также - со сложными апертурами (*Bistorta, Anteporon, Fagopyrum, Polygonum, Reynoutria, Fallopia*).

Простое строение апертур - бороздный тип - выделяет роды *Aconogonon* и *Cephalophilon* и подтверждает их самостоятельность. В свою очередь, род *Cephalophilon* хорошо отличается по строению скульптуры сэкзины (грубосетчатая с крупными ячейми), в отличие от мелкоячейистой сетки в роде *Aconogonon*.

Другой тип простых апертур - многобороздковый и многопоровый характеризует роды *Persicaria* и *Truellum*. Скульптура сэкзины у них крупносетчатая. Сетка грубая, ее ячей очень крупные. Строение проксимальной стороны, по-видимому, связано с функцией "гармомегата". По этим признакам роды *Persicaria* и *Truellum* очень близки между собой, хотя род *Truellum* имеет некоторые признаки отличия: более явное "гребневидное" развитие стенок ячей скульптуры ПЗ, почти полная замкнутость всех ячей и часто пяти-шестигранная форма ячей.

В роде *Persicaria* хорошо выделяется секция *Amphibia*, с единственным видом *P.amphibia*. ПЗ этой секции, при общем плане строения скульптуры сэкзины персикариевом, имеет многобороздковый апертурный аппарат.

Секция *Amblygonon* с видом *P.orientalis* также хорошо отделяется от остальных секций рода *Persicaria*, так как у этого вида наблюдаются 12 ячей по диаметру ПЗ. По этому признаку к секции *Amblygonon* ранее мы (Борзова, 1977) относили также *P.bungeana*, позже помещенный Н.Н.Цвелевым в секцию *Truelloides* рода *Persicaria*.

Единственный во флоре РДВ вид рода *Chylocalyx* - *Ch. perfoliatus* относился одними авторами к родам *Polygonum* или *Persicaria*, другими - к родам *AmpelYGONUM* или *Truellum* (см. номенклатурную цитату у Н.Н.Цвелева, 1989). Действительно, этот вид имеет ряд особых признаков: мясистый при плодах околоцветник, "прозенные" сизовато-зеленые листовые пластинки, травянистые воронкообразные раструбы и т.д., что выделяет его среди иных родов трибы *Polygoneae*.

И все же мы считаем, что *Ch. perfoliatus* обладает морфологическими признаками пыльцы, близкими к пыльце рода *Persicaria*.

Совершенно своеобразное строение ПЗ наблюдается у рода *Antenorop* (многобороздковоровые, округло-4-6-угольные в очертании). Поскольку бороздка с расположенной в ней орой укорочена, она приближается к поровооровой апертуре и хорошо отличается от сложных апертур других родов трибы *Polygoneae*. Для нас несомненно, что *Antenorop* заслуживает выделения в качестве особого рода.

ПЗ рода *Bistorta* по своим форме и очертаниям близки к роду *Fagorugum*, но имеют и свои отличительные признаки: приподнятость и утолщенность сэкзины на полюсах, а также грубый сетчатый надпокров, утолщенный в этой области. У ПЗ рода *Fagorugum* наблюдается равномерное распределение экзины по всему профилю (она лишь несколько утолщается в области ор), скульптура сэкзины ямчатая.

В роде *Falloria* ПЗ 3-кольпоратные, а внутренние части апертур (оры) вытянуты вдоль экватора, где, смыкаясь, они образуют "поясок" по экватору ПЗ. По этому признаку род *Falloria* хорошо отличается от всех остальных родов трибы *Polygoneae*. *Falloria dentato-alata* по строению ПЗ очень близок с видами *F. convolvulus* и *F. dumetorum*.

На основании палиноморфологических признаков мы (Борзова, 1968) считали правильным выделение секции *Knorringia*. В последнее время эта секция рассматривается в ранге рода (Цвелев, 1989).

Род *Polygonum s.str.* обладает своим комплексом в строении пыльцевых зерен и поэтому он обособлен среди других родов трибы *Polygoneae*.

ПЗ в роде *Koenigia* многопоровые, но отличаются от всех остальных родов трибы *Polygoneae* шиповатостью поверхности

сэкзины, по этому признаку род занимает совершенно особое положение в системе трибы *Polygoneae*.

Род *Reynoutria* также обособлен по признакам пыльцы. Хотя он и наиболее близок по признакам пыльцы к роду *Polygonum*, тут явно имеются и отличия, а именно - сэкзина его апокольпиумов струйчато-волнистая, и по размерам ПЗ более крупные, чем у *Polygonum*.

Таким образом, на основе изучения палиноморфологии дальневосточных представителей трибы *Polygoneae* подтверждена в целом обоснованность системы трибы, принятой Н.Н.Цвелевым (1989). Спорным остается выделение в самостоятельный род *Chylocalyx perfoliatus*, так как по палиноморфологическим признакам он близок к видам рода *Persicaria*.

Диагностические признаки представителей трибы *Polygoneae* вполне могут служить для обоснования тех или иных таксономических решений.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананова Е.Н. Морфология пыльцы *Polygonum bistorta* L., нормально развитые и недоразвитые формы // Докл. АН СССР, 1958. Т. 118, № 1. С. 194-196.
- Андреев А.Н. Пыльца растений, собираемая пчелами (к методике изучения перги) // Сельскохоз. опытное дело. 1925-1926. № 1(7) - 2(8). Харьков.
- Борзова Л.М. О пыльце некоторых видов рода *Polygonum* L. 2. Виды секции *Knorringia* Czuk. // Вестн. Моск. ун-та. Биология, почвоведение. 1968. № 5. С. 108-110.
- Борзова Л.М. О пыльце некоторых видов рода *Polygonum* L. Преемственность пыльцевых зерен *P. acetosum* M.B. // Научн. доклады высш. школы. Биол. науки. 1969. № 3. С. 69-71.
- Борзова Л.М. К таксономии рода *Polygonum* L. s.lat. по палиноморфологическим признакам // Палинология в СССР. М.: Наука, 1976. С. 15-17.
- Борзова Л.М. Палиноморфологическое исследование видов секции *Persicaria* Meisn. рода *Polygonum* L. // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Вып. 25. 1977. С. 31-37.
- Борзова Л.М., Сладков А.Н. Морфология пыльцы и внутриродовая система видов рода *Polygonum* L. s.lat. флоры Таджикистана // Вестн. Моск. ун-та. Биология, почвоведение. 1969.

№ 4. С. 47-54.

Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М.: Наука, 1966. С. 161-171.

Ворошилов В.Н. Спорыши Дальнего Востока // Бюлл. Гл. Бот. сада. М.: Наука, 1967. Вып. 66. С. 59-62.

Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.

Григорьев Ю.С. Секция *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1936. Т. 5. С. 661-672.

Гричук В.П.; Заклинская Е.Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: ОГИЗ. География. 1948. 223 с.

Горбаренко С.А., Борзова Л.М., Киселев В.И., Плетнев С.П. К вопросу о палеогеографии центральной и южной частей Японского моря в позднем плейстоцене и голоцене. Владивосток, 1979. С. 2-14. (Деп. в ВНИИТИ 1.06.1979. № 2205-79).

Заклинская Е.Д. Морфологическое описание пыльцы по семейству *Polygonaceae* // Пыльцевой анализ. М., 1950. С. 304-306.

Заклинская Е.Д. Морфология пыльцы некоторых видов пустынных растений // Пустыни СССР и их освоение. М.; Л., 1954. Т. 2. С. 610-611.

Комаров В.Л. Горец - *Polygonum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. С. 594-661, 672-701.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. *Polygonaceae* Juss. Л.: Наука, 1978. С. 74-81.

Меркулова К.А. О границе палеогена и неогена в Западной Сибири // Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. М.: Наука, 1971. С. 51-60.

Никитин В.П. Флора Мамонтовой горы по семенам и плодам // Миоцен Мамонтовой горы. М.: Наука. С. 131-194.

Руденко Ф.Е. Выращивание пыльцевых трубок у покрытосеменных для изучения сперматогенеза // Научн. зап. Ужгородского гос. ун-та. 1956. Т. 17.

Рябкова Л.С. Палинография флоры Таджикской ССР. Горец - *Polygonum* L. Л.: Наука, 1987. С. 84-90.

Сладков А.Н. О морфологической классификации пыльцы и спор (по работам Г.Эрдтмана) // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 104-111.

Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.; 1967. 270 с.

Соколовская А.П. Пыльца растений Арктики // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1958. С. 252 - 255.

Сурова Т.Г. Электронномикроскопическое исследование пыльцы и спор растений. М.; 1975. 87 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.

Фрадкина А.Ф. Палинологическая характеристика отложений Мамонтовой горы // Миоцен Мамонтовой горы. М.: Наука, 1976. С. 195-223.

Цвелев Н.Н. Гречиховые - *Polygonaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 25-122.

Цвелев Н.Н. Заметки о *Polygonaceae* во флоре Дальнего Востока // Новости сист. высш. раст. Л.: 1987. Т. 24. С. 72-79.

Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

Шубин А.О. Структура и морфогенез жизненной формы травянистого многолетника из рода *Polygonum* L. // Биоморфология раст. Дальнего Востока. Владивосток, 1983. С. 89-100.

Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений. I, Покрытосеменные. М.: ИЛ, 1956. 486 с.

Adanson M. Familles des Plantes, II. Paris. 1763.

Dammer U. *Polygonaceae* // Engler A. und Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1893. Bd. 3. S. 1-36.

Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Waltham, Mass., USA. 1943.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms // An introduction to palynology. Stockholm - Waltham, Mass., USA. 1952.

Erdtman G., Berglund B., Praglowsky J. An introduction to a Scandinavian pollen flora // Grana Palynologica. 1961. V. 2, N 3. P. 3-92.

Griebel C. Zur Pollenanalyse des Honigs (I Mitteilung)

// Z. Untersuchung. Lebensmitt. 1930. Bd. 59.

Griffith J.W., Henfrey A. The micrographic dictionary: a guide to the examination and investigation of the structure and nature of micrographic objects. London, 1875.

Gross H. Remarques sur les Polygonées de l'Asie orientale // Bull. Geogr. Bot. 1913. Vol. 22, N 278-280, Le Mans.

Gross H. Beiträge zur Kenntnis der Polygonaceen // Botan. Jahrb. 1913. Bd. 49, N 2. Leipzig.

Fischer H. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau, 1890. 57 s.

Fritzsche J. Über den Pollen // Mem. prés. Acad. sci. St.-Petersbourg. St.-Petersbourg, 1837. Vol. 3. P. 649-770.

Fritzsche J. Beiträge zur Kenntnis des Pollen. I. Berlin, 1832.

Hedberg O. Pollen morphology in the genus Polygonum L.s.lat. and its taxonomical significance // Svensk. bot. tidskr. 1946. Bd. 40, H. 4. P. 371-404.

Linnaeus C. Polygonum L. // Species Plantarum, Ed. 1. Holmiae, 1753. P. 361-362.

Linnaeus C. Genera plantarum. Lugdum Batavorum, 1737. 116 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Ed. 4. Berolini, 1762. T.II, p. 1.

Löve A. and Löve D. Chromosomes and taxonomy of eastern North American Polygonum // Canad. J. Bot. 1956. Vol. 34.

Meisner Ph. Polygonaceae // De Candolle. Prodrum systematis universalis regni vegetabilis, 16. Paris, 1856. P. 102-120.

Meisner C.F. Monographiae generis prodromus. Genève, 1826.

Miller Ph. Gardener's dictionary. London, 1754.

Mohl H. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. I. Heft. Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. Bern. 1834.

Nakai T. New classification of Linnean Polygonum // Rigakkai XXIV/ In Japanese; Latin transl. of the Key to the genera. 1930.

Selling O. Studies in Hawaiian pollen statistics. Part II. // Spec. Publ. Bishop Mus., 38. Göteborg, 1947.

Tournefort J.P. Institutiones rei Herbariae, t. 1. Paris, 1719. 510 p.

Wodehouse R.P. Pollen grains. Their structure, identification and significance in science and medicine. New York and London. 1935.

Wodehouse R.P. Pollen grains. New York and London. 1959. P. 403-410.

Приложение I

Список изученных видов трибы Polygoneae

Род I. *Bistorta* Scop.

Секция I. *Bistorta*

1. *B. pacifica* (V.Petrov ex Kom.) Kom.
2. *B. major* S.F.Gray
3. *B. manshuriensis* Kom.
4. *B. alopecuroides* (Turcz. ex Meissn.) Kom.
5. *B. elliptica* (Willd. ex Spreng.) Kom.

Секция 2. *Vivipara* Tzvel.

6. *B. vivipara* (L.) S.F.Gray

Род 2. *Persicaria* Mill.

Секция I. *Amphibia* Tzvel.

7. *P. amphibia* (L.) S.F.Gray

Секция 2. *Amblygonon* (Meissn.) Tzvel.

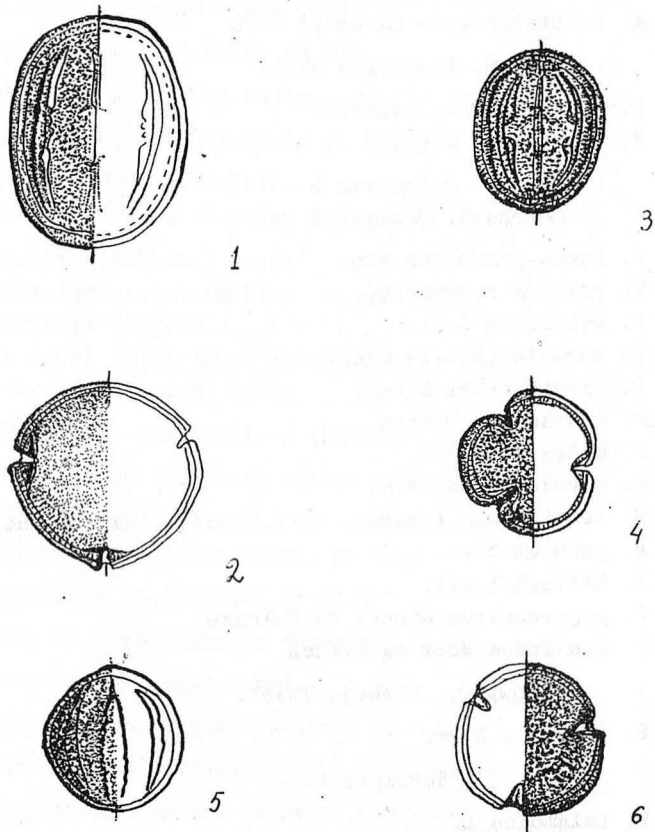
8. *P. orientalis* (L.) Spach

Секция 3. *Persicaria*

9. *P. lapathifolia* (L.) S.F.Gray
10. *P. scabra* (Moench) Mold.
11. *P. maculata* (Rafin.) S.F.Gray
12. *P. extremiorientalis* (Worosch.) Tzvel.
13. *P. hydropiper* (L.) Spach
14. *P. longiseta* (De Bruyn) Kitag.
15. *P. yokusaiana* (Makino) Nakai
16. *P. viscofera* (Makino) H.Gross ex Nakai
17. *P. roseoviridis* Kitag.
18. *P. trigonocarpa* (Makino) Nakai

19. *P. sungareensis* Kitag.
20. *P. foliosa* (Lindb. fil.) Kitag.
 Секция 4. *Truelloides* Tzvel.
21. *P. bungeana* (Turcz.) Nakai ex Mori
 Род 3. *Antenoron* Rafin.
22. *A. filiforme* (Thunb.) Roberty et Vautier
 Род 4. *Truellum* Houtt.
 Секция I. *Echinocaulon* (Meissn.) Tzvel.
23. *T. sieboldii* (Meissn.) Soják
24. *T. hastatosagittatum* (Makino) Soják
25. *T. maackianum* (Regel) Soják
26. *T. thunbergii* (Siebold et Zucc.) Soják
27. *T. nipponense* (Makino) Soják
 Секция 2. *Dissitiflora* (Nakai) Tzvel.
28. *T. dissitiflorum* (Hemsley) Tzvel.
29. *T. japonicum* Houtt.
 Род 5. *Chylocalyx* Hassk. ex Miq.
30. *C. perfoliatus* (L.) Hassk. ex Miq.
 Род 6. *Cephalophilon* (Meissn.) Spach
31. *C. nepalense* (Meissn.) Tzvel.
 Род 7. *Knorringia* (Czukav.) Tzvel.
32. *K. sibirica* (Laxm.) Tzvel.
 Род 8. *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb.
 Секция I. *Aconogonon*
33. *A. alpinum* (All.) Schur
34. *A. valerii* (A.Skvorts.) Soják
35. *A. jurii* (A.Skvorts.) Holub
36. *A. ajanense* (Regel et Tiling) Hara
37. *A. ocreatum* (L.) Hara
38. *A. angustifolium* (Pall.) Hara
39. *A. divaricatum* (L.) Nakai ex Mori
 Секция 2. *Fagopyroides* Tzvel.
40. *A. limosum* (Kom.) Hara

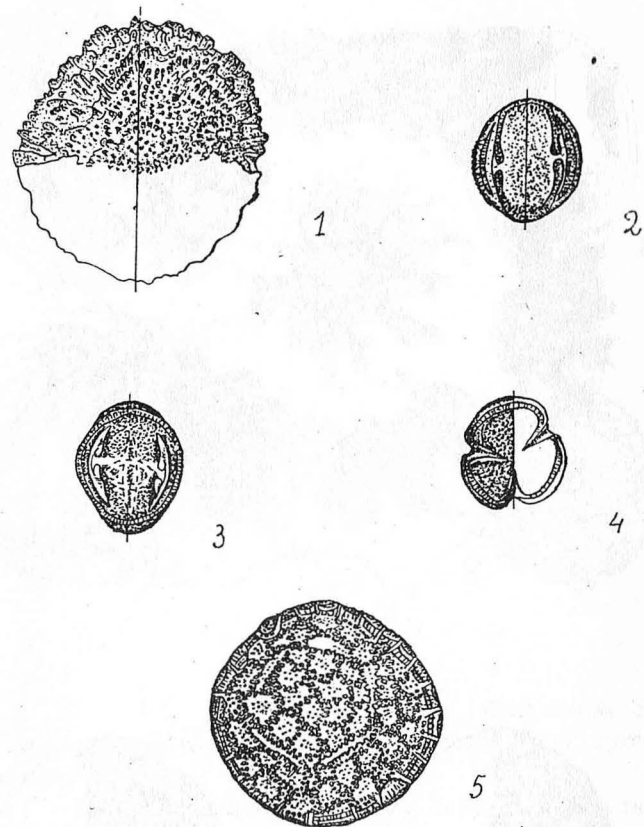
- Секция 3. *Pleuropteropyrum* (H.Gross) Tzvel.
41. *A. weyrichii* (Fr.Schmidt) Hara
42. *A. tripterocarpum* (A.Gray) Hara
 Род 9. *Fagopyrum* Mill.
43. *F. tataricum* (L.) Gaertn.
44. *F. esculentum* Moench
 Род 10. *Polygonum* L.
 Секция I. *Polygonum*
45. *P. fusco-ochreatum* Kom.
46. *P. rigidum* B.Skvorts.
47. *P. aviculare* L.
48. *P. boreale* (Lange) Small
49. *P. liaotungense* Kitag.
50. *P. arenastrum* Boreau
51. *P. calcatum* Lindm.
52. *P. sabulosum* Worosch.
53. *P. tenuissimum* A.Baran. et B.Skvorts. ex Worosch.
54. *P. patulum* Bieb.
55. *P. bellardii* All.
56. *P. argyrocoleon* Steud. ex G.Kunze
57. *P. humifusum* Merk ex C.Koch
 Секция 2. *Plebeja* Tzvel.
58. *P. plebejum* R.Br.
 Род II. *Koenigia* L.
59. *K. islandica* L.
 Род 12. *Reynoutria* Houtt.
60. *R. sachalinensis* (Fr.Schmidt) Nakai
 Род 13. *Fallopia* Adans.
61. *F. dentato-alata* (Fr.Schmidt) Holub
62. *F. dumetorum* (L.) Holub
63. *F. convolvulus* (L.) A.Löve



Приложение 2

Типы строения пыльцевых зерен в различных родах трибы Polygonaceae.

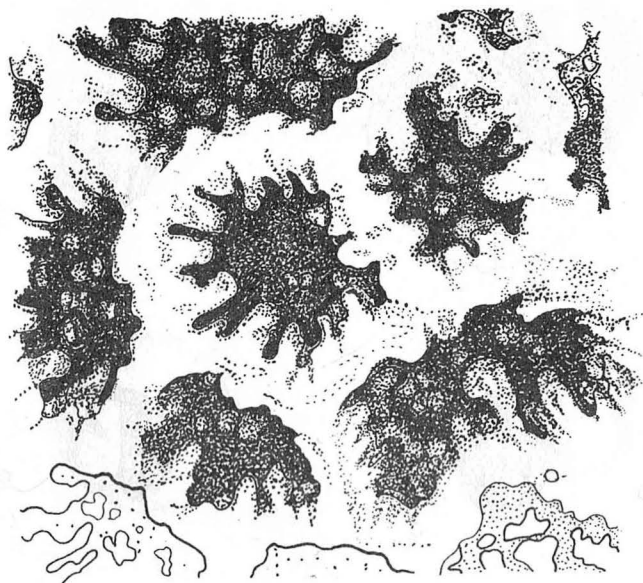
Рис. 1-2: *Vistorta elliptica*, полярное и экваториальное положение; 3-4 - *Polygonum aviculare*, полярное и экваториальное положение; 5-6 - *Aconogonon alpinum* полярное и экваториальное положение.



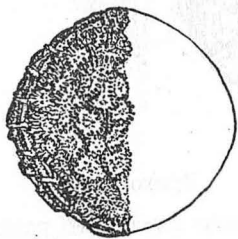
Приложение 3

Типы строения пыльцевых зерен в различных родах трибы Polygonaceae:

1 - *Cephalophilon nepalense*, внешний вид ПЗ; 2,4: *Knorringia sibirica*, полярное и экваториальное положение; 3 - *Fallopia dumetorum*, полярное положение; 5 - *Persicaria amphibia* - внешний вид ПЗ.



1



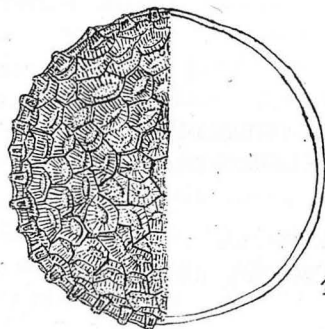
2



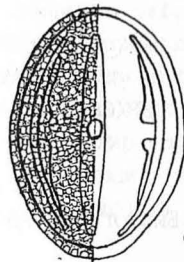
3

Приложение 4

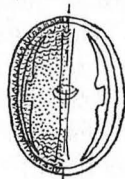
Род *Persicaria*: строение пыльцевых зерен у
 1 - *Persicaria* sp. (рис. - СЭМ); 2 - *P. maculata*,
 внешний вид ПЗ; 3 - *P. minor*, внешний вид ПЗ.



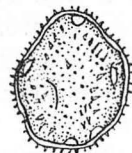
1



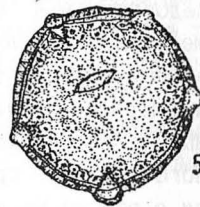
2



3



4



5

Приложение 5

Внешний вид пыльцевых зерен в разных родах трибы
 Polygoneae:

- 1 - *Truellum thunbergii*, 2 - *Fagopyrum esculentum*,
- 3 - *Reynoutria sachalinensis*, 4 - *Koenigia islandica*,
- 5 - *Antenorion filiforme*.