

З.М. ЦИМБАЛЮК

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

ПОРІВНЯЛЬНЕ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ДЕЯКИХ РОДІВ *OROBANCHACEAE* ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія, скульптура, система-
тика, *Rhinanthus*, *Odontites*, *Orphantha*, *Lathraea*, *Tozzia*, *Bartsia*, *Cym-
bochasma*, *Orobanchaceae*, *Scrophulariaceae*

Традиційно роди *Rhinanthus* L., *Odontites* Ludw., *Orphantha* (Benth.) A. Kerner, *Lathraea* L., *Tozzia* L., *Bartsia* L. та *Cymbochasma* (Endl.) Klovov et Zoz відносили до родини *Scrophulariaceae* Juss., підродини *Rhinanthoideae*, триби *Rhinantheae* Wettst. [9, 20]. За даними новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень трибу *Rhinantheae* перенесено до родини *Orobanchaceae* Vent. [18, 19, 21]. В Україні триба *Rhinantheae* представлена дев'ятьма родами [5], з яких найчисельнішими за кількістю видів є *Rhinanthus*, *Euphrasia* L., *Pedicularis* L. та *Melampyrum* L. Представники триби *Rhinantheae* — це однорічні або багаторічні трави-напівпаразити [3].

Короткі відомості про будову пилкових зерен окремих представників триби *Rhinantheae* наведено в деяких працях [7, 8, 13, 14, 17]. Л.А. Альошина [1] детальніше дослідила пилкові зерна *Odontites serotina* та *Lathraea squamaria*. Під світловим і сканувальним електронним мікроскопами вивчено пилкові зерна 21 виду з 11 родів триби *Rhinantheae* флори Туреччини [15]. Стаття J.P. Minkin та W.H. Eshbaugh [16] містить результати дослідження 57 видів із родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*, зокрема вивчені пилкові зерна трьох видів, поширених у флорі України. Досліджено пилкові зерна 17 видів роду *Odontites* та 12-ти з інших родів триби *Rhinantheae*, з них три види трапляються у флорі України [12]. Раніше ми дослідили пилкові зерна представників роду *Euphrasia* флори України [6].

Нашою метою була порівняльна паліноморфологічна характеристика родів *Rhinanthus*, *Odontites*, *Orphantha*, *Lathraea*, *Tozzia*, *Bartsia* та *Cymbochasma* флори України, оцінка таксономічної значущості морфологічних ознак пилкових зерен і з'ясування можливостей їх використання для розв'язання деяких питань систематики.

Матеріал і методи досліджень

Зразки пилку відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КІВ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [13]. Досліджуючи пилки під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA), матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна, використовуючи загальноприйня-

ту термінологію [4, 10]. Досліджено пилкові зерна 18 видів (27 зразків) із 7 родів триби *Rhinantheae* флори України.

Список досліджених зразків:

Rhinanthus minor* L.:** Тернопольская обл., Кременецкий р-н, окр. с. Жолобы, гора Маслятин. Травянистые склоны, послелесные суходольные луга. 1. VIII.1975. Б.В. Заверуха (KW). ***R. alpinus* Baumg.:** 1. Чернівецька обл., Путивльський р-н, с. Шепіт-Камерал, на кам'янистих схилах. 26.VI.1968. О. Дубовик, Г. Веренко. Визн. 16.XII.1976. L. Ivanina (KW). 2. Станиславская обл., Жабынский р-н, у подножия г. Чивчин, на открытых склонах елового леса. 15.VII.1957. Е. Миндерова (KW). ***R. major* Ehrh.:** Львовская обл., с. Подлесье, г. Белый камень. Нарушенные степные склоны. 18.VII.1977. Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух (KW). ***R. vassilczenkoi* Ivanina & Karasjuk:** Крымская обл., Чатыр-Даг, Ангар-Бурун. 4.X.1974. О.Н. Дубовик (KW). ***R. vernalis* (Zing.) Schischk. & Serg.:** 1. Окр. г. Киева, Голосеевка. 2.VI.1917. Ю. Семенкевич, М. Котов (KW). 2. Львовская обл., Николаевский р-н, окр. с. Песчаное. Луг в пойме Днестра. 22.VI.1960. Опред. 16.XII.1976. L. Ivanina (KW). ***R. apterus* (Fr.) Ostenf.:** Рівненська обл., Вербецький р-н, с. Сивня, сорное во ржи. 25.VI.1954. М. Котов (KW). ***R. cretaceus* Vass.:** Донецкая обл., Артемовский р-н, Серебрянка. На мелу. 21.VII.1964. О. Дубовик (KW). ***R. serotinus* (Schoenh.) Oborny:** Закарпатська обл., Рахівський р-н, Ясиня, ур. Костерівка. 4.VII.1981. С.М. Зиман, А.В. Чернявський, А. Д. Єрмоленко, А.В. Шумілова (KW). Херсонский округ, Казаче-Лагерская арена, хутора Лагерские. Балановы. Понижшие. 23.VII.1926. Е. Лавренко (KW). ***R. songaricus* (Sterneck) Fedtsch.:** Херсонский округ, Казаче-Лагерская арена, хутора Лагерские. Балановы. Понижшие. 23.VII.1926. Е. Лавренко (KW). ***Odontites vulgaris* Moench:** 1. Торф'яниста лука, окол. с. Лісогубівка, Конотопський р-н, Сумська обл. 13. VIII.1996. С.М. Панченко, № 072206 (KW). 2. Черкаська обл., Уманський р-н, околиці с. Сушківка. Гранітні відслоєння по лівому берегу р. Ятрань. 25.VIII.2002. А.А. Куземко (KW). 3. Луганская обл., Меловской р-н, заповедник «Стрелецкая степь». У дороги. 17.VIII.1959. О. Дубовик (KW). ***O. verna* (Bell.) Dumort.:** Станиславская обл., между Ворохтой и Говерлой вблизи дороги, на лугах на высоте 1250 м. 17.VII.1957. М. Котов, Т. Омельчук (KW). ***O. salina* (Kotov) Kotov:** Запорожская обл., Федотова коса. 25.VI.1979. Н.М. Федорончук, В. Коломийчук, № 004560 (KW). ***O. glutinosa 1. Болгария. М. Golo Bardo: in declivibus orientabilibus prope sacum. Ostrica, 1100 m.s.m., solo calcario. 6.IX.1954. Н. Коцев, N. Vihodcevsy (KW). 2. Болгария. Бъла черкова. Зап. Родопы. Известняки. 09.VIII.1918. И. Странский (KW). ***Orthantha lutea* (L.) A. Kerner ex Wettst.:** 1. Ворошиловградська обл., Слав'янський р-н, с. Богородичное, Крейдяні схили. 1.09.1978. Л. Крицька (KW). 2. Воронежская обл., Россошанский р-н, с. Дерезовка, на меловых обнажениях. 3.IX.1965. Смолко (KW). ***Lathraea squamaria* L.:** г. Харьков, Лесопарк, лесок к линии трамвая. 2.V.1938. Н. Осадча (KW). ***Tozzia carpatica* Woloszcz.:** 1. Закарпатська обл., Рахівська округа, с. Богдан. Шаульське лісництво, в ялиновому лісі, над потоком, h = 1140 м. 28.VI.1948. Ф. Гринь (KW). 2. Закарпатская обл., Раховский округ, г. Говерла, на высоте 1800 м, субальпийский луг у родников на камнях. 28.VI.1947. М. Котов (KW). ***Bartsia alpina* L.:** 1. Закарпатская обл., Раховский округ,

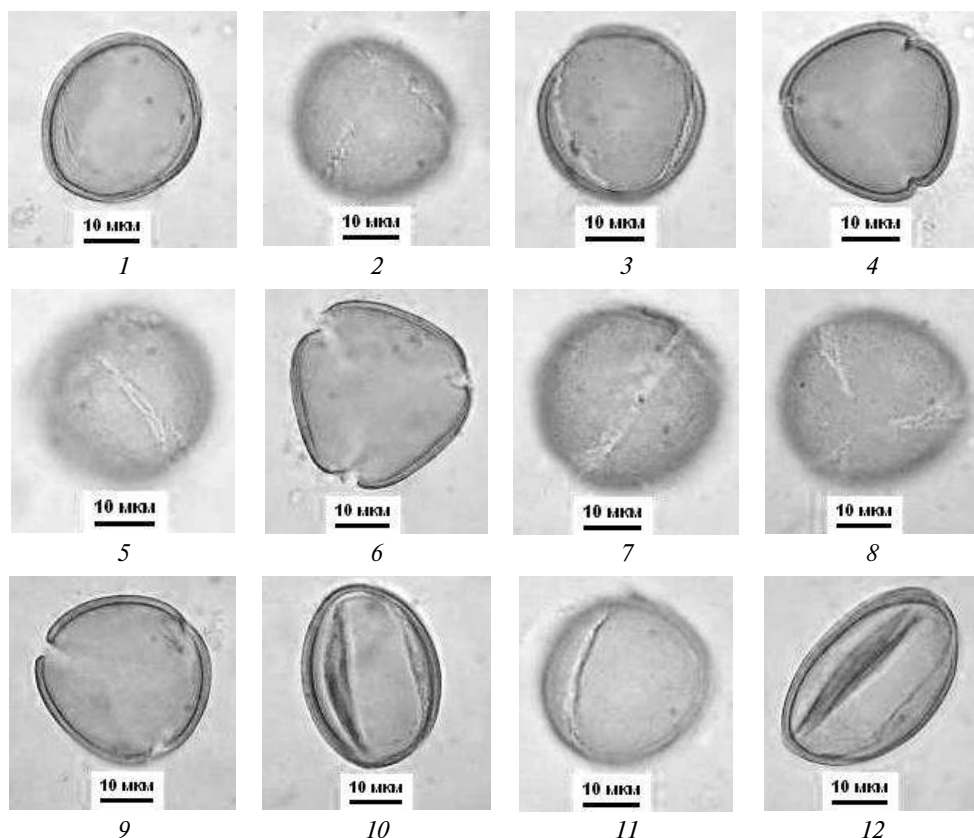


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СМ): 1, 2 — *R. minor*; 3, 4 — *R. alpinus*; 5, 6 — *R. major*; 7, 8 — *R. vernalis*; 9 — *R. apterus*; 10 — *R. cretaceus*; 11 — *R. serotinus*; 12 — *R. songaricus*; 1, 3, 5, 7, 10 — вигляд з екватора; 2, 4, 6, 8, 9 — вигляд з полюса

Fig. 1. Pollen grains of *Rhinanthus* (LM): 1, 2 — *R. minor*; 3, 4 — *R. alpinus*; 5, 6 — *R. major*; 7, 8 — *R. vernalis*; 9 — *R. apterus*; 10 — *R. cretaceus*; 11 — *R. serotinus*; 12 — *R. songaricus*; 1, 3, 5, 7, 10 — equatorial view; 2, 4, 6, 8, 9 — polar view

Близнеца, св. склон, скалы, высота 1880 м н. у. м. 14.VII.1948. Е.М. Брадис, А.А. Запятава (KW). 2. Хребет Черногора, г. Піп Іван, альпійський пояс, скелі. 26.VII.1953. В. Комендар (KW). *Cymbochasma borysthena* (Pall. ex Schlecht.) Klov et Zoz: 1. УССР, Херсонская обл., Каховский р-н, между селами Львово-Козацкое, склоны большой балки западной экспозиции степной участок петрофильного х-ра, на известняках. 24.IV.1972. Б.В. Заверуха, № 058169 (KW). 2. Миколаївська обл., м. Снігурівка, вапнякові схили на р. Інгулець. 20.IV.1972. Л. Крищук, № 040211 (KW).

Результати досліджень та їх обговорення

Параметри пилкових зерен досліджених видів наведені в таблиці.

Рід *Rhinanthus*

Досліджені види роду *Rhinanthus* мають триборозні пилкові зерна. Форма не-постійна, в одному і тому самому зразку виявлено сфероїдальні (рис. 1, 1, 3, 5, 7, 11),

еліпсоїдальні (рис. 1, 10, 12) і сплющено-сфероїдальні пилкові зерна. В обрисі з полюса слаботрилопатеві (рис. 1, 2, 4, 6, 8, 9), з екватора еліптичні, широкоеліптичні, округлі, зрідка овальні. Пилкові зерна середніх розмірів, полярна вісь становить 27,9—46,5 мкм, екваторіальний діаметр — (19,9)22,6—35,9(37,2) мкм. Борозни довгі, 2,0—5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до загострених кінців (рис. 1, 8). Борозні мембрани під СМ зернисті (рис. 1, 2, 5, 7, 8).

Екзина тонка, 1,1—2,0 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. Під СМ видно тонкий покрив і нечіткі або слабопомітні стовпчики. Ендекзина зливається з підстильним шаром у рівномірно потовщений утвір.

Пилкові зерна досліджених видів характеризуються різними типами скульптури: зморшкуватим, зморшкувато-ямчастим і переплетено-дрібносітчастим.

Морфометричні ознаки пилових зерен представників *Rhinanthaceae*

Вид	П. в., мкм	Е. д., мкм	Д. ак., мкм	Ш. мк., мкм	Ш. бор., мкм	Товщ. екз., мкм
<i>R. minor</i>	27,9—37,2	22,6—33,2	5,3—9,3	22,6—27,9	2,4—4,0	1,1—1,6
<i>R. alpinus</i>	27,9—38,5	25,3—34,6	4,0—9,3	21,3—29,3	2,4—4,0	1,1—1,6
<i>R. major</i>	31,9—41,2 (45,2)	27,9—35,9	6,6—9,3	26,6—30,6	2,4—4,0	1,1—1,6
<i>R. vassilczenkoi</i>	29,3—37,2	25,3—34,6	6,6—9,3	22,6—26,6	2,0—2,4	1,3—1,6
<i>R. vernalis</i>	(29,3) 30,6— 39,9 (43,9)	(19,9) 22,6— 35,9 (37,2)	5,3—7,9 (9,3)	19,9—30,6	2,7—5,3	1,3—2,0
<i>R. apterus</i>	30,6—41,2	22,6—33,2	5,3—9,3	26,6—33,2	2,0—2,7	1,1—2,0
<i>R. cretaceus</i>	34,6—42,5	25,3—35,9	5,3—6,6	19,9—27,9	4,0	1,1—2,0
<i>R. serotinus</i>	30,4—39,9	25,3—35,9 (37,2)	7,9—13,3	23,9—33,2 (34,6)	2,0—2,7	1,3—2,0
<i>R. songaricus</i>	31,9—46,5	(19,9) 21,3— 29,3 (33,2)	5,3—6,6	26,6—31,9 (33,2)	2,0—2,7	1,3—2,0
<i>Odontites vul- garis</i>	22,6—33,2	23,9—27,9	4,0—6,6	17,3—21,3	2,7—5,3	1,1—1,6 (2,0)
<i>O. verna</i>	(21,3) 23,9— 26,6	23,9—27,9	4,0—7,9	(18,6) 19,9— 22,6	2,7—4,0	1,1—1,6
<i>O. salina</i>	26,6—34,6	23,9—31,9	6,6—10,6	19,9—22,6	2,0—2,7	1,3
<i>O. glutinosa</i>	34,6—47,9	34,6—41,2	2,7—6,6	26,6—34,6	4,0—5,3	1,3—1,6
<i>Orthantha lutea</i>	22,6—23,9	(21,3) 22,6— 25,3	5,3—6,6 (7,9)	17,3—19,9	2,0—2,7	1,1—1,6
<i>Lathraea squa- maria</i>	30,6—38,6	30,6—37,2	6,6—10,6	23,9—29,3	2,4—4,0	1,1—1,3
<i>Tozzia carpatica</i>	21,3—27,9	19,9—23,9	9,3—11,9	15,9—19,9	2,0—2,4	1,3—1,6
<i>Bartsia alpina</i>	33,2—35,9	29,3—34,6	6,6—9,3	(21,3) 25,3— 27,9	2,7—4,0	1,1—1,3 (1,6)
<i>Cymbochasma borysthénica</i>	29,3—33,2	30,6—35,9	6,6—9,3	22,6—26,6	2,7—5,3	0,7—1,3

П р и м і т к а. П. в. — полярна вісь, е. д. — екваторіальний діаметр, д. ак. — діаметр апокольпумів, ш. мк. — ширина мезокольпумів, ш. бор. — ширина борозен, товщ. екз. — товщина екзини.

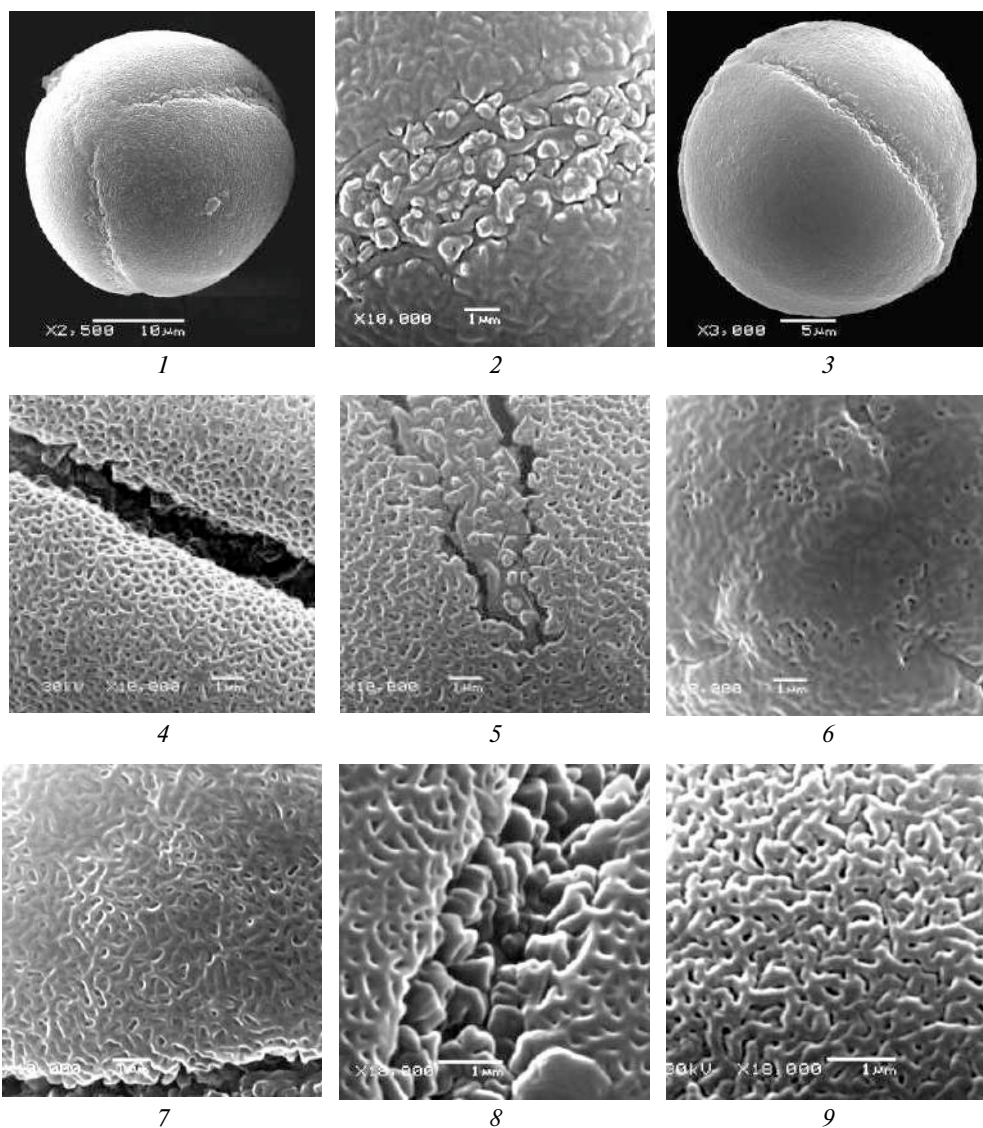


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СЕМ): 1, 2 — *R. vassilczenkoi*; 3, 6 — *R. major*; 4 — *R. minor*; 5 — *R. songaricus*; 7 — *R. vernalis*; 8 — *R. cretaceus*; 9 — *R. apterus*; 1 — вигляд з полюса; 3 — вигляд з екватора; 2 — зморшувата скульптура; 4, 5, 7, 8 — переплетено-дрібносітчаста; 6, 9 — зморшувато-ямчаста

Fig. 2. Pollen grains of *Rhinanthus* (SEM): 1, 2 — *R. vassilczenkoi*; 3, 6 — *R. major*; 4 — *R. minor*; 5 — *R. songaricus*; 7 — *R. vernalis*; 8 — *R. cretaceus*; 9 — *R. apterus*; 1 — polar view; 3 — equatorial view; 2 — rugulate sculpture; 4, 5, 7, 8 — implecto-microreticulate; 6, 9 — rugulate-foveolate

У пилкових зерен *R. vassilczenkoi* (рис. 2, 1, 2) і *R. serotinus* скульптура зморшувата, у *R. major* — зморшувато-ямчаста (рис. 2, 3, 6), у *R. minor* (рис. 2, 4), *R. alpinus* і *R. songaricus* (рис. 2, 5) — переплетено-дрібносітчаста. Пилкові зерна інших видів характеризуються перехідними типами скульптури. Так, *R. vernalis*

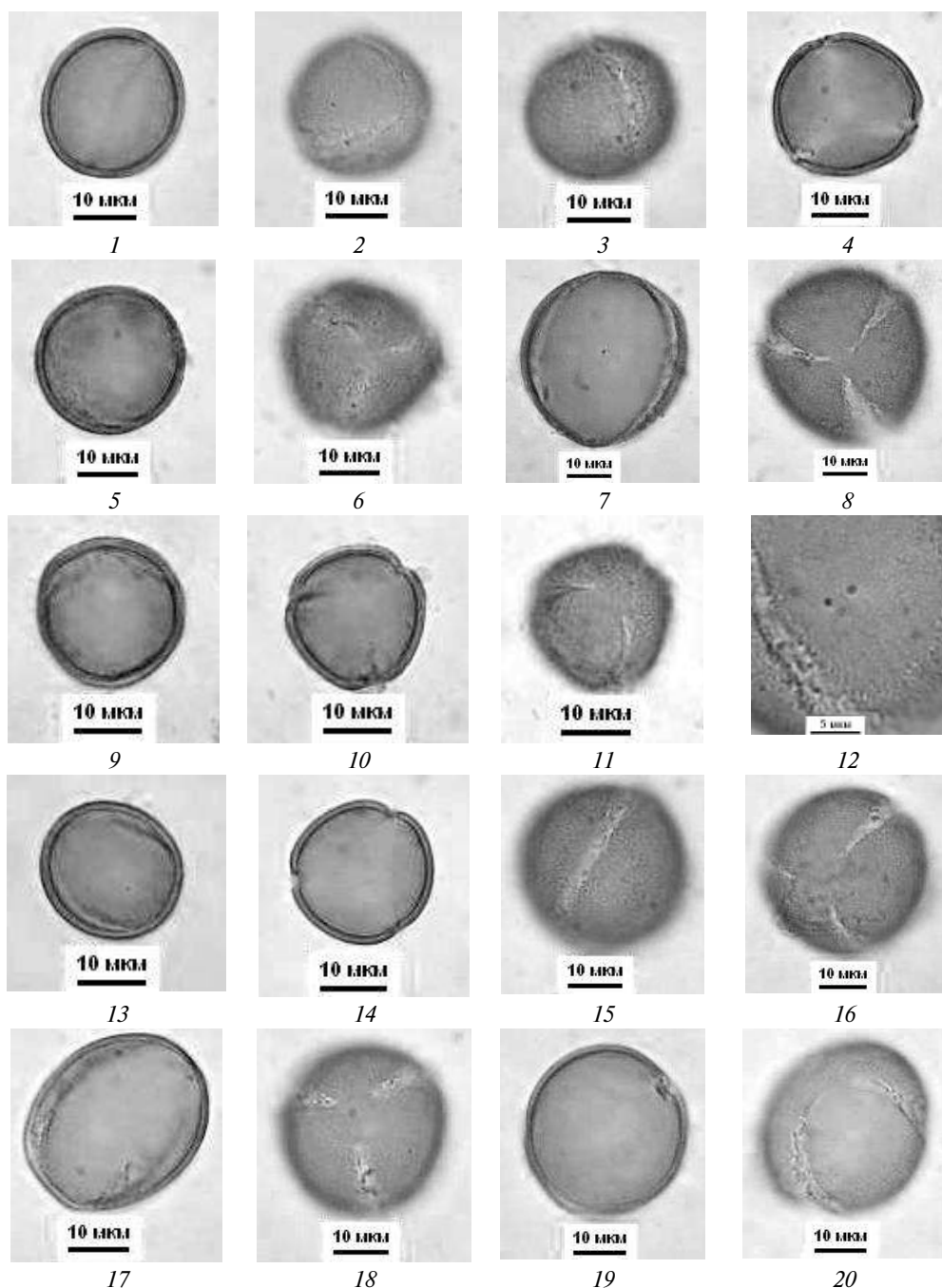


Рис. 3. Пилкові зерна родів *Odontites*, *Orphantha*, *Tozzia*, *Lathraea*, *Bartsia* та *Cymbochasma* (CM): 1, 2 — *Odontites vulgaris*; 3, 4 — *O. verna*; 5, 6 — *O. salina*; 7, 8, 12 — *O. glutinosa*; 9–11 — *Orphantha lutea*; 13, 14 — *T. carpatica*; 15, 16 — *L. squamaria*; 17, 18 — *B. alpina*; 19, 20 — *C. borysthonica*

Fig. 3. Pollen grains of *Odontites*, *Orphantha*, *Tozzia*, *Lathraea*, *Bartsia* and *Cymbochasma* (LM): 1, 2 — *Odontites vulgaris*; 3, 4 — *O. verna*; 5, 6 — *O. salina*; 7, 8, 12 — *O. glutinosa*; 9–11 — *Orphantha lutea*; 13, 14 — *T. carpatica*; 15, 16 — *L. squamaria*; 17, 18 — *B. alpina*; 19, 20 — *C. borysthonica*

(рис. 2, 7) і *R. cretaceus* (рис. 2, 8) мають зморшкувату і переплетено-дрібносітчасту скульптуру, *R. apterus* (рис. 2, 9) — зморшкувату і зморшкувато-ямчасту. Під СЕМ скульптура борозних мембран у пилкових зерен усіх видів зернисто-горбкувата (рис. 2, 2, 4, 8).

Отримані дані показали, що окремі види роду *Rhinanthus* відрізняються за комплексом паліноморфологічних ознак: характером скульптури, формою, розміром й елементами будови борозен. Ці особливості пилкових зерен можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки в систематиці роду.

За системами, прийнятими І.Т. Васильченком [2] та Л.І. Іваніною [3], досліджені нами види представляють три секції. Пилкові зерна секцій *Rhinanthus* (*R. minor*) та *Anoectolomus* (*R. alpinus*) у розумінні Л.І. Іваніної [3] характеризуються подібною переплетено-дрібносітчастою скульптурою. У системі ж І.Т. Васильченка [2] вони об'єднані в секцію *Minores*, що також підтверджується і паліноморфологічними особливостями. Пилкові зерна секції *Cleistolomus* [3] (= *Glabri* [2]), зокрема *R. songaricus* і певною мірою *R. vernalis* та *R. cretaceus*, подібні за характером скульптури з пилковими зернами попередніх секцій. Однак серед цих видів виявлено деякі відмінності, а саме: пилкові зерна *R. songaricus* мають лише еліпсоїдальну форму, тимчасом як *R. vernalis* та *R. cretaceus* — еліпсоїдальну, сфероїдальну та сплющено-сфероїдальну. Крім того, пиловим зернам *R. vernalis* властиві найширші борозни. В інших видів секції *Cleistolomus* [3], зокрема *R. vassilczenkoi* і *R. serotinus*, пилкові зерна характеризуються зморшкуватою скульптурою та виявляють подібність до таких *R. apterus* і певною мірою — *R. major*. Останній вид за системою, прийнятою І.Т. Васильченком [2], належить до секції *Hirsuti*, однак такий розподіл не підтверджується паліноморфологічними даними.

Рід *Odontites*

Досліджені види характеризуються триборозними пилковими зернами. Форма непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні (рис. 3, 1, 7), сфероїдальні (рис. 3, 3, 5) і сплющено-сфероїдальні пилкові зерна. В обрисі з полюса слаботрилопатеві (рис. 3, 8), округлі (рис. 3, 2, 4) чи округло-трикутні (рис. 3, 6), з екватора — широкоеліптичні або округлі. Для роду характерні пилкові зерна середніх розмірів, полярна вісь становить (21,3)22,6—47,9 мкм, екваторіальний діаметр — 23,9—41,2 мкм, найбільші — в *O. glutinosa*. Борозни довгі, 2,0—5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються переважно до загострених кінців. Найвужчі і найкоротші борозни характерні для пилкових зерен *O. salina*, також у них виявлено борозни з нечіткими, розмитими кінцями (рис. 3, 6). Під СМ борозні мембрани у пилкових зерен усіх видів зернисті (рис. 3, 2, 3, 6, 8, 12).

Екзина тонка, 1,1—1,6(2,0) мкм завтовшки. Під СМ видно тонкий покрив, стовпчики непомітні. Ендекзина зливається з підстильним шаром у рівномірно потовщений утвір.

Пилкові зерна досліджених видів характеризуються різними типами скульптури: зморшкувато-ямчастим — у *O. salina* (рис. 4, 1), переплетено-дрібносітчастим — у *O. vulgaris* (рис. 4, 2, 3) та *O. verna* (рис. 4, 4, 5) і сітчасто-паличковим —

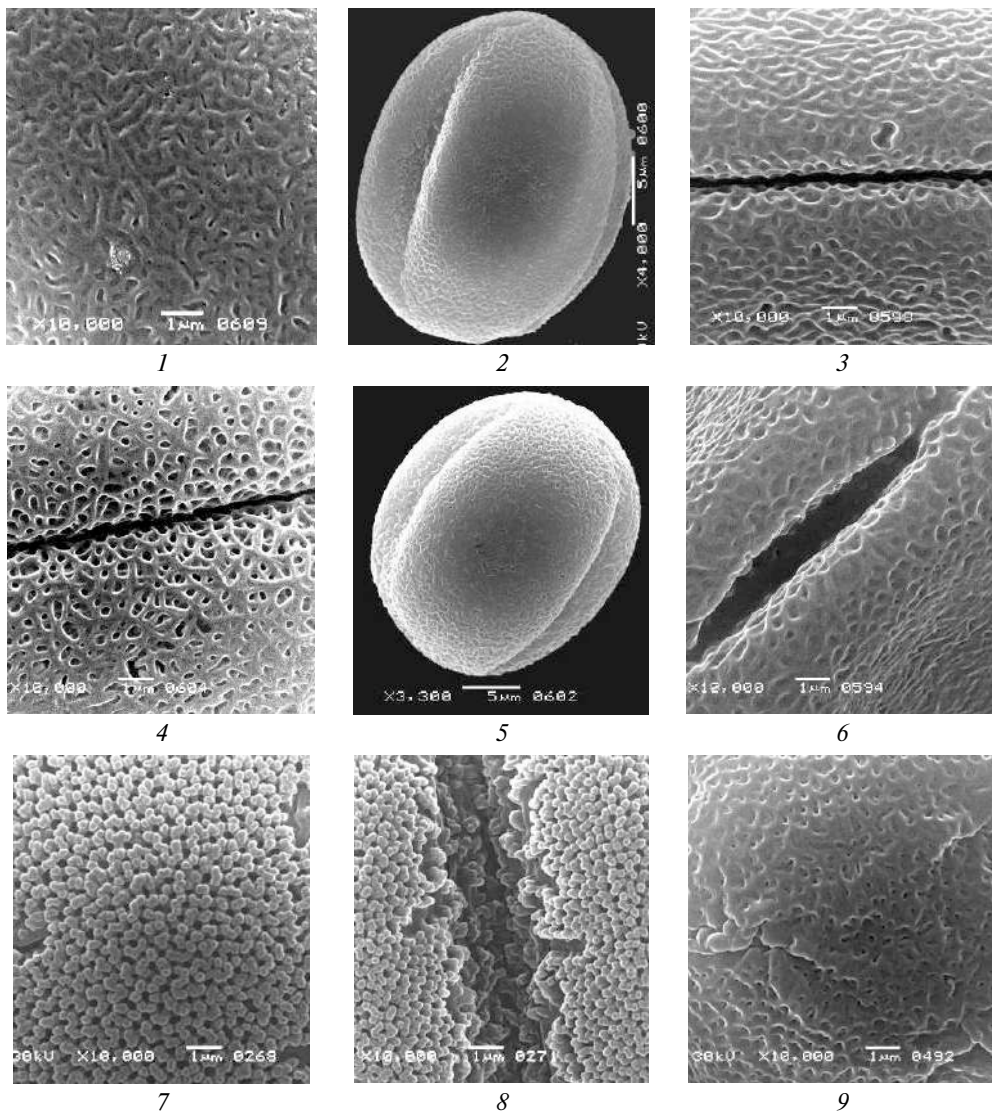


Рис. 4. Пилкові зерна родів *Odontites* та *Orphantha* (СЕМ): 1 — *Odontites salina*; 2, 3 — *O. vulgaris*; 4, 5 — *O. verna*; 7, 8 — *O. glutinosa*; 6, 9 — *Orphantha lutea*; 2, 5 — вигляд з екватора; 1 — зморшкувато-ямчаста скульптура; 3, 4, 6, 9 — переплетено-дрібносітчаста; 7, 8 — сітчасто-паличкова

Fig. 4. Pollen grains of *Odontites* and *Orphantha* (SEM): 1 — *Odontites salina*; 2, 3 — *O. vulgaris*; 4, 5 — *O. verna*; 7, 8 — *O. glutinosa*; 6, 9 — *Orphantha lutea*; 2, 5 — equatorial view; 1 — rugulate-foveolate sculpture; 3, 4, 6, 9 — implecto-microreticulate; 7, 8 — retipilate

у *O. glutinosa* (рис. 4, 7, 8). Скульптура борозних мембран під СЕМ зернисто-горбкувата — у *O. vulgaris* та *O. verna*, горбкувата — у *O. salina* і паличкова у *O. glutinosa* (рис. 4, 8).

Отримані дані засвідчують, що рід *Odontites* малочисельний за кількістю видів, але гетероморфний за ознаками пилкових зерен. Досліджені види відрізняються один від одного за характером скульптури, розмірами та будовою

борозен. Пилкові зерна *O. glutinosa* мають сітчасто-паличкову скульптуру та найбільші розміри. На морфологічну відокремленість цього виду вказувалось і раніше: його поміщали в окремий рід *Macrosyringion* Rothm. [11]. Деякі автори [12, 15], що досліджували пилкові зерна *O. glutinosa*, також відзначають їхні відмінності. Пилкові зерна *O. salina* мають зморшкувато-ямчасту скульптуру та значно коротші і вузьчі борозни з нечіткими, розмитими кінцями. Інші два види — *O. vulgaris* і *O. verna* — подібні за ознаками пилкових зерен.

Рід *Orthantha*

Пилкові зерна роду *Orthantha* (*O. lutea*) триборозні, сплющено-сфероїдальної або сфероїдальної (рис. 3, 9), зрідка — еліпсоїдальної форми, в обрисі з полюса слаботрилопатевої (рис. 3, 10, 11) або трикутні, з екватора — широкоеліптичні чи округлі, середнього розміру: полярна вісь становить 22,6—23,9 мкм, екваторіальний діаметр — (21,3)22,6—25,3 мкм. Борозни довгі, з нечіткими, нерівними краями і загостреними кінцями; борозні мембрани дрібнозернисті або гладенькі. Екзина тонка, стовпчики непомітні.

Пилкові зерна характеризуються зморшкувато-ямчастою та переплетено-дрібносітчастою (рис. 4, 9) скульптурою. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Рід *Tozzia*

Пилкові зерна роду *Tozzia* (*T. carpatica*) триборозні, переважно еліпсоїдальної, зрідка — сплющено-сфероїдальної або сфероїдальної (рис. 3, 13) форми, в обрисі з полюса слаботрилопатевої (рис. 3, 14), з екватора — широкоеліптичні, середніх розмірів: полярна вісь становить 21,3—27,9 мкм, екваторіальний діаметр — 19,9—23,9 мкм. Борозни середні, з нечіткими, нерівними краями і нечіткими кінцями, борозні мембрани зернисті. Екзина тонка, стовпчики непомітні.

Пилкові зерна характеризуються зернисто-горбкувато-перфорованою (рис. 5, 1—3) скульптурою. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Рід *Lathraea*

Пилкові зерна роду *Lathraea* (*L. squamaria*) триборозні, переважно еліпсоїдальної (рис. 3, 15), зрідка — сплющено-сфероїдальної або сфероїдальної форми, в обрисі з полюса слаботрилопатевої (рис. 3, 16) або округлі, з екватора — широкоеліптичні чи округлі; середніх розмірів: полярна вісь становить 30,6—38,6 мкм, екваторіальний діаметр — 30,6—37,2 мкм. Борозни середні, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до нечітких кінців, борозні мембрани зернисті. Екзина тонка, стовпчики непомітні.

Пилкові зерна мають сітчасто-паличкову (рис. 5, 4, 7) скульптуру. Головки паличок дрібні, округлі. Стінки утворені дещо розставленими головками. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті, зернистість і горбочки розріджені.

Рід *Bartsia*

Пилкові зерна роду *Bartsia* (*B. alpina*) триборозні, переважно еліпсоїдальної (рис. 3, 17), зрідка — сплющено-сфероїдальної або сфероїдальної форми, в обрисі з полюса слаботрилопатевої (рис. 3, 18), з екватора — широкоеліптичні, середніх розмірів: полярна вісь становить 33,2—35,9 мкм, екваторіальний діаметр — 29,3—34,6 мкм. Борозни довгі, з нечіткими краями, дещо звужуються

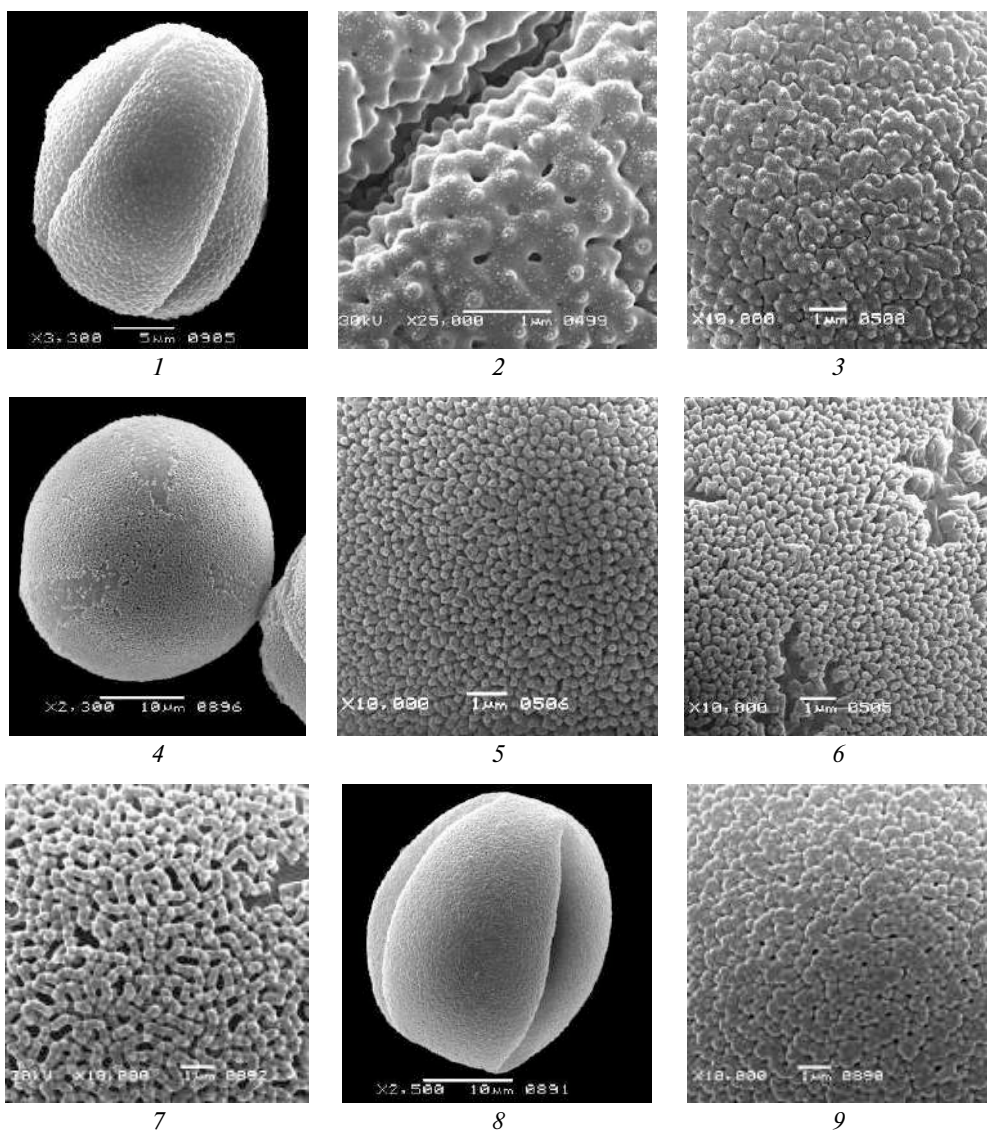


Рис. 5. Пилкові зерна родів *Tozzia*, *Lathraea*, *Bartsia* та *Cymbochasma* (СЕМ): 1–3 — *T. carpatica*; 4, 7 — *L. squamaria*; 5, 6 — *B. alpina*; 8, 9 — *C. borysthena*; 1, 8 — вигляд з екватора; 4 — вигляд з полюса; 2, 3 — зернисто-горбкувато-перфорована скульптура; 5–7, 9 — сітчасто-паличкова

Fig. 5. Pollen grains of *Tozzia*, *Lathraea*, *Bartsia* and *Cymbochasma* (SEM): 1–3 — *T. carpatica*; 4, 7 — *L. squamaria*; 5, 6 — *B. alpina*; 8, 9 — *C. borysthena*; 1, 8 — equatorial view; 4 — polar view; 2, 3 — granulate-tuberculate-perforate sculpture; 5–7, 9 — retipilate

до притуплених кінців, борозні мембрани зернисті (рис. 3, 18). Екзина тонка, стовпчики непомітні.

Пилкові зерна мають сітчасто-паличкову (рис. 5, 5, 6) скульптуру. Головки паличок дрібні, округлі. Стінки утворені зближеними головками. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті, зернистість і горбочки розташовані густо.

Рід *Cymbochasma*

Пилкові зерна роду *Cymbochasma* (*C. borysthenica*) триборозні, зрідка — чотириборозні, сплющено-сфероїдальної (рис. 3, 19) форми, в обрисі з полюса округлі, зрідка — слаботрилопатеві (рис. 3, 20), з екватора — широкоеліптичні, середніх розмірів: полярна вісь становить 29,3—33,2 мкм, екваторіальний діаметр — 30,6—35,9 мкм. Борозни середні, з нечіткими, нерівними краями і пригнаними кінцями, борозні мембрани зернисті (рис. 3, 20). Екзина тонка, стовпчики майже непомітні.

Пилкові зерна характеризуються паличковою або сітчасто-паличковою (рис. 5, 8, 9) скульптурою. Головки паличок різного розміру, переважно дрібні, округлі, округло-трикутні, видовжені, зближені між собою, інколи майже зливаються. Скульптура борозних мембран паличкова.

Проведений паліноморфологічний аналіз дає змогу стверджувати, що кожен з родів має певні морфологічні особливості. Загальною ознакою є триборозні пилкові зерна середнього розміру. Найбільшу різноманітність виявлено у будові скульптури поверхні та борозних мембран. Серед досліджених родів найбільше вирізняються пилкові зерна роду *Tozzia* за зернисто-горбкувато-перфорованою скульптурою.

Пилкові зерна родів *Lathraea* та *Bartsia* подібні за розмірами, формою, будовою борозен та сітчасто-паличковою скульптурою, але відрізняються за будовою скульптурних елементів. Так, у *Lathraea* стінки складаються з дещо розставлених округлих головок, тимчасом як у *Bartsia* вони дрібніші і більше зближені між собою. Пилкові зерна *Odontites glutinosa* подібні до таких попередніх видів за сітчасто-паличковою скульптурою, однак мають більші розміри, їхні стінки складаються з дещо розставлених або зближених округлих й округлокутаних головок, утворюючи своєрідний сітчастий рисунок.

Для п. з. роду *Cymbochasma* також характерна сітчасто-паличкова і паличкова скульптура. На відміну від пилкових зерен попередніх родів, вони більш різноманітніші за розмірами, формою та розташуванням головок, а також відрізняються за скульптурою борозних мембран і найтоншою екзиною. Таку саму скульптуру поверхні мають пилкові зерна деяких видів роду *Euphrasia* [6].

Пилкові зерна родів *Rhinanthus*, *Odontites* та *Orthantha* подібні за зморшкувато-ямчастою та переплетено-дрібносітчастою скульптурою. Більшість видів *Rhinanthus* та *Odontites* характеризуються переплетено-дрібносітчастою скульптурою, решта — зморшкувато-ямчастою. Рід *Orthantha* за низкою паліноморфологічних ознак (розміром, формою, будовою борозен, характером скульптури) подібний до *Odontites*.

Висновки

З використанням світлового та сканувального електронного мікроскопів досліджено пилкові зерна 18 видів триби *Rhinanthae* флори України, з них пилко 11 видів описано вперше. Встановлено, що пилкові зерна вивчених видів триборозні, сфероїдальні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні, середніх розмірів.

Виділено шість типів скульптури: зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий, переплетено-дрібносітчастий, зернисто-горбкувато-перфорований, паличковий та сітчасто-паличковий. Діагностичними ознаками на родовому рівні є характер скульптури, елементи її будови, будова борозен і їхніх мембран.

Роди *Rhinanthus*, *Odontites* та *Orthantha* дуже близькі за комплексом палиноморфологічних ознак. Особливістю роду *Odontites* є гетероморфність за характером скульптури пилкових зерен, що дозволяє підтвердити віднесення *O. glutinosa* до окремого роду. Роди *Lathraea*, *Bartsia* та *Cymbocasma* подібні за скульптурою поверхні пилкових зерен, однак відрізняються за елементами її будови та борознистими мембранами. Встановлено, що основною палиноморфологічною ознакою роду *Tozzia* є зернисто-горбкувато-перфорована скульптура.

1. Алешина Л.А. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. — Норичниковые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 125—132.
2. Васильченко И.Т. Погремок — *Rhinanthus* L. // Флора СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1955. — Т. 22. — С. 659—685.
3. Иванова Л.И. Погремок — *Rhinanthus* L. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 5. — С. 300—309.
4. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
5. *Определитель* высших растений Украины / Д.Н. Доброчаева, М.И. Котов, Ю.Н. Прокудин и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — 548 с.
6. Перегрим О.М., Цимбалюк З.М. Палиноморфологічна характеристика роду *Euphrasia* L. флори України // Наук. вісн. Чернів. ун-ту: 36. наук. пр. — 2009. — Вип. 455: Біологія. — С. 107—110.
7. Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства // Мат-лы X Моск. совещ. по филог. раст. / Под ред. проф. Л.И. Лотовой и проф. А.П. Меликяна. — М.: Изд-во секц. ботан. Моск. об-ва испытат. природы и каф. морф. и сист. высш. раст. — МГУ, 1999. — С. 149—151.
8. Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae* // Акт. пробл. палинол. на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. — М.: ИГиРГИ, 1999. — С. 263—264.
9. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л., 1987. — 439 с.
10. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во научн. изд. КМК, 2002. — 51 с.
11. Цвелев Н.Н. Род Макросирингион — *Macrosyringion* Rothm. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 5. — С. 281.
12. Bolliger M., Wick L. The pollen morphology of *Odontites* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance // Pl. Syst. Evol. — 1990. — **173**. — P. 159—178.
13. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
14. Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
15. Inceoğlu Ö. Pollen grains in some Turkish *Rinanthaeae* (*Scrophulariaceae*) // Grana. — 1982. — **21**. — P. 83—96.
16. Minkin J.P., Eshbaugh W.H. Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* // Grana. — 1989. — **28**. — P. 1—18.
17. Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. — London: Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.

18. Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al. Disintegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. — 2001. — **88**, N 2. — P. 348—361.
19. Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B. Further disintegration of the *Scrophulariaceae* // Taxon. — 2005. — **54**. — P. 411—425.
20. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
21. 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.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 29.09.2010 р.

З.Н. Цымбалюк

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

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ РОДОВ *OROBANCHACEAE* ФЛОРЫ УКРАИНЫ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 18 видов из 7 родов трибы *Rhinantheae*, распространенных во флоре Украины, из них для 11 видов — впервые. Пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздные, эллипсоидальные, сфероидальные, сплюсненно-сфероидальные, средних размеров. Установлены шесть типов скульптуры — морщинистый, морщинисто-ямчатый, переплетенно-мелкосетчатый, зернисто-бугорчато-перфорированный, палочковый и сетчато-палочковый. Наиболее важными видо- и родоспецифичными признаками являются характер скульптуры поверхности, строение борозд и бороздных мембран.

По морфологии пыльцевых зерен наибольшее сходство выявлено у родов *Rhinanthus*, *Odontites* и *Orphantha*. Палиноморфологические данные подтверждают отнесение *Odontites glutinosa* к отдельному роду. Показано определенное сходство и отличие пыльцевых зерен *Lathraea*, *Bartsia* и *Cymbochasma* по деталям строения скульптуры поверхности и бороздных мембран. Отличительные признаки пыльцевых зерен характерны для рода *Tozzia*.

К л ю ч е в ы е с л о в а: пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Rhinanthus*, *Odontites*, *Orphantha*, *Lathraea*, *Tozzia*, *Bartsia*, *Cymbochasma*, *Orobanchaceae*, *Scrophulariaceae*.

Z.M. Tsybalyuk

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

COMPARATIVE PALYNOMORPHOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME GENERA OF THE *OROBANCHACEAE* IN THE FLORA OF UKRAINE

Pollen morphology of 18 species from 7 genera of *Rhinantheae* was studied under the light and scanning electron microscopy. Pollen grains of 11 species are described in detail for the first time. Pollen grains of the studied species are 3-colpate, prolate, spheroidal and oblate-spheroidal, medium-size. Six types of sculpture are identified: rugulate, rugulate-foveolate, implecto-microreticulate, granulate-tuberculate-perforate, pilate and retipilate. The pattern of exine surface, colpi structure and colpate membrane sculpture are the most important species- and genus-specific features.

The genera *Rhinanthus*, *Odontites* and *Orphantha* are similar in morphology of pollen grains. The palynomorphological data support including of *Odontites glutinosa* in a separate genus. There is certain similarity and difference between pollen grains of the *Lathraea*, *Bartsia* and *Cymbochasma* in the characters of the exine and colpate membrane surface. The genus *Tozzia* has a different sculpture surface.

К е у w o r d s: grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Rhinanthus*, *Odontites*, *Orphantha*, *Lathraea*, *Tozzia*, *Bartsia*, *Cymbochasma*, *Orobanchaceae*, *Scrophulariaceae*.