

В.Д. САВИЦЬКИЙ, С.М. ЗИМАН

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01001, Україна
pollen@ukr.net

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ І ТЕНДЕНЦІЇ ЕВОЛЮЦІЇ БАГАТОПОРОВОГО ПИЛКУ ДВОДОЛЬНИХ: *RANUNCULACEAE*

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія пилку, багатопоровий пилок, життєві форми, еволюція *Ranunculaceae*

При уточненні еволюційних зв'язків між таксонами різного рангу дедалі частіше враховують особливості будови пилкових зерен (п.з.) [11]. Серед морфологічних ознак пилку провідне місце належить будові апертурного апарату, за якою прийнято визначати основні палінотипи. Найпоширенішим типом пилкових зерен серед дводольних є меридіонально триборозний з численними варіантами будови апертурного апарату, структурних та скульптурних особливостей екзини. Комплекс морфологічних ознак оболонки пилку, як правило, відбиває специфічні особливості таксонів певного рангу. Морфоструктурні особливості триборозного пилку вивчені порівняно повно, а багатопорові п.з. дводольних — значно менше. Дискусійними залишаються питання походження багатопорових пилкових зерен та їхнє поширення у межах окремих таксонів.

Процеси паралельної еволюції пилкових зерен викликали незалежне утворення конвергентно подібних типів багатопорового пилку у родинях дводольних та однодольних [12, 13]. Морфологічна подібність паліноструктур у філогенетично віддалених таксонів не означає наявності ідентичних палінотипів. Електронномікроскопічне дослідження паліноструктур дає можливість визначити діагностично важливі ознаки для ідентифікації та делімітації таксонів.

Серед таксонів покритонасінних з відносно примітивною будовою вегетативних та генеративних органів одним із найбільш дискусійних є порядок *Ranunculales*, склад якого за останньою версією системи Тахтаджяна [6] суттєво редуковано (до нього включено лише родину *Ranunculaceae*). Більшість представників родини з пилковими зернами порового типу належать до родів, основним палінотипом яких є триборозний. Через наявність пилкових зерен декількох типів, у тому числі багатопорових, у межах окремих родів постає питання про походження багатопорового пилку. Для його розв'язання потрібне поглиблене дослідження морфології пилкових зерен поліморфних таксонів.

Матеріал та методи дослідження

Основний матеріал для дослідження одержано з гербаріїв *LE*, *M*, *KW*, *NB*, *SAL*. Досліджувалися матеріали з палінотеки БІНу. Препарати пилку зберігаються у палінотеці Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України.

© В.Д. САВИЦЬКИЙ, С.М. ЗИМАН, 2005

Для вивчення методами світлової мікроскопії матеріали обробляли за ацетолізним методом з нашими модифікаціями [4]. Зразки для дослідження за допомогою скануючого і трансмісійного електронних мікроскопів (СЕМ, ТЕМ) готували переважно з гербарних матеріалів. Для СЕМ пилок, вилучений із пиляків, наносили на металічні столики та змочували етиловим спиртом. Подальшу обробку здійснювали у вакуумному напилювачі, в якому поверхню пилку покривали тонким шаром золота. Зразки вивчали та фотографували на СЕМ (JSM-35-C) за прискорюючої напруги 15 та 20 кВт [4]. У дослідженні за допомогою ТЕМ застосовано стандартну методику з фіксацією матеріалу глутар-альдегідом на фосфорному буфері [3].

Досліджені зразки:

Anemone bucharica Regel. ex Finet. et Gagner., Туркестан, 1884, Регель (M)

A. baissunensis Juz., Бухара, 1884, Регель (M)

A. parviflora Michx., Чукотський пів-в, 1957, Гаврилюк, (LE); Північна Америка, 1858, Бурже (KW)

A. serawschanica Kom., Середня Азія, 1893, Комаров (M)

Caltha howellii (Nutt.) Greene, Каліфорнія, 1983, Молчанов (NB)

Ceratocephala furfurascens Pomel., Алжир, Бочанцев, № 1731 (KW)

Coptis anemonifolia Sieb et Zucc., Москва, ботан. сад ТСХА, 1975, Савицький (M)

Coptis trifolia (L.) Salisb. subsp. *groenlandica* (Oeder) Hulten, Канада, 1981, Williams (KW)

Hepatica transsilvanica Fuss., Румунія, 1969, Попеску (NB)

Thalictrum alpinum L., Норвегія (KW)

Th. aquilegifolium L., Москва, 1975, Савицький (M)

Th. flavum L., Кавказ, препарат № 3428 (LE); Москва, ботан. сад ТСХА, 1975, Савицький (M)

Th. minus L. (Москва, 1975, Савицький (M); Далекий Схід, препарат № 2031 (LE)

Th. sachalinense Lecoueg., Далекий Схід, препарат № 2039 (LE)

Th. columnare Cos., Греція, 1907, Juin (Sal)

Th. dioicum L., Канада (KW)

Th. polygamum L., США, 1981 (NB)

Trollius chinensis Vge., Москва, ботан. сад ТСХА, 1975, Савицький (KW)

Xanthorhiza apifolia L'Herit, Півн. Америка, Фішер (LE).

Результати досліджень та їх обговорення

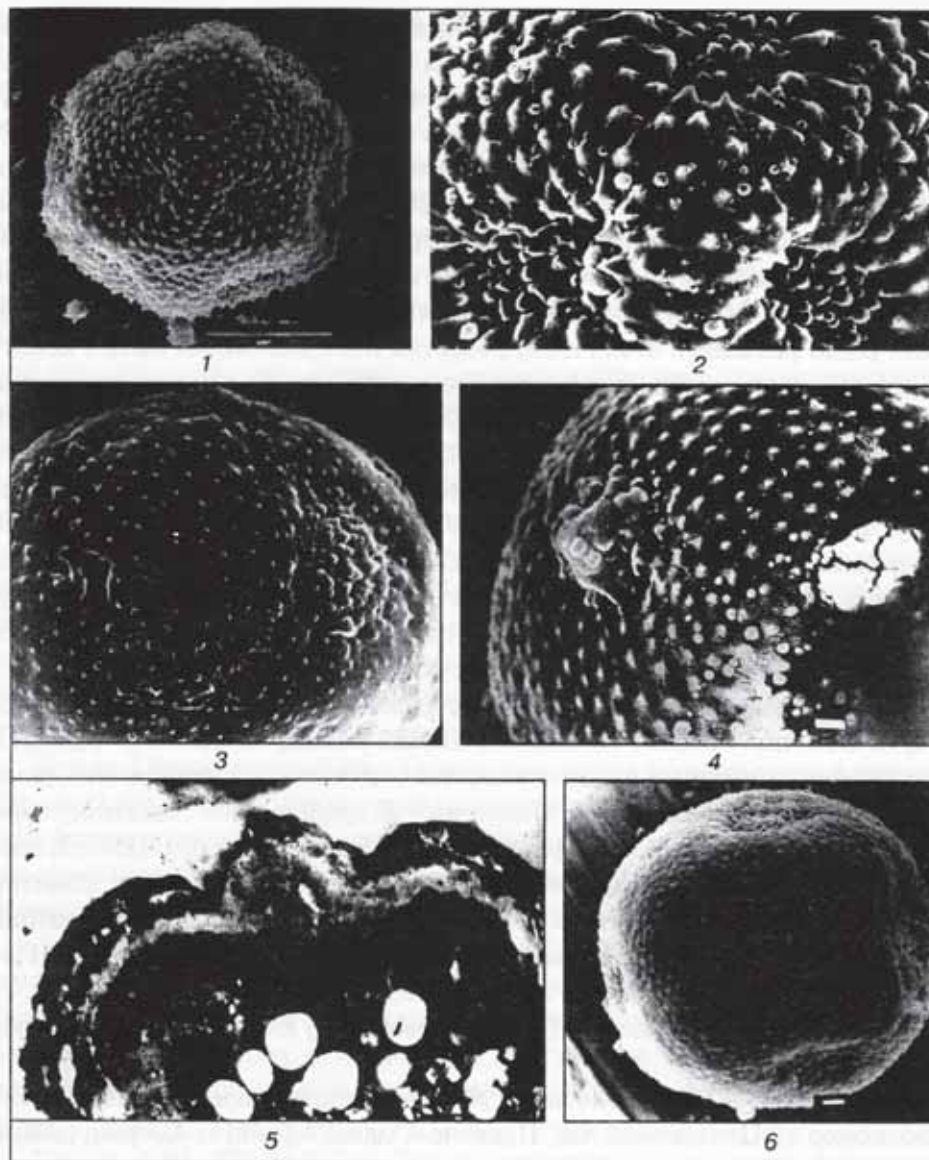
Ми детально проаналізували морфоструктурні особливості більшості представників родини *Ranunculaceae*, особливу увагу приділяли таксонам з багатопоровим типом пилку. Проведено також порівняння основних життєвих форм у таксонів із багатопоровим палінотипом. За ознаками життєвих форм більшість представників родини з багатопоровим палінотипом є трав'янистими полікарпіками з симподіальними напіврозетковими надземними пагонами, короткими висхідними кореневищами й пучкуватою кореневою системою. Близькі життєві форми характерні для таксонів з триборозним палінотипом.

Відомо, що для більшості з 30 видів роду *Caltha* характерний триборозний палінотип. Однак в одного представника флори Північної Америки — *C. howellii* — виявлено сфероїдальні багатопорові п.з. (рисунок, 1, 2). Пори в особин цього виду чіткі, неправильно округлі, 5,5(4,0—7,0) мкм у діаметрі, кількість пор варіює від 8 до 13. Мембрани пор великогранулярні, занурені. Загальна товщина екзени становить 2,5 (2,0—3,0) мкм. Зовнішній край покриву гостропилчастий (СМ). Поверхня покриву горбкувато-колючкувата, висота колючок 0,8—1,0 мкм, відстань між ними 1,0—1,2 мкм. За детальним описом місця збору гербарного зразка представники *C. howellii* тяжіють до ксерофітних умов існування («произрастает на остепненных лугах на высоте 1500 м над уровнем моря» — цит. з етикетки на гербарному аркуші). Літературні дані щодо морфологічних особливостей його пилку невідомі, однак є свідчення [10] про наявність порових пилкових зерен у представників комплексу *C. leptosepala*. В його межах виявлено такі тенденції в еволюції пилкових зерен, як збільшення кількості апертур (від 3 до 12) і трансформація їх форми (від борозни до округлої пори).

Рід *Trollius* включає близько 30 видів [1], поширених у відкритих помірно вологих локалітетах Північної півкулі. В усіх у них виявлено триборозні п.з. [8]. П.з., близькі до порового типу, ми встановили у *T. chinensis* [3] (зразок з колекції ботанічного саду сільгоспакадемії, Москва). Апертури досить великих розмірів, пороподібні, неправильно округлої форми, іноді овальні, краї нечіткі. Кількість пор варіює від 3 до 6. Поверхня мембран вкрита густо розташованими колючкоподібними виростами ектекзинного походження. Від пилку інших видів роду п.з. відрізняються за формою (частіше трапляються сфероїдальні, рідше — широкоеліпсоїдальні) і меншими розмірами (до 23 мкм). Скульптура поверхні пилкових зерен струменяста, що є унікальною ознакою в межах родини і типовою для представників роду *Trollius*. У зразках *T. chinensis* з Кореї п.з. триборозні, як і в 14 інших представників роду [8], тому цей таксон потребує спеціального дослідження.

Рід *Hepatica* Mill. поширений у помірній кліматичній зоні Північної півкулі, в його складі близько п'яти видів, усі рослини приурочені до тінистих помірно вологих місцезростань. Для більшості представників характерні подібні ознаки життєвих форм і триборозний палінотип. У зразках *H. transsilvanica*, зібраних у Румунії на висоті 850 м над р.м., виявлено порові п.з. (рисунок, 3). Пори еліпсоїдальні, розсіяно розміщені на поверхні. П.з. досить великих розмірів, 45(40—50) мкм у діаметрі. Екзина порівняно тонка, 0,9—1,4 мкм. Поверхня покриву згладженобородавчаста, часто з тріщиноподібними утворами, які з'єднують між собою пори. Близькі морфологічні характеристики пилку цього виду є в літературі [9]. Автор відзначає підвищений рівень варіабельності та наявність перехідних форм у будові апертур — від пор до коротких борозен видовженоовальної форми.

Підродину *Coptidoideae* Tam. складають три роди — *Coptis* Salisb., *Xanthorhiza* L'Herit та *Asteropyrum* Drumm et Hutch., для яких характерні порові п.з. Рід *Coptis* поширений у помірній та арктичній кліматичних зонах Євразії.



Пилкові зерна багатопорового типу родини *Ranunculaceae*. 1, 2 — *Caltha howellii*: 1 — загальний вигляд пилкового зерна, збільшення $\times 3000$ (СЕМ), 2 — фрагмент мезопоріюму ($\times 8600$); 3 — *Hepatica transsilvanica*: порова апертура ($\times 7800$); 4, 5 — *Coptis anemonifolia*: 4 — фрагмент пилкового зерна з порою ($\times 7800$), 5 — ультраструктура екзини та мембрани апертури ($\times 6000$); 6 — *Thalictrum dioicum*: загальний вигляд типового багатопорового пилкового зерна $\times 4800$. Зображення 1 — 4, 6 одержані за допомогою скануючого електронного мікроскопа (СЕМ), 5 — трансмісійного електронного мікроскопу (ТЕМ)

Polyporate pollen type of *Ranunculaceae*. 1, 2 — *Caltha howellii*: 1 — a general view of a pollen grain, magnification — $\times 3000$ (СЕМ), 2 — a fragment of mesoporiium ($\times 8600$); 3 — *Hepatica transsilvanica*: porate aperture ($\times 7800$); 4, 5 — *Coptis anemonifolia*: 4 — a fragment of a pollen grain with aperture, ($\times 7800$), 5 — ultra structure exine and membrane of the aperture, 6 — *Thalictrum dioicum*: a general view typical polyporate pollen grain (4800). Images 1—4, 6 are received with the help of scanning electronic microscope (СЕМ), 5 — transmissian microscope (ТЕМ)

Налічує 15 видів, що належать до типових для родини трав'янистих полікарпиків з напіврозетковими симподіальними наземними пагонами та пучкуватою кореневою системою. Для всіх представників роду характерні п.з. багатопорового типу. Вивчені нами види мають такі кількісні ознаки пилку: в усіх досліджених зразках *C. anemonefolia* виявлені багатопорові п.з. (переважно 12 пор), сфероїдальні, діаметром 22 (20—26) мкм; пори округлі, опуклі або занурені (рисунок, 4, 5), діаметром 4 мкм, краї занурені, мембрана тонка, горбчувата, бородавчаста; екзина товста, масивна — 2,0—2,5 мкм, покрив товстий, рівний, неперфорований; стовпчиковий шар становлять короткі, товсті, рідко розміщені стовпчики; поверхня п.з. дрібногорбчувата з короткими ширококонічними колючкоподібними скульптурними виростами; п.з. *C. trifolia* (L.) Salisb. subsp. *groenlandica* (Oeder) Hulten 7—10-порові, сфероїдальні, 19(15—22) мкм у діаметрі, пори округлі, 3,5 мкм у діаметрі; екзина нерівномірно потовщена, завтовшки 1,4(0,9—1,8) мкм. Наші дані узгоджуються з літературними [6, 7, 10]. У літературі є відомості майже щодо всіх представників роду. П.з. представників роду *Coptis* багатопорові, різняться за розмірами скульптурних елементів та ступенем перфорованості покриву. В межах *C. trifolia* описано чотири підтипи пилкових зерен [5], що свідчить про його складну внутрішньовидову структуру.

Рід *Xanthorhiza* монотипний, ендемік Атлантично-Північно-Американської флористичної області. Рослини поширені у лісах, належать до рідкісної у межах родини життєвої форми прямостоячого кущика з напіврозетковими симподіальними надземними пагонами. *X. apiifolia* має багатопоровий паліотип (частіше 7 пор), п.з. сфероїдальні, в обрисах округлі, 17(15—19) мкм у діаметрі. Пори слабо диференційовані, округлі, 3,5—4,2 мкм у діаметрі, мембрани пор дрібнобородавчасті. Екзина 0,8—1,0 мкм, покрив тонкий, рівний, стовпчиковий шар тонкий, стовпчики в оптичному перерізі непомітні. Поверхня п.з. дрібноколючкувата, колючки розміщені рівномірно, негусто.

Серед 150 видів роду *Anemone* [1] п.з. порового типу виявлено у представників 6 із 15 секцій.

Секція *Anemone* включає 16 видів, диз'юнктивно поширених у Європі (Середземномор'я), Центральній Азії, Північно-Східній Африці та Америці (обидві півкулі). Усі види мають близькі ознаки життєвих форм, а саме є трав'янистими полікарпиками з напіврозетковими симподіальними надземними пагонами, бульбоподібно потовщеними підземними пагонами й пучкуватою кореневою системою, близькими екологічними особливостями (рослини досить сухих відкритих місцезростань). Середземноморська *A. coronaria* L. та усі центральноазіатські види (*A. biflora* DC., *A. bucharica* (Regel) Finet & Gagnep., *A. baissunensis* Juz., *A. serawschanica* Kom., *A. tschernjaewii* Regel) характеризуються багатопоровими пилковими зернами.

В *A. bucharica* п.з. сфероїдальні, в обрисі хвилясто-округлі, середніх розмірів (діаметр 33(29—37) мкм). Пори часто занурені, округлі, діаметр пор близько 4 мкм, краї пор нерівні, мембрана густоколючкувата, горбчувата. Екзина звивиста, тов-

ста, 2,0—2,5 мкм. Секзина товща за некзину, покрив хвилясто-зубчастий. Стовпчиковий шар тонкий, стовпчики та інші шари екзини не розрізняються. Поверхня екзини нерівна, колючкувата. Ультраструктура покриву зморшкувата, перфорована.

П.з. *A. baissunensis* відрізняються від таких попереднього виду за рядом суттєвих ознак: більшими розмірами, характером екзини і пор, формою колючок. В обрисах п.з. округлозубчасті, 37(34—40) мкм у діаметрі. Пори округлі, занурені, 5 мкм у діаметрі, мембрани пор колючкуваті, випуклі. Екзина нерівномірно потовщена, 2,0—2,5 мкм, у межах апертур секзина потоншена, на мезопоріумах секзина за товщиною дорівнює некзині; зовнішній край покриву зубчастий, некзина з нерівним внутрішнім краєм; стовпчиковий шар утворений дуже щільно розміщеними стовпчиками, окремі стовпчики в оптичному перерізі не розрізняються. Поверхня екзини нерівна, колючкувата, колючки вузькоконічні, гострі, заввишки 1,0—1,2 мкм. Ранг самостійного виду для *A. baissunensis* палінологічно підтверджується.

П.з. *A. serawschanica* сфероїдальні, багатопорові, зморшкуваті, в обрисах округлі, неправильноокруглі, 26(21—30) мкм у діаметрі. Пори занурені, овальні, діаметром близько 4 мкм, краї пор нечіткі, мембрани бородавчасті. Екзина 1,5—2,0 мкм, рівномірно потовщена, покривний і підстилаючий шари товсті, стовпчики тонкі, нечасті. Поверхня пилкових зерен згладженоколючкувата, часто покрита зморшками, складками.

Секція *Kilimanscharica* (Ulbr.) Тамуга складається з одного виду, *A. thomsonii* Oliv., який являє собою трав'янистий полікарпик з напіврозетковими симподіальними надземними пагонами, короткими, дещо потовщеними, косими чи вертикальними кореневищами й пучкуватою кореневою системою. Ендемік Східної Африки (схили г. Кіліманджаро, відкриті досить посушливі місцезростання).

Anemone capensis L. з монотипної секції *Pulsatilloides* DC. належить до унікальної в межах роду *Anemone* життєвої форми — це напівкущик з безрозетковими симподіальними надземними пагонами, що дерев'яніють на довжині 5—10 см, та з рідкісною у межах роду стрижневою кореневою системою. Ендемік півдня Південної Африки, зростає на відкритих посушливих схилах.

Секція *Alchimillifolia* (Ulbr.) Тамуга складається з двох ендемічних видів Південної Африки, *A. alchimillifolia* E. Meyer та *A. fanninii* Harv., які характеризуються близькими ознаками життєвих форм. Зокрема, це трав'янисті полікарпики з напіврозетковими симподіальними надземними пагонами, короткими вертикальними кореневищами й пучкуватою кореневою системою, що зростають у відкритих середньогірських локалітетах.

Секція *Begoniifolia* (Ulbr.) Тамуга налічує три види, поширені у тінистих місцезростаннях Південно-Східної Азії. П.з. досліджені тільки у *A. begoniifolia* Ulbr., — трав'янистого полікарпіка з напіврозетковими моноподіальними надземними пагонами, короткими висхідними кореневищами й пучкуватою кореневою системою.

Секція *Hepaticifolia* (Ulbr.) Tamura включає один вид, *A. hepaticifolia* Ulbr., що зростає у тінистих локалітетах на півдні Південної Америки (Чілі). Це трав'янистий полікарпик з напіврозетковими симподіальними надземними пагонами, короткими висхідними кореневищами й пучкуватою кореневою системою.

В інших секціях, зокрема *Eriocapitella* (Nakai) Tamura, *Eriocephalus* Hooker & Thomson, *Parviflora* (Ulbr.) Ziman, *Himalayicae* (Ulbr.) Juz., *Anemonanthea* DC., *Rosulantes* Ziman & Kadota, *Tuberosa* Ulbr., *Stolonifera* (Ulbr.) Juz., *Keiskea* Tamura, *Rivularidium* Jancz., *Crassifolia* Ulbr., *Rigida* Ulbr., *Anemonodium* Spach, *Imbricata* Starod., *Omalocarpus* DC., порові п.з. поки що не виявлено.

Дуже цікавим у палінологічному відношенні виявився рід *Ceratocephala* Moench [2, 3]. Включає декілька видів однорічників з напіврозетковими надземними пагонами й пучкуватою кореневою системою. Один вид, *C. furfurascens* Pomel., характеризується багатопоровими пилковими зернами. У зразках *C. furfurascens*, зібраних у напівпустельних ценозах Алжиру, іноді трапляються зморшкуваті п.з. середніх розмірів — 29(28—30) мкм у діаметрі. Пори згладжені, неправильноокруглі, випуклі або занурені. Мембрана переважно бородавчата. Екзина нерівномірно потовщена, 1,0—1,6 мкм. Покрив майже рівний, 0,4 мкм. Стовпчиковий шар тонкий. Секзина тонша за нектину. Поверхня покриву дрібнобородавчата, бородавки різних розмірів.

Рід *Pulsatilla* Mill. включає близько 50 видів, диз'юнктивно поширених у відкритих помірно сухих місцезростаннях, з дуже близькими ознаками життєвої форми. Зокрема, це трав'янисті полікарпіки з напіврозетковими моноподіальними надземними пагонами. В усіх видів наявна стрижнева коренева система та, відповідно, підземні пагони — гілки каудексу. За даними Нуун [7], шість видів роду з секцій *Preonanthus* Ehrh. та *Preonanthopsis* Zamels мають п.з. порового типу. До цих секцій, за літературними даними, належать *P. alba* Reichb., *P. alpina* Delarb., *P. aurea* (Somm. & Lev.) Juz., *P. occidentalis* (Wats.) Freyn, *P. nipponica* (Takea) Ohwi, *P. taraoi* (Makino) Takeda.

Рід *Clematis* L. налічує майже 300 видів, серед яких є як кущі й напівкущі, так і трав'янисті полікарпіки, прямостоячі рослини та ліани. В усіх видів симподіальне поновлення надземних пагонів, у ґрунті — короткі чи довгі кореневища й мичкувата коренева система, тобто практично усі види — з безрозетковою структурою надземних пагонів та супротивним листкорозташуванням. Порові п.з. виявлено у *C. jackmanni* Van Houtte і *C. papuasica* Merr. & Perry. із секції *Clematis*, що входять до складу тропічних флор Південно-Східної Азії та являють собою ліанні кущі з вічнозеленими листками. Для пилкових зерен характерні тонкий стовпчиковий і досить розвинений підстилаючий шари.

До підродини *Thalictroideae* Langlet належить значний за обсягом рід *Thalictrum* L. (150 видів), поширений циркумполярно у помірній зоні Північної півкулі, а також у тропічній Америці та Африці. Для нього характерні багатопорові п.з. Ми вивчили морфологію пилкових зерен ряду представників роду і маємо відзначити високий рівень стабільності ознак

апертурного апарату. Наводимо кілька характеристик пилку його представників, що зростають у різних точках ареалу, належать до кількох секцій і характеризуються різним ступенем плоідності:

— *Th. aquilegifolium* L. — п.з. багатопорові, сфероїдальні, в обрисі округлі, 17(16—19) мкм у діаметрі. Пори округлі, мембрани здебільшого опуклі, колючкуваті. Екзина 1,0—1,3 мкм. Покрив товстий, мілкозубчастий. Стовпчиковий шар дуже тонкий, стовпчики в оптичному перерізі непомітні. Секзина рівна некзині або товстіша за неї. Поверхня п.з. дрібноколючкувата, колючки розташовані негусто.

— *Th. sachalinense* (секція *Physocarpum* DC.) Lecouer — п.з. багатопорові, сфероїдальні, в обрисі округлі, 21(16—24) мкм. Пори лейкоподібнопоглиблені, їх зовнішній діаметр становить 3—4 мкм. Краї пор нечіткі. Мембрани пор мають таку ж скульптуру, як і поверхня п.з. попереднього виду. Екзина 1,0—1,5 мкм, рівномірно потовщена. Покрив рівний, стовпчики тонкі, поодинокі. Секзина товстіша за некзину. Поверхня п.з. дрібнокрапчаста. Елементи скульптури розташовані рівномірно по поверхні, густо, в обрисах непомітні.

— *Th. minus* L. — п.з. багатопорові, сфероїдальні, в обрисах округлі, 22(17—28) мкм. Пори округлі, неправильно округлі, контури пор часто нечіткі, нерівні, 3—4 мкм у діаметрі. Екзина 1,0—1,2 мкм, рівномірно потовщена, рівна. Покрив товстий. Стовпчиковий шар тонкий, стовпчики поодинокі, в оптичному перерізі часто непомітні. Поверхня п.з. згладжена, дрібноколючкувата.

— *Th. flavum* L. — п.з. багатопорові, сфероїдальні, в обрисах округлі, 23(16—30) мкм у діаметрі. Мембрана випукла, дрібноколючкувата, тонка, краї пор чіткі. Екзина 1,2—1,5 мкм. Секзина значно товстіша за некзину. Покрив товстий. Стівпчиковий шар дуже тонкий, стовпчики в оптичному перерізі непомітні. Поверхня п.з. згладжена, дрібноколючкувата, колючки розташовані рідко. Мембрана густо вкрита дрібними колючками.

Паліноморфологічну монотипність роду *Thalictrum* підтверджують дані скануючої електронної мікроскопії, одержані нами для інших видів. Серед них — *Th. alpinum* L., що має найбільші п.з. та щільно розташовані скульптурні елементи покриву. *Th. columnare* Cos., *Th. dioicum* L. (рисунок, б), *Th. polygamum* L. є стабільними за ознаками будови та характером розміщення пор.

Рід *Ranunculus* L. налічує близько 500 видів, широко розповсюджених у всіх флористичних областях земної кулі. Переважають види з триборозними пилковими зернами, але виявлено також рослини з пилком інших типів, зокрема з поровими зернами. У попередньому дослідженні [3] ми наводили два види з секції *Pterocarpa* Ovcz., котрі, як і більшість видів роду, є трав'янистими полікарпіками з напіврозетковими симподіальними надземними пагонами, короткими висхідними кореневищами й пучкуватою кореневою системою.

Апертури порового типу відомі для *R. arvensis* L. Пори іноді недорозвинені, являють собою потоншену ділянку оболонки, тому п.з. цього виду можна

трактувати як безапертурні. У результаті додаткових досліджень нам вдалося виявити багатопорові п.з. в інших видів роду, а саме *R. afganicus* Aitch. et Hemsl., *R. asiaticus* L., *R. chinensis* DC., *R. fascicularis* Muhl., *R. gusmanii* Humboldt et Caldas, *R. hispidus* Michx., *R. semiverticillatus* Philip.

Таким чином, більшість родів *Ranunculaceae* (близько 50) мають широко розповсюджений у межах класу *Magnoliopsida* (*Dicotyledones*) триборозний палінотип. У представників дев'яти родів *Ranunculaceae* (*Anemone*, *Caltha*, *Ceratocephala*, *Clematis*, *Coptis*, *Hepatica*, *Ranunculus*, *Thalictrum*, *Trollius*) виявлено п.з. з поровими або пороподібними апертурами. Монотипними у паліноморфологічному відношенні виявилися *Coptis* та *Thalictrum*. В останніх 7 родів яскраво виражена політипність за будовою апертурного апарату. Більшість представників *Anemone*, *Caltha*, *Ceratocephala*, *Clematis*, *Ranunculus*, *Trollius* мають триборозний палінотип. Багатопоровий палінотип виявлено у таксонів, описаних вище.

За нашими даними, кількість таксонів видового рангу з пилком порового типу не перевищує 3 % від загального обсягу родини. Це дає підставу для підтвердження гіпотетичних уявлень [3] про еволюцію порового типу пилку в межах родини. Порові п.з. виникли в результаті багатоступеневої еволюції від анцестральних форм із триборозними пилковими зернами.

Аналіз природних екологічних умов, у яких існують види з поровим типом пилку, виявив досить цікаві факти, що можуть сприяти уточненню тенденції еволюції багатопорового типу пилку. Для роду *Caltha*, зокрема, характерне тяжіння до гігрофітних умов існування. Зразки *Caltha howellii* зібрані у природних ксерофітних умовах на висоті 1500 м над р.м., що виходить за межі екологічних характеристик, типових для роду. Подібні тенденції до переходу деяких видів у більш засушливі умови існування виявлено в інших родів (*Anemone*, *Ceratocephala*, *Clematis*, *Ranunculus*), що супроводжується змінами будови пилкових зерен. На нашу думку, адаптація до ксерофітних умов — основний фактор, що сприяв формуванню у процесі еволюції багатопорових пилкових зерен представників родини *Ranunculaceae*.

1. Зман С.Н. Морфология, филогения и классификация семейства лютиковых. — Киев: Наук. думка, 1985. — 248 с.
2. Клоков М.В. Род рогоглавник в аспекте общей биологической дифференциации // Нов. сист. высш. и низш. раст. — Киев, 1978. — С. 7—73.
3. Савицкий В.Д. Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства лютиковых. — Киев: Наук. думка, 1982. — 123 с.
4. Савицкий В.Д. К методике исследования пыльцы под сканирующим микроскопом // В сб. «VI конференция молодых ученых—ботаников». — Киев: Наук. думка, 1979. — С. 47—48.
5. Храмова Е.Л. Морфология пыльцевых зерен рода *Coptis* (*Ranunculaceae*) // Ботан. журн. — 1985. — 70, № 11. — С. 1495—1499.

6. Храмова Е.Л. Морфология пыльцевых зерен *Coptis trifolia* (*Ranunculaceae*) // Ботан. журн. — 1986. — 71, № 6. — С. 765—768.
7. Huynh Kim-Lang. Le pollen du genre *Anemone* et du genre *Hepatica* (*Ranunculaceae*) et leur taxonomie // Pollen et Spores. — 1970. — 12, № 3. — P. 329—364.
8. Lee S. Palynological evidence for the relationships between *Megaleranthis saniculifolia* and *Trollius* species // Pollen et Spores. — 1989. — 31, № 3—4. — P. 173—185.
9. Mitroiu N. Etudes Morphopolliniques et des aspects embryologiques sur les «Polycarpicae» et Helobiae, avec des considerations phylogenetiques. — Bucuresti: Lucr. Grad. Bot. — 1970. — P. 3—243.
10. Smit P.G. Taxonomical and ecological studies in *Caltha palustris* L. (Preliminary report). — 1967. — 70. — P. 500—510.
11. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia University Press, 1997. — 663 p.
12. Walker J.W. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms // Amer. Journ. Bot. — 1974. — 61, № 11. — P. 1112—1137.
13. Zavada M.S. Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures // Bot. Rev. — 1983. — 49, № 4. — P. 331—379.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 06.2004

В.Д. Савицький, С.Н. Зіман

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

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ТЕНДЕНЦИИ ЭВОЛЮЦИИ МНОГОПОРОВОЙ ПЫЛЬЦЫ ДВУДОЛЬНЫХ: *RANUNCULACEAE*

Представлены результаты изучения пыльцевых зерен порового типа у представителей двудольных. В пределах семейства *Ranunculaceae* s.l. многопоровые пыльцевые зерна обнаружены у представителей 26 видов из 9 родов. На основании данных световой, сканирующей и трансмиссионной микроскопии составлены подробные морфологические характеристики палиноструктур. Анализ результатов исследования позволяет сделать вывод о преобладании адаптивных тенденций в формировании многопоровых пыльцевых зерен.

V.D. Savitsky, S.M. Zisman

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

MORPHOLOGICAL PECULIARITIES AND TRENDS OF EVOLUTION OF POLLEN GRAINS OF PANTOPORATE TYPE WITHIN DICOTYLEDONS: *RANUNCULACEAE*

The results of study of pollen grain pantoporate type within representatives of the Dicotyledonous (family *Ranunculaceae* s. l.) Plants are submitted. Within the the pantoporate pollen grains are presented in 26 species of 9 genera. On the basis light, scanning and transmission microscopy the detailed morphological characteristics are evaluated. The analysis of results of our research allows is a base of the conclusion about adaptive tendencies in the development pantoporate pollen grains.