

УДК 581.33

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ РОДОВ *SCROPHULARIA*, *VERBASCUM* И *CELSIA* (SCROPHULARIACEAE)

З.Н. Цымбалюк, Е.Э. Северова

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов впервые изучены пыльцевые зерна родов *Scrophularia* (9 видов), *Verbascum* (17 видов) и *Celsia* (3 вида). Установлено, что пыльцевые зерна исследованных видов 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные или сплюсненно-сфероидальные, средних размеров, с сетчатой поверхностью спородермы. Роды *Scrophularia*, *Verbascum* и *Celsia* палиноморфологически очень близки. Показано, что морфологические особенности пыльцевых зерен могут быть использованы в систематике родов, в первую очередь, на уровне подсекций и рядов. Наибольшую таксономическую значимость имеют детали строения апертур, особенности скульптуры спородермы, форма и размер пыльцевых зерен, особенности мембраны апертуры. Полученные данные сопоставлены с системами родов. Палиноморфологические данные подтверждают целостность семейства Scrophulariaceae s. str. и не противоречат объединению родов *Verbascum* и *Celsia* в составе рода *Verbascum*.

Ключевые слова: пыльцевые зерна, скульптура экзины, систематика, *Scrophularia*, *Verbascum*, *Celsia*, Scrophulariaceae.

Род *Scrophularia* L. включает от 200 (Mabberley, 1997) до 310 (Иванина, 1981) видов, распространенных во внетропических регионах северного полушария, главным образом в странах Средиземноморья. Во «Флоре СССР» (1955) род представлен 74 видами, из которых 13 встречаются во флоре Восточной Европы. Род *Verbascum* L. насчитывает около 350–360 видов (Иванина, 1981; Mabberley, 1997), произрастающих в основном в Палеарктике, преимущественно в Средиземноморье. Несколько видов, преимущественно сорные или одичалые, встречаются в Северной и Южной Америке и в Австралии. Во «Флоре СССР» род представлен 46 видами, из которых 19 отмечены во флоре Восточной Европы. Согласно системе А.Л. Тахтаджяна (1987, 1997, 2009), роды *Scrophularia* и *Verbascum* (включая *Celsia*) относятся к семейству Scrophulariaceae Juss., подсемейству Scrophularioideae, трибам *Scrophularieae* и *Verbasceae*.

Род *Celsia* L. многие систематики (Иванина, 1981; Ferguson, 1972; Mabberley, 1997; Takhtajan, 2009) объединяют с родом *Verbascum*, от которого он отличается числом тычинок (5 тычинок у видов рода *Verbascum* и 4 тычинки у видов рода *Celsia*), однако этот признак не всегда четко прослеживается. Во «Флоре СССР» приведены четыре вида рода *Celsia*.

В последние годы в связи с широким распространением молекулярных методов и, как следствие, лавинообразным накоплением данных, систематика

многих групп организмов претерпевает период бурного развития. Система норичниковых – не исключение. В современных молекулярно-филогенетических системах роды, относимые традиционно к семейству Scrophulariaceae, распределены по нескольким семействам: Scrophulariaceae s. str., Orobanchaceae Vent., Veronicaceae Durande, Paulowniaceae Nakai и Calceolariaceae (D. Don) Olmstead (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al. 2006). Семейство Scrophulariaceae s. str. включает роды *Scrophularia* и *Verbascum*, род *Celsia* включен в род *Verbascum*.

Сведения о морфологии пыльцевых зерен рода *Scrophularia* крайне фрагментарны, в литературе имеются лишь краткие описания пыльцевых зерен (далее – п.з.) рода в целом (Агагабян, Погосова, 1988; Северова, 1999; Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983). С помощью светового микроскопа изучены п.з. *S. nodosa* (Алешина, 1978), исследована скульптура поверхности, стратификация экзины и ультраструктура ее слоев у п.з. *S. xanthoglossa* Boiss. var. *xanthoglossa* (Karim, El-Oqlan, 1989).

Род *Verbascum* также палиноморфологически слабо изучен, в литературе приведены краткие характеристики пыльцевых зерен (Агагабян, Погосова, 1988; Северова, 1999; Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983). Подробно изучена морфология п.з. *V. phoeniceum* и *V. spectabile* (Алешина, 1978), скульп-

птура поверхности спородермы п.з. *V. thapsus* (Minkin, Eshbaugh, 1989), стратификация экины и ультраструктура ее слоев у *V. agriomonifolium* и *V. heterophylla* (Karim, El-Oqlan, 1989). Наиболее детально палиноморфологически исследованы виды коровяка флоры Ирана (7 видов) (Kheiri, Khayami, Osaloo et al., 2006).

Цель настоящего исследования – изучение пыльцевых зерен видов родов *Scrophularia*, *Verbascum* и *Celsia* для уточнения их морфологических (в первую очередь диагностических) признаков и выяснения возможности их использования в целях систематики группы.

Материал и методика

Для палиноморфологических исследований были использованы гербарные материалы из коллекций гербариев Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (Киев, Украина; KW), МГУ имени М. В. Ломоносова (MW), палинологической коллекции кафедры высших растений биологического факультета МГУ.

Для исследования в световом микроскопе (СМ) материал обрабатывали по общепринятому ацетолитному методу (Erdtman, 1952). Микроскопирование и морфометрическую обработку проводили на постоянных препаратах в глицерин-желатине. Для изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ, JSM-6060LA) материал наклеивали на металлические столики и напыляли золотом в вакуумной установке. Исследование было проведено в лаборатории электронной микроскопии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины.

Изучены пыльцевые зерна 9 видов *Scrophularia*, 17 видов *Verbascum* и 3 видов *Celsia*, всего 44 образца. При составлении морфологических описаний была использована общепринятая терминология (Куприянова, Алешина, 1972; Токарев, 2002).

Род *Scrophularia*

***S. vernalis* L.** 1. Полтавська обл., Миргородський р-н, урочище Великий та Малий ліс, квартал 10, на схилі у листяному лісі. 30.V 1994. Т.Л. Андрієнко, О.І. Прядко. № 030126 (KW). 2. В байрачному лісі по балці Глуха Чистяківського р-ну, Сталінської обл. 13.VI 1941. Ф. Гринь. Визн. М. Котов (KW). 3. Флора Молдавии. Котовск, Кишиневского р-на. Смешанный лес в 8 км от села. 7.V 1948. А.П. Иванков (KW).

***S. scopolii* Hoppe ex Pers.** Закарпатская обл., Раховский округ. г. Близница. Северо-восточный склон скалы. Высота 1800 м над ур. моря. 1.VIII 1948. Е.М. Брадис, А.А. Запятава (KW).

***S. nodosa* L.** 1. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Стара Гута, 125 квартал Старо-Гутського лісництва. Дубово-сосновий ліс. 12.VI 1987. С.М. Панченко (KW). 2. Закарпатська обл., Тячівська окр., в долині р. Брустурянка в с. Лопухів. 16.VII 1948. Ф. Гринь. № 009712 (KW).

***S. umbrosa* Dumort.** (= *S. alata* Gilib.) УССР. Полтавська обл., Оржицький р-н. Осушенне болото в пойме р. Оржица у с. Тимки. 27.VII.1955. Брадис (KW).

***S. donetzica* Kotov** 1. Донецька обл., с. Старолиста-Василівка. Лівий берег р. Кальміус. Гранітні відслонення. Старобешівський р-н. 29.V 2002. Я.П. Дідух. № 003576 (KW). 2. Ворошиловградська обл., Ровенківський р-н, Провальський цілинний степ на кам'янистих схилах. 10.VI 1938. А.І. Барбарич, В.П. Денчик. № 023591 (KW).

***S. rupestris* Bieb. ex Willd.** 1. Крымская обл., Керченский р-н, с. Чигини, каменистые обнажения, обращенные к морю. 20–22.V 1978. Я.П. Дидух (KW). 2. Крымская обл., Феодосийский р-н, Карадаг, подножие горы Карадаг, каменистые осыпи. 12.V.1978. Я.П. Дидух (KW). 3. Крым, Судакский р-н, окрестности Карадагской биологической станции, вулканический хребет Карадаг. 28.V 1948. М. Котов, Е. Карнаух (KW).

***S. goldeana* Juz.** 1. Крым. Ай-Петри, зубцы. 10.VI 1963. В. Володченко (KW). 2. Крым. Ай-Петри. 30.VI.1964. Г. Кузнецова (KW). 3. Крымская обл., УРСР, Алуштинський р-н, гора Чатир-Даг, яйла. 16.VI 1955. А.І. Барбарич, Д.М. Доброчаєва (KW).

***S. cretacea* Fisch. ex Spreng.** 1. Харківська обл., около с. Двирічної. Крейдяні схили. 29.IX 1956. Висилин (KW). 2. Ворошиловградская обл., Меловской р-н, с. Стрельцовка, мел. 12.VI 1960. Дубовик (KW).

***S. bicolor* Smith** (= *S. canina* L.) 1. Крымская обл., Феодосийский г/с, с. Морское, осыпи над морем. 29.V 1974. С. Морозюк (KW). 2. Крымская обл., Судак, Новый свет, на скелях. 22.V 1968. М. Котов, Н. Глаголева, О. Осетрова, Ф. Попович (KW).

Род *Verbascum*

***V. phlomoides* L.** Херсонська обл., Каланчанський р-н, к-п ім. Сталіна. Пасовище на степу 2 км на північ від с. Домузгли 16. VI 1951. Білик (KW).

***V. densiflorum* Bertol.** Харьковская обл., Печенежский р-н, Печенежское лесничество, молодые сосновые насаждения, песок. 18.VII 1953. Е. Миндерова (KW).

***V. thapsus* L.** с. Піщане, Сумського р-ну, Сумської обл., Іволжанське лісництво. На заростаючій вирубці у Дубовому лісі. Багато. 9.VIII 1966. І.Н. Литвиненко (KW).

V. ovalifolium Donn ex Sims. Херсонська обл., заповідник Асканія Нова, Заповідний степ, квартал 41. по-акор. 12.VII 1972. Водопянова. № 058863 (KW).

V. spectabile M. Bieb. Крымская обл., Ялтинский р-н, Никитская яйла, в карстовых воронках. 16.VII 1956. М. Котов (KW).

V. blattaria L. Херсонська обл., Голопристанський р-н, с. Памятне, солончакуваті луки на зниженні. 12.VI 1951. Білик (KW).

V. sinuatum L. Крым, Севастопольский г/с, Инкерман. 2.VII 1964. Г. Кузнецова, О. Дубовик (KW).

V. lychnitis L. 1. Луганская обл., Антрацитовский р-н, окрестности с. Дьяково, на травянистом склоне. 14 июня 2001 г. О.Н. Конопля. № 062417 (KW). 2. Окрестности г. Харькова, на поле, очень часто. 6.VI.1914. М. Котов (KW). 3. Выше с. Балковцы по дороге в с. Кирилловку, по рву у дороги. 2.VII 1928. М. Котов (KW).

V. speciosum Schrad. Хмельницька обл., Каменец-Подольский р-н, окрестности с. Старая Улица. Долина р. Днестр вниз по течению в нижней части склонов среди разреженных кустарников. Местами образует значительные красивые группы. 20.VII 1978. Б.В. Заверуха. № 001796 (KW).

V. chaixii Vill. (= *V. orientale* Bieb.) Київ, Феофанія, науковоексперим. база Інституту ботаніки АН УРСР. Серед посіву *Symphytum asperum* Lerech. 22.VII 1964. Д.М. Доброскаса (KW).

V. banaticum Schrad. Измаильская обл., окрестности г. Вилково, пески у устья р. Дуная. 19.VI 1952. М. Котов, Г. Кузнецова (KW). *V. pinnatifidum* Vahl Крым, Арабатская Стрелка, приморская полоса Азовского моря. 5.VIII 1955. М. Котов (KW).

V. nigrum L. 1. Волинська обл., Шацький р-н, окол. с. Затиштя, біля каналу, 2 км на сх. від села. 20.06.2003. Н. Шиян, А. Шумілова. HSh 000470. № 068337 (KW). 2. Тернопільська обл., м. Кременець, старий кам'янистий кар'єр, на галявині. 10.VII 2002. О.Д. Панченко (KW).

V. lanatum Schrad. *Tirolia australis*. Val Vestino. In pascuis et dumetis alpinis; 1500–2000 mt. s. m. Porta (KW).

V. pyramidatum M. Bieb. Донецкая обл., Ясиноватский р-н, Ясиноватский лесхоззаг, на полянах в лесу. 9.VII 1987. М.М. Калачева (KW).

V. phoeniceum L. 1. Окрестности г. Луганска, балка вдоль кв. Южного и пос. Вольного, на травянистом склоне. 9 мая 2001 г. О.Н. Конопля (KW). 2. Луганская обл., Меловской р-н, заповедник Стрелецкая степь. В лесополосе. 1.VI 1958. О. Дубовик (KW).

V. orientale (L.) All. (= *Celsia orientalis* L.) 1. Dalma-tia. In saxosis aprieis prope S. Girdamo in dectivitate montis Marian. Picheler (KW). 2. Елисавет. г., Карячинский у. Близ с. Чай-[нерозбірливо], каменист. скл., полин. степь. 6.V 1911. Н. Введенский (KW).

Род *Celsia*

C. heterophylla Desf. Таджикистан. Над ущельем Сай Обноджук. 5.VI 1932. Б.А. Федченко (KW).

C. persica C.A. Mey. Елизаветская г., Карячинский у. От Хайлика 8 в. на вост., каменист. склоны груб. овра. 19.V 1911. Н. Введенский (KW).

C. suworowiana C. Koch Вединский р-н, с. Горован, на сильно заросших песках. 8.VI 1963. Е. Gabrielian (KW).

Результаты исследований и обсуждение

Результаты морфометрического исследования пылевых зерен приведены в таблице. Виды рода *Scrophularia* расположены по системе С.Г. Горшковой (1955), виды рода *Verbascum* – по системе Л.И. Иваниной (1981).

Род *Scrophularia*

Изученные виды рода *Scrophularia* имеют 3-бороздно-оровые пылевые зерна, у *S. nodosa*, *S. umbrosa*, *S. scopolii* и *S. vernalis* изредка встречаются 4 апертур. Форма непостоянная, в одном и том же образце она может быть эллипсоидальной, сфероидальной и сплюсненно-сфероидальной. Для рода характерны п.з. средних размеров, полярная ось составляет 19,9–31,9 (33,2) мкм, экваториальный диаметр – 18,6–27,9 (29,3) мкм. Самые крупные пылевые зерна отмечены у *S. rupestris*. Борозды длинные, шириной 2,4–5,3 мкм, с четкими (ровными или неровными) краями, сужающиеся к заостренным концам (у *S. bicolor* концы почти сливаются на полюсах). Мембрана апертур гладкая (*S. vernalis*, *S. scopolii*, *S. umbrosa*, *S. donetzica*, *S. goldeana*, *S. bicolor*), иногда мелкогранулярная в области ор (*S. nodosa*, *S. rupestris*, *S. cretacea*). Оры, как правило, нечеткие, прикрыты краями борозд, у *S. nodosa* – четкие, с неровными краями.

Экзина 0,7–2,4 мкм толщиной, покровно-столбиковая. В световом микроскопе в экзине можно различить покров и столбиковый слой с четкими или нечеткими столбиками. Эндэкзина сливается с подстилающим слоем.

Для пылевых зерен изученных видов характерна сетчатая скульптура спородермы. Ячей сетки разные по форме, в очертании округлые, округло-угловатые или удлинённые, диаметром 0,2–1,2 мкм. Наиболее крупные (0,3–1,2 мкм) ячей отмечены у п.з. *S. rupestris* (рис. 1, 1), наиболее мелкие (0,2–0,3 мкм) – у п.з. *S. bicolor* (рис. 1, 2). Дно ячеек гладкое, реже (*S. vernalis* (рис. 1, 3, 4), *S. cretacea* (рис. 1,

Морфометрические признаки видов родов *Scrophularia*, *Verbascum* и *Celsia*

Вид	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Диаметр апоколь-пиумов, мкм	Ширина мезоколь-пиумов, мкм	Ширина бо-розд, мкм	Длина ор, мкм	ширина ор, мкм	Экзина, мкм	Скульптура	
									диаметр ячейек, мкм	толщина стенок, мкм
Род <i>Scrophularia</i>										
Секция <i>Anastomosanthos</i> Stiefelhag., подсекция <i>Vernales</i> Stiefelhag.,ряд <i>Chrysanthae</i> Gorschk										
<i>S. vernalis</i>	23,9–27,9	(21,3) 22,6–25,3 (26,6)	2,7–4,0 (5,3)	14,6–17,3	2,4–4,0	4,0–5,3	2,7	1,1–2,4	0,2–0,9	0,3–0,6
Подсекция <i>Scorodonia</i> G. Don, ряд <i>Divaricatae</i> Gorschk.										
<i>S. scopolii</i>	22,6–27,9	21,3–26,6	5,3–6,6 (5,3)	14,6–18,6	2,4–2,7	4,0–5,3	2,7	1,3–2,4	0,2–0,7	0,3–0,4
Ряд <i>Nodosae</i> Gorschk.										
<i>S. nodosa</i>	19,9–25,3	19,9–26,6	2,7–6,6	14,6–17,3	2,7–5,3	5,3–7,9	5,3–6,6	1,3–2,4	0,2–0,6	0,3–0,4
Ряд <i>Alatae</i> Gorschk.										
<i>S. umbrosa</i>	19,9–25,3	19,9–25,3	2,7–4,0	13,3–17,3	4,0	2,7–5,3	2,7–6,6	0,7–2,0	0,2–0,9	0,2–0,3
Секция <i>Tomiorhyllum</i> Benth., подсекция <i>Lucidae</i> Stiefelhag., ряд <i>Rupestres</i> Gorschk.										
<i>S. donetzica</i>	25,3–27,9	21,3–26,6	2,7–5,3	15,9–18,6	2,7–5,3	2,7–4,0	2,7	1,3–2,0	0,2–0,6	0,2–0,4
<i>S. rupestris</i>	26,6–31,9 (33,2)	23,9–27,9 (29,3)	2,7–4,0 (5,3)	19,9–18,6 (19,9)	2,4–4,0	4,0–6,6	–	1,3–2,4	0,3–1,0	0,2–0,3
<i>S. goldeana</i>	22,6–29,3 (31,9)	21,3–25,3 (26,6)	2,7–4,0	14,6–17,3 (18,6)	2,7–4,0	2,7–4,0	4,0	1,3–2,0	0,2–0,9	0,2–0,4
Ряд <i>Cretaceae</i> Gorschk.										
<i>S. cretacea</i>	(19,9) 21,3–27,9	21,3–25,3 (26,6)	2,0–4,0	13,3–17,3	2,7–4,0	2,7–5,3	2,7–5,3	1,3–2,4	0,3–0,9	0,2–0,3
Ряд <i>Caninae</i> Gorschk.										
<i>S. bicolor</i>	(19,9) 21,3–26,6	18,6–23,9 (25,3)	1,3–2,7	13,3–17,3 (18,6)	2,4–2,7 (4,0)	2,7–5,3 (6,6)	2,4–2,7	1,3–2,0	0,2–0,3	0,2–0,9
Род <i>Verbascum</i> , секция <i>Verbascum</i>										
<i>V. phlomoides</i>	21,3–23,9	22,6–26,6	2,7	14,6–18,6	5,3–6,6	4,0–6,6	4,0–6,6	2,0–2,4	0,3–0,7	0,3–0,7

Продолжение табл.

<i>V. densiflorum</i>	(18,6) 21,3–25,3	21,3–25,3	2,0–2,7 (4,0)	15,9–17,3	2,7–4,0	4,0–6,6	4,0–5,3	2,4–2,7	0,3–0,7	0,3
<i>V. thapsus</i>	(19,9) 21,3–23,9	23,9–26,6	4,0–5,3	14,6–17,3	(2,7) 4,0–5,3	5,3–7,9	5,3–6,6	2,4–2,7	0,3–1,0	0,3–0,7
<i>V. ovalifolium</i>	19,9–23,9	22,6–25,3	1,3–2,7	14,6–17,3	4,0–6,6	5,3–6,6	5,3–6,6	2,0–2,7	0,3–0,8	0,3–0,5
<i>V. spectabile</i>	22,6–25,3	22,6–25,3 (26,6)	2,4–2,7	15,9–18,6	4,0–5,3	5,3–6,6	5,3	1,3–2,4	0,4–1,2	0,2–0,3
<i>V. blattaria</i>	19,9–23,9	19,9–23,9	2,0–2,7	10,6–15,9	4,0	4,0–6,6	4,0	1,3–2,0	0,2–0,8	0,1–0,2
<i>V. sinuatum</i>	21,3–23,9	19,9–23,9	2,7	11,9–14,6	3,3–5,3	5,3–6,6	5,3–6,6	1,3–2,4	0,2–0,6	0,1–0,5
Секция <i>Lychnitis</i> Griseb.										
<i>V. lychnitis</i>	17,3–22,6	18,6–23,9	2,7–4,0	13,3–17,3	2,4–2,7	2,7–4,0	2,7–4,0	1,3–2,0	0,1–0,3	0,3–0,4
<i>V. speciosum</i>	19,9–23,9	15,9–19,9	2,4–2,7	11,9–14,6	2,4–2,7	2,7–4,0	2,7–4,0	(1,3) 2,0–2,4	0,1–0,3	0,3–0,6
<i>V. chaixii</i>	17,3–22,6	18,6–23,9	2,7–5,3	13,3–15,9	2,4–4,0	2,7–6,6	2,7–6,6	1,6–2,0	0,1–0,6	0,3–0,6
<i>V. banaticum</i>	18,6–22,6	18,6–22,6	2,7–4,0	13,3–14,6	4,0	2,7–5,3	2,7–6,6	(1,3) 2,0–2,4	0,2–0,7	0,1–0,2
<i>V. pinnatifidum</i>	22,6–26,6 (27,9)	21,3–26,6	2,7	15,9–18,6	2,7–4,0	2,7–6,6	2,7–4,0	1,3–2,4	0,2–0,9	0,1–0,4
<i>V. nigrum</i>	19,9–23,9	18,6–22,6	2,7–4,0	14,6–15,9	2,4–4,0	2,7–4,0	2,7	1,6–2,0	0,1–0,7	0,3–0,4
<i>V. lanatum</i>	18,6–22,6	19,9–22,6	2,4–4,0	13,3–15,9	2,7–4,0	4,0–5,3	4,0–5,3	1,3–2,0	0,3–0,8	0,3–0,8
<i>V. pyramidatum</i>	(19,9) 21,3–23,9 (25,3)	18,6–21,3	2,7–4,0	13,3–14,6	2,7–4,0	4,0–5,3	4,0–5,3	1,3–2,0	0,1–1,0	0,1–0,3
<i>V. phoeniceum</i>	(19,9) 21,3–22,6 (25,3)	(17,3) 18,6–22,6	2,7–4,0	11,9–15,9	2,4–4,0	2,7–5,3	2,7–4,0	1,3–2,0	0,1–0,6	0,1–0,3
Секция <i>Boithrospermae</i> (Murb.) R. Kam.										
<i>V. orientale</i>	25,3–31,9	30,6–34,6	2,7–6,6	19,9–25,3	4,0–5,3	7,9–11,9	6,6–7,9	1,1–1,6	0,1–0,5	0,1–0,2
Род <i>Celsia</i>										
<i>C. heterophylla</i>	22,6–25,3	22,6–26,6	2,7–5,3	13,3–15,9	4,0–6,6	4,0–9,3	5,3–6,6	1,1–2,7	0,3–1,0	0,2–0,3
<i>C. persica</i>	21,3–26,6 (27,9)	22,6–26,6	2,7–4,0	15,9–18,6	4,0–5,3	6,6	6,6–7,9	1,6–2,0	0,3–0,7	0,2–0,5
<i>C. suworowiana</i>	21,3–26,6	22,6–27,9	2,7–4,0	14,6–18,6	4,0 (6,6)	5,3–7,9	5,3–7,9	2,0–2,7	0,3–0,5	0,3

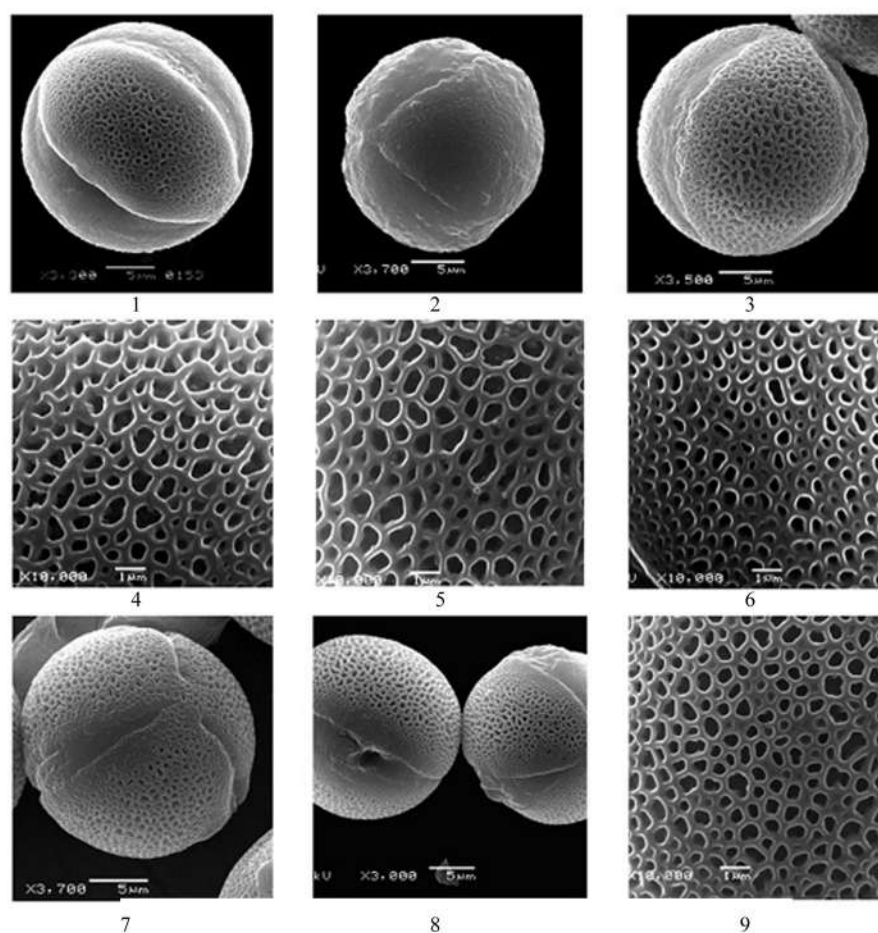


Рис. 1. Пыльцевые зерна рода *Scrophularia* (СЭМ): 1 – *S. rupestris*; 2 – *S. bicolor*; 3, 4 – *S. vernalis*; 5 – *S. cretacea*; 6 – *S. umbrosa*; 7 – *S. scopolii*; 8 – *S. nodosa*; 9 – *S. goldeana*. 1, 3, 8 – вид с экватора; 2, 7, 8 – вид с полюса; 4–6, 9 – скульптура поверхности

5)) гранулярное. Стенки ячеек преимущественно ровные, реже (*S. vernalis*, *S. donetzica*, *S. rupestris*) извилистые. Толщина стенок составляет 0,2–0,9 мкм, самые тонкие стенки отмечены у п.з. *S. umbrosa* (рис. 1, 6), *S. rupestris* и *S. cretacea* (0,2–0,3 мкм), самые толстые – у п.з. *S. bicolor* (0,2–0,9 мкм). Размеры ячеек сетки одинаковы по всей поверхности пыльцевого зерна (*S. vernalis*) или диаметр ячеек уменьшается в области апертур (*S. scopolii* (рис. 1, 7), *S. nodosa* (рис. 1, 8), *S. umbrosa*, *S. rupestris* и *S. cretacea*). У п.з. *S. donetzica*, *S. goldeana* (рис. 1, 9) и *S. bicolor* сетка неравномерная.

Пыльцевые зерна всех исследованных видов имеют сходную сетчатую скульптуру поверхности. Наиболее специфична поверхность спородермы п.з. *S. vernalis* (рис. 1, 4). Для этого вида характерны более высокие стенки ячеек сетки, переплетающиеся друг с другом.

Согласно системе рода, принятой С.Г. Горшковой (1955) во «Флоре СССР», изученные нами виды от-

носятся к двум секциям, трем подсекциям и семи рядам; в системе Л.И. Иваниной (1981) – к двум секциям. Полученные нами данные не противоречат выделению вида *S. vernalis* со специфической скульптурой поверхности в отдельную подсекцию *Vernales*, ряд *Chrysanthae* секции *Anastomosanthae* (= *Scrophularia*) (Горшкова, 1955). Три другие вида (*S. nodosa*, *S. scopolii*, *S. umbrosa*), согласно С.Г. Горшковой (1955), относятся к подсекции *Scorodonia*. Среди этих видов палиноморфологически выделяется *S. nodosa*, имеющий самые крупные и четкие оры и относимый к ряду *Nodosae*. Пыльцевые зерна *S. scopolii* и *S. umbrosa* сходны по основным признакам, некоторые отличия выявлены в толщине стенок ячеек сетки (соответственно 0,3–0,4 и 0,2–0,3 мкм). Отнесение этих видов к отдельным рядам (*Divaricatae* и *Alatae*) (Горшкова, 1955) не подтверждается палиноморфологическими данными. Следует заметить, что Л.И. Иванина (1981) все вышеназванные виды объединяет в одну секцию.

Изученные нами виды секции *Tomiohyllum* относятся к подсекции *Lucidae* (Горшкова, 1955). В этой подсекции палиноморфологически наиболее специфичен вид *S. bicolor*: его п.з. более мелкие, имеют длинные борозды, почти сходящиеся на полюса, и самые толстые стенки ячеек сетки. Такой комплекс признаков поддерживает отнесение *S. bicolor* к ряду *Caninae*. Виды *S. rupestris*, *S. donetzica* и *S. goldeana* в системе С.Г. Горшковой относятся к ряду *Rupestres*. Пыльцевые зерна этих видов имеют некоторые отличия, в частности, для *S. rupestris* характерны самые крупные ячейки сетки, а для *S. donetzica* – извилистые стенки ячеек. Пыльцевые зерна вида *S. cretacea*, относимого к ряду *Cretaceae* (Горшкова, 1955), отличаются гранулярным дном ячеек сетки и отчетливыми орами. Выявленные особенности можно использовать как дополнительные таксономические признаки при ревизии системы рода *Scrophularia*, однако различить исследованные виды только на основании палиноморфологических признаков невозможно.

Род *Verbascum*

Пыльцевые зерна всех изученных видов рода *Verbascum* 3-бороздно-оровые, эллипсоидальной, сфероидальной или сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора – эллиптические, широкоэллиптические или округлые. Для рода характерны пыльцевые зерна средних размеров, полярная ось составляет 17,3–31,9 мкм, экваториальный диаметр – 15,9–34,6 мкм. У п.з. всех изученных видов борозды длинные, 2,4–6,6 мкм шириной, с четкими, ровными или неровными краями, сужающиеся к заостренным концам. Мембраны апертур гладкие или гранулярные (*V. spectabile*, *V. sinuatum*, *V. banaticum* и *V. nigrum*), изредка бугорчатые в области ор (*V. blattaria* и *V. chaixii*). Оры четкие, округлые (*V. phlomoides*, *V. thapsus*, *V. ovalifolium*, *V. spectabile*, *V. blattaria*, *V. sinuatum*, *V. chaixii* и *V. lanatum*), закрытые краями борозды (*V. densiflorum*), редко прямоугольные или нечеткие, открытые (*V. lychnitis*, *V. banaticum*, *V. pinnatifidum*, *V. nigrum* и *V. pyramidatum*) или закрытые краями борозд (*V. speciosum* и *V. phoeniceum*).

Экзина 1,3–2,7 мкм толщиной, покровно-столбиковая. Наиболее толстая экзина характерна для п.з. *V. densiflorum*, *V. thapsus* и *V. ovalifolium*. В СМ в экзине различимы покров, столбиковый слой с четкими или нечеткими столбиками. Эндэкзина сливается с подстилающим слоем.

Для пыльцевых зерен рода *Verbascum* характерна сетчатая скульптура спородермы. Ячейки сетки в очертании округлые, округло-угловатые или удли-

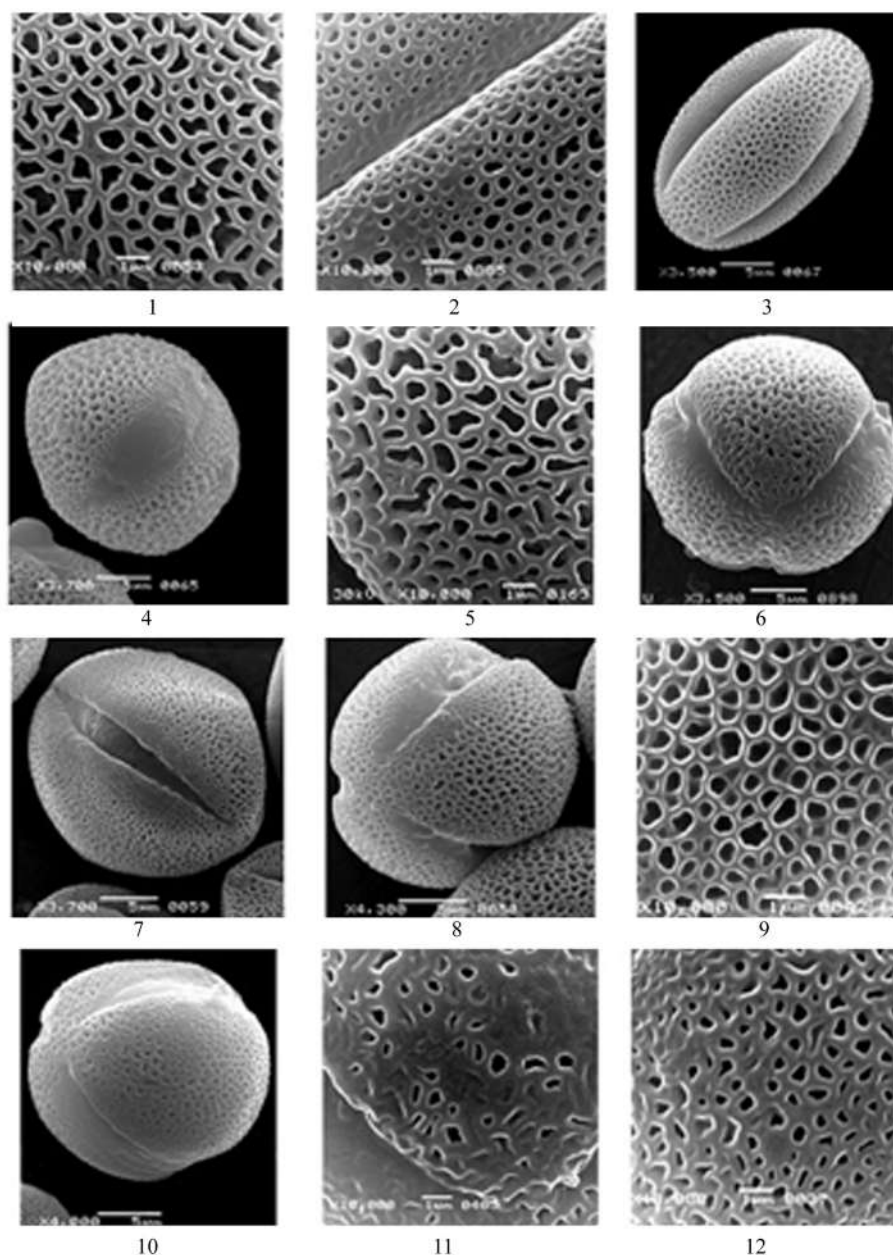
ненные, 0,1–1,2 мкм диаметром. У п.з. *V. spectabile* (рис. 2, 1) самые крупные ячейки (0,4–1,2 мкм), у п.з. *V. lychnitis* (рис. 2, 2) и *V. speciosum* – самые мелкие (0,1–0,3 мкм). Размеры ячеек сетки значительно варьируют в пределах одного вида, максимальные различия отмечены у *V. pyramidatum* – 0,1–1,0 мкм (рис. 2, 3). Дно ячеек сетки как правило гладкое, редко (*V. spectabile*) гранулярное. Стенки ячеек извилистые (*V. thapsus* (рис. 2, 4), *V. densiflorum* (рис. 2, 5), *V. ovalifolium* (рис. 2, 6), *V. sinuatum* (рис. 2, 7), *V. spectabile*) или ровные (*V. blattaria* (рис. 2, 8), *V. banaticum* (рис. 2, 9), *V. pinnatifidum*, *V. nigrum* (рис. 2, 10), *V. pyramidatum*). Толщина стенок составляет 0,1–0,7 мкм; наиболее тонкие стенки характерны для п. з. *V. blattaria* и *V. banaticum* (0,1–0,2 мкм), наиболее толстые – для *V. phlomoides* (рис. 2, 11), *V. thapsus*, *V. chaixii* (рис. 2, 12) и *V. speciosum* (0,3–0,7 мкм). Мембрана апертур, как правило, гладкая, редко скульптурированная (*V. orientale* (= *Celsia orientalis*)).

Полученные нами данные показали, что п.з. всех видов рода *Verbascum* палиноморфологически сходны, однако детали строения апертур и особенности скульптуры спородермы могут быть использованы в систематике рода.

Согласно системе, принятой Л.И. Иваниной (1981), изученные нами виды рода *Verbascum* представляют три секции: *Verbascum*, *Lychnitis* и *Bothrospermae*. Пыльцевые зерна видов секции *Verbascum* в целом характеризуются крупными ячейками сетки, четкими орами и относительно широкими бороздами. Внутри секции *Verbascum* *V. spectabile* отличается наиболее крупными ячейками сетки, *V. densiflorum* – орами, прикрытыми краями борозд, и отчетливыми светлыми тяжами на апертурах, хорошо заметными в световой микроскоп.

Пыльцевые зерна секции *Lychnitis* характеризуются нечеткими орами (за исключением *V. chaixii* и *V. lanatum*), более мелкими ячейками сетки и более узкими бороздами. Внутри секции для п.з. *V. chaixii* типична гранулярная мембрана апертур, хорошо заметная в СМ, *V. pinnatifidum* отличаются самые крупные размеры, а *V. banaticum* – самые тонкие стенки ячеек сетки.

Согласно системе рода, предложенной Б.А. Федченко (1955), виды *V. densiflorum*, *V. thapsus* и *V. phlomoides* относятся к подсекции *Heterandra* Franch. ex Murb., что не противоречит палинологическим данным. Виды *V. ovalifolium*, *V. spectabile*, *V. blattaria* (секция *Verbascum* в понимании Иваниной), а также *V. phoeniceum* и *V. pyramidatum* (секция *Lychnitis*) – в системе Б.А. Федченко (1955) составляют секцию



РРис. 2. Пыльцевые зерна рода *Verbascum* (СЭМ): 1 – *V. spectabile*; 2 – *V. lychnitis*; 3 – *V. pyramidatum*; 4 – *V. thapsus*; 5 – *V. densiflorum*; 6 – *V. ovalifolium*; 7 – *V. sinuatum*; 8 – *V. blattaria*; 9 – *V. banaticum*; 10 – *V. nigrum*; 11 – *V. phlomoides*; 12 – *V. chaixii*. 3, 4, 7 – вид с экватора; 6, 8, 10 – вид с полюса; 1, 2, 5, 9, 11, 12 – скульптура поверхности

Singuliflora Murb., что не поддерживается данными палиноморфологии.

Род *Celsia*

Пыльцевые зерна изученных видов рода *Celsia* 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные и сплюсненно-сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, изредка 3-угольные, с экватора – эллиптические, широкоэллиптические или округлые. Для рода характерны пыльцевые зерна средних размеров, полярная ось составляет 21,3–26,6 (27,9) мкм,

экваториальный диаметр 22,6–27,9 мкм. Борозды длинные, 4,0–6,6 мкм шириной, с четкими, ровными или неровными краями, сужающиеся к заостренным концам. Мембраны апертур гладкие или гранулярные. Оры четкие (*C. suworowiana*), округлые, изредка нечеткие (*C. heterophylla*), закрытые краями борозд (*C. persica*).

Экзина 1,1–2,7 мкм толщиной, покровно-столбиковая. В СМ в экзине различимы покров, равный по толщине столбиковому слою, и отчетливые столбики. Эндэкзина сливается с подстилаю-

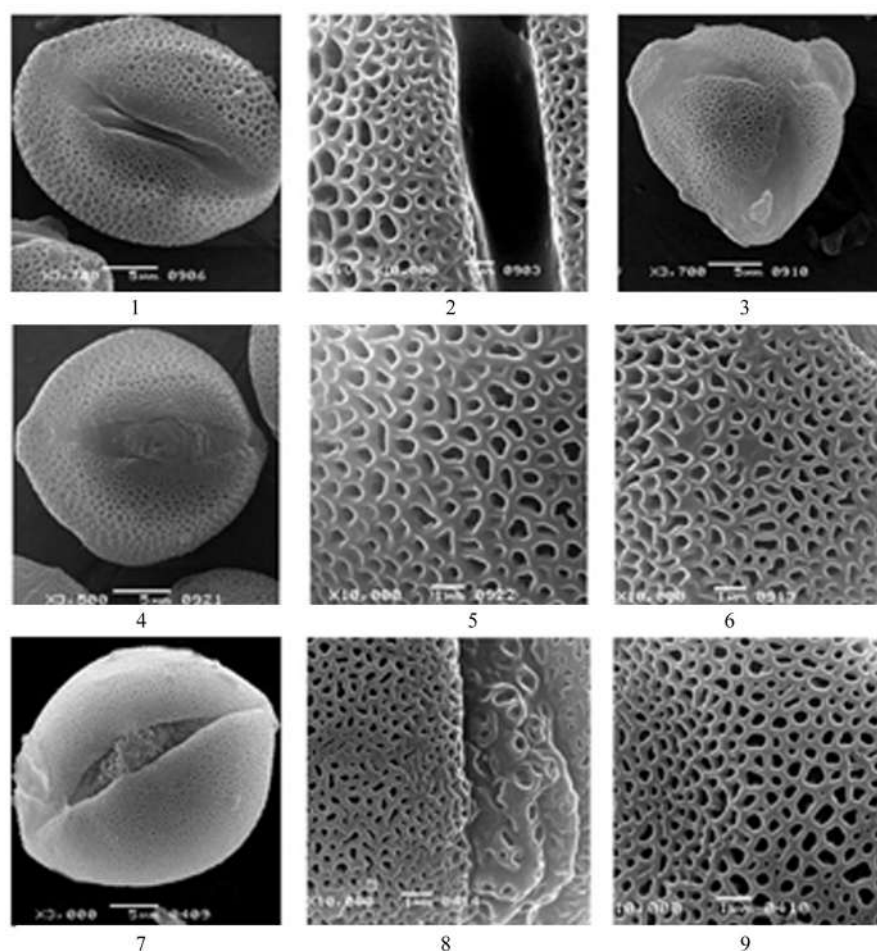


Рис. 3. Пыльцевые зерна рода *Celsia* (СЭМ): 1, 2 – *C. heterophylla*; 3, 6 – *C. persica*; 4, 5 – *C. suworowiana*; 7–9 – *C. orientalis* (= *V. orientale*). 1, 4, 7 – вид с экватора; 3 – вид с полюса; 2, 5, 6, 8, 9 – скульптура поверхности

щим слоем. Скульптура поверхности спородермы пыльцевых зерен рода *Celsia* сетчатая. Ячей сетки в очертании округлые, округло-угловатые или удлиненные, 0,3–1,0 мкм диаметром. Толщина стенок составляет 0,2–0,5 мкм. Размеры ячеек сетки уменьшаются в области апертур (*C. suworowiana* (рис. 3, 4, 5) и *C. heterophylla*) или сетка равномерная. Для *C. heterophylla* и *C. orientalis* отмечено формирование своеобразной переплетенно-сетчатой скульптуры спородермы. Мембрана апертур *C. suworowiana*, *C. heterophylla* и *C. persica* гладкая.

Для *C. orientalis* (= *V. orientale*) (рис. 3, 7–9) характерна ямчатая скульптура мембраны апертур, не отмеченная ни у каких других видов семейства. Эта особенность хорошо согласуется с выделением этого вида в отдельную секцию *Bothrospermae* рода *Verbascum* в системе Л.И. Ивановой (1981). В целом, пыльцевые зерна родов *Verbascum* и *Celsia* сходны по основным признакам, палиноморфологические

характеристики не противоречат объединению этих родов.

Таким образом, впервые проведено палиноморфологическое исследование видов родов *Scrophularia* (9 видов), *Verbascum* (17 видов) и *Celsia* (3 вида). Установлено, что они относятся к единому палиноморфологическому типу. Для всех видов характерны 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные или сплюсненно-сфероидальные пыльцевые зерна средних размеров с сетчатой скульптурой поверхности спородермы. Видовые различия связаны с деталями строения апертур, размерами пыльцевых зерен и особенностями скульптуры. Особенности морфологии пыльцевых зерен могут быть использованы в систематике группы на уровне подсекций и рядов. Палиноморфологические данные подтверждают целостность семейства *Scrophulariaceae* s. str. и не противоречат объединению родов *Verbascum* и *Celsia* в составе рода *Verbascum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агабабян В.Ш., Погосова А.В. Материалы к палиноморфологическому изучению некоторых родов семейства Scrophulariaceae // Биол. журн. Армении. 1988. Т. 41, № 10. С. 828–830.
- Алешина Л.А. Род *Scrophularia* L. – Норичник // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiales – Zygophyllales. Л., 1978. Т. 2. С. 129.
- Алешина Л.А. Род *Verbascum* L. – Коровяк // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiales – Zygophyllales. Л., 1978. Т. 2. С. 129–130.
- Горшкова С.Г. Норичник – *Scrophularia* L. // Флора СССР. М. Л., 1955. Т. 22. С. 229–308.
- Иванина Л.И. Норичник – *Scrophularia* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. С. 220–226.
- Иванина Л.И. Род Коровяк – *Verbascum* L. // Флора европ. части СССР. Л., 1981. С. 210–220.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. 170 с.
- 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., 1999. С. 149–151.
- Северова Е.Э. Палиноморфология семейства Scrophulariaceae // Акт. пробл. палинол. на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. М., 1999. С. 263–264.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М., 2002. 51 с.
- Федченко Б.А. Род Коровяк – *Verbascum* L. // Флора СССР. М.;Л., 1955. Т. 22. С. 122–170.
- Albach D.C., Meudt H.M., Oxelman B. Piecing together the «new» Plantaginaceae // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92, N 2. P. 297–315.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.
- Fægri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. Oxford, 1964. 237 p.
- Ferguson I.K. *Verbascum* L. (incl. *Celsia* L.) // Flora Europaea. 1972. Vol. 3. P. 205–216.
- Karim F.M., El-Oqlan A.A. Palynological studies in the family Scrophulariaceae from Jordan and Iraq // Pollen et Spores. 1989. Vol. 31. P. 203–214.
- Kheiri J., Khayami M., Osaloo S.K. et al. Pollen morphology of some species of *Verbascum* (Scrophulariaceae) in Urmia // Pakistan J. of Biol. Sci. 2006. Vol. 9, N 3. P. 434–436.
- Mabberley D.J. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. Cambridge University Press: Cambridge, 1997. 858 p.
- Minkin J.P., Eshbaugh W.H. Pollen morphology of the Orobanchaceae and rhinanthoid Scrophulariaceae // Grana. 1989. Vol. 28. P. 1–18.
- Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. L.;Toronto, 1983. 133 p.
- 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. Vol. 82. P. 176–193.
- Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al. Disintegration of the Scrophulariaceae // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88, N 2. P. 348–361.
- Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B. Further disintegration of the Scrophulariaceae // Taxon. 2005. Vol. 54. P. 411–425.
- Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. N.Y., 1997. 663 p.
- Takhtajan A. Flowering Plants. Springer Verlag, 2009. 871 p.
- 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. Vol. 19. P. 289–307.

Поступила в редакцию 05.01.11

POLLIN MORPHOLOGY OF SCROPHULARIA, VERBASCUM AND CELSIA SPECIES (SCROPHULARIACEAE)

Z.M. Tsybalyuk, E.E. Severova

Pollen morphology of genera *Scrophularia* (9 species), *Verbascum* (17 species) and *Celsia* (3 species) was examined by light and scanning electron microscopy. Pollen grains are 3-colporate, prolate, spheroidal or oblate-spheroidal, medium-size, with reticulate sporoderm sculpture. Palynomorphological data was analyzed on the background of the system of Scrophulariaceae s. str. Peculiarities of surface sculpture and apertures, pollen size and shape can be used as diagnostic on the level of subsections and series. Pollen morphology supports the integrality of Scrophulariaceae s. str. and does not contradict the union of *Verbascum* and *Celsia* into one genus *Verbascum*.

Key words: pollen, morphology, sporoderm sculpture, systematics, *Scrophularia*, *Verbascum*, *Celsia*, Scrophulariaceae.

Сведения об авторах: Цымбалюк Зоя Николаевна – сотр. Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, канд. биол. наук (palynology@ukr.net); Северова Елена Эрстовна – вед. науч. сотр. кафедры высших растений биофака МГУ, канд. биол. наук (elena.severova@mail.ru).