

УДК 581.33:581.4:582.916.21

**ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕКЦИЙ
VERONICASTRUM, *SERPILLIFOLIAE*, *PEREGRINAE*,
SUBRACEMOSAE, *ALSINEBE*, *POCILLA*, *COCHLIDIOSPERMUM*
РОДА *VERONICA* L.**

З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин, Е.Э. Северова

Исследованы пыльцевые зерна 16 видов рода *Veronica* L. Восточной Европы с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов и приведены их характеристики. Изученные виды характеризуются 3-бороздными пыльцевыми зернами, эллипсоидальными, сфероидальными или сплюсненно-сфероидальными, с длинными или короткими бороздами. Выделено 5 типов скульптуры поверхности: струйчатый, струйчато-сетчатый, гранулярный, мелкосетчатый и шипиковатый. Полученные палиноморфологические данные сопоставлены с системой рода *Veronica* (Еленевский, 1977, 1978; Асеева, 2002). Установлено, что признаки скульптуры поверхности пыльцевых зерен являются диагностическими для разграничения некоторых секций и подсекций. Дополнительными существенными признаками являются размер пыльцевых зерен и особенности строения борозд.

Ключевые слова: пыльца, морфология, скульптура, систематика, *Veronica*, *Scrophulariaceae*.

Настоящая работа является продолжением принятых ранее сравнительно-палиноморфологических исследований рода *Veronica* L. (Цымбалюк, 2007; Цымбалюк, Мосякин, 2007; Цымбалюк, Мосякин, Северова, 2009). Дополнительно изучена морфология пыльцевых зерен 16 видов, произрастающих на территории Восточной Европы и относящихся к секциям *Veronicastrum* W.D.J. Koch, *Serpyllifoliae* G. Don, *Peregrinae* (A. Jelen.) Assejeva, *Subracemosae* (Benth.) Assejeva, *Alsinebe* Griseb., *Pocilla* Dumort. и *Cochlidiospermum* (Reichenb.) G. Don.

Общий обзор работ по морфологии пыльцы *Veronica* (Алешина, 1978; Hong, 1984; Fernández et al., 1997; Северова, 1999; Saeidi-Mehrvarz, Zarrei, 2006; Kaplan et al., 2007; и др.) и современным аспектам систематики *Scrophulariaceae* s.l., *Plantaginaceae* s.l. и родственных семейств (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Albach et al., 2004a, b, c, 2005, 2008, Garnock-Jones et al., 2007) представлен в предыдущей статье (Цымбалюк, Мосякин, Северова, 2009).

Материал и методика

Материалом для исследования послужили образцы из гербариев Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (Киев, Украина; *KW*), МГУ имени М.В. Ломоносова (*МВ*) и палинологической коллекции кафедры высших растений биологического факультета МГУ. Препараты для световой микроскопии (СМ) приготовлены по общепринятой методике (Erdtman, 1952). Для изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ, JSM-6060LA — Институт ботаники НАН

Украины) неацетолизированные пыльцевые зерна наклеивали на специальные столики, фиксировали в 96% этаноле и напыляли золотом в вакуумной установке. Исследование было проведено в лаборатории электронной микроскопии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины. При описании пыльцевых зерен была использована общепринятая терминология (Куприянова, Алешина, 1972; Токарев, 2002). В работе мы придерживались системы рода *Veronica* L. Л.А. Асеевой (2002), однако при обсуждении полученных результатов учитывались также и другие системы (Еленевский, 1977, 1978, 1981; Цвелев, 2000).

В статье приняты следующие сокращения: пыльцевые зерна — п. з., полярная ось — п. о., экваториальный диаметр — э. д., диаметр апокольпиума — д. ак., ширина мезокольпиума — ш. мк.

Результаты исследований

Приводим описания пыльцевых зерен исследованных видов рода *Veronica*.

Sect. *Veronicastrum* W.D.J. Koch

Subsect. *Fruticulosae* Benth.

V. fruticans Jacq. (рис. 1, 1, 2)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, изредка почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 31,9—37,2 мкм, э. д. 26,6—41,2 мкм. Борозды короткие, 4,0—7,9 мкм шириной, с четкими неровными краями и размытыми, иногда заостренными, концами, Ш. мк. 17,3—26,6 мкм, д. ак.

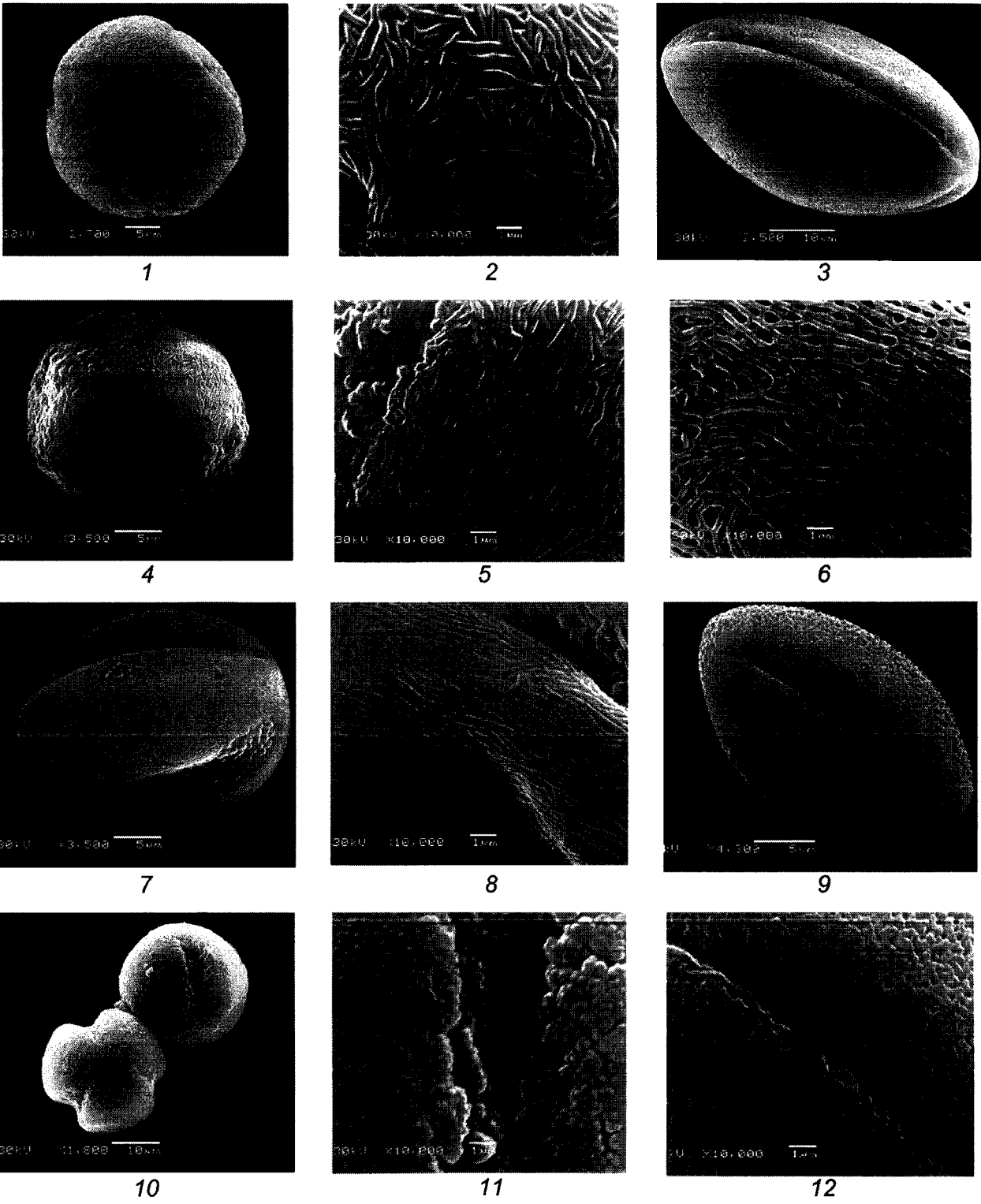


Рис. 1. Пыльцевые зерна рода *Veronica* (СЭМ): 1, 2 — *V. fruticans*; 4, 5 — *V. alpina*; 3, 6 — *V. gentianoides*; 7, 8 — *V. serpyllifolia*; 9, 12 — *V. peregrina*; 10, 11 — *V. tryphyllos*. 1, 3, 4, 7, 9 — вид с экватора; 10 — вид с полюса и экватора; 2, 5, 8 — струйчатая скульптура; 6 — струйчато-сетчатая; 11 — гранулярная скульптура поверхности мезокольпиумов и бороздных мембран; 12 — мелкосетчатая скульптура

13,3 мкм. Экзина 2,0—2,7 мкм толщиной. Столбики четкие, тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи длинные и короткие, толстые, вьющиеся и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Закарпатская обл., Раховский окр. Гуцульско-Мармарошские Альпы. Вост. часть г. Петрос, 1500 м ниже ур. м. На каменистых выходах. 21.VII.1948. Е.М. Брадис, А.А. Запятава (*KW*). 2. Ивано-Франківська обл., Чивчинський хребет, г. Чивчин. Північно-Східний схил,

скелі. h = 1600—1700 м н. р. м. 11.VII.1968. Чопик, Орнст, Т. Мякушко (KW).

Subsect. *Alpinae* Benth.

V. alpina L. (рис. 1, 4, 5)

СМ. П. з. 3-бороздные, сфероидальные, изредка сплюсненно-сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. (26,6) 25,3—30,6 (31,9) мкм, э. д. 26,6—30,6 мкм. Борозды длинные, достаточно широкие, 7,9—10,6 мкм шириной, с неровными, изрезанными краями и тупыми закругленными концами. Ш. мк. 15,9—19,9 мкм, д. ак. 2,7—5,3 мкм. Экзина 1,3—2,4 мкм толщиной. Столбики четкие, тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи длинные и короткие, толстые, выющиеся и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, Ворохта, ліс біля стаціонару, Пожижевська. 8.VII.1981. С.М. Зиман, А.В. Чернявський, А.Д. Єрмоленко, А.В. Шумілова (KW). 2. Станиславская обл., Жабывский р-н, Черногора хр. Дземброния. Каменистый склон, между ребрами под вершиной г. Шпицы. 17.VII.1959. Е.М. Бладис, Т. Андриенко (KW).

Sect. *Serpyllifoliae* G. Don

Subsect. *Gentianoides* (G. Don) Assejeva

V. gentianoides Vahl. (рис. 1, 3, 6; рис. 3, 5—7)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные или сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 35,9—42,5 мкм, э. д. 31,9—43,9 мкм. Борозды длинные, 5,3—6,6 мкм шириной, с более или менее ровными краями и тупыми закругленными концами, почти сходящимися на полюсах. Ш. мк. 18,6—26,6 мкм, д. ак. 2,7—5,3 мкм. Экзина 1,3—2,4 мкм толщиной. Столбики четкие, тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчато-сетчатая. Струи длинные и короткие, толстые, выющиеся и переплетающиеся, рыхло расположенные. Поверхность между струями пронизана многочисленными перфорациями разных размеров, создающих сетку. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Крымская обл., госзаповедник, Никитская Яйла. 26.V.1972. С.С. Морозюк (KW). 2. Крымская обл., УССР, Ялтинский р-н, г. Ай-Петри, Яйла. 29.V.1955. О. Байчук, А. Барбарич (KW).

Subsect. *Serpyllifolia* (G. Don) Stroh

V. serpyllifolia L. (рис. 1, 7, 8; рис. 3, 4, 8)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, изредка сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопаст-

ные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 27,9—37,2 мкм, э. д. 18,6—27,9 мкм. Борозды короткие, 2,7—6,6 мкм в ширину, с более или менее ровными краями. Ш. мк. (6,6) 12,0—18,6 мкм, д. ак. 9,3—12,0 мкм. Экзина 1,3—2,4 мкм толщиной. Столбики четкие, тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи длинные, толстые, выющиеся и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, преимущественно меридионально. Между струями расположены многочисленные мелкие перфорации. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Веселівка. Ліс. 25.V.1960. Б.В. Заверуха, № 002455 (KW). 2. Закарпатська обл., Рахівська округа, Богданське лісництво, урочище “Примаратик” під П’єрогом, в ялиновому лісі, вис. 1450 м. 19.VI.1952. В. Комендар (KW).

Sect. *Peregrinae* (A. Jelen.) Assejeva

V. peregrina L. (рис. 1, 9, 12)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические. П. о. 25,3—29,3 (31,9) мкм, э. д. (18,6) 23,9—27,9 мкм. Борозды длинные, широкие, 5,3—6,6 мкм шириной, с неровными краями и острыми концами. Ш. мк. 13,3—18,6 (19,9) мкм, д. ак. (2,7) 4,0—6,6 мкм. Экзина 1,3—2,4 мкм толщиной. Столбики нечеткие.

СЭМ. Скульптура мелкосетчатая. Ячей сетки мелкие, неправильной формы, с извилистыми стенками. Стенки ячей сетки образованы слившимися головками столбиков. Изредка столбики свободные.

Исследованные образцы: [Украина] 1. м. Київ, Святошино, долина р. Нивки, вологі луки, днище ставків. 15.05.2001. Я.П. Дідух (KW). 2. Черкаська обл., охоронна зона Канів. з-ка, зниження між Вел. Скіфським городищем і Мар’їною горою. 16.05.1989. М.М. Бортняк, Ю.О. Войтюк (KW).

Sect. *Subracemosae* (Benth.) Assejeva

Subsect. *Pellidosperma* (E. Lehm.) Stroh

V. praecox All.

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные или сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. (25,3) 26,6—31,9 (33,2) мкм, э. д. 29,3—30,6 мкм. Борозды длинные, 4,0—7,9 мкм в ширину, с размытыми краями и концами. Ш. мк. 12,0—18,6 мкм, д. ак. 2,7—6,6 мкм. Экзина 1,3—2,0 мкм толщиной. Столбики более или менее четкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура гранулярная. Гранулы мелкие, густо расположенные. Скульптура бороздной мембраны гранулярная, сходная со скульптурой мезокольпиумов.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Сталинская обл., Новоазовский р-н, с. Хомутово, заповедник “Хомутовская степь”. 6.V.1958. Г. Кузнецова (KW).

2. УРСР. Кримська обл., Красногвардейськ, на полі. 9.V.1955. М.Г. Попов, Д.М. Доброчаева, А.І. Барбарич (KW).

V. triphyllus L. (рис. 1, 10, 11)

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. 30,6—31,9 мкм, э. д. 25,3—30,6 (31,9) мкм. Борозды короткие, 2,7—6,6 мкм шириной, с размытыми краями. Ш. мк. 13,3—15,9 (17,3) мкм, д. ак. 9,3—15,9 мкм. Экзина 1,3—2,0 мкм толщиной. Столбики нитевидные.

СЭМ. Скульптура гранулярная. Гранулы крупные, густо расположенные. Скульптура бороздной мембраны гранулярная, сходная со скульптурой мезокольпиумов.

Исследованный образец: [Украина] Запорожская обл., окр. г. Мелитополя, сорное у автотрассы. 9.V.1958. М. Котов, Т. Омельчук (KW).

Sect. *Alsinebe* Griseb.

V. arvensis L. (рис. 2, 4)

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса слабо 3-лопастные, изредка 3-гранные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. 21,3—27,9 мкм, э. д. 14,6—25,3 мкм. Борозды длинные, 2,7—6,6 мкм в ширину, с неровными, изрезанными краями и расплывчатыми концами. Ш. мк. 10,6—15,9 мкм, д. ак. 2,7—4,0 мкм. Экзина 1,3—2,7 мкм толщиной, несколько утолщенная на апокольпиумах. Столбики нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи тонкие, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, на мезокольпиумах преимущественно меридиональные. Между струями расположены многочисленные мелкие перфорации. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованный образец: [Украина] Сумська обл., Середино-Будський р-н, НПП Десняно-Старогутський, с. Нововасилівка, рудеральне угруповання. 23.V.2003. С.М. Панченко (KW).

V. dillenii Crantz (табл. 2, 5)

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса слабо 3-лопастные, изредка 3-гранные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. 23,9—26,6 мкм, э. д. (18,6) 21,3—26,6 (27,9) мкм. Борозды длинные, широкие, 5,3—7,9 мкм шириной, с неровными изрезанными краями и притупленными концами. Ш. мк. (11,9) 13,3—18,6 мкм, д. ак. 4,0—6,6 мкм. Экзина 1,3—2,0 мкм толщиной. Столбики нечеткие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи короткие и тонкие, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, между ними рас-

положены многочисленные мелкие перфорации. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Василівка, заплава р. Улиця. Мітлищева лука. Пасовище. 4.V.1997. Зібр. С.М. Панченко. Визн. Т.Л. Андрієнко, № 004554 (KW). 2. Одесская обл., Савранский р-н, окр. с. Осички. Пески с зарослями ивняков. 16.V.1974. Б.В. Заверуха (KW).

V. verna L. (рис. 2, 3, 6)

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, изредка сплюсненно-сфероидальные, в очертании с полюса слабо 3-лопастные, изредка 3-гранные, с экватора округлые. П. о. 19,9—23,9 мкм, э. д. 18,6—23,9 мкм. Борозды длинные, 5,3—6,6 мкм в ширину, с неровными изрезанными краями и притупленными концами. Ш. мк. 10,6—15,9 мкм, д. ак. 2,7—7,9 мкм. Экзина 1,6—2,7 мкм толщиной, несколько утолщенная на апокольпиумах. Столбики толстые и четкие.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи тонкие, короткие, сглаженные, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях. Между ними расположены многочисленные перфорации разных форм и размеров, часто с извилистыми краями. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Черкаська округа. с. Руська Поляна. Сосновий ліс. 10.V.1924. Ю. Клеопов (KW).

Sect. *Pocilla* Dumort.

Subsect. *Filiformes* Boriss. ex A. Jelen.

V. filiformis Smith (рис. 2, 7; рис. 3, 1—3)

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные или слабо 3-лопастные, с экватора округлые. П. о. 27,9—30,6 мкм, э. д. (22,6) 27,9—31,9 мкм. Борозды длинные, 4,0—5,3 мкм в ширину, с нечеткими размытыми краями и концами. Ш. мк. 15,9—21,3 мкм, д. ак. 4,0—8,0 мкм. Экзина 1,6—2,4 мкм толщиной. Столбики четкие, тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи короткие и длинные, толстые или тонкие, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, преимущественно меридионально. Между струями расположены многочисленные перфорации разных размеров. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованный образец: [Украина] Київська обл., м. Боярка, дачі, у дворі 2.05.1986. В.Л. Шевчик (KW).

V. persica Poir. (рис. 2, 8)

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. 22,6—30,6 мкм,

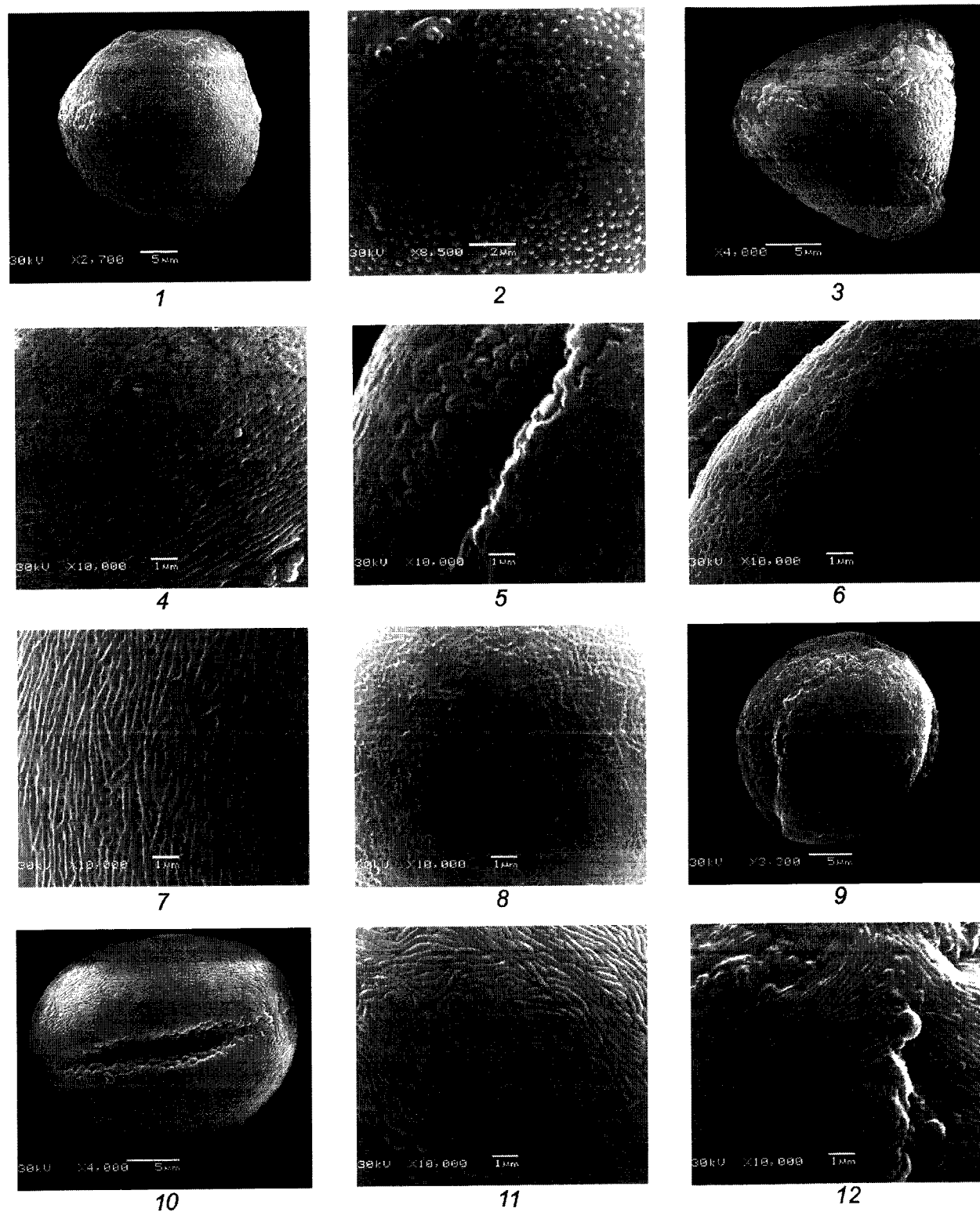


Рис. 2. Пыльцевые зерна рода *Veronica* (СЭМ): 1, 2 — *V. hederifolia*; 3, 6 — *V. verna*; 4 — *V. arvensis*; 5 — *V. dillenii*; 7 — *V. filiformis*; 8 — *V. persica*; 9, 12 — *V. opaca*; 10, 11 — *V. polita*. 1, 3 — вид с полюса; 9, 10 — вид с экватора; 2 — шипиковатая скульптура; 4–8, 11, 12 — струйчатая скульптура; 5, 10 — бугорчатая скульптура бороздчатых мембран

э. д. (18,6) 22,6–27,9 мкм. Борозды длинные, широкие, 5,3–6,6 мкм в ширину, с нечеткими, неровными краями и заостренными концами. Ш. мк. 13,3–17,3 мкм, д. ак. 2,7–5,3 мкм. Экзина 1,3–2,4 (2,7) мкм толщиной, несколько утолщенная на апокольпиумах. Столбики слабо заметны.

СЭМ. Скульптура сглажено струйчатая. Струи тонкие и короткие, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, между ними расположены многочисленные точечные перфорации. Скульптура бороздчатой мембраны мелкобугорчатая.

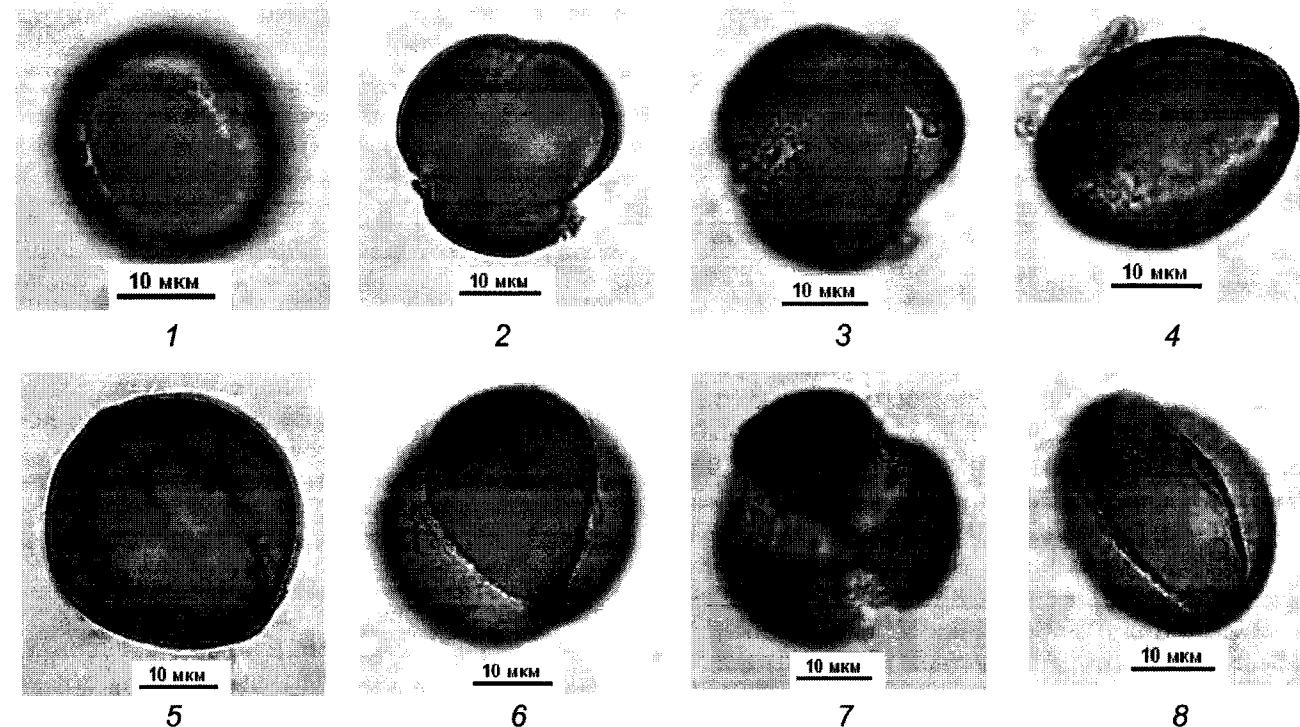


Рис. 3. Пыльцевые зерна рода *Veronica* (СЭМ): 1–3 — *V. filiformis*; 5–7 — *V. gentianoides*; 4, 8 — *V. serpyllifolia*. 1, 4, 5, 6, 8 — вид с экватора; 2, 3, 7 — вид с полюса; 3 — борозды с нечеткими краями и тупыми концами; 6, 8 — борозды с четкими и более-менее ровными краями; 7 — борозды с закругленными концами

Исследованные образцы: [Украина] 1. Города в с. Луб'янка (після картоплі), супіщаний ґрунт. 21.09.2003. М.Ф. Петров. № 028162 (KW). 2. Никитский сад, Никитский парк. Дико. 9.IV.1918. S. Stankow (KW).

Subsect. *Agrestes* Benth.

V. polita Fr. (рис. 2, 10, 11)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные или сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические или округлые. П. о. 25,3–30,6 (31,9) мкм, э. д. 19,9–27,9 (29,3) мкм. Борозды короткие, 2,7–5,3 мкм шириной, с неровными краями. Ш. мк. 14,6–18,6 мкм, д. ак. 9,3–13,3 мкм. Экзина 1,3–2,0 мкм толщиной. Столбики четкие, тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи короткие, толстые или тонкие, плотно расположенные, слабо выются, почти не переплетаются, ориентированы в разных направлениях. Между струями расположены многочисленные перфорации разных размеров. Скульптура бороздчатой мембраны крупнобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Киев, сельскохозяйственная выставка, сорное у дороги. 10.VI.1978. М. Котов (KW). 2. Околиця м. Білої Церкви на Київщині. 9.IV.1923. М. Гродзинський. 9.II.1948. Є. Карнаух (KW).

V. opaca Fr. (рис. 2, 9, 12)

СМ. П. з. 3-бороздные, сфероидальные или эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные,

с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. 25,3–27,9 (29,3) мкм, э. д. 22,6–27,9 мкм. Борозды длинные, широкие, 4,0–6,6 мкм в ширину, с неровными изрезанными краями и притупленными концами. Ш. мк. 14,6–18,6 мкм, д. ак. 2,7–4,0 мкм. Экзина 1,3–1,6 мкм толщиной. Столбики слабо заметны.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи длинные и короткие, тонкие, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, между ними расположены многочисленные перфорации разных размеров. Скульптура бороздчатой мембраны мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Ровно, школа-интернат, во дворе. 20.VI.1979. В.В. Протопопова (KW).

V. agrestis L.

СМ. П. з. 3-бороздные, сфероидальные или эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора округлые либо широкоэллиптические. П. о. 31,5–32,3 мкм, э. д. 27,2–29,0 мкм. Борозды длинные, широкие, 3,5–4,0 мкм в ширину, с неровными, изрезанными краями и тупыми концами. Ш. мк. 13,2–15,3 мкм, д. ак. 9,5–12,3 мкм. Экзина 1,6–1,8 мкм толщиной. Столбики слабо заметны.

СЭМ. Скульптура струйчатая. Струи длинные и короткие, тонкие, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, меж-

ду ними густо расположены мелкие и более крупные перфорации. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая.

Исследованный образец: [Россия] 1. Московская область, Серпуховский р-н, близ с. Лужки. 21.VII.1966. Б. Смирнов, В. Вехов (MW).

Sect. *Cochlidiospermum* (Reichenb.) G. Don

***V. hederifolia* L.** (рис. 2, 1, 2)

СМ. П. з. 3-бороздные, сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, изредка округло 3-гранные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. 29,3—34,6 мкм, э. д. 25,3—34,6 мкм. Борозды короткие, 2,7—5,3 мкм в ширину, с неровными изрезанными краями, суженные к притупленным концам. Ш. мк. 15,9—21,3 мкм, д. ак. 5,3—11,9 мкм. Экзина 1,6—2,0 мкм толщиной. Столбики нитевидные.

СЭМ. Скульптура преимущественно шипиковатая или гранулярная. Шипики мелкие, расположены редко. Скульптура бороздной мембраны гладкая или шипиковатая, сходная со скульптурой мезокольпиумов.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Луганская обл., окр. р. Троицка. В зарослях кустарников. 20 апреля 2000. О.Н. Конопля (KW). 2. м. Київ, Ботанічний сад ім. акад. Гришка НАН України. Трав'янистий схил в північній частині саду. 4.05.1975. Б.В. Заверуха (KW). 3. Херсонська обл., Новотроїцький р-н, Азово-Сиваський з-к, о-в Чурюк. 6.05.1972. Н.П. Лоскот, № 015295 (KW).

Обсуждение результатов

Пыльцевые зерна изученных видов рода *Veronica* 3-бороздные, эллипсоидальные, сфероидальные, изредка сплюсненно-сфероидальные. Очертания пыльцевых зерен в полярном положении 3-лопастные (рис. 1, 10; рис. 3, 7), слабо 3-лопастные (рис. 3, 2, 3), редко 3-гранные (рис. 2, 1, 3), в экваториальном положении эллиптические (рис. 1, 3, 9), широкоэллиптические (рис. 1, 7; рис. 2, 10) и округлые (рис. 1, 1, 4, 10). Наибольшее разнообразие в очертаниях (слабо 3-лопастные, 3-гранные, округлые, широкоэллиптические) наблюдается у видов *V. arvensis*, *V. dillenii* и *V. verna*. Пыльца преимущественно средних размеров, реже мелких. Размеры полярной оси 19,9—42,5 мкм, экваториального диаметра 14,6—43,9 мкм. Исследованные виды различаются по размерам. Наиболее крупные пыльцевые зерна отмечены у *V. fruticans* и *V. gentianoides* (п. о. 31,9—42,5 мкм, э. д. 26,6—43,9 мкм), мелкие — у *V. arvensis*, *V. dillenii* и *V. verna* (п. о. 19,9—27,9 мкм, э. д. 14,6—26,6 мкм).

Борозды длинные или короткие, достаточно широкие, с неровными изрезанными краями, или же с нечеткими и размытыми (рис. 3, 3) либо с четкими и ровными краями (рис. 3, 6, 8). Окончания

борозд острые, тупые (рис. 3, 3) или закругленные (рис. 3, 7). Изредка борозды почти сходятся на полюсах, например, у *V. gentianoides* (рис. 3, 6, 7). Скульптура бороздных мембран при изучении в СМ представляется зернистой, реже гладкой (рис. 3, 1, 3, 4, 6, 7). При исследовании в СЭМ у большинства пыльцевых зерен мембрана борозд бугорчатая (рис. 2, 5, 10). Бугорки мелкие или более крупные, часто сливающиеся своими основаниями, расположены более или менее равномерно. У пыльцевых зерен *V. triphyllos* (рис. 1, 11) и *V. praecox* скульптура бороздных мембран гранулярная, сходная со скульптурой поверхности на мезокольпиумах, у *V. hederifolia* — шипиковатая, изредка гладкая.

Экзина 1,3—2,7 мкм толщиной. Покров тонкий, почти равен столбиковому слою. Столбики тонкие, нитевидные, четкие или нечеткие. Эндэкзина и подстилающий слой представляются в виде единого равномерно утолщенного слоя.

Для пыльцевых зерен изученных видов установлено пять типов скульптуры поверхности мезокольпиумов: струйчатый, струйчато-сетчатый, гранулярный, мелкосетчатый и шипиковатый. Наиболее распространен струйчатый тип скульптуры. Длина, толщина, степень выраженности, плотность расположения, ориентация струй на поверхности пыльцевых зерен значительно варьируют даже в пределах одного вида. Между струями расположены перфорации, их размер и количество также варьируют в широких пределах (от точечных до крупных, формирующих сетку; одиночные, редкие или многочисленные). Более детальный анализ струйчатой скульптуры поверхности спородермы позволил выделить некоторые различия внутри этого типа.

1. Струи длинные и короткие, толстые, выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, между ними расположены мелкие перфорации (*V. fruticans*, *V. serpyllifolia*) и более крупные, образующие почти сетчатую поверхность (*V. alpina*).

2. Струи короткие и длинные, тонкие, слабо выются и переплетаются, ориентированы в разных направлениях, между ними расположены многочисленные перфорации от точечных до мелких и более крупных (*V. filiformis*, *V. polita*, *V. persica*, *V. opaca*, *V. agrestis*, *V. arvensis*, *V. dillenii*, *V. verna*).

Струйчато-сетчатый тип скульптуры характерен для пыльцевых зерен *V. gentianoides*. Гранулярный тип скульптуры обнаружен у пыльцы *V. triphyllos* и *V. praecox*. Мелкосетчатая поверхность спородермы характерна для пыльцевых зерен *V. peregrina*. Шипиковатую скульптуру имеют пыльцевые зерна *V. hederifolia*.

Изученные нами виды принадлежат к 4 секциям и 10 подсекциям рода *Veronica* в системе А.Г. Еленевского (1977, 1978) и 7 секциям, 6 под-

секциям в модифицированной системе Л.А. Асеевой (2002).

Пыльцевые зерна секции *Peregrinae* (Асеева, 2002), в частности вида *V. peregrina*, отличаются от пыльцы остальных изученных видов своеобразной мелкосетчатой скульптурой, что подтверждает правомерность выделения этого вида в отдельную секцию.

Виды секции *Subracemosae* (Асеева, 2002) подсекции *Pellidosperma* характеризуются пыльцевыми зернами с гранулярной скульптурой, но при этом у пыльцы *V. triphyllos* обнаружены крупные гранулы и длинные борозды, а у *V. praecox* борозды значительно короче, а гранулы мельче. Характерные особенности пыльцевых зерен этой подсекции не противоречат молекулярно-филогенетическим данным, согласно которым предложено поднять ранг нескольких внутривидовых таксонов секционного уровня до уровня подродов (Albach et al., 2004a, b).

Секция *Cochlidiospermum*, в частности *V. hederifolia*, характеризуется шипиковатой скульптурой поверхности пыльцевых зерен, что также согласуется с системой Л.А. Асеевой (2002).

Пыльцевые зерна секций *Veronicastrum* (Асеева, 2002) и *Serpyllifoliae* (Асеева, 2002) имеют струйчатую скульптуру, которую образуют толстые, часто длинные струи с перфорациями между ними. У *V. fruticans* (подсекция *Fruticulosae*, секция *Veronicastrum*) и *V. serpyllifolia* (подсекция *Serpyllifoliae*) перфорации достаточно мелкие, в то время как у *V. alpina* — подсекция *Alpinae*, секция *Veronicastrum* — мелкие и более крупные, создающие почти сетчатую поверхность. Пыльцевые зерна *V. gentianoides* (подсекция *Gentianoides*, секция *Serpyllifoliae*) характеризуются струйчато-сетчатой скульптурой. Отличительной особенностью пыльцы этого вида являются крупные размеры и длинные борозды, почти сходящиеся на полюсах. Следует отметить, что секции *Veronicastrum* и *Serpyllifoliae* в понимании Л.А. Асеевой (2002) в системе А.Г. Еленевского (1977, 1978) отнесены к одной секции *Veronicastrum*. Особенности пыльцы свидетельствуют, скорее, о единстве данной секции и не дают оснований для ее разделения, однако комплекс признаков пыльцевых зерен *V. gentianoides* (подсекция *Gentianoides*) подтверждает выделение этого вида по крайней мере в отдельную подсекцию. По особенностям скульптуры спородермы исследованные виды этой группы образуют морфологический ряд от струйчатой поверхности к сетчато-струйчатой.

Пыльцевые зерна секций *Alsinebe* (Асеева, 2002) и *Pocilla* (Асеева, 2002) характеризуются тонкими, более короткими струями с многочисленными точечными, мелкими или более крупными перфорациями. Виды секции *Alsinebe* (*V. arvensis*, *V. dillenii*

и *V. verna*) имеют ряд сходных признаков (слабо 3-лопастные, 3-гранные очертания, чаще мелкие размеры, утолщение экзины на апокольпиумах), что подтверждает правомерность их выделения в отдельную секцию (Асеева, 2002). Изученные виды секции *Pocilla*, в частности *V. filiformis*, *V. polita* (подсекция *Filiformes*) и *V. persica*, *V. opaca*, *V. agrestis* (подсекция *Agrestes*) сходны по основным палиноморфологическим признакам.

Выводы

Таким образом, морфологические особенности пыльцевых зерен в целом соответствуют делению рода *Veronica* на секции и подсекции, принятые в системах А.Г. Еленевского (1977, 1978) и Л.А. Асеевой (2002). Важнейшим диагностическим признаком секций *Peregrinae*, *Cochlidiospermum*, *Pellidosperma*, *Gentianoides* является скульптура поверхности спородермы в мезокольпиумах: для секции *Peregrinae* — мелкосетчатая, секции *Cochlidiospermum* — шипиковатая, подсекции *Pellidosperma* (секция *Subracemosae*) — гранулярная, подсекции *Gentianoides* (секция *Veronicastrum*) — струйчато-сетчатая. Другие секции и подсекции рода характеризуются струйчатой скульптурой поверхности спородермы и различаются элементами ее строения, а именно — толщиной струй и характером их ветвления на поверхности. Дополнительными существенными признаками являются размер пыльцевых зерен и особенности строения борозд.

Полученные данные свидетельствуют о гетерогенности рода *Veronica* по скульптуре поверхности спородермы пыльцевых зерен. Гранулярная скульптура поверхности пыльцевых зерен подсекции *Pellidosperma* (секция *Subracemosae*), вероятно, может рассматриваться как признак секционного ранга. Наши исследования подтвердили высокую информативность палиноморфологических признаков для целей систематики и реконструкции филогении в роде *Veronica*. Дальнейшие палиноморфологические исследования должны быть направлены на исследование видов, ранее относимых к сегрегатным родам, близким к *Veronica* (например, *Hebe* Juss., *Derwentia* Raf., *Detzneria* Diels, *Parahebe* Oliv. и др.). В настоящее время эти группы все чаще включают в расширенный род *Veronica*, о чем свидетельствуют молекулярно-филогенетические данные. Детальные палиноморфологические исследования данной группы, особенно в сочетании с данными молекулярной филогении, могут быть использованы как в систематике рода, так и прояснить общие закономерности эволюции пыльцы в пределах крупного и таксономически сложного родового комплекса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алешина Л.А. Род *Veronica* L. — Вероника // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiales-Zygophyllales. Л., 1978. Т. 2. С. 130—132.

Асеева Л.А. Система рода *Veronica* L. (Scrophulariaceae) флоры России // Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 159—173.

Еленевский А.Г. Система рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 1. С. 149—160.

Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., 1978. 258 с.

Еленевский А.Г. Вероника — *Veronica* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 241—256.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л., 1972. 170 с.

Северова Е.Э. Палиноморфология семейства Scrophulariaceae // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. М., 1999. С. 263—264.

Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М., 2002. 51 с.

Цвелев Н.Н. Сем. Scrophulariaceae Juss. — Норичниковые // Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. С. 550—558.

Цымбалюк З.Н. Скульптура пыльцевых зерен рода *Veronica* L. // Мат-лы XV Рос. симпози. по растровой электронной микроскопии и аналитическим методам исследования твердых тел (Черноголовка, 4—7 июня 2007). М., 2007. С. 318—319.

Цымбалюк З.Н., Мосякин С.Л. Сравнительная палиноморфологическая характеристика *Plantago* и *Veronica* // Мат-лы конф. по морф. и сист. растений, посвящ. 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 16—19 мая 2007). М., 2007. С. 244—246.

Цымбалюк З.Н., Мосякин С.Л., Северова Е.Э. Палиноморфологические особенности секций *Aphylla*, *Scutellata*, *Veronica*, *Beccabunga*, рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 1. С. 73—81.

Albach D.C. Further arguments for the rejection of paraphyletic taxa: *Veronica* subgen. *Pseudolysimachium* (Plantaginaceae) // Taxon. 2008. Vol. 57. N 1. P. 1—6.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
НАН Украины
01601, Киев, ул. Терещенковская, 2

**PALYNOMORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF GENUS *VERONICA* L.
SECT. *VERONICASTRUM*, *SERPILLIFOLIAE*, *PEREGRINAE*, *SUBRACEMOSAE*,
ALSINEBE, *POCILLA*, *COCHLIDIOSPERMUM***

Z.N. Cymbaluk, S.L. Mosjakin, E.E. Severova

Summary

Pollen grains of 16 species of the genus *Veronica* L. from Eastern Europe were studied with LM and SEM. All species have 3-colpate prolate, spheroidal or oblate-spheroidal pollen grains with long or short colpi. Five types of sporoderm sculpture were revealed: striate, striate-reticulate, granulate, micro-reticulate and spinulose. Palynomorphological data were analyzed on the background of taxonomic system of the genus *Veronica* (Asceva, 2002; Elenevskyi, 1977, 1978). Sculpture of sporoderm is a diagnostic character for delimitation of some sections and subsections. Additional substantial characters are size of pollen grains and morphology of colpi.

Key words: pollen, morphology, sporoderm sculpture, systematics, *Veronica*, *Scrophulariaceae*.

Сведения об авторах

Цымбалюк Зоя Николаевна — Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, e-mail: palynology@ukr.net

Мосякин Сергей Леонидович — д. б. н., проф., дир. Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины.

Северова Елена Эрастовна — к. б. н., вед. н. с. каф. высших растений биол. ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова. Тел.: (495)939-27-62, e-mail: elena.severova@mail.ru