

УДК 581.33:581.4:582.916.21

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕКЦИЙ *APHYLLAE*, *SCUTELLATAE*, *VERONICA*, *BECCABUNGA*, *CHAMAEDRYS* РОДА *VERONICA* L.

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

Изучены пыльцевые зерна 14 видов рода *Veronica*, произрастающих на территории Восточной Европы. На основании исследования скульптуры спородермы с помощью сканирующего электронного микроскопа выделены и описаны два ее типа — бугорчатый и струйчатый. Струйчатый тип подразделяется на два подтипа. Полученные палиноморфологические данные сопоставлены с системой рода *Veronica*. Установлено, что особенности скульптуры поверхности пыльцевых зерен служат важнейшими таксономическими признаками для разграничения некоторых секций. Дополнительными существенными признаками являются размеры пыльцы и особенности строения борозд.

Ключевые слова: пыльца, скульптура экзины, систематика, *Veronica*, *Scrophulariaceae*, *Plantaginaceae*.

Род *Veronica* L. насчитывает около 200 видов, распространенных по всему земному шару, но главным образом в Средиземноморье (Еленевский, 1978, 1981). Разумеется, оценка количества видов в роде зависит от концепции вида, а также от широкого или узкого понимания объема рода. Наиболее полная на настоящий момент таксономическая обработка рода в пределах бывшего СССР принадлежит А.Г. Еленевскому (1978), предложившему свою систему, в которой он признал 9 секций, 64 подсекции, 184 вида и 42 подвида. Недавно Л.А. Асеевой (2002) разработана новая модификация системы рода *Veronica*, которая включает 16 секций, 29 подсекций, 79 видов, подвида и 25 разновидностей флоры России.

Традиционно род *Veronica* относят к сем. *Scrophulariaceae* Juss. (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997; Цвелев, 2000). В настоящее время в построении новых классификаций все чаще используются данные, полученные на основании молекулярно-филогенетических методов. Некоторые авторы рассматривают этот род в пределах сем. *Plantaginaceae* s.l. (nom. conserv.) (Albach et al., 2005; AGP II, 2003); в некоторых работах эта же группа приводится под названием *Veronicaceae* Durande (Olmstead et al., 2001; Tank et al., 2006). Благодаря интенсивным молекулярно-филогенетическим исследованиям стало очевидным, что сем. *Scrophulariaceae* в его традиционном понимании и объеме не может быть сохранено (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001, 2005; см. также обзор: Tank et al., 2006). Ранее относимые к этому семейству роды сейчас распределены по нескольким самостоятельным семействам, включая *Scrophulariaceae* s. str., *Orobanchaceae* Vent., *Paulowniaceae* Nakai, *Calceolariaceae* (D. Don) Olmstead и др. Род *Veronica* находится в той же крупной филогенетической кладе, что и *Plantago* L.

Современные взгляды на филогению рода *Veronica* по результатам молекулярно-филогенетических исследований изложены в многочисленных публикациях (Albach, Chase, 2001, 2004; Albach et al., 2004a, 2004b, 2004c, 2005; Garnock-Jones et al., 2007; и др.), однако достаточно полной филогенетической картины в целом пока нет. По крайней мере убедительно показано, что при признании самостоятельности некоторых близких к *Veronica* родов сам род *Veronica* оказывается парафилетическим (Albach, Chase, 2001; Albach et al., 2004c). По этой причине в недавних молекулярно-филогенетических работах прослеживается тенденция чрезвычайно широкого понимания рода *Veronica*, включая в разное время признававшиеся самостоятельными роды *Pseudolysimachion* Opiz, североамериканские *Synthyris* Benth. и *Besseyia* Rydb., австралийские и новозеландские *Hebe* Juss., *Derwentia* Raf., *Detzneria* Diels, *Parahebe* Oliv. и др. (Albach et al., 2004c; Garnock-Jones et al., 2007).

Молекулярно-филогенетические исследования дают основание для пересмотра принятых ранее таксономических построений и поиска новых данных для сопоставления по комплексу признаков представителей разных внутривидовых таксонов. В связи с этим значительно повышается актуальность изучения морфологических признаков пыльцы их представителей. Таким образом, вне зависимости от результатов молекулярно-филогенетических построений актуальной проблемой остается поиск морфологических (в том числе палиноморфологических) синапоморфий для выявленных клад.

Краткие сведения о пыльцевых зернах отдельных видов рода *Veronica* встречаются в некоторых работах (Заклинская, 1950; Белкина, 1973; Мооре, Webb, 1983). Л.А. Алешина (1978) исследовала морфологию пыльцы 5 видов этого рода европейской части бывшего СССР в световом микроско-

ле. D. Hong изучил морфологические особенности пыльцы 22 видов вероник с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Исследованы пыльцевые зерна 13 видов рода *Veronica* флоры Испании (Fernández et al., 1997). Недавно были изучены пыльцевые зерна 17 видов данного рода флоры Ирана (Saeidi-Mehrvarz, Zarrei, 2006) и 4 видов флоры Турции (Kaplan et al., 2007). Исследована ультраструктура эскины пыльцевых зерен некоторых вероник (Karim, El-Oqlan, 1989). Целью настоящего исследования являлось изучение пыльцы представителей рода *Veronica* для уточнения их морфологических (в первую очередь диагностических) признаков, а также для выяснения возможности использования их при интерпретации эволюционной истории рода и филогенетических связей внутри него.

Для палиноморфологических исследований были использованы гербарные материалы. Образцы пыльцы отобраны в гербариях Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (Киев, Украина; KW), МГУ им. М.В. Ломоносова (MW), палинологической коллекции кафедры высших растений биологического факультета МГУ.

Для исследования в световом микроскопе (СМ) материал обрабатывали по общепринятому ацетолитическому методу (Erdtman, 1952). Для изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ, JSM-6060LA — Институт ботаники НАН Украины) материал наносили на специальные столики, фиксировали в 96%-м этаноле и напыляли золотом в вакуумной установке. Исследование проведено в лаборатории электронной микроскопии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины.

Изучены пыльцевые зерна 14 видов рода *Veronica*, произрастающих на территории европейской части бывшего СССР. При описании пыльцы использована терминология Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1972), а также П.И. Токарева (2002). Поскольку данные молекулярно-филогенетических исследований сейчас интенсивно накапливаются и обрабатываются и еще недостаточны для полного анализа, в качестве систематической основы была принята система Л.А. Асеевой (2002), однако при обсуждении полученных данных мы также учитывали и иные варианты системы (Еленевский, 1978; Цвелев, 2000). В статье приняты следующие сокращения: пыльцевые зерна (п. з.), полярная ось (п. о.), экваториальный диаметр (э. д.), диаметр апокольпума (д. ак.), ширина мезокольпума (ш. мк.).

Результаты исследований

Приводим описания пыльцевых зерен исследованных видов рода *Veronica*.

Sect. *Aphyllae* (Rompp) Assejeva *Veronica aphylla* L. (рис. 1, 1–3)

СМ. П. з. 3-бороздные, сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 26,6–30,6 (39,9) мкм, э. д. 25,3–30,6 мкм. Борозды длинные, шириной 5,3–6,6 (9,3) мкм, с неровными краями и более-менее острыми концами. Д. ак. 4,0–5,3 мкм; ш. мк. 14,6–18,6 мкм. Эскина толщиной 1,9–2,7 мкм. Столбики четкие, нитевидные, редко расположены.

СЭМ. Скульптура бугорчатая, бугорки разные по форме и размерам, с нечеткими краями, сливаются основаниями, между ними наблюдаются мел-

кие и редкие перфорации. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, сходная с таковой мезокольпумов.

Исследованный образец: [Украина] Закарпатська обл., Рахівська окр., Ясинянский р-н, на схилах горы Близниці (h = 1600 м). 28.VI.1950. Н. Ко-сець (KW).

Sect. *Scutellatae* G. Don

Subsect. *Urticifoliae* (Boriss.) A. Jelen.

V. urticifolia Jacq. (рис. 1, 4, 5)

СМ. П. з. 3-бороздные, сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 22,6–26,6 мкм, э. д. 22,6–26,6 мкм. Борозды длинные, шириной 2,7–5,3 (6,6) мкм, с неровными, изрезанными краями и острыми концами. Д. ак. 4,0–6,6 мкм; ш. мк. 13,3–17,3 мкм. Эскина толщиной 1,3–2,0 мкм. Столбики слабозаметные, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, выходящие и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, между ними наблюдаются частые перфорации от точечных до мелких и более крупных. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая, бугорки нечетко выраженные.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Ивано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, Ворохта, біостанція. Пожижевська [полонина]. 8.VII 1981. С.М. Зиман, А.В. Чернявський, А.Д. Ермоленко, А.В. Шумілова (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. М'якушко (KW).

Subsect. *Scutellatae* (G. Don) Benth.

V. scutellata L. (рис. 1, 7, 8)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические. П. о. 25,3–30,6 мкм, э. д. (20,9) 22,6–26,6 мкм. Борозды длинные, шириной 4,0–6,6 мкм, с неровными, изрезанными краями и острыми концами. Д. ак. 4,0–6,6 мкм; ш. мк. 14,6–19,9 мкм. Эскина толщиной 1,3–2,3 мкм. Столбики слабозаметные, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, выходящие и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, между ними наблюдаются частые перфорации от точечных до мелких и более крупных. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки равномерно расположены.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Полтавська обл., Котелевський р-н, окол. смт. [пгт] Котельва, заболочене озеро Моргунка, в сосновому лісі. 8.07 2003. Г.А. Чорна, С.В. Гапон, № 022662 (KW). 2. Волинська обл., УРСР, м. Ратне, заплава р. Прип'яті, на мокрих місцях. 17.VII 1949. А.ф. Барбарич, О.Г. Барбарич (KW). [Россия] 3. Мордовия, 3 км

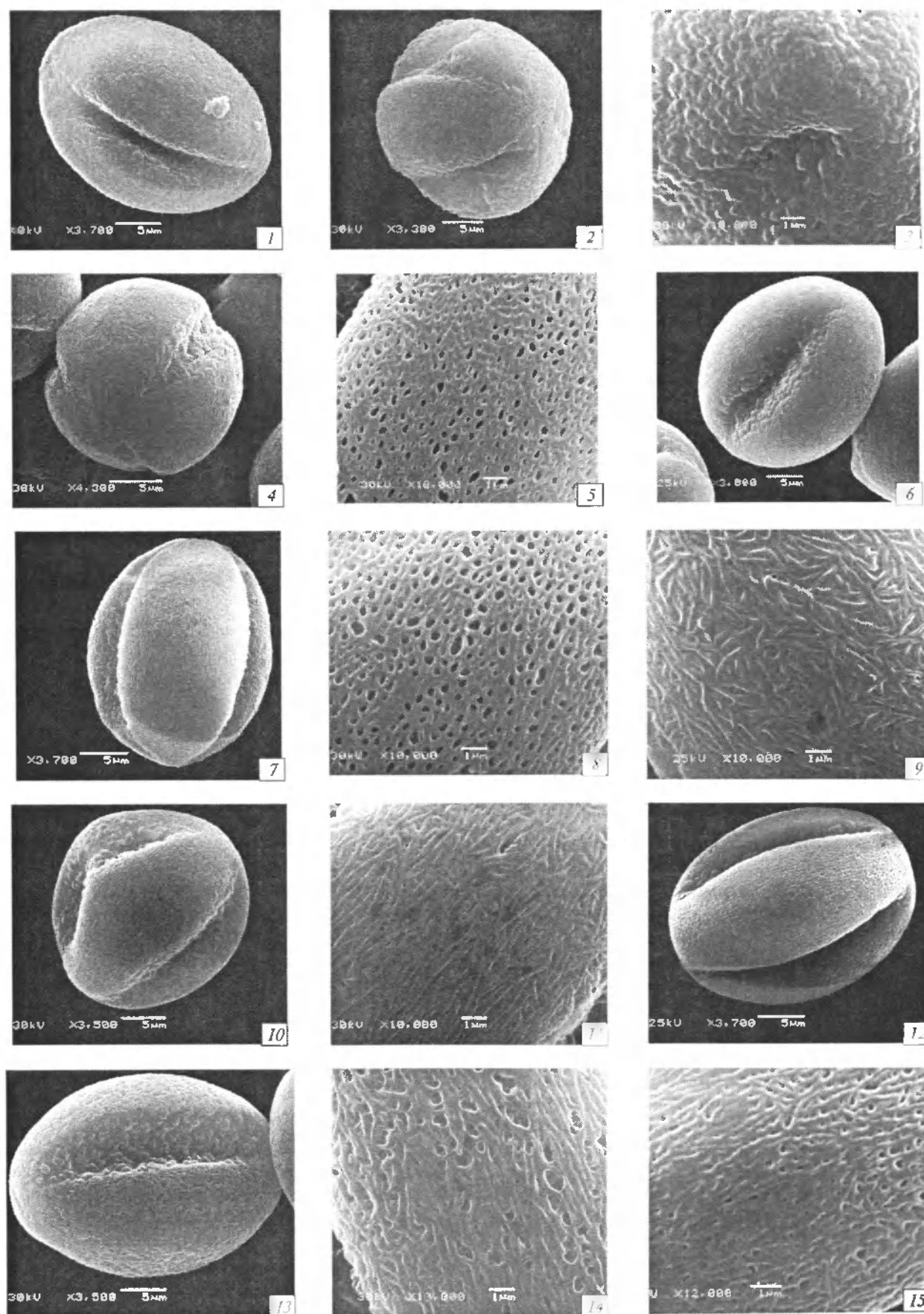


Рис. 1. Пыльцевые зерна рода *Veronica* (СЭМ):

1–3 – *V. alpylla*; 4, 5 – *V. urticifolia*; 6, 9 – *V. officinalis*; 7, 8 – *V. scutellaria*; 10, 11 – *V. anagalloides*; 12, 15 – *V. beccabunga*; 13, 14 – *V. anagallis-aquatica*

на юго-восток от Саранска, широколиственный лес. 02.07 1991. Е. Дараган (*палинологическая коллекция МГУ*).

Sect. *Veronica*

***V. officinalis* L. (рис. 1, 6, 9)**

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические. П. о. 27,9—31,9 (43,7) мкм, э. д. (22,4) 25,2—35,4 (36,4) мкм. Борозды длинные, шириной (3,0) 5,3—6,6 мкм, с неровными, но четкими краями и острыми концами. Д. ак. 6,6—10,6 мкм; ш. мк. 14,6—21,3 мкм. Толщина экзины 2,7—3,4 мкм в мезокольпимах, 2,7—3,4 мкм на апокольпимах. Столбики очень четкие, нитевидные, густо расположены.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, выходящие и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, между ними наблюдаются частые перфорации от точечных до мелких и более крупных. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки расположены неравномерно.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Киевская обл., Святошино, р-н Беличи, суборь. 16.VI 1947. Е. Карнаух (*КВ*). 2. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Стара Гута, Старо-Гутське л-во, між кв. 94 та 67. Сосновий ліс ліщиновий. Проїска. 12.VI 1997, С.М. Панченко, № 004558 (*КВ*). [Россия] 3. Московская обл., Солнечногорский р-н. А.Н. Сладков (*палинологическая коллекция МГУ*).

Sect. *Beccabunga* (Hill) Dumort.

Subsect. *Anagallides* Keller

***V. anagalloides* Guss. (рис. 1, 10, 11)**

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 23,9—27,9 мкм, э. д. 22,6—26,6 мкм. Борозды достаточно короткие, шириной 4,0—5,3 мкм, с неровными изрезанными краями. Д. ак. 5,3—7,9 мкм; ш. мк. 13,3—18,6 мкм. Экзина толщиной 1,3—2,0 мкм. Столбики тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, выходящие и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, между ними наблюдаются частые перфорации от точечных до мелких и более крупных. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки расположены часто и равномерно.

Исследованный образец: [Украина] Запорізька обл., с. Тарасівка. Луки біля села, над річкою. 10.VII 1930. Р. Oppermann (*КВ*).

***V. anagallis-aquatica* L. (рис. 1, 13, 14)**

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. (23,8) 25,3—35,1 (37,8) мкм, э. д. 22,6—27,9 (29,7) мкм. Бо-

розды короткие, шириной 1,6—4,0 мкм, с неровными изрезанными краями. Д. ак. 6,6—9,3 мкм; ш. мк. 13,3—18,6 мкм. Экзина толщиной 1,3—2,0 мкм. Столбики тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, выходящие и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, между ними наблюдаются частые перфорации от точечных до мелких и более крупных. Иногда наблюдаются перфорации с волнистыми краями. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки расположены редко и равномерно.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Ровенская обл., окр. г. Костополя у р. Каменная Гора. В ручье, вблизи ольшаника. 25.VI 1957. М. Котов, Т. Омелчук. 2. Житомирська обл., Житомирський р-н, 4 км на схід від с. Тетерівка, в потоці. 27.05 2005. О. Орлов, № 060474 (*КВ*). [Россия] 3. Чопа. 30.07 1972. Н.Н. Каден (*палинологическая коллекция МГУ*).

Subsect. *Eubeccabunga* Keller

***V. beccabunga* L. (рис. 1, 12, 15)**

СМ. П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора округлые или широкоэллиптические. П. о. (25,3) 26,6—27,9 мкм, э. д. 22,6—27,9 мкм. Борозды достаточно короткие, шириной 1,3—2,0 мкм, с неровными изрезанными краями. Д. ак. 5,3—7,9 мкм; ш. мк. 13,3—15,9 мкм. Экзина толщиной 1,6—2,7 мкм. Столбики тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, выходящие и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, между ними наблюдаются частые перфорации, от точечных до мелких и более крупных. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки расположены часто и равномерно.

Исследованные образцы: [Россия] 1. Костромская губ., Кинешемский уезд, с. Павловское. В текучей воде ручья. 16 июня 1903. Э. Клеменц (*КВ*). [Украина] 2. Окр. Киева, Феофания, у ручья. V 1970. Т.Я. Мякушко, № 007750 (*КВ*). 3. Черкаська обл., Христинівський р-н, с. Велика Севястянівка, вільшняк. 15.05 2002. Г.А. Чорна, № 003599 (*КВ*).

Sect. *Chamaedrys* W.D.J. Koch

Subsect. *Pentasepalae* Benth.

***V. prostrata* L. (рис. 2, 1, 2)**

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, изредка почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические или округлые. П. о. 23,9—31,9 (34,4) мкм, э. д. 17,3—29,3 мкм. Борозды длинные, шириной 1,3—2,6 мкм, с более или менее ровными краями. Д. ак. 5,3—6,6 мкм; ш. мк. 11,9—15,9 мкм. Экзина толщиной 1,3—1,6 (2,02) мкм. Столбики тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, слабо выходящие, ориентированы преимущественно в одном направлении, между

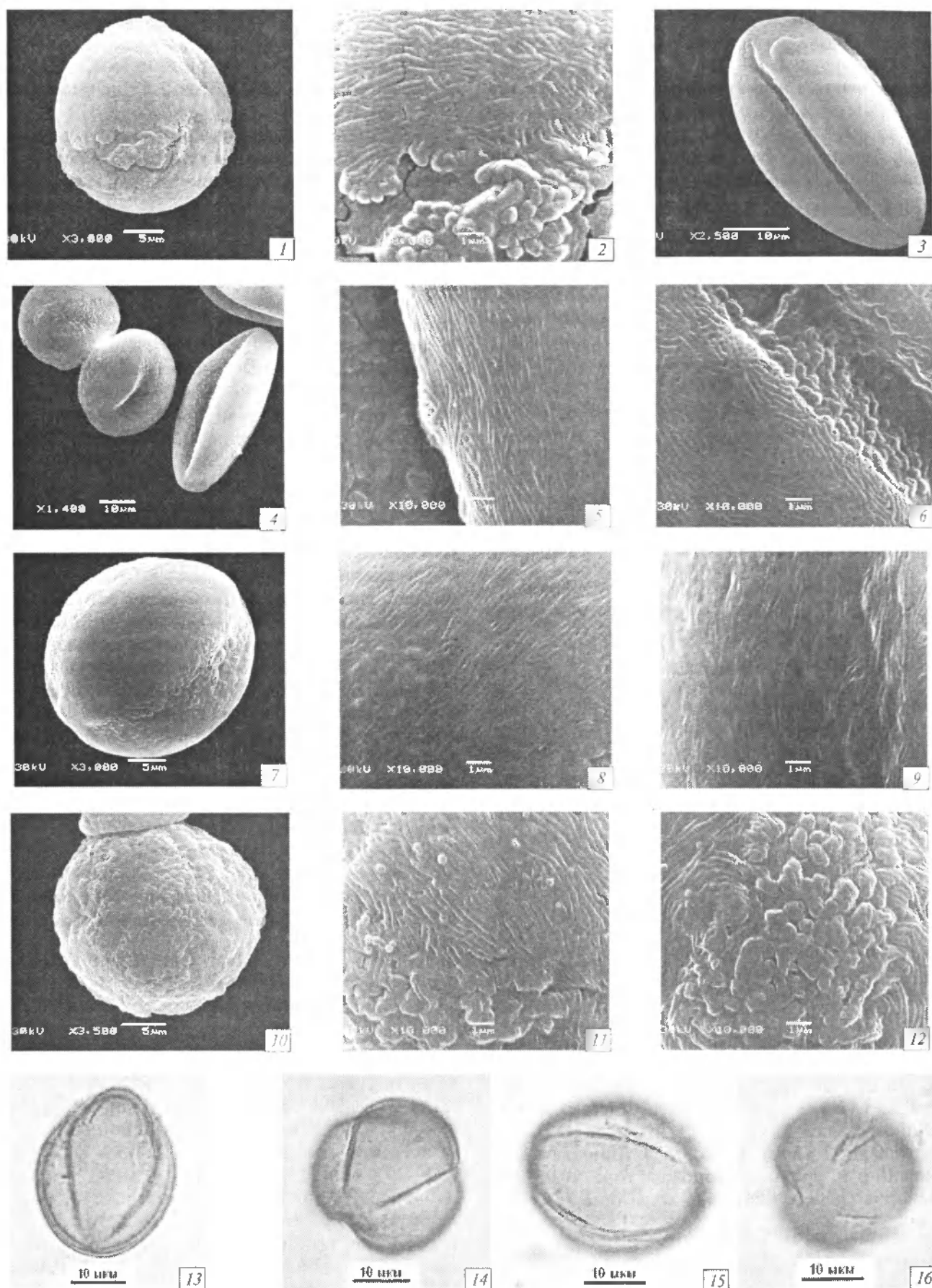


Рис. 2. Пыльцевые зерна рода *Veronica* (СЭМ и СМ):

1, 2 — *V. prostrata*; 3, 6, 13, 14 — *V. teucrium*; 4, 5, 15, 16 — *V. taurica*; 7–9 — *V. multifida*; 10–12 — *V. chamaedrys*

ними расположены точечные перфорации. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки расположены группами.

Исследованные образцы: [Россия] 1. Ростовская обл., Кам'янский р-н, околицы с. Поповка, степові схили. 2.05.2004. М. Перегрим, М. Середя, № 046146 (КВ). 2. Липецкая обл., Задонский р-н, урочище Морозова Гора. 1991. С. Майоров (палинологическая коллекция МГУ).

V. jacquinii Baumg.

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные или сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические или округлые. П. о. 27,9—30,6 (33,2) мкм, э. д. 18,6—29,3 (30,6) мкм. Борозды длинные, шириной 2,7—6,6 мкм, с размытыми краями. Д. ак. 4,0—6,6; ш. мк. 14,6—17,3 мкм. Эскина толщиной 1,3—2,4 мкм. Столбики четкие, тонкие, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, слабо выющиеся, ориентированы преимущественно в одном направлении, между ними наблюдаются редкие точечные и мелкие перфорации. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки равномерно расположены.

Исследованный образец: [Украина] Запорожская обл., окр. Бердянска, Дальние Макорты. Степные склоны. 22.V.1969. А. Краснова (КВ).

V. austriaca L.

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, изредка почти сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или эллиптические, изредка округлые. П. о. 25,3—30,6 (32,3) мкм, э. д. 18,6—29,3 (31,9) мкм. Борозды длинные, шириной 2,4—5,3 мкм, с неровными краями. Д. ак. 4,0—5,3 мкм; ш. мк. 13,3—17,3 мкм. Эскина толщиной 1,3—2,7 мкм. Столбики нитевидные, нечеткие.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, слабо выющиеся, ориентированы преимущественно в одном направлении, между ними наблюдаются точечные, мелкие или более крупные перфорации. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки равномерно расположены.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Донецкая обл., Новоазовский р-н. Плакор западной части заповедника Хомутовская степь. 10.V.1964. Коробейникова (КВ). 2. Крымская обл., Лисинский р-н, окр. Виноградного. 21.V.1974. О. Дубовик, [О.] Осетрова, № 008937 (КВ). [Россия] 3. Липецкая обл., Задонский р-н, урочище Морозова Гора. 10.06.1991. С. Майоров (палинологическая коллекция МГУ).

V. taurica Willd. (рис. 2, 4, 5, 15, 16)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные или сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 34,6—47,8 мкм, э. д. (25,3) 29,3—34,6 мкм.

Борозды длинные, шириной 4,0—5,3 мкм, с четкими, но неровными краями и размытыми концами. Д. ак. 6,6—12,0 мкм; ш. мк. (10,6) 16,1—19,9 (23,9) мкм. Эскина толщиной 2,0—2,7 мкм. Столбики нитевидные, нечеткие.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, слабо выющиеся, ориентированы преимущественно в одном направлении, между ними наблюдаются точечные, мелкие или изредка более крупные перфорации. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки расположены часто и равномерно, некоторые сливаются своими основаниями.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Крым, Белогорский р-н, с. Белая Скала, мергелистые склоны. 8.VI.1978. О.Н. Дубовик (КВ). 2. Крым, Ялтинский заповедник, Оползневское лесничество, каменистые обнажения. 22.IV.1975. Я.П. Дидух (КВ).

V. teucrium L. (рис. 2, 3, 6, 13, 14)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные или сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. П. о. 30,6—39,9 (41,7) мкм, э. д. 25,3—35,9 мкм. Борозды длинные, шириной 2,4—5,3 мкм, с нечеткими, неровными краями и острыми концами. Д. ак. 4,0—6,6 мкм; ш. мк. 13,3—19,9 мкм. Эскина толщиной 1,6—2,4 мкм. Столбики почти незаметные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, слабо выющиеся, ориентированы в одном направлении, между ними наблюдаются точечные и мелкие перфорации. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая, бугорки расположены часто и более или менее равномерно.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Хмельницкая обл., м. Кам'янець-Подільський, правый берег р. Смотрич, лучно-степовой схил. 1.06.1996. f.v. Ковтун, № 034434 (КВ). [Россия] 2. Липецкая обл., Задонский р-н, урочище Морозова Гора. 10.06.1991. С. Майоров (палинологическая коллекция МГУ).

Subsec. *Orientales* (Wulff) Stroh

V. multifida L. (рис. 2, 7—9)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические. П. о. (22,6) 29,3—33,2 (34,6) мкм, э. д. (21,6) 22,6—30,6 мкм. Борозды длинные, шириной 6,6—9,3 мкм, с неровными, изрезанными краями и острыми концами. Д. ак. 2,7—5,3 мкм; ш. мк. 13,3—19,9 мкм. Эскина 2,4—2,7 мкм, утолщается на полюсах. Столбики слабо заметные, нитевидные.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, слабо выющиеся, ориентированы в одном направлении, между ними наблюдаются точечные, мелкие или более крупные перфорации. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, бугорки расположены часто и равномерно.

Исследованные образцы: [Украина] 1. NE Crimea, near Mysovoye village, Cape Kazantip. Petrophytic steppe and limestone rocks along Azov Sea shore. May 19, 1993. V. Vakarenko, S. Mosyakin, N 014488. 2. Крымская обл., окр. Бахчисарая. Сорное у шоссе. 18.V 1969. М. Котов (КИ). [Россия] 3. Волгоградская обл., близ с. Ерзовые. 16.05 1989. Ю. Алексеев (палеонтологическая коллекция МГУ).

Subsec. *Multiflorae* Benth.

V. chamaedrys L. (рис. 2, 10–12)

СМ. П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора широкоэллиптические. П. о. 35,9–39,9 (43,9) мкм, э. д. 30,6–33,2 мкм. Борозды длинные, шириной 4,0–5,3 мкм, с неровными, изрезанными краями и острыми концами. В центре борозды наблюдается скопление бугорков. Д. ак. 4,0–5,3 мкм; ш. мк. 19,9–23,9 мкм. Экзина толщиной 1,3–2,4 мкм. Столбики четкие, нитевидные, густо расположены.

СЭМ. Скульптура струйчатая, струи длинные и короткие, тонкие, слабовыступающие, ориентированы преимущественно в одном направлении, между ними расположены частые точечные и мелкие перфорации. Скульптура бороздной мембраны мелкобугорчатая. На бугорках изредка расположены гранулы, которые наплывают на струйчатую поверхность мезокольпиев.

Исследованные образцы: [Украина] 1. Округа г. Киева, между Дарницей и Броварами. Сосновый лес. 17.V 1939. Е. Карнаух. 2. Київська обл., Миронівський р-н, вирубка між с. В. Букрин і с. Трахтемирів. 27.05 2000. Н.М. Шиян, ф.А. Тимченко, № 057681 (КИ). 3. Киев, Центр. респ. бот. сад, Кавказский участок. 23.V 1964. О. Дубовик (КИ). [Россия] 4. Московская обл., окрестности АБС МГУ "Чашниково". Н.Е. Богданова (палеонтологическая коллекция МГУ).

Обсуждение результатов

Анализ полученных данных показал, что пыльцевые зерна исследованных видов 3-бороздные, эллипсоидальные или сфероидальные, изредка сплюсненно-сфероидальные, в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические, широкоэллиптические или округлые. У многих видов (в частности *V. prostrata*, *V. jacquinii*, *V. austriaca*, *V. taurica* (рис. 2, 4), *V. teucrium*) форма пыльцевых зерен непостоянна: в одном и том же пыльнике наряду с эллипсоидальной пылью встречается почти сфероидальная. Пыльцевые зерна преимущественно средних размеров. Полярная ось 22,6–47,8 мкм, экваториальный диаметр 17,3–35,9 (36,4) мкм. Борозды достаточно длинные, широкие или средние, часто с размытыми или неровными изрезанными краями, с острыми или тупыми, закругленными концами. У пыльцевых зерен *V. beccabunga*, *V. anagallis-aquatica* и *V. anagalloides* обнаружены более

короткие борозды, чем у других видов. Скульптура бороздной мембраны бугорчатая, четко отличается от таковой мезокольпиев при изучении в СМ и СЭМ. Бугорки разных размеров: мелкие или более крупные, часто сливающиеся своими основаниями, расположенные по-разному. Они либо рассеяны по всей поверхности, либо группируются на отдельной части бороздной мембраны. У *V. chamaedrys* в СМ наблюдается скопление бугорков в центре бороздной мембраны. При исследовании этого вида в СЭМ (рис. 2, 10–12) видны наплывы бугорков на струйчатую поверхность мезокольпиев. У *V. aphylla* (рис. 1, 1–3) скульптура бороздной мембраны сходна с таковой мезокольпиев, иногда сглаженная.

Экзина толщиной 1,3–2,0 мкм в мезокольпиемах, изредка утолщается на апокольпиемах, в частности у *V. officinalis* (2,7–3,4 мкм). Эктэкина покровно-столбиковая, состоит из покрова, столбиков и подстилающего слоя. Покров тонкий, столбики тонкие и высокие, подстилающий слой в 2 раза тоньше столбикового. Эктэкина почти равна по толщине подстилающему слою или толще его (Karim, El-Oqlan, 1989). При исследовании пыльцевых зерен в СМ наблюдается очень тонкий покров, который почти равен столбиковому слою. Столбики тонкие, нитевидные. Подстилающий слой и эндэкину в СМ разделить практически невозможно.

Скульптура поверхности при исследовании пыльцевых зерен в СМ представляется достаточно сходной у разных видов. При изучении пыльцы в СЭМ выявляется характер скульптуры, которая приобретает таксономическое значение (Северова, 1999а, 1999б; Цымбалюк, 2007; Цымбалюк, Мосякин, 2007). Установлены два типа скульптуры — струйчатый и бугорчатый. Большинство исследованных пыльцевых зерен характеризуется струйчатым типом скульптуры. Длина, толщина, степень выраженности струй, а также число, размер и частота расположения перфораций на поверхности пыльцевого зерна варьируют в широких пределах. Однако более детальный анализ нескольких образцов одного вида позволяет выделить некоторые различия по характеру ветвления и ориентации струй. 1 — Струи длинные и короткие, тонкие, слабовыступающие, ориентированы более или менее в одном направлении, между ними наблюдаются перфорации от точечных до мелких и изредка более крупных. Виды: *V. prostrata* (рис. 2, 2), *V. jacquinii*, *V. austriaca*, *V. teucrium* (рис. 2, 6), *V. taurica* (рис. 2, 5), *V. chamaedrys* (рис. 2, 11, 12), *V. multifida* (рис. 2, 8, 9). 2 — Струи длинные и короткие, тонкие, выступающие и переплетающиеся, ориентированы в разных направлениях, между ними наблюдаются перфорации от точечных до мелких и более крупных. Виды: *V. urticifolia* (рис. 1, 5), *V. scutellata* (рис. 1, 8), *V. officinalis* (рис. 1, 9), *V. anagalloides* (рис. 1, 11), *V. anagallis-aquatica* (рис. 1, 14), *V. beccabunga* (рис. 1, 15). Бугорчатый тип скульптуры обнаружен лишь у

V. aphylla (рис. 1, 1—3) и образован бугорками с нечеткими краями, между которыми расположены мелкие и редкие перфорации.

Полученные данные позволяют сопоставить их с системой рода *Veronica*. Согласно системе А.Г. Еленевского (1977, 1978), изученные нами виды относятся к 2 секциям (*Veronica* и *Beccabunga* (Hill) Griseb.) и 7 подсекциям. Л.А. Асеева (2002) предложила более дробное деление этих групп, особенно секции *Veronica* в понимании А.Г. Еленевского (1977, 1978). Согласно новой системе (Асеева, 2002), исследованные нами виды представляют 5 секций и 7 подсекций.

Представители одной из секций, рассматриваемых в настоящей статье, обладают отличительными особенностями в общей морфологии пыльцевых зерен (секция *Aphylla*). Род *V. aphylla*, принадлежащий этой секции, характеризуется пыльцевыми зернами с бугорчатой скульптурой поверхности экзины, что нехарактерно для других изученных видов. Таким образом, особенности пыльцы подтверждают выделение названной секции (Асеева, 2002).

Секции *Beccabunga* (*V. beccabunga*, *V. anagallis-aquatica*, *V. anagalloides*), *Scutellatae* (*V. scutellata* и *V. urticifolia*) и *Veronica* (*V. officinalis*) сходны по скульптуре поверхности мезокольпиев. Для пыльцевых зерен изученных видов этих секций характерны выющиеся и переплетающиеся струи, ориентированные в разных направлениях. Четких различий по палиноморфологическим признакам на секционном уровне не наблюдается. Но при этом необходимо заметить, что у пыльцевых зерен изученных видов секции *Beccabunga* отмечены более короткие борозды, а также прослеживается тенденция к укорачиванию струй. Виды секции *Scutellatae* очень сходны по морфологии пыльцевых зерен, что свидетельствует о правомерности выделения их в отдельную секцию в системе Л.А. Асеевой (2002). В системе же А.Г. Еленевского (1977, 1978) *V. scutellata* и *V. urticifolia* были отнесены в разные секции (*Beccabunga* и *Veronica* соответственно), но в то же время пыльцевые зерна секции *Scutellatae* проявляют сходство по скульптуре поверхности

с пыльцой секции *Beccabunga*, что свидетельствует о таксономической близости этих групп.

Изученные виды секции *Chamaedrys* характеризуются пыльцевыми зернами со слабовыющимися струями, ориентированными преимущественно в одном направлении. Такие особенности пыльцы не противоречат выделению данной секции (Цвелев, 2000; Асеева, 2002). Среди видов этой секции *V. chamaedrys* (subsect. *Multiflorae*) выделяется по скульптуре бороздной мембраны, образованной бугорками и мелкими гранулами, наплывающими на поверхность мезокольпиев. Пыльцевые зерна *V. multifida* (subsect. *Orietales*) отличаются более широкими бороздами. Остальные изученные виды, в частности *V. prostrata*, *V. jacquinii*, *V. austriaca*, *V. teucrium*, *V. taurica* (subsect. *Pentasepalae*), по палиноморфологическим признакам в основном сходны между собой. Существуют различия в размерах пыльцевых зерен у *V. teucrium* и *V. taurica*.

Выводы

В результате исследования пыльцевых зерен 14 видов рода *Veronica* уточнены их основные признаки, а именно тип апертур, форма, очертание, строение борозд, скульптура поверхности экзины. На основе проведенного исследования можно утверждать, что диагностическим признаком пыльцы секции *Aphyllae* является бугорчатая скульптура поверхности пыльцевых зерен. Другие изученные секции сходны по скульптуре спородермы, однако наблюдаются различия в ее элементах, а именно в характере ветвления и ориентации струй. Как дополнительные признаки для диагностики отдельных видов можно использовать размер пыльцы и особенности строения борозд. В заключение следует заметить, что необходимо более полное и детальное изучение всех основных секций рода *Veronica* для выявления их палиноморфологических особенностей и последующей эволюционно-филогенетической интерпретации морфологии пыльцы в пределах этой группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Асеева Л.А. Система рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) флоры России // Новости сист. высш. раст. СПб., 2002. Т. 34. С. 159—173.

Белкина К.В. Морфология пыльцы спайнолепестных (*Sympetalaе*) на примере трубкоцветных (*Tubiflorae*) флоры Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 14 с.

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. Т. 5. Л., 1981. С. 241—256.

Заклинская Э.Д. Морфологическое описание пыльцы травянистых и некоторых кустарниковых растений по семействам // Пыльцевой анализ. М., 1950. С. 286—355.

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

Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства // Мат-лы X Московского совещ. по филогении растений / Под ред. Л.И. Лотовой, А.П. Меликяна. М., 1999а. С. 149—151.

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.

Цвелева 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 г.). 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 года). М., 2007. С. 244–246.

Albach D.C., Chase M.W. Paraphyly of *Veronica* (*Veroniceae*; *Scrophulariaceae*): evidence from the internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA // J. Plant. Res. 2001. Vol. 114. P. 9–18.

Albach D.C., Chase M.W. Incongruence in *Veroniceae* (*Plantaginaceae*): evidence from two plastid and a nuclear ribosomal DNA region // Mol. Phylog. Evol. 2004. Vol. 32. P. 183–197.

Albach D.C., Martínez-Ortega M.M., Chase M.W. *Veronica*: parallel morphological evolution and phylogeography in the Mediterranean // Pl. Syst. Evol. 2004a. Vol. 246. P. 177–194.

Albach D.C., Martínez-Ortega M.M., Fischer M.A., Chase M.W. Evolution of *Veroniceae*: a phylogenetic perspective // Ann. Missouri Bot. Gard. 2004b. Vol. 91. P. 275–302.

Albach D.C., Martínez-Ortega M.M., Fischer M.A., Chase M.W. A new classification of the tribe *Veroniceae* — problems and a possible solution // Taxon. 2004c. Vol. 53. P. 429–452.

Albach D.C., Meudt H.M., Oxelman B. Piecing together the 'new' *Plantaginaceae* // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92. P. 297–315.

Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the or-

ders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linnean Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Fernández I., Juan R., Pastor J. Morfología polínica de *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) en el suroeste de España // Acta Bot. Malacitana. 1997. Vol. 22. P. 65–72.

Garnock-Jones P., Albach D., Briggs B.G. Botanical names in Southern Hemisphere *Veronica* (*Plantaginaceae*): sect. *Detzneria*, sect. *Hebe*, and sect. *Labioides* // Taxon. 2007. Vol. 56, N 2. P. 571–582.

Hong D. Taxonomy and evolution of the *Veroniceae* (*Scrophulariaceae*) with special reference to palynology // Opera Bot. 1984. Vol. 75. P. 1–60.

Kaplan A., Hasanoğlu A., Ince I.A. Morphological, anatomical and palynological properties of some Turkish *Veronica* L. species (*Scrophulariaceae*) // Int. J. Bot. 2007. Vol. 3, N 1. P. 23–32.

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.

Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. L.; Sydney; Auckland; 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., Young N.D., Elisons W.J., Reeves P.A. 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.

Saeidi-Mehrvarz S., Zarrei M. Pollen morphology of some species of the genus *Veronica* (*Scrophulariaceae*) in Iran // Wulfenia. 2006. Vol. 13. P. 1–9.

Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. N.Y., 1997. 663 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.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
НАН Украины, Киев;
биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
119992, Москва, Ленинские горы

Поступила в редакцию
08.02.08

**PALYNOMORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF GENUS *VERONICA* L.
SECT *APHYLLAE* (ROMPP) ASSEJEVA, *SCUTELLATAE* G. DON,
VERONICA, *BECCABUNGA* (HILL) DUMORT., *CHAMAEDRYS* W.D.J. KOCH**

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

Summary

Pollen grains of 14 species of the genus *Veronica* typical for Eastern Europe were studied. Pollen grains of 9 species were described in detail for the first time. Two types (tuberculate and striate; the latter with two subtypes) were identified and described based on SEM studies. The palynomorphological data were analyzed on the background of the system of *Veronica*. Characters of surface sculpture are diagnostic on section level. Size of pollen grains and peculiarities of colp structure can be used as additional characters.