

СООБЩЕНИЯ

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *SOLANUM*
И *JALTOMATA* ТРИБЫ SOLANEAE (SOLANACEAE)

© 2025 г. А. Н. Семенов¹, *, Д. А. Брицкий¹, **, В. Ф. Тарасевич¹, ***,
О. А. Гаврилова¹, ****, В. В. Григорьева¹, *****

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

*e-mail: undreru@yandex.ru

**e-mail: dmibri@mail.ru

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

****e-mail: gavriloa@binran.ru

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

Поступила в редакцию 20.08.2024 г.

Получена после доработки 28.10.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

Методами световой и сканирующей электронной микроскопии исследована морфология пыльцы 14 видов из двух родов (*Solanum* — 12 и *Jaltomata* — 2 вида), из них пыльца 10 видов описана впервые. Типичные пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, средних размеров, длина экваториального диаметра не превышает 35 мкм. Борозды длинные, неширокие, строение эндоапертур различное. Скульптура поверхности — микрошиповатая. Морфологические особенности пыльцы (строение апертур и скульптура поверхности экзины) являются важными диагностическими признаками, которые позволяют различать пыльцу *Solanum* и *Jaltomata*. Палиноморфологические особенности не противоречат филогенетическим данным. Характеристики пыльцевых зерен могут быть полезны в качестве дополнительных диагностических признаков для некоторых изученных видов *Solanum*.

Ключевые слова: морфология пыльцы, *Solanum*, *Jaltomata*, Solaneae, Solanaceae, сканирующая электронная микроскопия, светооптическая микроскопия

DOI: 10.31857/S0006813625010056, EDN: EMHMF

Роды *Solanum* L. и *Jaltomata* Schltl. традиционно включают в трибу Solaneae (Solanoideae, Solanaceae) (Davis, 1980; D'Arcy, 1991; Hunziker, 2000 и др.). Типовой род *Solanum* (около 1500 видов) является самым крупным не только в подсемействе Solanoideae, но и в семействе Solanaceae. К роду *Jaltomata* относится около 66 видов. Растения этих родов — однолетние или многолетние травы, кустарники и деревья. Родиной большинства видов является Южная и Центральная Америка. Произрастают они преимущественно в условиях жаркого климата от побережий до высот 2000 м над уровнем моря. *Solanum bonariense* L. натурализован в Южной Европе, *S. lycopersicum* L. и *S. tuberosum* L. — важные сельскохозяйственные культуры, сорта которых возделывают во многих странах северного и южного полушария Земли. При

изучении пыльцы этих видов нужно обращать особое внимание на происхождение изученных образцов, поскольку современные сорта и формы могут значительно отличаться по плоидности и особенностям прохождения мейоза, что может повлиять на морфологию пыльцы и ее изменчивость (Schishova et al., 2019). Широкое применение методов молекулярно-филогенетического анализа приводит к пересмотру объемов всего семейства Solanaceae в целом, его подсемейств, триб и отдельных родов. Уточняются филогенетические связи между отдельными родами (Olmstead et al., 2008; Cole, Godin, 2022). Результаты молекулярно-генетических исследований подтвердили правомерность включения ранее самостоятельных родов *Cyphomandra* Sendtn. (Bohs, 2007) и *Lycopersicon* Mill. (Komarova et al., 2008) в род *Solanum*, а род

Hebecladus Miers. в род *Jaltomata* (Mione et al., 1994). Согласно данным молекулярно-филогенетического анализа роды *Solanum* и *Jaltomata* составляют одну кладу Solaneae (Olmstead et al., 2008; Cole, Godin, 2022).

В настоящее время методами оптической и сканирующей электронной микроскопии подробно изучена морфология пыльцевых зерен незначительной части видов, традиционно относимых к роду *Solanum* (Edmonds, 1984; Batista-Franklin, Gonçalves-Esteves, 2008; Vitorino da Cruz-Barros et al., 2011; Tarasevich et al., 2011; Adedeji, Akinniyi, 2015; Du et al., 2018; Ashfaq et al., 2020). В общей сложности имеется информация о морфологии пыльцы порядка 200 видов этого рода. Пыльца видов *Solanum* характеризуется одинаковым бороздно-оревым типом апертур и несколькими вариациями скульптуры поверхности экзины. Считается, что особенности скульптуры поверхности пыльцы могут быть использованы для таксономии рода (Batista-Franklin, Gonçalves-Esteves, 2008). Также отмечается сходство формы пыльцевых зерен, строения апертур и структуры экзины пыльцевых зерен видов, относимых ранее к роду *Cyphomandra* (*C. pinetorum* L. B. Sm. & Downs, *C. betacea* (Cav.) Sendtn) и ряда видов рода *Solanum* (Du et al., 2018). Палиноморфология растений, ранее относившихся к самостоятельным родам и перемещенных в настоящее время в род *Solanum*, изучена значительно хуже. Имеются разрозненные данные по палиноморфологии отдельных видов *Cyphomandra* (Rao, Raoof, 1970; Ayrapetyan, 2002, Paria et al., 2010; Du et al., 2018), *Lycopersicum* (Kupriyanova, Aleshina, 1978; Paria et al., 2010, Ayrapetyan, 2002). Подробное исследование морфологии пыльцы рода *Jaltomata* до сих пор не проводилось. В литературе имеются сведения о палиноморфологии двух видов *Jaltomata* и одного вида *Hebecladus*, включенного в род *Jaltomata* (Rao et al., 1970; Ayrapetyan, 2002).

Цель работы — оценить значение палиноморфологических признаков *Solanum* и *Jaltomata* для установления родства этих родов и идентификации дисперсной пыльцы в палиномах разного происхождения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использован палинологический материал из Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Морфологию пыльцы исследовали методами световой (СМ) и сканирующей электронной (СЭМ) микроскопии. Для исследования в проходящем свете пыльцевые зерна обрабатывали по стандартному ацетоллизному методу (Erdtman, 1952). Световые фотографии пыльцы получали с помощью микроскопа Axioplan 2 фирмы “Carl Zeiss” (Германия) при увеличении 1000 крат. Особенности микроморфологического строения поверхности пыльцевых зерен исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-6390 фирмы “JEOL” (Япония) при ускоряющем напряжении 17 кВ (реже при 15 или 18 кВ), в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования предварительно обработанную ацетоллизной смесью пыльцу закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплав золота и палладия в вакуумной установке. Изучение пыльцы проводили по общепринятой схеме, учитывали: форму и очертания пыльцевых зерен, тип и число апертур, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и особенности скульптуры (Kupriyanova, Aleshina, 1967, 1972). Для измерения основных палиноморфологических параметров отбирали 30 пыльцевых зерен.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено исследование морфологии пыльцевых зерен 12 видов рода *Solanum* и 2 видов рода *Jaltomata*. Краткое описание пыльцевых зерен изученных видов представлено в табл. 1, 2.

АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Форма, очертания, размеры. Пыльцевые зерна изученных видов эллипсоидальной, близкой к сфероидальной, формы (соотношение длины полярной оси (P) к длине экваториального диаметра (E) незначительно больше 1).

Таблица 1. Основные неколичественные характеристики пылцы исследованных видов родов *Solanum* и *Jaltomata*
Table 1. The main non-quantitative characteristics of pollen of the studied species of the genera *Solanum* and *Jaltomata*

№	Название вида в соответствии с современной номенклатурой Species name in accordance with modern nomenclature	Очертание пыльцевого зерна с полюса Polar view of pollen grain	Очертание пыльцевого зерна с экватора Equatorial view of pollen grain	Ора / Ora	Скульптура Exine ornamentation
Род <i>Solanum</i> / Genus <i>Solanum</i>					
Группа видов <i>Cyphomandra</i> / <i>Cyphomandra</i> species group					
1	<i>S. lasiopodium</i> Dunal.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Почти округлое Almost rounded	Экваториально вытянутые, с неясными концами и нечеткими краями Equatorially elongated, with unclear ends and unclear edges	Шипиковатая Echinata
2	<i>S. diploconos</i> (Mart.) Sendtn.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Треугольное Triangular	Экваториально вытянутые, линзовидные, с четкими слегка неровными краями и четкими суженными концами Equatorially elongated, lenticular, with clear slightly uneven edges and clear narrowed ends	Шипиковатая Echinata
3	<i>S. sciadostylis</i> (Sendtn.) Bohs	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями, длиннее образуют почти замкнутый экваториальный пояс Equatorially elongated, with clear edges, long, forming an almost closed equatorial belt	Бугорчато-шипиковатая Tuberculate-echinate
4	<i>S. obliquum</i> Ruiz et Pav.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями, длиннее образуют почти замкнутый экваториальный пояс Equatorially elongated, with clear edges, long, forming an almost closed equatorial belt	Шипиковатая Echinata
5	<i>S. sysocarpa</i> (Mart. & Sendtn.) Sendtn.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и неясными концами Equatorially elongated, with clear edges and unclear ends	Шипиковатая Echinata
6	<i>S. viarum</i> Dunal.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, с четкими краями, длиннее образуют почти замкнутый экваториальный пояс Equatorially elongated, with clear edges, long, forming an almost closed equatorial belt	Шипиковатая Echinata
Группа <i>Lycopersicon</i> / <i>Lycopersicon</i> species group					
7	<i>S. lycopersicum</i> L.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, более или менее четкие, с неясными концами Equatorially elongated, more or less distinct, with unclear ends	Шипиковатая Echinata
8	<i>S. habrochaites</i> S. Knapp & D. M. Spooner	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло-треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, более или менее четкие, с неясными концами Equatorially elongated, more or less distinct, with unclear ends	Шипиковатая Echinata

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

9	<i>S. peruvianum</i> L.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально-вытянутые, более или менее четкие, с неясными концами Equatorially elongated, more or less distinct, with unclear ends	Шипиковатая Echinata
Группа <i>Solanum</i> <i>Solanum</i> species group					
10	<i>S. bonariense</i> L.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и зауженными четкими концами Equatorially elongated, with clear edges and narrowed clear ends	Шипиковатая Echinata
11	<i>S. decorum</i> Sendtn.	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и широкими слегка раздваивающимися концами Equatorially elongated, with clear edges and wide slightly forked ends	Шипиковатая Echinata
12	<i>S. fendleri</i> Van Heurk	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округло- треугольное Round-triangular	Экваториально вытянутые, с четкими краями и широкими слегка раздваивающимися концами Equatorially elongated, with clear edges and wide slightly forked ends	Шипиковатая Echinata
Род <i>Jaltomata</i> / Genus <i>Jaltomata</i>					
13	<i>J. procumbens</i> (Cav.) J. L. Gentry	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Округлое Rounded	Нечеткая, слегка заходит за края борозды Indistinct, slightly beyond the edges of the colpus	Шипиковатая с перфорациями и разнонаправленными Echinata with perforations and multidirectional striae
14	<i>J. umbellata</i> (Ruiz & Pav.) Mione & M. Nee	Эллипсоидальное Ellipsoidal	Почти округлое almost rounded	Экваториально вытянутая, нечеткая в очертании Equatorially elongated, indistinct in outline	Шипиковатая с перфорациями Echinata with perforations

Таблица 2. Основные количественные характеристики пыльцевых зерен исследованных видов родов *Solanum* и *Jaltomata*
Table 2. The main quantitative characteristics of pollen grains of the studied species of the genera *Solanum* and *Jaltomata*

№	Название вида в соответствии с современной номенклатурой Species name in ac- cordance with mod- ern nomenclature	Этикетка гербарного образца Herbarium specimen label	Длина полярной оси (мкм), <i>P</i> Length of polar axis (µm), <i>P</i>	Длина экваториального диаметра (мкм), <i>E</i> Equatorial diameter (µm), <i>E</i>	<i>P/E</i>	Ора / Ora		Ширина борозды (µм) Colpus width (µm)	Толщина экзины (µм) Exine thickness (µm)	Высота шипов (мкм) Height of spines (µm)	Число шипов на 1 µм ² Number of spines per 1 µm ²
						Ширина (µм) Width (µm)	Длина (µм) Length (µm)				
Род <i>Solanum</i> / Genus <i>Solanum</i>											
Группа видов <i>Cyphomandra</i> / <i>Cyphomandra</i> species group											
1	<i>Solanum lasiopodium</i> Dunal.	<i>Cyphomandra bassovioioides</i> Rusby: Plants of Santa Marta, United States of Colombia, Herbert H. Smith 1898–1901, n. 1181	18.2–20.0	19.0–1.5	1.1	1.7	9.1–10.4	1.6	1.0	0.1	16–20
2	<i>S. diploconos</i> (Mart.) Sendtn.	<i>C. diploconos</i> (Martius) Sendtn.: Rio Janeiro, 1885–1886, Glasiou; 16293	24.5–30.0	29.0–31.5	1.3	3.5–5.7	Концы сливаются The ends merge	2.4–2.7	1.2	0.1	17–20
3	<i>S. sciadostylis</i> (Sendtn.) Bohs	<i>C. sciadostylis</i> Sendtn.: Prov. Minas Geraes Caldas, 14.12.1859	24.5–28.0	29.0–31.5	1.2	2.5–3.3	Концы сливаются The ends merge	2.7	1.2	0.1	11–13
4	<i>S. obliquum</i> Ruiz et Pav.	<i>C. obliqua</i> (Ruiz et Pav.) Sendtn.: Plants of Peru, Cucharas to Tinga, Marie, 500 m, Felix Woytkowski, June 21958, n. 5017	24.0–26.5	24.0–26.5	1.1	1.5–2.4	14.5–17.1	2.0–2.5	1.2	0.1	19–20
5	<i>S. sycocarpum</i> Mart. & Sendtn.	<i>C. sycocarpa</i> (Mart. & Sendtn.) Sendtn.: Herb. Fischer, Mai 1849	24.0–27.1	28.5–30.0	1.3	2.1–4.3	11.3–13.8	2.5–3.1	1.8	0.1	18–23
6	<i>S. viarium</i> Dunal.	<i>C. viridiflora</i> (Ruiz & Pav.) Sendtn.: Santa Maria, United States of Colombia, Herbert H. Smith, 1898–1901	30.0–32.5	32.5–35.0	1.1	2.1–4.3	11.3–13.8	2.4	2.0	0.1	18–20

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Группа <i>Lycopersicon</i> / <i>Lycopersicon</i> species group											
7	<i>S. lycopersicum</i> L.	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.: Мексика [Mexico], 23.01.1968	26.4–33.3	25.5–29.7	1.2	2.5–3.3	4.5–7.4	2.0–2.2	1.1	<0.1	10–11
8	<i>S. habrochaites</i> S. Knapp & D. M. Spooner	<i>L. hirsutum</i> Dunal: Peru, province of Hualgayoc, Departament of Cajamarca, 29 August 1964, Paul C. Hutchinson, Klaus von Bismark, № 6326a	28.2–31.3	26.5–28.9	1.1	2.5–3.2	5.5–7.7	2.0–2.2	1.0	<0.1	12–13
9	<i>S. peruvianum</i> L.	<i>L. peruvianum</i> (L.) Mill.: Peru, 1843, № 7316	19.7–23.1	18.5–23.0	1.1	2.2–2.6	7.3–7.5	1.6–1.8	0.8–1.2	<0.1	12–13
Группа <i>Solanum</i> / <i>Solanum</i> species group											
10	<i>S. bonariense</i> L.	<i>S. bonariense</i> L.: Argentina, Tigre, insulae in ost. fl. Parona, 10.01.1928, S. Juzepczuk	27.5–30.0	25.0–28.2	1.2	1.8–2.3	12.1–15.0	3.0	1.5	0.1	6–7
11	<i>S. decorum</i> Sendtn.	<i>S. decorum</i> Sendtn.: Herb. Reg. Berolinense, Brasilia, Sellow legit	24.5–31.0	25.0–30.5	1.3	2.7–3.6	12.8–16.5	2.0–2.5	1.5	0.1	6–7
12	<i>S. fendleri</i> Van Heurk	<i>S. fendleri</i> Van Heurk: Charges, Isthmus of Panama, Fondler A., Febr.—March 1850, № 254	26.0–28.5	26.0–28.5	1.2	2.7–3.2	14.1–14.6	1.9	1.3	0.1	10–12
Род <i>Jaltomata</i> / Genus <i>Jaltomata</i>											
13	<i>J. procumbens</i> (Cav.) J. L. Gentry	<i>Atropa procumbens</i> Cav.: M. Balbis, 1808	28.0–35.1(56.0)	20.1–33.0 (56.0)	1.1	1.1–1.5	1.1–1.5	1.0	0.9–1.2	0.2–0.3	2
14	<i>J. umbellata</i> (Ruiz & Pav.) Mione & M. Nee	<i>Hebecladus umbellatus</i> (Ruiz & Pav.) Miers.: 3.10.1801, Herb. Mertens	21.3–25.1	24.7–30.3	1.1	4.2–4.8	8.0–9.4	2.0–2.2	1.2–1.4	0.2	2–3

У пыльцевых зерен большинства изученных видов рода *Solanum* очертания с полюса округло-3-угольные, у пыльцы *S. diploconus* почти треугольные, а у пыльцевых зерен *Jaltomata procumbens* и *J. umbellata* почти округлые. У всех исследованных видов очертания зерен с экватора — эллиптические (см. табл. 1).

Согласно общепринятой классификации (Erdtman, 1952) пыльцевые зерна всех изученных видов имеют средние размеры. Самые мелкие зерна выявлены у *S. lasiopodium* (18.0–20.0 × 19.0–21.5 мкм). Разница в размерах самых мелких и самых крупных пыльцевых зерен у одного растения незначительная, редко достигает 5 мкм (см. табл. 2). Исключение составляет *J. procumbens*. Около 10% зерен этого вида в 1.5–2 раза крупнее (см. табл. 2).

Апертуры. Типичные пыльцевые зерна всех изученных видов 3-бороздно-оровые. Только у *J. procumbens*, кроме типичных, встречаются атипичные зерна с другим числом и (или) расположением апертур. Выявлено около 49% 6-апертурных зерен, а также единичные пыльцевые зерна с одной опоясывающей апертурой в форме шва теннисного мяча (по терминологии Pozhidaev, 1993, 1995). Апертуры сложные, каждая состоит из внешней меридионально ориентированной борозды (кольпы) и внутренней эндоапертуры (оры). Борозды у пыльцевых зерен всех изученных видов сходны по своей морфологии. Они длинные, узкие или средней ширины. У пыльцевых зерен *J. procumbens* концы борозд иногда сливаются на полюсах (рис. 1, 23). Края борозд более или менее четкие, параллельные, концы оттянутые, в большинстве случаев заостренные, только у пыльцевых зерен *S. viarum* слегка закругленные. У всех изученных видов, за исключением *S. bonariense* и *S. fendleri* (группа *Solanum*), борозды характеризуются мембраной с бугорками. У *S. bonariense* и *S. fendleri* мембрана борозд почти гладкая.

Оры у пыльцы изученных видов различаются размерами и четкостью очертаний. По морфологическим признакам можно выделить две основные группы ор.

Группа 1. Оры четко очерченные, длинные, вытянутые по экватору, с хорошо различимыми или неразличимыми концами. Ширина ор в большинстве случаев превышает ширину

борозд, реже почти равна ширине борозды. По длине ор можно выделить две подгруппы.

1.1. Оры длинные, их концы почти сливаются, образуя почти замкнутый экваториальный поясок (*S. diploconus*, *S. sciadostylis*, *S. viarum*) (см. табл. 1; рис. 1, 9–12, 13–16).

1.2. Оры более короткие, не образуют экваториальный поясок, их концы раздваиваются (*S. sycocarpum*) (рис. 1, 1), заостряются или плохо различимы при светооптическом исследовании (см. табл. 1).

Группа 2. Оры нечетких очертаний. Почти округлые, слегка выступающие за края борозд у пыльцевых зерен *Jaltomata procumbens* (рис. 1, 21, 22).

Скульптура поверхности пыльцевых зерен (рис. 2, 3, 6, 9, 12; рис. 3, 3, 6, 9, 12). У пыльцевых зерен всех изученных видов скульптура шипиковая. Скульптурные элементы микроскопические, хорошо различимы только при высоких увеличениях СЭМ. Шипики конические (в боковой проекции треугольные) в проекции сверху часто выглядят как микроскопические гранулы или бородавки, более или менее одинаковые по величине.

Пыльцевые зерна некоторых изученных видов различаются между собой по высоте шипиков, плотности их взаимного расположения и наличию дополнительных скульптурных элементов между ними.

У пыльцы большей части исследованных видов шипики очень мелкие, не более 0.1 мкм, более или менее одинаковые по высоте, равномерно распределенные по поверхности пыльцевого зерна.

Шипики более крупных размеров (0.2–0.3 мкм высотой) свойственны пыльце представителей рода *Jaltomata* (рис. 3, 9, 12).

Плотность расположения шипиков варьирует от 2–3 на 1 мкм² у пыльцы видов *Jaltomata* и от 6 до 23 — у зерен видов *Solanum*. В разных группах видов этого рода число шипиков на поверхности экзины неодинаково. У пыльцы видов из группы *Cyphomandra* оно варьирует от 11–13 (*S. sciadostylis*) до 23 (*S. sycocarpum*), в группе *Lycopersicon* — 10–13, в группе *Solanum* от 6–7 (*S. bonariense*) до 10–12 (*S. fendleri*) (см. табл. 2).

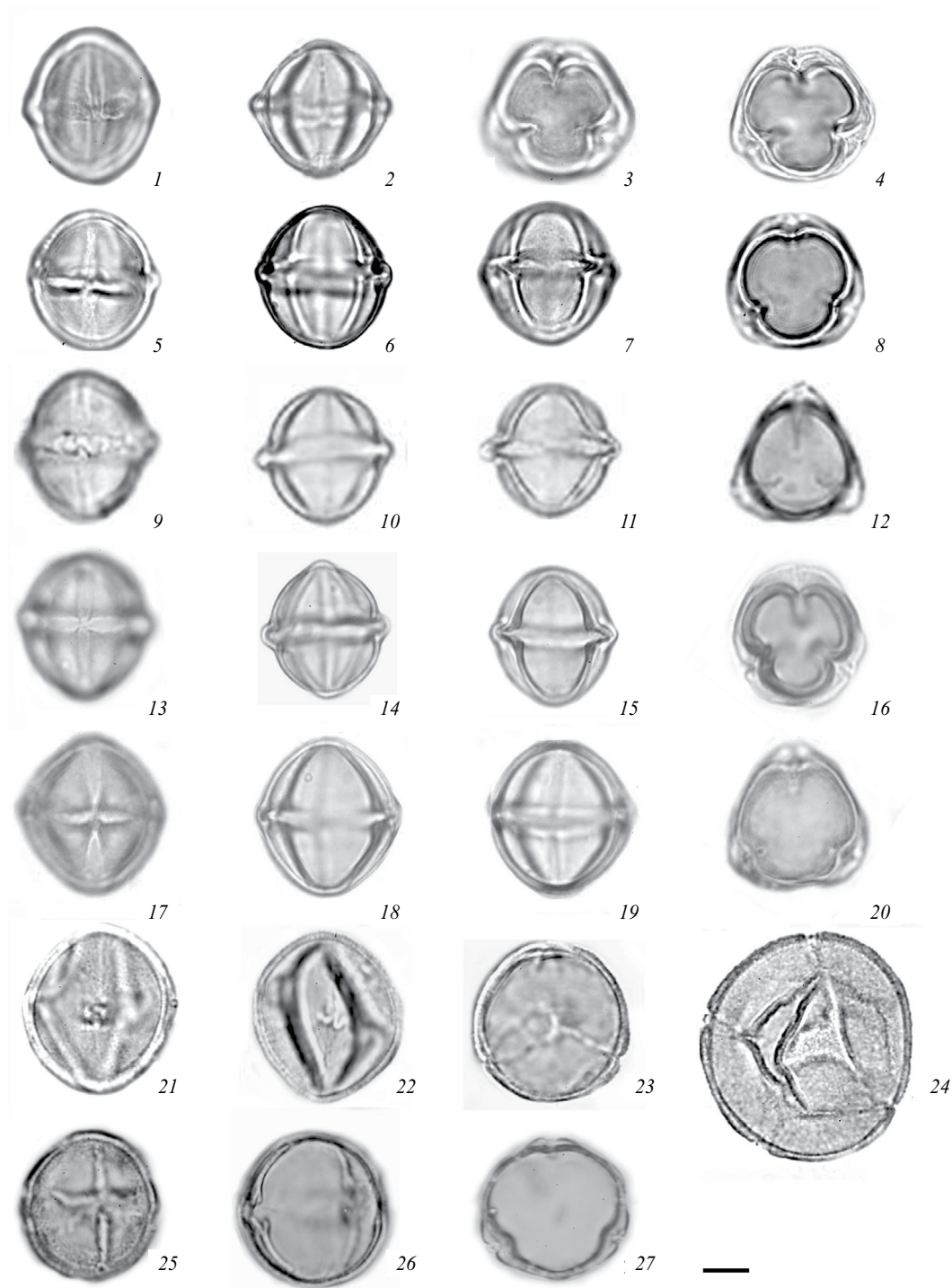


Рис. 1. Морфология пыльцы *Solanum* и *Jaltomata* (СМ).

1–4 — *Solanum sycocarpum*; 5–8 — *S. obliquum*; 9–12 — *S. diploconos*; 13–16 — *S. sciadostylis*; 17–20 — *S. bonariense*; 21–24 — *Jaltomata procumbens*; 25–27 — *J. umbellata*. 1, 2, 5–7, 9–11, 13–15, 17–19, 21, 22, 25, 26 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 4, 8, 12, 16, 18, 20, 23, 27 — вид пыльцевого зерна с полюса. 24 — атипичное пыльцевое зерно, вид с полюса. Масштабная линейка, мкм: 1–27 — 10.

Fig. 1. Pollen morphology of *Solanum* and *Jaltomata* (LM).

1–4 — *Solanum sycocarpum*; 5–8 — *S. obliquum*; 9–12 — *S. diploconos*; 13–16 — *S. sciadostylis*; 17–20 — *S. bonariense*; 21–24 — *Jaltomata procumbens*; 25–27 — *J. umbellata*. 1, 2, 5–7, 9–11, 13–15, 17–19, 21, 22, 25, 26 — equatorial view of pollen grains. 3, 4, 8, 12, 16, 18, 20, 23, 27 — polar view of pollen grains. 24 — atypical pollen grain, polar view. Scale bars, μm : 1–27 — 10.

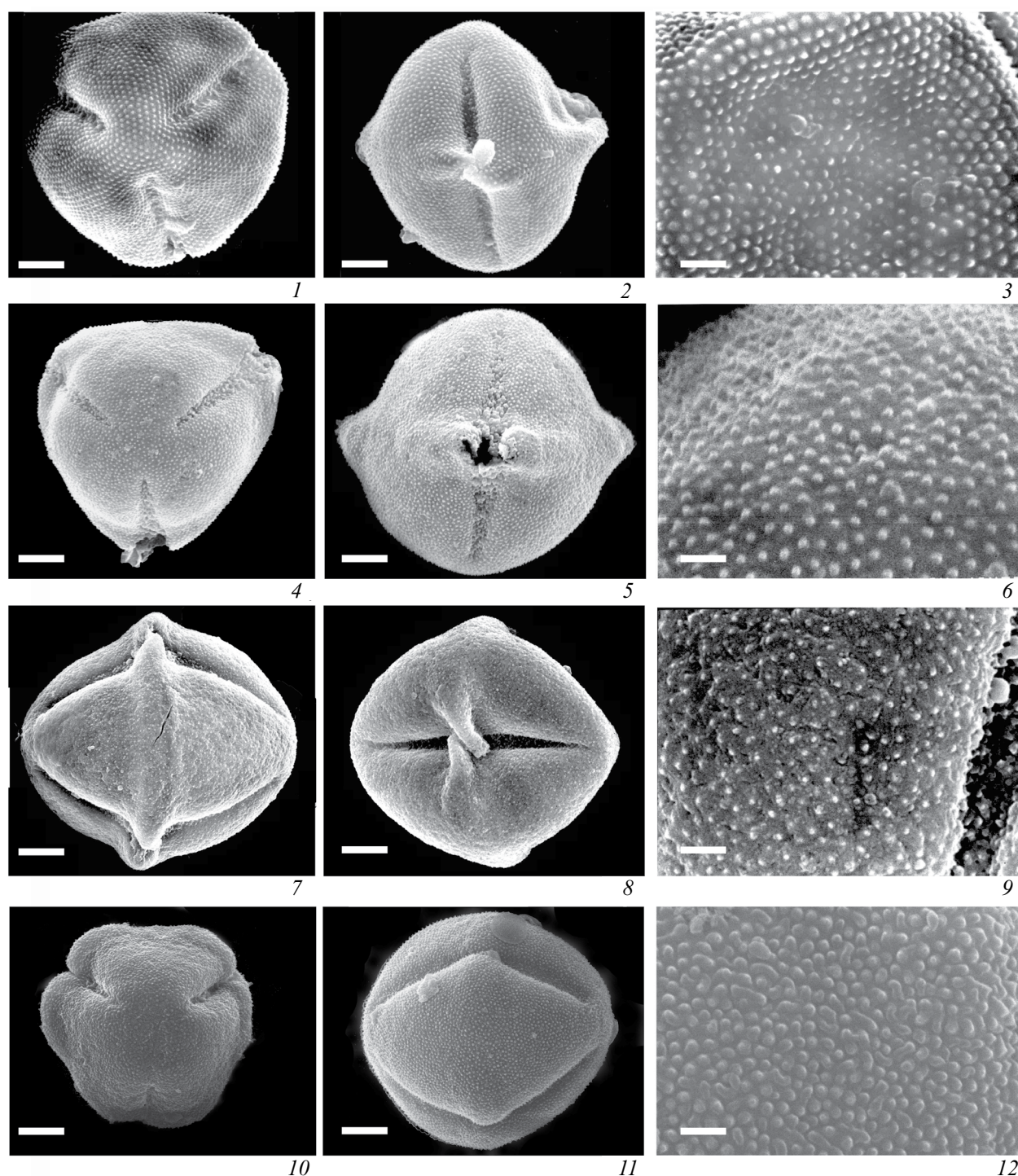


Рис. 2. Морфология пыльцы *Solanum* (СЭМ).

1–3 — *Solanum lasiopodium*; 4–6 — *S. diploconos*; 7–9 — *S. sciadostylis*; 10–12 — *S. bonariense*. 1, 4, 10 — вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 5, 7, 8, 11 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6, 9, 12 — скульптура экзины.

Масштабные линейки, мкм: 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

Fig. 2. Pollen morphology of *Solanum* (SEM).

1–3 — *Solanum lasiopodium*; 4–6 — *S. diploconos*; 7–9 — *S. sciadostylis*; 10–12 — *S. bonariense*. 1, 4, 10 — polar view of pollen grains. 2, 5, 7, 8, 11 — equatorial view of pollen grains. 3, 6, 9, 12 — exine sculpture.

Scale bars, μm : 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

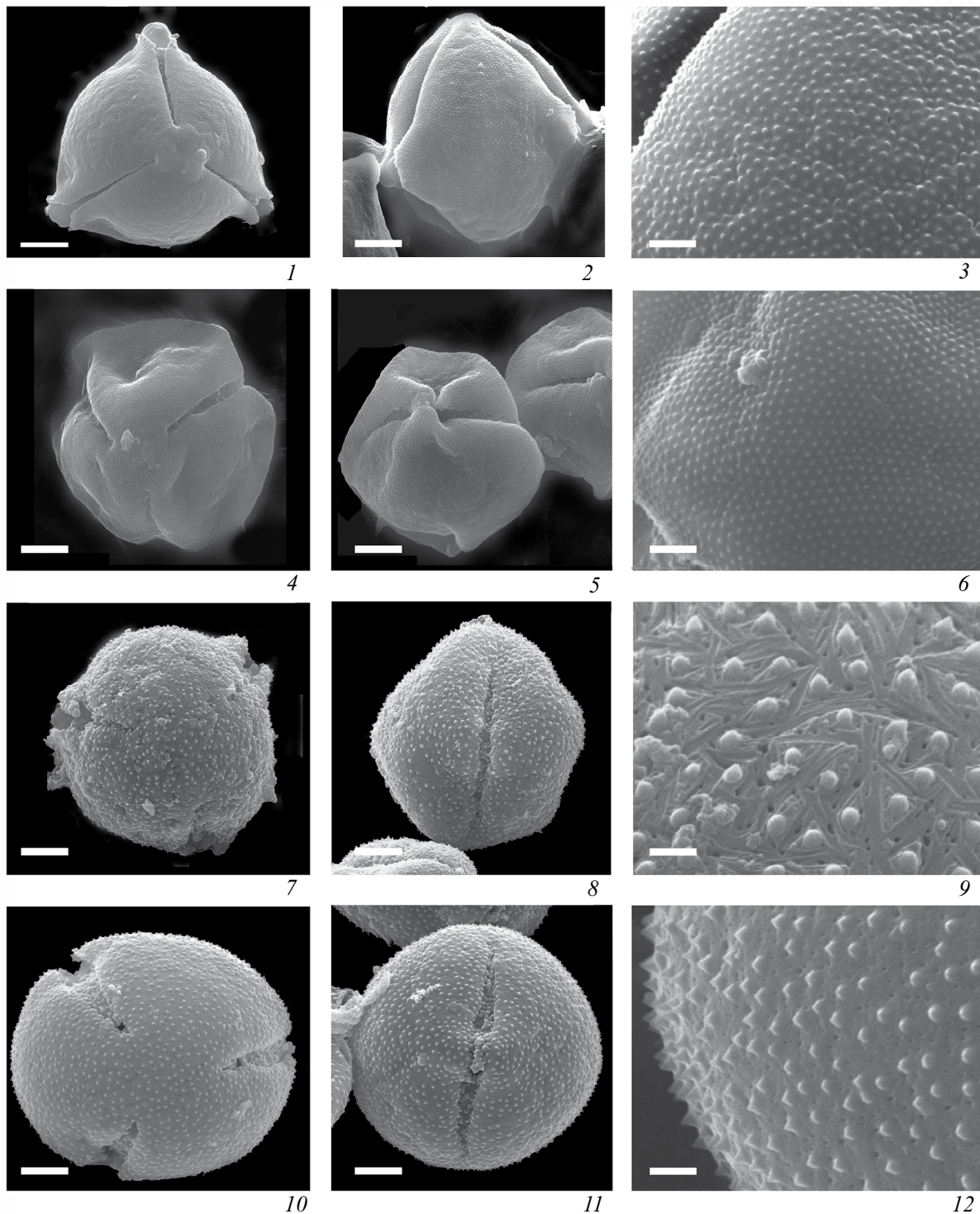


Рис. 3. Морфология пыльцы *Solanum* и *Jaltomata* (СЭМ).

1–3 — *Solanum lycopersicum*; 4–6 — *S. habrochaites*; 7–9 — *Jaltomata procumbens*; 10–12 — *Jaltomata umbellata*. 1, 4, 7, 10 — вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 5, 8, 11 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6, 9, 12 — скульптура экзины. Масштабные линейки, мкм: 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

Fig. 3. Pollen morphology of *Solanum* and *Jaltomata* (SEM).

1–3 — *Solanum lycopersicum*; 4–6 — *S. habrochaites*; 7–9 — *Jaltomata procumbens*; 10–12 — *Jaltomata umbellata*. 1, 4, 7, 10 — polar view of pollen grains. 2, 5, 8, 11 — equatorial view of pollen grains. 3, 6, 9, 12 — exine sculpture.

Scale bars, μm : 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11 — 5; 3, 6, 9, 12 — 1.

У пыльцы большинства изученных видов шипики плотно прилегают друг к другу и являются единственными скульптурными элементами экзины. У пыльцевых зерен некоторых исследованных видов между шипиками выявлены дополнительные скульптурные элементы. Так, на поверхности экзины *S. sciadostylis* видны микроскопические гранулы, у *S. obliquum* редкие перфорации. Перфорации диаметром не более 0.1 мкм также характерны для экзины видов рода *Jaltomata*. Сложная скульптура описана для пыльцевых зерен *J. procumbens* (рис. 3, 9), на поверхности которых, кроме шипов и перфораций, выявлены многочисленные тонкие, короткие, разнонаправленные струи. По этому признаку пыльца *J. procumbens* хорошо отличается не только от пыльцы всех исследованных видов *Solanum*, но и от *Jaltomata umbellata* (рис. 3, 12).

Таким образом, исследование с помощью СЭМ показало, что хотя скульптура пыльцы изученных видов достаточно однообразна, выявленные признаки могут быть таксономически значимыми, позволяющими различать по пыльце роды *Solanum* и *Jaltomata*. Пыльцевые зерна некоторых изученных видов *Solanum* различаются плотностью распределения шипиков по поверхности экзины (см. табл. 2).

Экзина. У пыльцы большинства видов экзина тонкая, 0.8–1.5 мкм толщиной. У *S. sycocarpum* до 1.8 мкм, у *S. viarum* до 2.0 мкм. Над орами экзина заметно утолщается, приподнимается, разрастается и образует замок над орой. Экзина тектатно-коллумелятная (Tarasevich et al., 2011). Светооптическое исследование не позволяет выявить структуру экзины у пыльцы видов *Solanum*, столбики не просматриваются. В отличие от пыльцевых зерен *Solanum* у оболочки пыльцы *J. umbellata* и *J. procumbens* колумеллы удается рассмотреть при использовании светового микроскопа.

СРАВНЕНИЕ И АНАЛИЗ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученных и литературных палиноморфологических данных показал, что пыльца представителей рода *Solanum* в целом не отличается большим разнообразием. По комплексу палиноморфологических признаков, главным

из которых можно считать характерное утолщение экзины в области апертур, дисперсные зерна представителей этого рода могут достоверно определяться до семейства. Однако большое сходство пыльцы *Solanum* с пылью *Physalis* и некоторых других небольших родов семейства Solanaceae (Airapetyan, 1991, 2002; Zhang, Lu, 1995; Perveen, Qaiser, 2007 и др.) делают практически невозможным определение дисперсной пыльцы до рода.

Из 12 изученных видов *Solanum* 6 видов (*S. lasiopodium*, *S. diploconus*, *S. sciadostylis*, *S. obliquum*, *S. sycocarpum*, *S. viarum*) ранее входили в самостоятельный род *Cyphomandra*, объединявший около 35 видов. Для удобства в данной работе эти виды рассматриваются как отдельная группа *Cyphomandra* (см. табл. 1, 2). Палиноморфологически бывший род *Cyphomandra* изучен недостаточно хорошо. В литературе имеются сведения о морфологии пыльцы только двух видов *Cyphomandra* (Vitorino da Cruz-Barros et al., 2011). Проведенное палиноморфологическое исследование показало, что пыльца изученных видов в целом не отличается большим разнообразием. В основном различия касаются плотности расположения шипиков на поверхности экзины (см. табл. 2). Однако у отдельных видов удалось выявить таксономические признаки видового уровня. Так, пыльцевые зерна *S. diploconus* отличаются треугольными очертаниями зерен с полюса (см. рис. 1, 12). На поверхности экзины *S. sciadostylis* выявлены мелкие, невысокие, уплощенные, плотно прилегающие друг к другу бугорки с одним шипиком в центре, реже с 2–4 (см. рис. 2, 9). Детали скульптуры видны только при больших увеличениях.

По молекулярно-генетическим данным, представители группы *Cyphomandra* составляют самостоятельную кладу в составе рода *Solanum* (Bohs, 2007). При этом *S. diploconus* и *S. sciadostylis* входят в одну, а *S. obliquum* — в другую ветви. Палиноморфологические данные не могут подтвердить такого разделения на две ветви. С одной стороны, пыльца этих трех видов имеет много общих признаков. С другой — пыльцевые зерна *S. diploconus* и *S. sciadostylis* имеют ряд существенных различий. Так, пыльцевые зерна *S. diploconus* отличаются треугольным очертанием зерна с полюса. Пыльца *S. sciadostylis* имеет

характерную бугорчато-шипиловатую скульптуру поверхности экзины. По полученным данным, все эти три вида имеют некоторые палиноморфологические различия. *S. diploconus* и *S. sciadostylis* по палиноморфологическим признакам не объединяются в одну группу, отличающую от *S. obliquum*.

Полученные палиноморфологические данные не позволяют различать пыльцу *Cyphomandra* и *Solanum* групп и не противоречат переносу этой группы видов в состав рода *Solanum*.

Виды *S. lycopersicum*, *S. habrochaites* и *S. peruvianum* ранее входили в самостоятельный род *Lycopersicon*. Из этой группы хорошо изучена морфология пыльцы *S. lycopersicum* (Kupriyanova, Aleshina, 1978; Al-Quran, 2004; Paria et al., 2010; Kayani et al., 2019 и др.). Однако литературные данные о морфологии пыльцы данного вида противоречивы. Так, в частности, S. Al-Quran (2004) описал пыльцу этого вида как 4-косо-сложнобороздную. Заносный этот вид во флоре Иордании или культурный сорт, в работе не указано. Другие авторы описывают пыльцу этого вида как 3-бороздно-оровую. Размер пыльцевых зерен культивируемого в западных Гималаях *S. lycopersicum* варьирует от 11.4 до 42.75 мкм (Kayani et al., 2019), при среднем значении 24 мкм. У исследованного нами образца *S. lycopersicum* из Мексики не обнаружено такого большого размаха изменчивости размеров пыльцевых зерен (полярная ось — 26.4–33.4, экваториальный диаметр 25.5–29.7). Пыльцевые зерна этого вида из Ростовской области (Kupriyanova, Aleshina, 1978) несколько меньше, чем у мексиканского образца и также с небольшим размахом изменчивости ((22.8–24.0) × (20.4–21.6) мкм). Вероятно, разноречивые данные о палиноморфологии этого вида связаны с широким распространением вида и большим количеством сортов.

По молекулярно-генетическим данным *S. lycopersicum* и *S. peruvianum* более сходны между собой, чем с *S. habrochaites* (Nesbitt, Tanksley, 2002). По полученным палинологическим данным пыльцевые зерна *S. peruvianum* имеют сравнительно меньшие размеры, чем пыльца других двух видов группы *Lycopersicon* (см. табл. 2). Других значимых морфологических различий между пыльцой этих видов не обнаружено.

В целом пыльца группы *Lycopersicon* по своим морфологическим признакам сходна с пыльцой группы *Solanum*, что подтверждает правильность объединения этих групп в один род.

Морфология пыльцы рода *Jaltomata* (Mione, 1997), изучена недостаточно. В литературе имеются описания и изображения пыльцы лишь двух видов (Paria et al., 2010). В своей работе N. D. Paria и соавторы (2010) отмечают диморфизм пыльцы у *J. procumbens*, выражающийся в наличии крупных (п.о. 40 мкм, э.д. 35 мкм) и мелких (п.о. 27 мкм, э.д. 23 мкм) пыльцевых зерен с крупными, около 9 мкм в диаметре, орами. Полученные нами данные свидетельствуют о более широком полиморфизме пыльцы у этого вида. Было установлено, что только 50% пыльцевых зерен 3-бороздно-оровые, но и среди них часто встречаются синкольпатные зерна со сливающимися на полюсах бороздами. Остальные зерна отличаются другим числом и расположением апертур. Среди таких нетипичных пыльцевых зерен преобладают 6-апертурные (около 49%), кроме того, встречаются единичные 1-бороздно-оровые с одной кольцевой апертурой. Кроме того, наблюдается разброс размеров зерен: 10% зерен имеют размеры в 1.5–2 раза большие, чем у большинства. Крупные пыльцевые зерна могут быть как типичными 3-бороздно-оровыми, так и 6-апертурными.

Род *Jaltomata* в современном составе, по результатам молекулярно-генетических исследований, является монофилетическим, *J. umbellata* и *J. procumbens* относятся к разным, достаточно далеко отстоящим друг от друга,кладам внутри рода (Miller et al., 2011). Полученные нами палинологические данные по этим видам согласуются с результатами молекулярно-генетических исследований. Пыльцевые зерна *J. umbellata* при сравнительно меньших размерах имеют значительно более широкие борозды и оры (см. табл. 2). Оры пыльцы *J. umbellata* неправильной формы, существенно вытянуты по экватору, тогда как оры *J. procumbens* округлые. Обнаружены различия в скульптуре поверхности экзины. У пыльцевых зерен *J. procumbens* выявлена отчетливая дополнительная орнаментация между шипами в виде перфораций и разнонаправленных коротких струй, у пыльцевых зерен *J. umbellata* между шипами имеются только перфорации.

Такие различия в морфологии пыльцы *J. umbellata* и *J. procumbens* дают дополнительные основания считать представителей этих групп относящимися к разнымкладам этого рода.

Относительно крупные шипы на поверхности экзины (0.2–0.3 мкм высотой), округлые очертания зерен с полюса, нечеткие очертания ор позволяют достоверно отличать пыльцу *Jaltomata* от пыльцы *Solanum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное сравнительное палиноморфологическое исследование свидетельствует о большом морфологическом сходстве родов *Solanum* и *Jaltomata*, что соответствует современным молекулярно-генетическим данным, согласно которым эти роды размещены в одной кладе Solaneae (Olmstead et al., 2008; Cole, Godin, 2022). Округлые очертания пыльцевых зерен с полюса, оры с нечеткими очертаниями, более или менее четкие коллумелы экзины, более крупные по сравнению с пыльцой *Solanum* шипики на поверхности зерен, а также низкая плотность шипиков на единицу площади (2–3 на 1 мкм²) у пыльцевых зерен видов рода *Jaltomata* и более 6–8 (а в большинстве случаев более 10) у пыльцы представителей *Solanum*, позволяют достоверно различать пыльцу представителей *Jaltomata* и *Solanum*.

Пыльцевые зерна изученных видов *Solanum* обладают большим сходством. Пыльцу видов, ранее относившихся к самостоятельным родам *Cyphomandra* и *Lycopersicon*, достоверно различить не удастся. Не выявлено значимых палиноморфологических различий этих групп видов и видов *Solanum*, что подтверждает правомерность их включения в род *Solanum*. Однако такие признаки, как очертания и размеры эндоапертур, размеры скульптурных элементов и дополнительная орнаментация экзины между шипиками, могут быть использованы для уточнения систематики отдельных видов рода *Solanum*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзадания по теме:

“Структурно-функциональные и молекулярно-генетические основы развития и адаптации высших растений”, № 1021071912890-3-1.6.11.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adedeji O.O., Akinniyi T.A. 2015. Pollen morphology of some species in the family Solanaceae. — *Advances in BioScience*. 6(4): 124–128.
<https://journals.sospublication.co.in/ab/article/view/191>
- [Airapetyan] Айрапетян А.М. 1991. Апертурный полиморфизм пыльцы у вида *Physalis maxima* L. (Solanaceae). — *Фл. раст. рес. Армении*. 13: 107–115.
- [Airapetyan] Айрапетян А.М. 2002. Палинологические данные к подсемейству Solanoideae (Solanaceae Juss.): триба Solaneae. — *Фл. раст. рес. Армении*. 14: 118–130.
- Al-Quran S. 2004. Pollen Morphology of Solanaceae in Jordan. — *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 7(6): 1586–1593.
- Ashfaq S., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Bahadur S., Ahmed S.N., Gul S., Nazish M. 2020. Pollen morphology of family Solanaceae and its taxonomic significance. — *An. Acad. Bras. Ciênc.* 92(3): e20181221.
<https://doi.org/10.1590/0001-3765202020181221>
 PMID: 33331396.
- Batista-Franklin C.P.R., Gonçalves-Esteves V. 2008. Palinologia de espécies de *Solanum* L. (Solanaceae A. Juss.) ocorrentes nas restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. — *Acta Bot. Bras.* 22(3): 782–793.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000300015>
- Bohs L. 2007. Phylogeny of the *Cyphomandra* clade of the genus *Solanum* (Solanaceae) based on ITS sequence data. — *Taxon*. 56(4): 1012–1026.
- [Cole, Godin] Коул Т.К.Г., Годин В.Н. 2022. Филогения семейства Solanaceae (SolPP, Ru).
<https://doi.org/10.13140/RG/2.2.13094.68168/2>
- Davis T. 1980. The generic relationship of *Saracha* and *Jaltomata* (Solanaceae; Solaneae). — *Rhodora*. 82: 345–352.
- D’Arcy W.G. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. — In: J.G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee, N. Estrada R. Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry, Evolution. Richmond. P. 75–137.
- Du T., Zhao C., Liu J. 2018. The pollen of *Solanum* L. and its systematic significance. — *Palynology*. 42(3): 291–310.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2017.1346527>
- Edmonds J.M. 1984. Pollen morphology of *Solanum* L. section *Solanum*. — *Bot. J. Linn. Soc.* 88: 237–251.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Hunziker A.T. 2000. The tribe Solaneae (Solanaceae): key for its genera and description of *Darcya* gen. Nov. — *Bol. Soc. Argent. Bot.* 35(1–2): 163–169.

- Kayani S., Hussain M., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Butt M.A., Ali S., Shah G.M., Mir S. 2019. Scanning Electron Microscopy (SEM) and Light Microscopy (LM)-based Palyno-morphological views of Solanaceae in Western Himalaya. — *Microsc. Res. Tech.* 82 (2): 63–74.
<https://doi.org/10.1002/jemt.23097>
- Komarova N.Y., Grimm G.W., Hemleden V., Volkov R.A. 2008. Molecular evolution of 35S rDNA and taxonomic status of *Lycopersicon* within *Solanum* sect. *Petota*. — *Plant Syst. Evol.* 276: 59–71.
- [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. 172 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Л. 184 с.
- Miller R.J., Mione T., Phan H-L., Olmstead R.G. 2011. Color by numbers: nuclear gene phylogeny of *Jaltomata* (Solanaceae), sister genus to *Solanum*, Supports three clades differing in fruit color. — *Systematic Botany* 36(1): 153–162.
- Mione T. 1997. A new Peruvian species of *Jaltomata* (Solanaceae) with blood-red floral nectar. — *Rhodora* 99(900): 283–286.
- Mione T., Olmstead R.C., Jansen R.K., Anderson G.J. 1994. Systematic Implications of chloroplast DNA variation in *Jaltomata* and selected physaloid genera (Solanaceae). — *Am.J. Bot.* 81 (7): 912–918.
- Nesbitt T.C., Tanksley S.D. 2002. Comparative Sequencing in the Genus *Lycopersicon*: Implications for the Evolution of Fruit Size in the Domestication of Cultivated Tomatoes. — *Genetics* 162(1): 365–379.
<https://doi.org/10.1093/genetics/162.1.365>
- Olmstead R.G., Bohs L., Migid H.A., Santiago-Valentin E., Garcia V.F., Collier S.M. 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. — *Taxon* 57(4): 1159–1181.
- Paria N.D., Kundu P., Roy B., Mundhra A. 2010. Pollen morphology of the tribe Solaneae (Solanaceae) in relation to taxonomy. — *J. Botan. Soc. Bengal.* 64(1): 17–28.
- Perveen A., Qaiser M. 2007. Pollen morphology of family Solanaceae from Pakistan. — *Pak. J. Bot.* 2243–2256.
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana* 32(2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana* 34(1): 10–20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Rao V.N.M., Rauoof A.A. 1970. Pollen and pollination studies in tree tomato (*Cyphomandra betacea* Sendt.). — *J. Palynology* 6: 70–72.
- Schishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov Sh., Demchenko K., Yemelyanov V., Pendinen G., Shavarda A., Gavrilenko T. 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile. — *Metabolites* 9(2).
<https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- [Tarasevich et al.] Тарасевич В.Ф., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Гаврилова О.А., Брицкий Д.А., Свенторжецкая О.Ю., Леунова В.М. 2011. Особенности морфологии пыльцы семейства Solanaceae. — В сб.: Проблемы современной палинологии: Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар. С. 59–67.
- Vitorino da Cruz-Barros M.A., Silva E.L., Gasparino E.C., Souza L.N., de Oliveira A.C. 2011. Flora Polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). — *Hoehnea* 38(4): 661–685.
- Zhang Z., Lu A.M. 1995. Pollen morphology of *Physalis* (Solanaceae) in China and its systematic significance. — *Cathaya* 7: 63–74.

POLLEN MORPHOLOGY OF SOME SPECIES OF *SOLANUM* AND *JALTOMATA* (TRIBE SOLANEAE, SOLANACEAE)

A. N. Semenov^{a, #}, D. A. Britskiy^{a, ##}, V. F. Tarasevich^{a, ###},
 O. A. Gavrilova^{a, ####}, V. V. Grigorieva^{a, #####}

^aV. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197092, Russia

[#]e-mail: undreru@yandex.ru

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

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

^{####}e-mail: gavrilova@binran.ru

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

The pollen morphology of 14 species of the tribe Solaneae (Solanaceae) was studied by light and scanning electron microscopy, of which the pollen of 10 species was described for the first time. The

pollen morphology of previously described species is compared with our data. The validity of the inclusion of the previously isolated genera *Lycopersicon* and *Cyphomandra* in the genus *Solanum*, as well as the genus *Hebecladus* in the genus *Jaltomata*, is confirmed on the basis of the morphological structure of their pollen grains. Typical pollen grains of the studied species are 3-colporate, spheroidal, medium-sized, the equatorial diameter does not exceed 35 µm. Colpi are long, narrow, and the structure of endoapertures is different. The sculpture of the pollen grain surface is echinate. Pollen grains of genus *Solanum* are characterized by a 3-lobate outline in polar view, strongly elongated endoapertures with clear equatorial edges, and high density of spinules on pollen grain surface. Pollen grains of the genus *Jaltomata* are always characterized by a strictly rounded shape in polar view, endoapertures are rounded and weakly pronounced, pollen sizes, structure of apertures and sculpture of pollen grain surface are individualizing features for some of the studied species.

Keywords: pollen morphology, *Solanum*, *Jaltomata*, Solaneae, Solanaceae, scanning electron microscopy, light-optical microscopy

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Centers “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) and “Molecular and cell technologies” of Saint Petersburg State University in the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences “Structural-functional and molecular-genetic foundations of the development and adaptation of higher plants”, No. 1021071912890-3-1.6.11.

REFERENCES

- Airapetyan A.M. 1991. Aperture polymorphism of pollen in the species *Physalis maxima* L. (Solanaceae).— *Flora i rastitelnost Respubliki Armenii*. 13: 107–115 (In Russ.).
- Airapetyan A.M. 2002. Palynological data for the subfamily Solanoideae (Solanaceae Juss.): tribe Solaneae.— *Flora i rastitelnost Respubliki Armenii*. 14: 118–130 (In Russ.).
- Adedeji O.O., Akinniyi T.A. 2015. Pollen morphology of some species in the family Solanaceae.— *J. Adv. Lab. Res. Biol.* VI(IV): 125–129.
- Al-Quran S. 2004. Pollen Morphology of Solanaceae in Jordan.— *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 7(6): 1586–1593.
- Ashfaq S., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Bahadur S., Ahmed S.N., Gul S., Nazish M. 2020. Pollen morphology of family Solanaceae and its taxonomic significance.— *An Acad Bras Cienc*. Dec 11; 92(3): e20181221. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020181221> PMID: 33331396
- Batista-Franklin C.P.R., Gonçalves-Esteves V. 2008. Palinologia de espécies de *Solanum* L. (Solanaceae A. Juss.) ocorrentes nas restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil.— *Acta Bot. Bras.* 22(3): 782–793.
- Bohs L. 2007. Phylogeny of the *Cyphomandra* clade of the genus *Solanum* (Solanaceae) based on ITS sequence data.— *Taxon*. 56(4): 1012–1026.
- Cole T.C.H., Godin V.N. 2022. Solanaceae Phylogeny Poster. <https://doi.org/10.13140/RG/2.2.13094.68168/2>
- Davis T. 1980. The generic relationship of *Saracha* and *Jaltomata* (Solanaceae; Solaneae).— *Rhodora*. 82(830): 345–352. <https://www.jstor.org/stable/23311914>
- D’Arcy W.G. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography.— In: *Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry, Evolution*. Richmond. P. 75–137.
- Du T., Zhao C., Liu J. 2018. The pollen of *Solanum* L. and its systematic significance.— *Palynology*. 42(3): 291–310. <https://doi.org/10.1080/01916122.2017.1346527>
- Edmonds J.M. 1984. Pollen morphology of *Solanum* L. section *Solanum*.— *Bot. J. Linn. Soc.* 88: 237–251.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Hunziker A.T. 2000. The tribe Solaneae (Solanaceae): key for its genera and description of *Darcya* gen. Nov.— *Bol. Soc. Argent. Bot.* 35(1–2): 163–169.
- Kayani S., Hussain M., Ahmad M., Zafar M., Sultana S., Butt M.A., Ali S., Shah G.M., Mir S. 2019. Scanning Electron Microscopy (SEM) and Light Microscopy (LM)-based Palynomorphological views of Solanaceae in Western Himalaya.— *Microsc. Res. Tech.* 82(2): 63–74. <https://doi.org/10.1002/jemt.23097>
- Komarova N.Y., Grimm G.W., Hemleden V., Volkov R.A. 2008. Molecular evolution of 35S rDNA and taxonomic status of *Lycopersicon* within *Solanum* sect. *Petota*.— *Plant Syst. Evol.* 276: 59–71.
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1967. A. Palynological terminology of angiosperms. Leningrad. 84 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1972. Pollen and spores of plants from European part of URSS. Vol. 1. Leningrad. P. 48–51 (In Russ.).

- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. Pollen of dicotyledonous plants of flora of the European part of the USSR (Lamiaceae — Zygophyllaceae). Leningrad. 184 p. (In Russ.).
- Miller R.J., Mione T., Phan H-L., Olmstead R.G. 2011. Color by numbers: nuclear gene phylogeny of *Jaltomata* (Solanaceae), sister genus to *Solanum*, supports three clades differing in fruit color. — *Systematic Botany*. 36(1): 153–162.
- Mione T. 1997. A new Peruvian species of *Jaltomata* (Solanaceae) with blood-red floral nectar. — *Rhodora*. 99(900): 283–286.
- Mione T., Olmstead R.C., Jansen R.K., Anderson G.J. 1994. Systematic Implications of chloroplast DNA variation in *Jaltomata* and selected physaloid genera (Solanaceae). — *Am.J. Bot.* 81(7): 912–918.
- Nesbitt T.C., Tanksley S.D. 2002. Comparative Sequencing in the Genus *Lycopersicon*: Implications for the Evolution of Fruit Size in the Domestication of Cultivated Tomatoes. — *Genetics*. 162(1): 365–379. <https://doi.org/10.1093/genetics/162.1.365>
- Olmstead R.G., Bohs L., Migid H.A., Santiago-Valentin E., Garcia V.F., Collier S.M. 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. — *Taxon*. 57(4): 1159–1181.
- Paria N.D., Kundu P., Roy B., Mundhra A. 2010. Pollen morphology of the tribe Solaneae (Solanaceae) in relation to taxonomy. — *J. Botan. Soc. Bengal*. 64(1): 17–28.
- Perveen A., Qaiser M. 2007. Pollen morphology of family Solanaceae from Pakistan. — *Pak. J. Bot.* P. 2243–2256.
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana*. 32(2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana*. 34(1): 10–20. <https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Rao V.N.M., Rauoof A.A. 1970. Pollen and pollination studies in tree tomato (*Cyphomandra betacea* Sendt.). — *Journal of Palynology*. 6: 70–72.
- Schishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov Sh., Demchenko K., Yemelyanov V., Pendinen G., Shavarda A., Gavrilenko T. 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile. — *Metabolites*. 9(2). <https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Tarasevich V.F., Grigoryeva V.V., Pozhidaev A.E., Gavrilova O.A., Britskiy D.A., Sventorzhetskaya O.Y., Leunova V.M. 2011. Osobennosti morfologii pyltsy semeistva Solanaceae [Morphological features of Solanaceae pollen]. — In: Problems of modern palynology Materials of 13th Russian Palynological conference. Vol. 1. Syktyvkar. P. 59–67 (In Russ.).
- Vitorino da Cruz-Barros M.A., Silva E.L., Gasparino E.C., Souza L.N., de Oliveira A.C. 2011. Flora Polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). — *Hoehnea*. 38(4): 661–685.
- Zhang Z., Lu A.M. 1995. Pollen morphology of *Physalis* (Solanaceae) in China and its systematic significance. — *Cathaya*. 7: 63–74.