

З.М. ЦИМБАЛЮК

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

ПАЛІНОМОРФОЛОГІЯ ВИДІВ РОДУ *LINARIA* MILL. (*SCROPHULARIACEAE* s. l.) ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Linaria*, *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*

У світовій флорі рід *Linaria* Mill. налічує близько 150 видів, поширених у позатропічних областях Євразії, переважно в країнах Давнього Середзем'я, і декілька видів — у Північній Америці [2]. У флорі європейської частини колишнього Радянського Союзу рід представлений 20 видами [2]. В Україні відзначено від 15 [5] до 17 [20] видів цього роду. Згідно з системою А.Л. Тахтаджяна [11, 24] рід *Linaria* належить до триби *Antirrhineae* Dumort., підродини *Scrophularioideae*, родини *Scrophulariaceae* Juss. За даними новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень триби *Antirrhineae* віднесена до родини *Veronicaceae* Durande [14, 21—25]. Систему роду *Linaria* [2, 6] або його окремих секцій [8] та підсекцій [13] розробляли різні дослідники.

Відомості про будову пилкових зерен представників роду *Linaria* вкрай незначні. Є обмежені загальні дані щодо морфології пилкових зерен роду в цілому [9, 10, 17] або окремих його видів. Зокрема, під світловим мікроскопом досліджено пилкові зерна *L. vulgaris* Mill. [1, 19]. Вивчено скульптуру поверхні пилкових зерен чотирьох видів даного роду [15, 18], стратифікацію екзینی й ультраструктуру її шарів у *L. genistifolia* (L.) Mill. [18]. Аналіз паліноморфологічної вивченості роду *Linaria* засвідчує, що ці дослідження не прив'язувались до системи роду.

Метою нашої роботи була детальна паліноморфологічна характеристика видів роду *Linaria* флори України, оцінка таксономічної значущості морфологічних ознак пилкових зерен і можливості їх використання для уточнення деяких питань систематики даного роду і його положення серед споріднених родів.

Матеріал і методи досліджень

Зразки пилку відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КИ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [16]. Вивчаючи пилки під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA), матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Пилкові зерна описували за загальноприйнятою термінологією [7, 12]. Досліджено пилкові зерна 14 видів (23 зразки) роду *Linaria* флори України. Фактичний матеріал викладається за системою Л.І. Іваніної [2].

Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо характеристики пилкових зерен досліджених видів.

Секція 1. *Speciosae* (Benth.) Wettst.

L. genistifolia (L.) Mill. (рис. 1, 1; рис. 2, 1—3)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплюсненосфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, слабо-трилопатеві, трикутні, з екватора — еліптичні, широкоеліптичні або округлі. Полярна вісь (п. в.) — 13,3—22,6 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) — 11,9—22,6 мкм. Борозни довгі або середньої довжини, 2,7—5,3 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужені до нечітких, злегка заокруглених або загострених кінців, часто зливаються по дві на апокольпіумах, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, закриті краями борозен, або чіткі, 1,3—4,0 мкм завдовжки, 2,7—5,3 мкм завширшки. Ширина мезокольпіумів (ш. мк.) — 9,3—13,3 мкм, діаметр апокольпіумів (д. ак.) — 2,7—5,3 мкм. Екзина 0,7—1,6 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі або чіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура нечітка або чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки великі і дрібні, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка зерниста. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів. Поряд зі звичайною сітчастою скульптурою трапляються пилкові зерна із зморшкувато-ямчастою та сітчасто-горбкуватою скульптурою.

Досліджені зразки: 1. Канівський р-н Черкаської обл., по дорозі на г. Батура в окол. с. Луковиці. N Sh: 360. 16.06.2000. І.А. Тимченко, Н.М. Драпайло № 023347 (КИ). 2. Николаевская обл., Первомайский р-н, с. Курипчино. В древесно-кустарниковых, степных и петрофитных комплексах. 22.07.1988. Л.И. Крицкая, В.В. Новосад № 013599 (КИ). 3. Узлісся соснового лісу. Узбіччя дороги між селами Кузьки та Жолдаки, Конотопський р-н, Сумська обл. 20.07.1996. С.М. Панченко, Т.Л. Андрієнко, № 072210 (КИ). 4. Околиці Одеси, кам'яністі схили над морем. 9 серпня 2004 р. О.М. Царенко № 041254 (КИ). 5. Околиці Одеси, кам'яністі схили над морем. 9 серпня 2004 р. О.М. Царенко № 041255 (КИ).

L. pontica Kuprian. (рис. 1, 3; рис. 2, 4, 5)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні. П. в. — 17,3—21,3 мкм, е. д. — (14,6) 15,9—17,3 мкм. Борозни середньої довжини, 2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, звужені до злегка заокруглених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, закриті краями борозен, 1,3—2,0 мкм завдовжки. Ш. мк. — 10,6—11,9 мкм, д. ак. — 3,3—4,0 мкм. Екзина 1,2—1,4 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста, біля борозен майже гладенька.

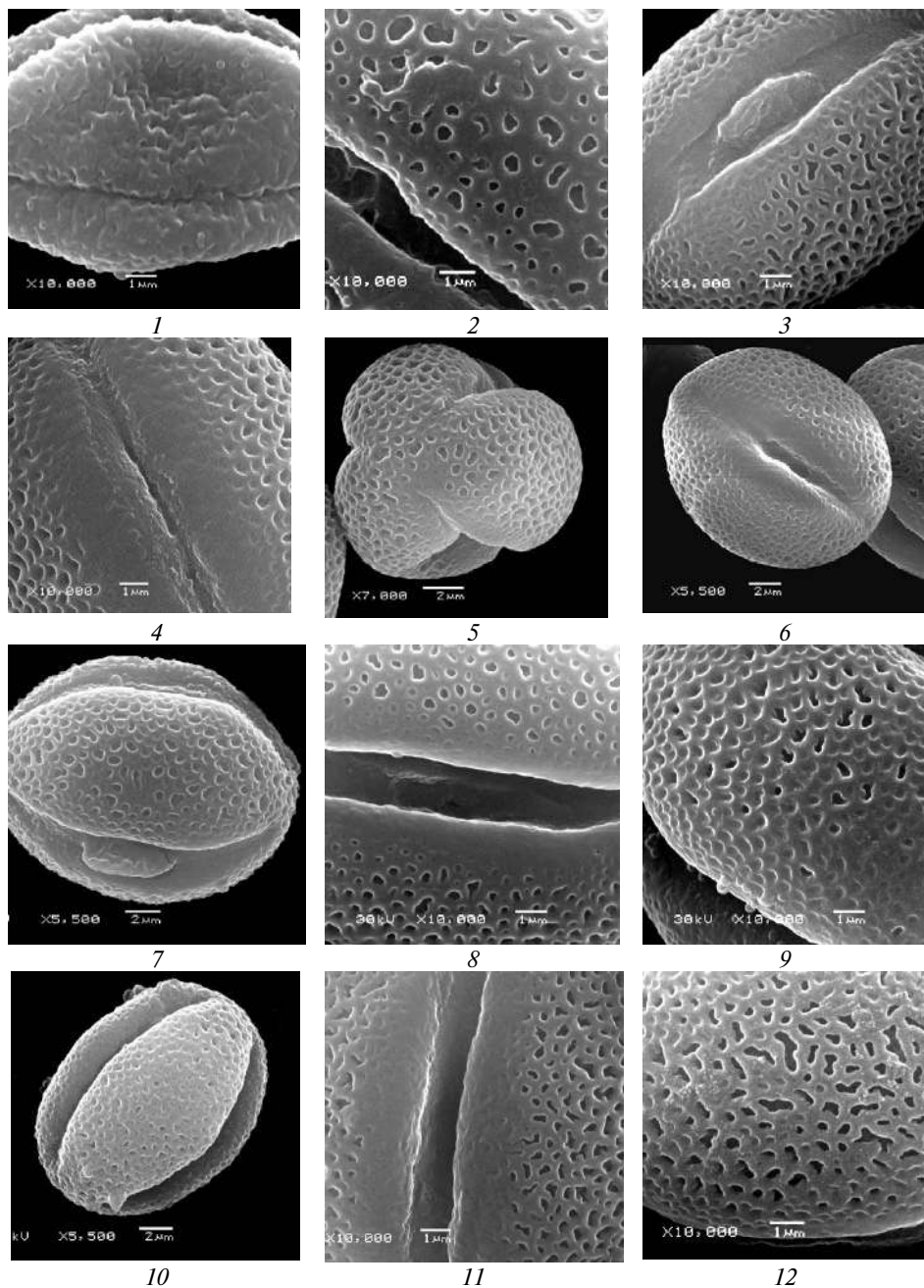


Рис. 1. Пилкові зерна *Linaria* (СЕМ): 1, 2 — *L. genistifolia*; 3 — *L. pontica*; 4 — *L. euxina*; 5 — *L. sabulosa*; 6 — *L. bessarabica*; 7 — *L. bieberstenii*; 8 — *L. maeotica*; 9 — *L. vulgaris*; 10 — *L. duclis*; 11 — *L. incompleta*; 12 — *L. macroura*. 1–4, 8, 9, 11, 12 — скульптура поверхні; 5 — вигляд з полюса; 6, 7, 10 — вигляд з екватора

Fig. 1. Pollen grains of *Linaria* (SEM): 1, 2 — *L. genistifolia*; 3 — *L. pontica*; 4 — *L. euxina*; 5 — *L. sabulosa*; 6 — *L. bessarabica*; 7 — *L. bieberstenii*; 8 — *L. maeotica*; 9 — *L. vulgaris*; 10 — *L. duclis*; 11 — *L. incompleta*; 12 — *L. macroura*. 1–4, 8, 9, 11, 12 — sculpture surface; 5 — polar view; 6, 7, 10 — equatorial view

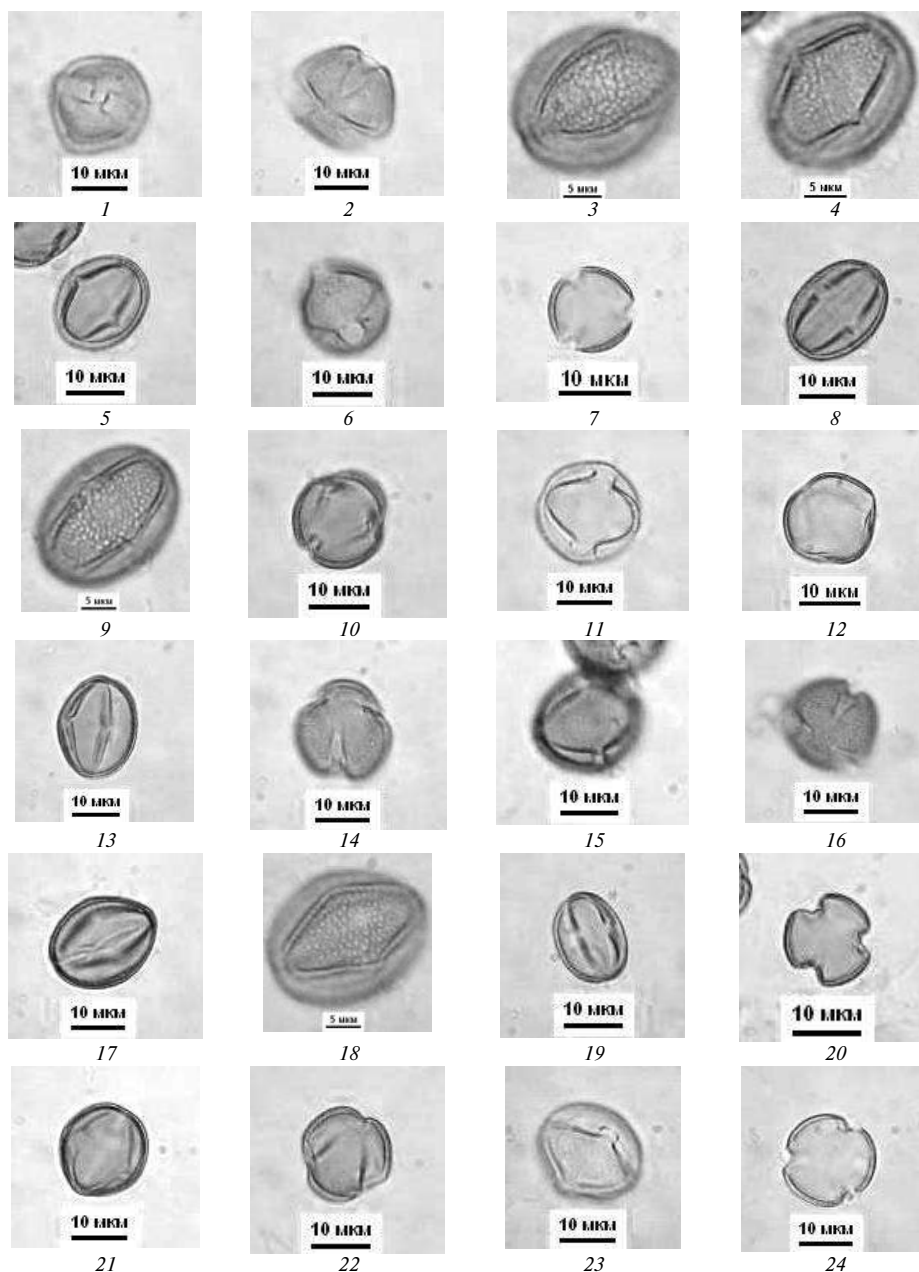


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Linaria* (СМ): 1–3 — *L. genistifolia*; 4, 5 — *L. pontica*; 6, 7 — *L. euxina*; 8–10 — *L. bessarabica*; 11, 12 — *L. maeotica*; 13, 14 — *L. vulgaris*; 15, 16 — *L. incompleta*; 17, 18 — *L. macroura*; 19, 20 — *L. bipartita*; 21, 22 — *L. cretacea*; 23, 24 — *L. simplex*. 1, 3–5, 8, 9, 11, 13, 15, 17–19, 21, 23 — вигляд з екватора; 2, 7, 10, 12, 14, 16, 20, 22, 24 — вигляд з полюса; 3, 4, 9, 18 — скульптура поверхні

Fig. 2. Pollen grains of *Linaria* (LM): 1–3 — *L. genistifolia*; 4, 5 — *L. pontica*; 6, 7 — *L. euxina*; 8–10 — *L. bessarabica*; 11, 12 — *L. maeotica*; 13, 14 — *L. vulgaris*; 15, 16 — *L. incompleta*; 17, 18 — *L. macroura*; 19, 20 — *L. bipartita*; 21, 22 — *L. cretacea*; 23, 24 — *L. simplex*. 1, 3–5, 8, 9, 11, 13, 15, 17–19, 21, 23 — equatorial view; 2, 7, 10, 12, 14, 16, 20, 22, 24 — polar view; 3, 4, 9, 18 — sculpture surface

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Спостерігається випинання на місці ори. Скульптура борозних мембран гладенька. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджений зразок: Крым. Бахчисарайский р-н. Куйбышево. Обнажения. 26.08.1964. О. Дубовик (КИ).

***L. euxina* Velen.** (рис. 1, 4; рис 2, 6, 7)

СМ. П. з. триборозно-орові, сфероїдальні або сплюсненосфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — округлі. П. в. — (14,6) 15,9—17,3 мкм, е. д. — 15,9—18,6 мкм. Борозни довгі, 2,7—4,0 мкм завширшки, з нечіткими, рівними краями, звужені до злегка заокруглених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чітко виражені, округлі, 4,0—5,3 мкм завдовжки. Ш. мк. 10,6—13,3 мкм, д. ак. 2,0—2,7 мкм. Екзина 0,7—1,3 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно або нечіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура більш-менш чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. Спостерігається випинання на місці ори. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка зерниста. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджений зразок: Луганская обл., Станично-Луганский р-н, окр. с. Макарово, на песке. 28 июля 2003 р. О.Н. Конопля № 062521 (КИ).

***L. sabulosa* Czern. ex Klok.** (рис. 1, 5)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні. П. в. — 17,3—19,9 мкм, е. д. — 14,6—15,9 мкм. Борозни довгі, (2,0)2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, звужені до нечітких кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, закриті краями борозен, 1,3—2,0 мкм завдовжки. Ш. мк. 9,3—10,6 мкм, д. ак. 3,3—4,0 мкм. Екзина 0,7—1,3 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста, біля борозен майже гладенька.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка зерниста. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджений зразок: Крым, п-ов Тарханкут, литоралонсаммофитон близ дома отдыха «Солнечная долина» в с. Оленевка. 05.07.1986. О. Дубовик, В. Новосад (КИ).

Секція 2. *Linaria*

L. bessarabica Kotov (рис. 1, 6; рис. 2, 8—10)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні. П. в. — 18,6—22,6 мкм, е. д. — 15,9—18,6 мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, вкриті краями борозен, 2,4—2,7 мкм завдовжки. Ш. мк. 10,6—13,3 мкм, д. ак. 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3—1,6 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста, біля борозен комірки сітки дрібніші і скульптура майже гладенька.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. Скульптура борозних мембран гладенька. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджений зразок: Одеська обл., Тарджинський р-н, с. Лісне. Широколистяний ліс за 2 км на південь від Лісного. 02.06.1971. О. Дубовик, Л. Крицька (КШ).

L. bieberstenii Bess. (рис. 1, 7)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні. П. в. — 19,9—23,9 мкм, е. д. — (15,9) 17,3—18,6(19,9) мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, звужені до злегка заокруглених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, вкриті краями борозен, 2,4—2,7 мкм завдовжки. Ш. мк. — 11,9—13,3 мкм, д. ак. — 2,7—3,3 мкм. Екзина 1,2—1,5 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура дуже чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Спостерігається випинання на місці ори. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка зерниста. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджений зразок: Запорожская обл., Мелитопольский р-н, окр. с. Телуспак, сорное у автотрассы. 31.07.1971. М. Котов (КШ).

L. maeotica Klok. (рис. 1, 8; рис. 2, 11, 12)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні або округлі. П. в. — (15,9) 17,3—21,3(22,6) мкм, е. д. — 15,9—21,3 мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з нечіткими краями, звужені до злегка заокруглених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, округлі, 3,3—4,0(6,6) мкм завдовжки, 2,7—4,0

мкм завширшки. Ш. мк. — 11,9—14,6 мкм, д. ак. — 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,2—1,3 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки великі і дрібні, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті, деякі комірки утворилися за рахунок злиття інших. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. Скульптура борозних мембран гладенька. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Примітка. У препараті, окрім триборозно-орових пилкових зерен, зрідка трапляються чотириборозно-орові.

Досліджені зразки: 1. Донецька обл., Новоазовський р-н, зап-к «Хомутовська степь». Плакор. 10.07.1963. Коробейникова (КІ). 2. Сталинська обл., окр. г. Артемовська, зональна станція п/л Інститута зернового господарства, сорне в посевах. 19.08.1931. М. Котов (КІ).

***L. vulgaris* Mill.** (рис. 1, 9; рис. 2, 13, 14)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні. П. в. — 21,3—23,9 мкм, е. д. — 17,3—19,9 мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, звужені до загострених або злегка заокруглених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, закриті краями борозен, 2,4—2,7 мкм завдовжки. Ш. мк. — 11,9—13,3(14,6) мкм, д. ак. — 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста, біля борозен комірки сітки дрібніші і скульптура майже гладенька.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Спостерігається випинання на місці ори. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка зерниста. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Примітка. У препараті поряд з добре розвиненими пилковими зернами трапляються деформовані — зім'яті чи дуже дрібні.

Досліджений зразок: Київська обл., м. Переяслав-Хмельницький, Підварки, лука. 20.06.2005. М.В. Шевера № 068388 (КІ).

***L. duclis* Klok.** (рис. 1, 10)

СМ. П. з. триборозно-орові, сфероїдальні, зрідка сплющеносфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — округлі або широкоеліптичні. П. в. — 18,6—22,6 мкм, е. д. — 17,3—21,3 мкм. Борозни довгі, 2,4—3,3 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужені до злегка загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, округлі, 2,7 мкм. Ш. мк. — 11,9—13,3 мкм, д. ак. — 2,7 мкм. Екзина тонка, 0,7 мкм, на апокольпіумах до 1,3 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиково-

му шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Спостерігається випинання на місці ори. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка зерниста. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджений зразок: Харківська обл., Нововодолазький р-н, окоп. с. Парасков'я, ур. Мокотерме, на псамофітному степу. 17.09.1996. І.А. Коротченко (КШ).

***L. incompleta* Kuprian.** (рис. 1, 11; рис. 2, 15, 16)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні або округлі. П. в. — 18,6—23,9 мкм, е. д. — (15,9)17,3—18,6(19,9) мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з нечіткими краями, звужені до нечітких кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, видовжені уздовж борозен, 4,0—6,6 мкм завдовжки, 2,7—4,0 мкм завширшки. Ш. мк. — 11,9—13,3 мкм, д. ак. — 4,0—6,6 мкм. Екзина 1,2—1,3 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики нечіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті, переважають видовжені. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. Скульптура борозних мембран гладенька. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджені зразки: 1. Днепропровский у., Аскания Нова. 17.05.1917. М. Клоков. 08.1990. Teste: Jadwiga Stasiak (КШ). 2. Melitopil. Новотроицкий р-н. К юго-западу от с. Ново-Михайловки. Поле у оврага Сиваш. 18.05.1928. Д. Левина. 08.1990. Teste: Jadwiga Stasiak (КШ).

***L. macroua* (Bieb.) Bieb.** (рис. 1, 12; рис. 2, 17, 18)

П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні. П. в. — 19,9—23,9 мкм, е. д. — 17,3—21,3 мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори переважно нечіткі, прикриті краями борозен, 2,4—2,7 мкм завдовжки. Ш. мк. — 10,6—13,3 мкм, д. ак. — 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3—1,6 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста, біля борозен комірки сітки дрібніші і скульптура майже гладенька.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті, переважають видовжені. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. Скульп-

тура борозних мембран гладенька. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджений зразок: Лівобережний злаково-лучний степ: Луганська обл., Міловський р-н, с. Великоцьке, Стрілецька степова цілина. 19.05.1956. Зібр. З. Саричева, Є. Березовчук № 005069 (KW).

Секція 3. *Versicolores* (Benth.) Wettst.

***L. bipartita* (Vent.) Willd. (рис. 2, 19, 20)**

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — округлі або еліптичні. П. в. — 13,3—18,6 мкм, е. д. — (10,6)11,9—14,6 мкм. Борозни довгі, 1,3—2,7 мкм завширшки, з більш-менш чіткими, рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Орі нечіткі, закриті краями борозен, або чіткі, округлі, 1,3—4,0 мкм завдовжки, 4,0—5,3 мкм завширшки. Ш. мк. — 6,6—10,6 мкм, д. ак. — 2,4—2,7 мкм. Екзина дуже тонка, 0,4—1,3 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура нечітка, поверхня майже гладенька.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Скульптура борозних мембран гладенька. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Досліджені зразки: 1. Полтавська обл., Лубенська лікарська станція (культивується). 20.06.1951. М. Котов, Е. Карнаух, Г. Кузнецова (KW). 2. Полтавська обл., г. Лубны, опытная станция лекарственных растений. 20.06.1951. М. Котов, Е. Карнаух, Г. Кузнецова (KW).

Секція 4. *Diffusae* (Benth.) Wettst.

***L. cretacea* Fisch. ex Spreng. (рис. 2, 21, 22)**

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплюснено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — округлі або еліптичні. П. в. — (13,3)14,6—21,3(22,6) мкм, е. д. — 14,6—18,6 мкм. Борозни довгі, 2,7—3,3 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, звужені до загострених кінців, зрідка заокруглених, борозні мембрани гладенькі. Орі чіткі, округлі, або видовжені по екватору, зрідка вкриті краями борозен, 2,7—5,3 мкм завдовжки, 5,3—6,6 мкм завширшки. Ш. мк. — 9,3—13,3 мкм, д. ак. — 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,2—2,0 мкм завтовшки. Покрив тонкий, дещо тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста, біля борозен комірочки сітки дрібніші і скульптура майже гладенька.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірочки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка зерниста. Скульптура апокольпіумів подібна до такої мезокольпіумів.

Примітка. У препараті, окрім триборозно-орових пилкових зерен, зрідка трапляються чотириборозно-орові.

Досліджені зразки: 1. Луганська обл., Марківський р-н, с. Курячівка, крейда. 28.08.1966. Смолко (KW). 2. Ворошиловградская обл., Меловской р-н, с. Баранировка, меловые склоны. 26.06.1987. Я.П. Дидух (KW). 3. Ворошиловградская обл., Меловской р-н, с. Стрельцовка, на меловых обнажениях по р. Меловой. 06.07.1951. М. Котов, Е. Карнаух, Г. Кузнецова (KW).

Секція 5. *Arvenses* (Benth.) Wettst.

***L. simplex* (Willd.) DC. (рис. 2, 23, 24)**

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні або округлі. П. в. — 13,3—15,9 мкм, е. д. — 11,9—14,6 мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, з нечіткими краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Орі чіткі, округлі або видовжені уздовж екватора, 2,4—2,7 мкм завдовжки. Ш. мк. — 7,9—10,6 мкм, д. ак. — 2,0—2,7 мкм. Екзина 0,7—1,3 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки досить великі, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Скульптура борозних мембран гладенька, зрідка горбкувата. Скульптура апокольпумів подібна до такої мезокольпумів.

Досліджений зразок: In arena mobili circa Catheri notlaw. 08.1990. Teste: Jadwiga Stasiak (KW).

Отримані дані показали, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Linaria* триборозно-орові. Лише у *L. cretacea* та *L. maeotica* в одному зразку окрім триборозно-орових пилкових зерен поодинокі трапляються і чотириборозно-орові. Для пилкових зерен багатьох видів роду характерна еліпсоїдальна форма, однак в інших видів (зокрема, *L. euxina*, *L. maeotica*, *L. duclis*, *L. incompleta*, *L. genistifolia* та *L. simplex*) форма непостійна, в одному і тому ж зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні і зрідка сплюсненосфероїдальні пилкові зерна. Рід характеризується пилковими зернами дрібних та середніх розмірів, полярна вісь становить 13,3—23,9 мкм, екваторіальний діаметр — (10,6) 11,9—22,6 мкм. Найменші за розміром пилкові зерна притаманні для *L. simplex* та *L. bipartita*. В усіх досліджених видів борозни довгі, 1,3—5,3 мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними краями, зрідка нечіткими, звужуються до загострених або злегка заокруглених кінців, з гладенькими борозними мембранами. У *L. bipartita* борозни найвужчі (1,3—2,7 мкм), у *L. genistifolia* — найширші (2,7—5,3 мкм). Орі нечіткі, вкриті краями борозен, або чіткі, округлі, видовжені по екватору чи зрідка уздовж борозен. Досліджені види за чіткістю ор можна розділити на три групи: у *L. euxina* (рис. 2, 6), *L. maeotica* (рис. 2, 11), *L. duclis*, *L. incompleta* (рис. 2, 15), *L. cretacea* (рис. 2, 21) і *L. simplex* (рис. 2, 23) орі чіткі, у *L. pontica* (рис. 2, 5), *L. sabulosa*, *L. bessarabica* (рис. 2, 8), *L. bieber-*

stenii, *L. vulgaris* (рис. 2, 13), *L. macroura* (рис. 2, 17) та *L. bipartita* (рис. 2, 19) — нечіткі, у *L. genistifolia* (рис. 2, 1) — чіткі або нечіткі.

Екзина 0,4—2,0 мкм завтовшки, характеризується покривно-стовпчиковим типом. На ультратонких зрізах *L. genistifolia*, досліджених за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії [18], чітко видно ектекзину, ендекзину та інтину. Ектекзина тришарова: покрив, стовпчики і підстильний шар. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики циліндричні, різної товщини, розташовані рідко. Підстильний шар добре виражений, удвічі тонший за покрив. Ендекзина добре розвинена, чітко відділяється від підстильного шару, тонка, рівномірно потовщена [18]. Інтина майже дорівнює підстильному шару [18]. Під СМ в екзині розрізняється покрив, що дорівнює стовпчиковому шару, а також підстильний шар й ендекзина — у вигляді єдиного утвору.

Загальним для роду *Linaria* є сітчастий тип скульптури, який у пилкових зерен більшості видів дуже чітко проглядається під світловим мікроскопом (рис. 2, 3, 4, 9, 18). Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом дали змогу виявити деталі будови сітки. Комірки сітки переважно великі, зрідка дрібні, різної форми, в обрисах можуть бути округлими, округло-кутастими або видовженими. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. І лише у *L. genistifolia* (рис. 1, 1, 2) поряд зі звичайною сітчастою скульптурою трапляються пилкові зерна зі зморшкувато-ямчастою і горбкувато-сітчастою скульптурою.

Здійснене дослідження показало, що рід *Linaria* є досить одноманітним за характером скульптури. Тому неможливо розрізнити види за цією ознакою. На загальному тлі одноманітності виділяється *L. genistifolia* (рис 1, 1, 2), у якого, як вказувалось вище, в одному і тому самому зразку трапляються пилкові зерна, що відрізняються за характером скульптури. Варіабельність скульптури пилкових зерен одного і того ж виду — явище рідкісне, але не унікальне в природі. Подібний прояв поліморфізму скульптури спостерігали у пилкових зерен *Stroganowia leventii* V.I. Dorof. і *Lepidium songoricum* Scherenk. [3, 4]. Є відомості про існування двох або більше варіантів скульптури у пилку одного і того самого виду [4]. *L. genistifolia* також має досить високий ступінь варіабельності таких ознак, як форма, обриси та розміри пилкових зерен.

Проведений паліноморфологічний аналіз системи роду *Linaria* [2] показав, що виділені нами групи за чіткістю ор не узгоджуються з секційним поділом. Однак певні ознаки — розміри пилку та деякі деталі будови апертур — в комплексі можна використовувати як додаткові для розмежування окремих секцій роду. Треба зазначити, що секції *Speciosae*, *Linaria* та *Diffusae* мають пилкові зерна дрібні та середнього розміру, тимчасом як для секцій *Versicolores* і *Arvenses* характерні лише дрібні. У пилкових зерен секції *Versicolores* (зокрема, *L. bipartita*) також найвужчі борозни.

Таким чином, ці ознаки підтверджують правомірність виділення секції *Versicolores*. Паліноморфологічні дані здебільшого не суперечать розподілу роду на секції [2]. Лише в секції *Speciosae* виокремлюється *L. genistifolia*. Паліно-

морфологічна одноманітність роду *Linaria*, очевидно, свідчить про єдність цієї групи рослин.

Розв'язуючи проблему спорідненості, ми раніше досліджували пилкові зерна близько споріднених родів *Kickxia* Dumort., *Antirrhinum* L., *Misopates* Rafin., *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. та *Cymbalaria* Hill. Отримані дані показали, що пилкові зерна представників цих родів також характеризуються триборозно-оровим типом апертур і сітчастою скульптурою поверхні. Найподібнішими до роду *Linaria* за палиноморфологічними ознаками є *Antirrhinum*, *Misopates* та *Cymbalaria*. Роди *Kickxia* та *Chaenorhinum* відрізняються від *Linaria* за деталями будови сітки. Зокрема, для пилку *Kickxia* характерні дрібніші комірки та вузькі стінки, а для *Chaenorhinum* — дрібні комірки і широкі стінки.

Висновки

З використанням світлового і сканувального електронного мікроскопів проведене палиноморфологічне дослідження 14 видів роду *Linaria* флори України, з них уперше описано пилкові зерна 12 видів. Встановлено, що рід *Linaria* одноманітний за характером скульптури. Варіабельність форми та розмірів пилкових зерен деяких видів, а також подібність за скульптурою не дають змоги визначити палиноморфологічні межі досліджених видів. Особливості морфології пилкових зерен частково узгоджуються з секційним поділом роду за системою Л.І. Іваніної [2]. *Linaria genistifolia* за особливостями пилкових зерен відрізняється від інших представників роду. Пилкові зерна роду *Linaria* є подібними до пилку *Antirrhinum*, *Misopates* та *Cymbalaria*, що свідчить про близьку спорідненість цих таксонів. Для підтвердження чи спростування належності триби *Antirrhineae* до родини *Veronicaceae*, згідно з молекулярно-філогенетичними даними, необхідно розширити палиноморфологічні дослідження, охопивши ними всі основні таксони цієї групи.

1. Алешина Л.А. Род *Linaria* Mill. — Льянка // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 127—128.
2. Иванова Л.И. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. — Норичниковые // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — С. 201—311.
3. Карпова А.П., Григорьева В.В. Палиноморфология рода *Stroganowia* и некоторых представителей родов *Lepidium* и *Stuebendorffia* (*Cruciferae*) // Ботан. журн. — 2007. — **92**, № 9. — С. 1332—1340.
4. Карпова А.П., Григорьева В.В. Естественный полиморфизм палиноморфологических признаков у *Stroganowia leventii* V.I. Dorof. (*Cruciferae*) // Сб. науч. тр. XII Всерос. палинол. конф. (29 сентября — 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург). — СПб.: ВНИГРИ, 2008. — Т. I. — С. 77—81.
5. Котов М.И. Льянка (Льянок) — *Linaria* Mill. // Опред. высш. раст. Украины. — К.: Фитосоциоцентр, 1999. — С. 284—285.
6. Куприянова Л.А. *Linaria* Mill. // Фл. СССР. — М.; Л., 1955. — Т. 22. — С. 178—225.
7. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
8. Меницкий Ю.Л. Конспект кавказских видов *Linaria* (*Scrophulariaceae*). I. Секция *Linaria* // Ботан. журн. — 1998. — **83**, № 12. — С. 122—132.

9. Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства // Мат-лы X Моск. совещ. по филог. раст. / Под ред. проф. Л.И. Лотовой и проф. А.П. Меликяна. — М.: Изд-во секц. ботан. Моск. о-ва испыт. природы и каф. морф. и сист. высш. раст. МГУ, 1999. — С. 149—151.
10. Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae* // Акт. пробл. палинол. на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. — М.: ИГиРГИ, 1999. — С. 263—264.
11. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л., 1987. — 439 с.
12. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
13. Цвелев Н.Н. О видах рода *Linaria* Mill. (*Scrophulariaceae*) из родства *Linaria kurdica* Boiss. et Hohen. в Закавказье // Нов. системат. высш. раст. — М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. — **38**. — С. 215—225.
14. Albach D.C., Meudt H.M., Oxelman B. Piecing together the «new» *Plantaginaceae* // Amer. J. Bot. — 2005. — **92**, N 2. — P. 297—315.
15. Elisens W.J. Pollen morphology and systematic relationships among New World species in tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) // Amer. J. Bot. — 1986. — **73**, N 9. — P. 1298—1311.
16. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
17. Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
18. Karim F.M., El-Oqlan A.A. Palynological studies in the family *Scrophulariaceae* from Jordan and Iraq // Pollen et Spores. — 1989. — **31**. — P. 203—214.
19. Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. — London: Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.
20. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
21. Olmstead R.G., Reeves P.A. Evidence for the polyphyly of the *Scrophulariaceae* based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1995. — **82**. — P. 176—193.
22. Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al. Disintegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. — 2001. — **88**, N 2. — P. 348—361.
23. Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B. Further disintegration of the *Scrophulariaceae* // Taxon. — 2005. — **54**. — P. 411—425.
24. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
25. Tank D.C., Beardsley P.M., Kelchner S.A., Olmstead R.G. Review of the systematics of *Scrophulariaceae* s.l. and their current disposition // Austral. Syst. Bot. — 2006. — **19**. — P. 289—307.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 02.02.2009

З.Н. Цымбалюк

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

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *LINARIA* MILL. (SCROPHULARIACEAE s. l.) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 14 видов рода *Linaria* флоры Украины, в том числе 12 видов — впервые. У всех видов пыльцевые зерна трибороздно-оровые, с сетчатой скульптурой. Большое сходство пыльцевых зерен разных видов этого рода, а также внутривидовая вариабельность таких признаков, как форма и размеры пыльцы, затрудняют выявление границ видов по особенностям пыльцы. Полученные палиноморфологические данные частично согласуются с системой рода Л.И. Иваниной [2]. Обнаруженная палиноморфологическая однородность рода *Lina-*

ria, вероятно, свидетельствует о естественности этого таксона. Особенности пыльцевых зерен указывают на близкое родство родов *Linaria*, *Antirrhinum*, *Misopates* и *Cymbalaria*.

Ключевые слова: пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Linaria*, Scrophulariaceae, Veronicaceae.

Z.M. Tsybalyuk

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

POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *LINARIA* MILL. (SCROPHULARIACEAE s. l.)
IN THE FLORA OF UKRAINE

Pollen morphology of 14 species of the genus *Linaria* was examined using the light and scanning electron microscopy, including 12 species, for which no previous palynological data existed. All species investigated have similar pollen morphology. Pollen grains of *Linaria* are 3-colporate, prolate, spheroidal and oblate-spheroidal, small to medium-size, with reticulate exine. Similarities in morphological features make pollen characters of limited value in species identification. Palynological data agree in part with the system suggested by Ivanina (1981). Pollen morphology supports the suggestion of a close relationship between the genera *Linaria*, *Antirrhinum*, *Misopates*, and *Cymbalaria*.

Key words: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Linaria*, Scrophulariaceae, Veronicaceae.