

З.М. ЦИМБАЛЮК

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м Київ, МСП-1, 01601, Україна
palynology@ukr.net

ПАЛІНОМОРФОЛОГІЯ РОДУ *LAGOTIS* GAERTN. У ЗВ'ЯЗКУ З ЙОГО ТАКСОНОМІЧНИМ ПОЛОЖЕННЯМ

К л ю ч о в і с л о в а: пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Lagotis*, *Wulfenia*, *Veroniceae*, *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*, *Globularia*, *Globulariaceae*

У світовій флорі рід *Lagotis* Gaertn. налічує 15—20 видів, поширених в Арктиці (Євразія, Північна Америка), на Уралі та в горах Азії [4]. У «Флорі СРСР» [3] наводиться вісім видів, що належать до двох секцій, із них у флорі європейської частини СРСР — два види [4]. В Україні рід *Lagotis* не трапляється. Представники цього роду — багаторічні, напівпаразитні рослини [4].

Положення роду *Lagotis* у системі *Scrophulariaceae* s.l. залишається дискусійним. За системою А.Л. Тахтаджяна [7, 21, 22], рід *Lagotis* належить до родини *Scrophulariaceae* Juss., підродини *Rhinanthoideae*, триби *Veroniceae*. Автор зазначає, що деякі дослідники дійшли висновку, що через рід *Lagotis* родина *Scrophulariaceae* пов'язана з *Globulariaceae* DC. А.Л. Тахтаджян [7] вказує, що родина *Globulariaceae* дуже близька до *Scrophulariaceae*, зокрема до триби *Selagineae*, і тому деякі автори [15] об'єднували *Globulariaceae* і *Selagineae* в одну родину. А.Л. Тахтаджян [7] наводить морфологічні ознаки, на підставі яких представники *Globulariaceae* відрізняються від таких у *Selagineae*. У свою чергу, триба *Selagineae* тісно пов'язана із трибою *Manuleae*, а тому якщо *Selagineae* переносити до *Globulariaceae*, то потрібно й *Manuleae* перенести до цієї родини. Однак тоді стане зовсім незрозумілою межа між *Globulariaceae* і *Scrophulariaceae*. А.Л. Тахтаджян [7] також зазначає, що деякі автори [24] зближують *Globulariaceae* не з підродиною *Scrophularioideae*, а з підродиною *Rhinanthoideae* саме через рід *Lagotis*. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень [12, 18—20, 23], цей рід належить до родини *Veroniceae* Durande (*Plantaginaceae* sensu latissimo), триби *Veroniceae*, а родина *Globulariaceae* також віднесена до цієї ж родини. У цьому відношенні цікавими є дослідження паліноморфології представників *Lagotis* і близьких родів, а також родини *Globulariaceae* щодо їх положення в системі *Scrophulariaceae* s. l.

Відомості про морфологічні особливості пилкових зерен роду *Lagotis* нечисленні. Є короткий опис пилкових зерен *L. brachystachya* у праці G. Erdtman [16]. Л.І. Альошина [1] детально досліджувала пилкові зерна *L. minor* під світловим мікроскопом. Найґрунтовнішою є праця американського дослідника

C.L Argue [14], в якій наводяться результати вивчення пилкових зерен 18 видів роду *Lagotis* під світловим і сканувальним електронним мікроскопами.

Короткі відомості про пилкові зерна трьох видів роду *Globularia* L. є у праці G. Erdtman [16]. Л.І. Альошина [2] дослідила пилкові зерна *G. aphyllantes* під світловим мікроскопом. Найдетальніше пилкові зерна 10 видів роду *Globularia* вивчив C.L Argue [13].

Нашою метою було дослідити та уточнити особливості пилкових зерен родів *Lagotis* і *Globularia*, здійснити їх порівняльно-паліноморфологічний аналіз і з'ясувати таксономічну значущість морфологічних ознак пилку для встановлення їхніх філогенетичних зв'язків.

Матеріал і методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрані в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КН). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [16]. Досліджуючи пилкові зерна під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA), матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна згідно із загальноприйнятою термінологією [5, 8]. Досліджені пилкові зерна чотирьох видів роду *Lagotis*, одного виду *Globularia* та одного — *Wulfenia* Jacq. (загалом 11 зразків).

Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо характеристики пилкових зерен досліджених видів.

Рід *Lagotis*

***Lagotis integrifolia* (Willd.) Schischk.** (рис. 1, 1—3; рис. 2, 1—4, 8)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) триборозно-орові, переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплюснено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора широкоеліптичні, зрідка округлі. Полярна вісь (п. в.) 30,6—49,2(50,5) мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) (23,9)26,6—37,2(39,9) мкм. Борозни довгі, 2,4—5,3 мкм завширшки, з чіткими або нечіткими рівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орі зернисті. Орі нечіткі, 6,6—7,9 мкм завширшки, 5,3—10,6 мкм завдовжки. Ширина мезокольпумів (ш. мк.) 19,9—29,3 мкм, діаметр апокольпумів (д. ак.) 4,0—9,3 мкм. Екзина 2,0—4,0 мкм завтовшки. Покрив тонкий, у два рази тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, з округлими головками, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, великосітчаста, комірки різної форми.

Примітка. Поодинокі трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

СЕМ. Скульптура великосітчаста. Комірки різної форми, 0,2—2,4 мкм у діаметрі, їхнє дно гранулярне. Стінки більш-менш рівні, 0,6—1,4 мкм завширшки, на стінках зрідка розташовані дрібні шипики. Скульптура борозних мембран гладенька або зерниста на орах.

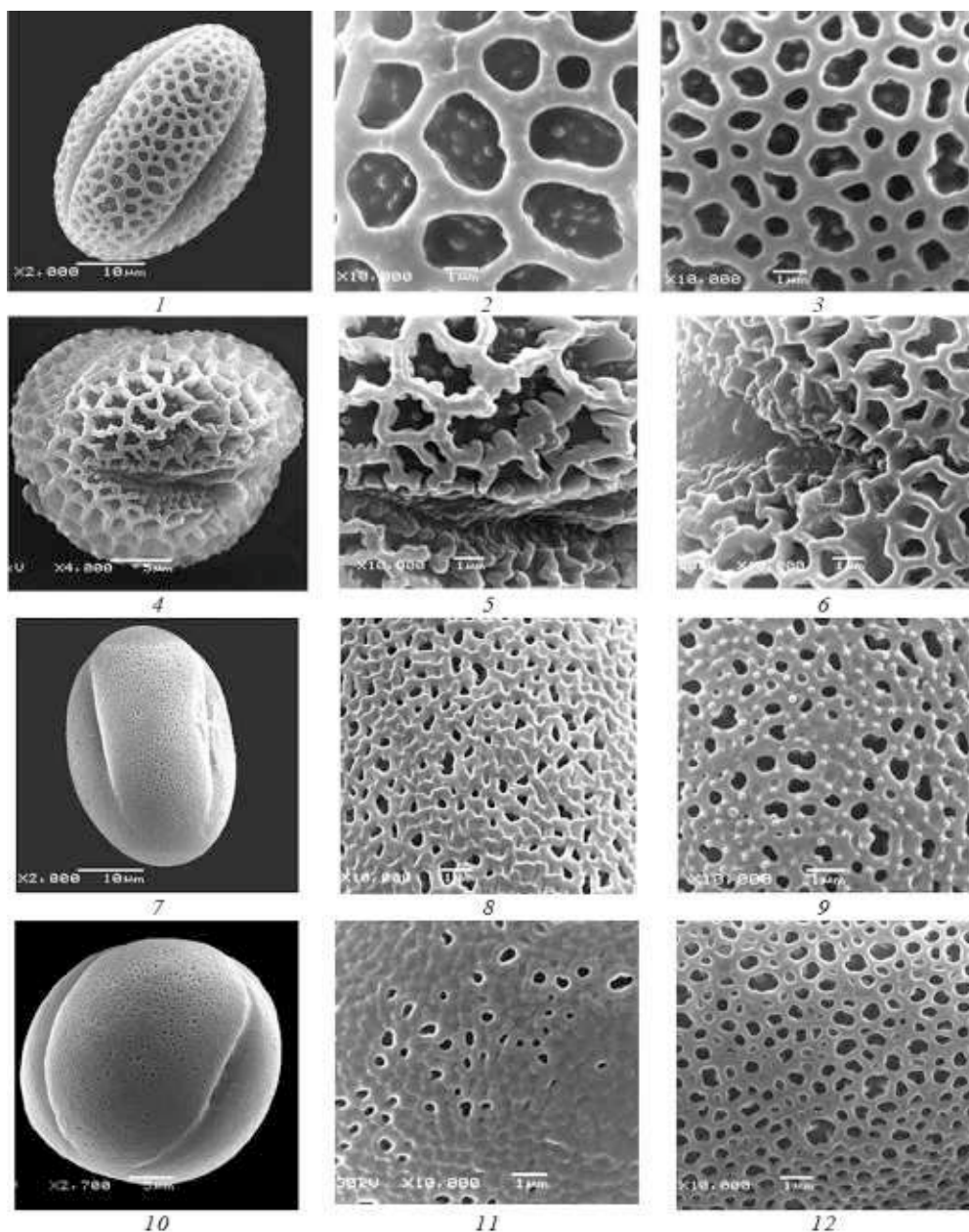


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Lagotis* (СЕМ): 1—3 — *L. integrifolia*; 4—6 — *L. decumbens*; 7—9 — *L. korolkovii*; 10—12 — *L. stolonifera*; 1, 7, 10 — вигляд з екватора; 4 — вигляд з полюса; скульптура: 2, 3, 5, 6 — великосітчаста; 8, 12 — дрібносітчаста; 9 — шипикувато-дрібносітчаста; 11 — ямчата

Fig. 1. Pollen grains of *Lagotis* (SEM): 1—3 — *L. integrifolia*; 4—6 — *L. decumbens*; 7—9 — *L. korolkovii*; 10—12 — *L. stolonifera*; 1, 7, 10 — equatorial view; 4 — polar view; sculpture: 2, 3, 5, 6 — macroreticulate; 8, 12 — microreticulate; 9 — spinulose-microreticulate; 11 — foveolate

Досліджені зразки: 1. «Алтай, Курайский хребет, урочище Куех-Такар, в распадке склона южной экспозиции, высокогорный луг. 15 июля 1983. П. Вавриш» (КШ). 2. «Бурятская АССР. Хэнтэй-Чикойское нагорье. Даурский хр. Система Чикойского Гольца, h=2143. Дриадовая тундра. 26 VI 1967. М. Максимова» (КШ).

***Lagotis decumbens* Rupr.** (рис. 1, 4—6; рис. 2, 5—7)

СМ. П. з. триборозно-орові, переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора широкоеліптичні, зрідка округлі. П. в. 22,6—26,6 мкм, е. д. 22,6—27,9 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з нечіткими краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орі зернисті. Орі чіткі, округлі, 2,7—6,6 мкм завширшки, 4,0—6,6 мкм завдовжки. Ш. мк. 13,3—15,9 мкм, д. ак. 5,3—7,9 мкм. Екзина 2,4—2,8 мкм завтовшки. Покрив дуже тонкий. Стовпчики чіткі, товсті, з округлими головками, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, великосітчаста, комірки різної форми.

Примітка. Поодинокі трапляються чотириборозно-орові пилокві зерна.

СЕМ. Скульптура великосітчаста. Комірки різної форми: округлі, округлокутасті, кутасті, видовжені, 0,8—1,4 мкм у діаметрі, їхнє дно гранулярне. Стінки звивисті, високі, 0,4—1,0 мкм завширшки. Скульптура борозних мембран гладенька або зерниста.

Досліджений зразок: «Памир (Kara-Kulzee's). 22 VII 04. Kronenbeg»(КШ).

***Lagotis korolkovii* (Regel et Schmalh.) Maxim.** (рис. 1, 7—9; рис. 2, 9—12)

СМ. П. з. триборозно-орові, переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора широкоеліптичні, зрідка округлі. П. в. 30,6—39,9(43,9) мкм, е. д. 26,6—37,2 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з нечіткими, більш-менш рівними краями, звужуються до загострених кінців, зрідка зливаються на полюсах, борозні мембрани гладенькі, зрідка на орах зернисті. Орі нечіткі, прикриті краями борозен, або чіткі, округлі 4,0—9,3 мкм завширшки, 6,6—9,3(13,3) мкм завдовжки. Ш. мк. 22,6—30,6 мкм, д. ак. 5,3—9,3 мкм. Екзина 2,0—2,7 мкм завтовшки. Покрив у два рази тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані щільно й рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура ямчаста з переходом до дрібносітчастої або шипикувато-ямчаста з переходом до шипикувато-дрібносітчастої. Ямчасту скульптуру утворюють рідко розташовані перфорації різного розміру. Сітчаста скульптура складається з комірок різної форми, діаметром 0,2—0,8 мкм, стінки 0,4—0,8 мкм завширшки. Шипикувато-ямчаста — з дрібних шипиків із притупленою верхівкою, рівномірно розташованих по поверхні, та перфорацій різного розміру. Шипикувато-дрібносітчаста — з дрібних шипиків і комірок різної форми. Скульптура борозних мембран гладенька або зерниста.

Досліджені зразки: 1. «Гиссарский хребет, окрестности перевала Азоб, субальпийская разнотравная степь, 3350 м. Собр. Н.Г. Калеткина. 7 VII 1966». (КШ). 2. «Узбекская ССР, на глинистых склонах под вершиной Ходжабарку в горах Чульбаир, около 3000 м над ур. м. 1929 VI 29. А. Введенский» (КШ).

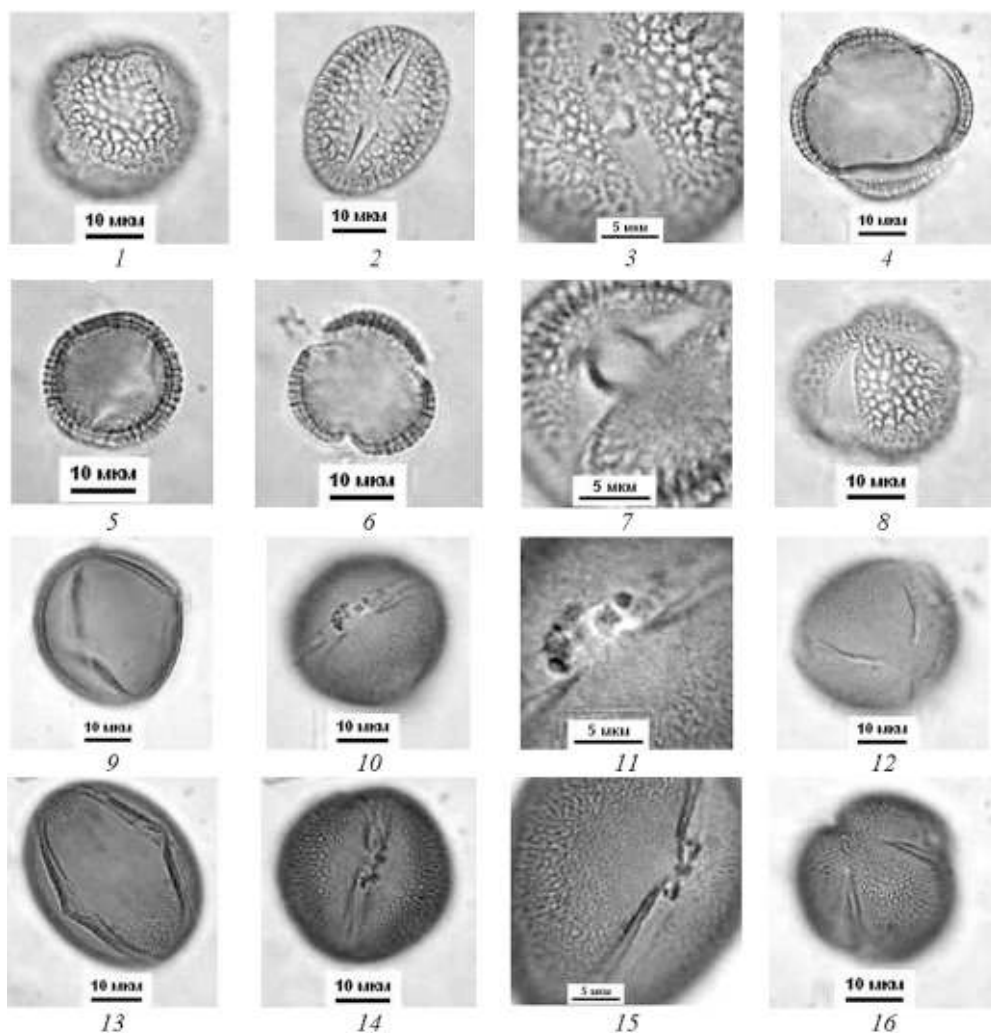


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Lagotis* (СМ): 1—4, 8 — *L. integrifolia*; 5—7 — *L. decumbens*; 9—12 — *L. korolkovii*; 13—16 — *L. stolonifera*; 1, 2, 5, 9, 10, 13, 14 — вигляд з екватора; 4, 6, 8, 12, 16 — вигляд з полюса; 3, 7, 11, 15 — скульптура поверхні

Fig. 2. Pollen grains of *Lagotis* (LM): 1—4, 8 — *L. integrifolia*; 5—7 — *L. decumbens*; 9—12 — *L. korolkovii*; 13—16 — *L. stolonifera*; 1, 2, 5, 9, 10, 13, 14 — equatorial view; 4, 6, 8, 12, 16 — polar view; 3, 7, 11, 15 — surface sculpture

***Lagotis stolonifera* (Koch) Maxim.** (рис. 1, 10—12; рис. 2, 13—16)

СМ. П. з. триборозно-орові, переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні, зрідка округлі. П. в. 31,9—46,6 мкм, е. д. 30,6—38,6(39,9) мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, зрідка нечіткими, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орах зернисті. Ори нечіткі, прикриті краями борозен, (2,7)5,3—7,9(9,3) мкм завдовжки. Ш. мк. 19,9—27,9(29,3) мкм, д. ак. 5,3—9,3 мкм. Екзина 2,0—2,7 мкм

завтовшки. Покрив тонкий, стовпчиковий шар у два рази товщий за покрив. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані щільно й рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура від ямчастої до дрібносітчастої. Комірки різної форми, з діаметром 0,2—0,8 мкм, стінки 0,2—0,4 мкм завширшки. Скульптура борозних мембран гладенька або зерниста.

Досліджені зразки: 1. «Закавказье. Карсская обл., окр. Караурган. 10 VII 1960. Е. Бордзиловский» (*KW*). 2. «Ex herbario Horti Botanici Tiflisensis» (*KW*). 3. «Грузинская ССР, в окр. г. Ахалкалаки на равнине близ города, по сухим местам, весьма обильно на выс. 1700 м. 28 V 1907. Собр. Е. Бордзиловский. Опред. Б. Шишкин» (*KW*). 4. «Арм. ССР, Апаранский р-н, с. Бужакан, монастырь Гегинянц. 12 V 1966. Е. Gabrelian» (*KW*).

Рід *Globularia*

***Globularia aphyllantes* Crantz (= *G. punctata* Lapeyr.)** (рис. 3, 1, 4, 7—9)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві або округло-трикутні, з екватора — широкоеліптичні. П. в. 23,9—27,9 мкм, е. д. 18,6—26,6 мкм. Борозни довгі, 1,3—1,6 мкм завширшки, з нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Орі нечіткі або чіткі, дещо видовжені по екватору. Ш. мк. — 13,3—18,6 мкм, д. ак. — 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики слабо помітні. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Текстура дрібнокрапчаста.

СЕМ. Скульптура шипикувата або шипикувато-перфорована. Шипики дрібні, розташовані більш-менш густо, інколи на поверхні є рідко розташовані дрібні перфорації. Зрідка скульптура шипикувато-горбкувата. Скульптура борозних мембран гранулярна або шипикувата.

Досліджений зразок: «Саратовская обл., окр. Хвалынська, полянка у дороги в с. Сосновые Мазы. 25 VI 1926. Собр. К. Гросс» (*KW*).

Рід *Wulfenia*

***Wulfenia carinthiaca* Jacq.** (рис. 3, 3, 6, 11—13)

СМ. П. з. триборозно-орові, переважно сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні, зрідка округлі. П. в. (17,3)18,6—27,9 мкм, е. д. 25,3—29,3 мкм. Борозни довгі, 2,7—4,0 мкм завширшки, з нечіткими краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орі зернисті. Орі нечітко виражені, 4,0—6,6 мкм завширшки, 4,0—7,9 мкм завдовжки. Ш. мк. 13,3—19,9 мкм, д. ак. 2,7—6,6 мкм. Екзина 2,0—2,7 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

Примітка. Поодинокі трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки різної форми та розмірів, здебільшого дрібні, стінки тонкі. Скульптура борозних мембран гладенька.

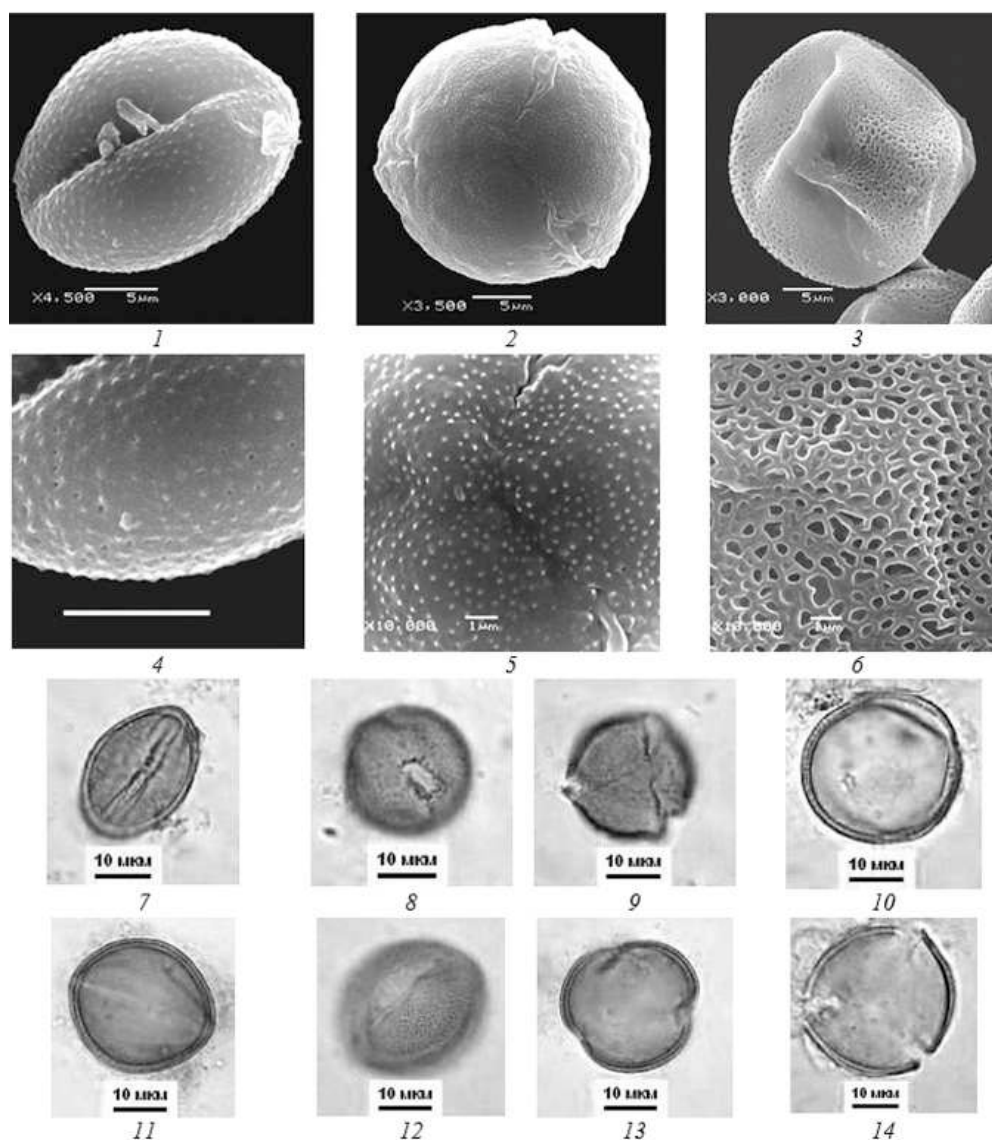


Рис. 3. Пилкові зерна родів *Globularia*, *Veronica*, *Wulfenia*: 1, 4 — *G. aphyllantes*, 2, 5 — *V. hederifolia*, 3, 6 — *W. carinthiaca* (СЕМ); 1, 3 — вигляд з екватора; 2 — вигляд з полюса; скульптура: 4, 5 — шипикувата; 6 — сітчаста; 7—9 — *G. aphyllantes*; 11—13 — *W. carinthiaca*; 10, 14 — *V. hederifolia* (СМ); 7, 8, 10, 11, 12 — вигляд з екватора; 9, 13, 14 — вигляд з полюса

Fig. 3. Pollen grains of *Globularia*, *Veronica*, *Wulfenia*: 1, 4 — *G. aphyllantes*, 2, 5 — *V. hederifolia*, 3, 6 — *W. carinthiaca* (SEM); 1, 3 — equatorial view; 2 — polar view; sculpture: 4, 5 — spinulose; 6 — reticulate; 7—9 — *G. aphyllantes*; 11—13 — *W. carinthiaca*; 10, 14 — *V. hederifolia* (LM); 7, 8, 10, 11, 12 — equatorial view; 9, 13, 14 — polar view

Досліджений зразок: «Abunde in solo pinguissimo montium inter vallem Cananensem et Giliensem, et quidem in locis Granitzen-, Auernig-, Watschiger- et Kuhweger- Alpe dictis, in consortio Rhododendri ferruginei et Hieracii intybacei; tantum in solo arenaceo-carbonico; 1500—1700 mt. s.m. Jabornegg» (KW).

Отримані дані показали, що пилкові зерна досліджених видів роду *Lagotis* триборозно-орові. У пилкових зерен *L. integrifolia* та *L. decumbens* в одному зразку, крім триборозно-орових, поодинокі трапляються й чотириборозно-орові (рис. 2, 4). Для пилкових зерен характерна переважно еліпсоїдальна, зрідка сфероїдальна і сплющено-сфероїдальна форма, середні та зрідка великі розміри. Полярна вісь становить 22,6—49,2(50,5) мкм, екваторіальний діаметр — 22,6—38,6(39,9) мкм. Борозни довгі, 2,4—5,3 мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними краями (рис. 2, 2, 14), зрідка нечіткими, звужуються до загострених кінців (рис. 2, 8, 12, 16), з гладенькими борознистими мембранами, на орах зернистими (рис. 2, 3, 11, 15). У пилкових зерен *L. integrifolia* (рис. 2, 3) ори нечіткі, в *L. decumbens* (рис. 2, 7) — чіткі, у *L. korolkovii* (рис. 2, 10) і *L. stolonifera* (рис. 2, 14) — нечіткі або чіткі, закриті краями борозен.

Екзина 2,0—4,0 мкм завтовшки, характеризується покривно-стовпчиковим типом. Під СМ в екзині розрізняється тонкий покрив, удвічі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики чіткі, циліндричні, розташовані рівномірно, підстильний шар і ендекзина зливаються в один рівномірно потовщений утвір.

Для пилкових зерен досліджених видів характерні ямчастий, шипикувато-ямчастий, шипикувато-дрібносітчастий і сітчастий типи скульптури [10]. Пилкові зерна *L. integrifolia* (рис. 1, 2, 3) і *L. decumbens* (рис. 1, 5, 6) характеризуються великосітчастою скульптурою. Між пилковими зернами цих видів ми виявили певні відмінності. Зокрема, в пилкових зерен *L. integrifolia* (рис. 1, 2) стінки більш-менш рівні, тимчасом як у *L. decumbens* (рис. 1, 5) вони звивисті. Крім того, в пилкових зерен *L. integrifolia* на поверхні стінок зрідка розташовані дрібні шипики, чого немає в *L. decumbens*.

Між пилковими зернами *L. korolkovii* та *L. stolonifera* відзначено відмінності в характері скульптури. Так, пилкові зерна *L. korolkovii* мають ямчасту, шипикувато-ямчасту, дрібносітчасту (рис. 1, 8) і шипикувато-дрібносітчасту (рис. 1, 9) скульптуру. В пилкових зерен *L. stolonifera* скульптура ямчаста (рис. 1, 11), з переходом до дрібносітчастої (рис. 1, 12).

Отримані нами дані, а також аналіз літературних джерел [13] показали, що пилкові зерна видів роду *Globularia* характеризуються триборозно-оровим та зрідка чотириборозно-оровим типом апертур. Вони мають еліпсоїдальну або сплющено-сфероїдальну форму, дрібні або середні розміри. Борозни довгі, з нерівними краями (рис. 3, 7), звужені до загострених кінців (рис. 3, 9), борознисті мембрани гладенькі. Ори нечіткі або чіткі, дещо видовжені по екватору (рис. 3, 8). Екзина тонка, покривно-стовпчикова. Скульптура поверхні шипикувата, шипикувато-перфорована (рис. 3, 4), дрібноперфорована [13], зрідка — шипикувато-горбкувата. Слід зазначити, що до родини *Globulariaceae* належить

і рід *Poskea* [7, 21]. За даними С.Л. Argue [13], пилковим зернам цього роду властива дрібносітчаста скульптура з округлими, іноді кутастими комірками та триборозно-оровим типом апертур.

Порівняльний аналіз пилкових зерен досліджених видів *Lagotis* і *Globularia* показав, що вони подібні за розміром і триборозно-оровим типом апертур. Відмінності між ними виявлено в характері скульптури та елементах будови апертур. Так, пилкові зерна видів роду *Lagotis*, як уже вказувалося, мають ямчасту, шипикувато-ямчасту, шипикувато-дрібносітчасту та сітчасту скульптуру, а пилкові зерна *Globularia* — шипикувату, шипикувато-перфоровану, дрібноперфоровану та шипикувато-горбкувату. Отже, за нашими та С.Л. Argue [13] даними, пилкові зерна видів *Globularia* відрізняються від таких у *Lagotis*. Пилкові зерна роду *Poskea*, маючи сітчасту скульптуру, як і в *Lagotis*, різняться за елементами її будови.

Ми порівняли пилкові зерна представників *Lagotis* та інших родів триби *Veroniceae*. Зокрема, дослідили пилкові зерна 42-х видів роду *Veronica* [9, 11], чотирьох *Hebe* (оригінальні дані), одного *Wulfenia*. Проаналізували також роботу D. Hong [17], в якій наводяться результати вивчення пилкових зерен 49 видів триби *Veroniceae*. Отже, порівняльно-паліноморфологічний аналіз показав, що триборозно-оровий тип апертур і дрібносітчаста скульптура поверхні характерні для пилкових зерен родів *Pseudolysimachion* Opiz. (*Veronica* sect. *Pseudolysimachium*) [9, 17], *Paederota* L. [17], *Neopicrorhiza* Hong [17] та *Wulfenia* [17, оригінальні дані]. Подібний тип апертур і скульптуру мають пилкові зерна *Lagotis stolonifera* та *L. korolkovii*. Пилковим зернам решти видів триби *Veroniceae* властивий триборозний тип апертур. Два інші види роду *Lagotis* — *L. integrifolia* і *L. decumbens* — мають великосітчасту скульптуру, яка за елементами будови чітко відрізняється від такої в *Poskea* (*Globulariaceae*) та інших родів триби *Veroniceae*. Подібний великосітчастий тип скульптури мають пилкові зерна представників триб *Selagineae* та *Manuleae*. Однак, за даними С.Л. Argue [14], пилкові зерна *Lagotis* різняться від таких у *Selagineae* та *Manuleae* за елементами будови апертур. Подібність пилкових зерен деяких видів *Lagotis* до таких триб *Selagineae* і *Manuleae* за особливостями скульптури може мати паралельний характер.

Подібність за особливостями скульптури також простежується в пилкових зерен *Veronica hederifolia* (секція *Cochlidiospermum* (Reichenb.) G. Don) та *Globularia aphyllantes*. Однак пилкові зерна *Globularia*, маючи шипикувату скульптуру, відрізняються від таких *V. hederifolia* (рис. 3, 2, 5) за будовою шипиків. Пилкові зерна цих видів також характеризуються різним типом апертур: триборозний у *V. hederifolia* (рис. 3, 10, 14), триборозно-оровий у *G. aphyllantes* (рис. 3, 8).

Отже, результати дослідження показали, що кожному роду властивий притаманний лише йому комплекс паліноморфологічних ознак, що свідчить про чітку їх відокремленість на родовому рівні.

Висновки

У результаті проведеного дослідження встановлено, що пилкові зерна видів роду *Lagotis* характеризуються ямчастим, шипикувато-ямчастим, шипикувато-дрібносітчастим і сітчастим типами скульптури; *Globularia* — шипикуватим, шипикувато-перфорованим і шипикувато-горбкуватим. Встановлено, що роди *Lagotis* і *Globularia* відрізняються за комплексом палиноморфологічних ознак. Особливості пилкових зерен видів роду *Lagotis* та інших родів триби *Veroniceae* — тип апертур і характер скульптури — підтверджують віднесення його до триби *Veroniceae* за багатьма філогенетичними системами та молекулярно-філогенетичними даними. Палиноморфологічні особливості не суперечать доцільності перенесення представників родини *Globulariaceae* до *Veronicaceae*, згідно з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень.

Автор висловлює щире подяку д-ру біол. наук, проф. С.Л. Мосякіну за детальний перегляд статті та цінні зауваження.

1. Алешина Л.А. Род *Lagotis* Gaertn. — Лаготис // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. *Lamiaceae* — *Zygophyllaceae*. — С. 126—127.
2. Алешина Л.А. Сем. *Globulariaceae* DC. — Шаровниковые // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — С. 148—149.
3. Викулова Н.В. Лаготис — *Lagotis* Gaertn. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — Т. 22. — С. 500—511.
4. Иванина Л.И. Лаготис — *Lagotis* Gaertn. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — С. 240—241.
5. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
6. Мосякин С.Л., Цымбалюк З.Н. Особенности пыльцевых зерен секции *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch рода *Veronica* L. // Сб. науч. тр. XII Всерос. Палинол. конф. (29 сентября — 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург). — СПб.: ВНИГРИ, 2008. — Т. I. — С. 92—98.
7. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
8. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во научн. изд. КМК, 2002. — 51 с.
9. Цымбалюк З.М. Палиноморфологія видів секції *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch роду *Veronica* L. флори України // Укр. ботан. журн. — 2008. — **65**, № 6. — С. 823—835.
10. Цымбалюк З.Н. Особенности скульптуры пыльцевых зерен рода *Lagotis* Gaertn. // Мат-лы XVIII Рос. симпози. по растровой электронной микроскопии и аналитическим методам исследования твердых тел (Черноголовка, 31 мая—4 июня 2010). — 2010. — С. 439.
11. Цымбалюк З.Н., Мосякин С.Л., Северова Е.Э. Палиноморфологические особенности секций *Aphyllae*, *Scutellatae*, *Veronica*, *Beccabunga*, *Chamaedrys* рода *Veronica* L. // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. — 2009. — Т. 114, вып. 1. — С. 73—81.

12. *Albach D.C., Meudt H.M., Oxelman B.* Piecing together the «new» *Plantaginaceae* // Amer. J. Bot. — 2005. — **92** (2). — P. 297—315.
13. *Argue C.L.* Pollen morphology in the *Selagineae*, *Manuleae* (*Scrophulariaceae*), and selected *Globulariaceae*, and its taxonomic significance // Amer. J. Bot. — 1993. — **80** (6). — P. 723—733.
14. *Argue C.L.* Pollen morphology of *Lagotis* (*Scrophulariaceae*) // Can. J. Bot. — 1995. — **73**, N 5. — P. 701—709.
15. *Cronquist A.* An integrated system of angiosperms classification of flowering plants. — New York, 1981.
16. *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
17. *Hong D.* Taxonomy and evolution of the *Veroniceae* (*Scrophulariaceae*) with special reference to palynology // Opera Bot. — 1984. — **75**. — P. 1—60.
18. *Olmstead R.G., Reeves P.A.* Evidence for the polyphyly of the *Scrophulariaceae* based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1995. — **82**. — P. 176—193.
19. *Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al.* Disintegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. — 2001. — **88** (2). — P. 348—361.
20. *Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B.* Further disintegration of the *Scrophulariaceae* // Taxon. — 2005. — **54**. — P. 411—425.
21. *Takhtajan A.L.* Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
22. *Takhtajan A.* Flowering Plants. — Springer Verlag, 2009. — 871 p.
23. *Tank D.C., Beardsley P.M., Kelchner S.A., Olmstead R.G.* Review of the systematics of *Scrophulariaceae* s.l. and their current disposition // Austral. Syst. Bot. — 2006. — **19**. — P. 289—307.
24. *Thorne R.F.* Proposed new realignments in the angiosperms // Nord. J. Bot. — 1983. — **3**. — P. 85—117.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 07.02.2011 р.

З.Н. Цымбалюк

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА *LAGOTIS* GAERTN. В СВЯЗИ С ЕГО ТАКСОНОМИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна шести видов родов *Lagotis*, *Globularia* и *Wulfenia*. Установлены типы скульптуры: ямчатый, шипиковато-ямчатый, шипиковато-мелкосетчатый и сетчатый у пыльцевых зерен рода *Lagotis*; шипиковатый, шипиковато-перфорированный и шипиковато-бугорчатый — у *Globularia*; сетчатый — у *Wulfenia*. На основании сравнительного

палиноморфологического анализа изученных родов установлено сходство пыльцевых зерен некоторых видов *Lagotis* с пылью *Pseudolysimachion*, *Paederota*, *Neopicrorhiza* и *Wulfenia* по типу апертур и скульптуре поверхности экзины, что свидетельствует о его принадлежности к трибе *Veroniceae*. По комплексу признаков пыльцевых зерен (тип апертур, характер скульптуры, размер и форма) род *Globularia* отличается от рода *Lagotis*. Пыльцевые зерна *Globularia* проявляют сходство с пылью некоторых видов *Veronica*, что может свидетельствовать о более отдаленной близости этих таксонов. Палиноморфологические особенности не противоречат молекулярно-филогенетическим данным, согласно которым представителей *Globulariaceae* включают в семейство *Veroniceae*.

К л ю ч е в ы е с л о в а: пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Lagotis*, *Wulfenia*, *Veroniceae*, *Scrophulariaceae*, *Veroniceae*, *Globularia*, *Globulariaceae*.

Z.M. Tsybalyuk

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *LAGOTIS* GAERTN. FROM THE VIEW-POINT OF ITS TAXONOMIC PLACEMENT

Pollen grains of 6 species of genera *Lagotis*, *Globularia* and *Wulfenia* were studied using light and scanning electron microscopy. Foveolate, spinulose-foveolate, spinulose-microreticulate and reticulate types of sculpture are identified for *Lagotis* pollen grains, while spinulose, spinulose-perforate and spinulose-tuberculate for *Globularia*, and the reticulate type of sculpture for *Wulfenia*. The similarity of pollen grains of some *Lagotis* species to those of *Pseudolysimachion* by their aperture type and exine sculpture based on comparative palynomorphological analysis is established. It is evidence that this genus belongs to the tribe *Veroniceae*. Genera *Globularia* and *Lagotis* differ by several pollen grains characters (aperture type, sculpture type, size and form). *Globularia* pollen grains are similar to those of some species of *Veronica*, which probably indicates the more distant relations of these taxa. Palynomorphological peculiarities are in accordance with the fact that the family *Veroniceae* includes *Globulariaceae*, as suggested by molecular phylogenetic studies.

Key words: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Lagotis*, *Wulfenia*, *Veroniceae*, *Scrophulariaceae*, *Veroniceae*, *Globularia*, *Globulariaceae*.