

З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН,  
Л.Г. БЕЗУСЬКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна  
*palyndology@ukr.net*

## ПОРІВНЯЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ВИДІВ *PINGUICULA* L. ТА *UTRICULARIA* L. ФЛОРИ УКРАЇНИ

---

*Ключові слова:* пилко, палиноморфологія, скульптура, СМ та СЕМ дослідження, спорово-пилковий аналіз, *Pinguicula*, *Utricularia*, *Lentibulariaceae*

Родина *Lentibulariaceae* Rich. налічує 5 родів і близько 300 видів, поширених у багатьох флористичних областях обох півкуль — від тропічних до арктичних зон, за винятком деяких пустель і високогір'їв [14, 16]. В Україні вона представлена родами *Pinguicula* L. та *Utricularia* L., більшість видів яких є рідкісними [10, 29]. Усі види роду *Pinguicula*, що трапляються в Україні, занесені до «Червоної книги України» і підлягають охороні. Представники *Utricularia*, зокрема *U. minor* L. та *U. intermedia* Haune, очевидно, увійдуть до третього видання «Червоної книги України» [2].

З філогенетичного погляду *Lentibulariaceae* є особливо цікавою для крашого розуміння еволюції структурних та фізіологічних рис, пов'язаних з виникненням «комахоїдності» (не зовсім вдалий термін порівняно з англійським «*carpivory*», адже її представники живляться не лише комахами, а й різними іншими дрібними безхребетними, зокрема водними) [30], а також еволюційних особливостей змін життєвих форм, оскільки у родині представлені наземні, водні та епіфітні рослини. Унікальною, цікавою і не зовсім зрозумілою рисою виявилися надзвичайно малі розміри геномів (C-value) деяких представників *Lentibulariaceae*, а саме у межах клади *Genlisea-Utricularia*. На даний момент вони є найменшими з відомих для покритонасінних (у тому числі менші за геном *Arabidopsis thaliana*), а хромосоми окремих видів за кількістю нуклеотидів менші, ніж бактеріальні [23]. Усі ці унікальні особливості стимулюють інтерес дослідників до *Lentibulariaceae*. Завдяки новітнім молекулярно-філогенетичним дослідженням в основних рисах з'ясовано як загальну філогенетичну картину у межах родини та її зв'язки з іншими родинами, так і детальнішу філогенію родів *Pinguicula* та *Utricularia* [18, 19, 26, 31]. Отже, створилися передумови для філогенетичної інтерпретації морфологічних ознак пилку представників цих груп.

Короткі відомості про морфологію пилкових зерен окремих представників роду *Utricularia* є у працях деяких авторів [9, 21, 28]. Детальніше пилкові зер-

на цього роду досліджував К.-Л. Huynh [25]. За будовою апертур автор виділив п'ять груп пилку. G. Thanikaimoni вивчав пилкові зерна роду *Utricularia* флори Індії. Досліджені пилкові зерна він розподілив на три морфогрупи [32]. Морфологію пилку окремих представників родів *Utricularia* та *Pinguicula* досліджувала Л.А. Альошина [1]. В усіх цих публікаціях наводяться результати вивчення пилкових зерен під світловим мікроскопом і подаються їх рисунки або окремі мікрофотографії.

Морфологію та ультраструктуру екзини пилкових зерен роду *Utricularia* за допомогою світлового, сканувального і трансмісійного електронних мікроскопів досліджували D. Lobreau-Callen, J. Jérémie і M. Suarez-Cervera [27]. За будовою апертур вони виокремили дев'ять типів пилку, а за структурою екзини — шість. Короткий опис пилку *Pinguicula ehlerse* під сканувальним електронним мікроскопом містить праця Н. Halbritter [24]. Аналіз паліноморфологічних публікацій засвідчує, що в літературі відсутні характеристики та мікрофотографії пилкових зерен *Pinguicula alpinea* L. і *P. vulgaris* L.

Нашою метою було дослідження морфологічних особливостей пилкових зерен представників родів *Utricularia* та *Pinguicula* флори України за допомогою світлового і сканувального електронного мікроскопів, порівняльно-паліноморфологічний аналіз цих родів, з'ясування таксономічної значущості морфологічних ознак пилку і можливостей їх використання для цілей спорово-пилкового аналізу, а також узагальнення відомостей про наявність та кількісний вміст пилку *Utricularia* у складі спорово-пилкових спектрів відкладів голоцену України.

## Матеріал і методи досліджень

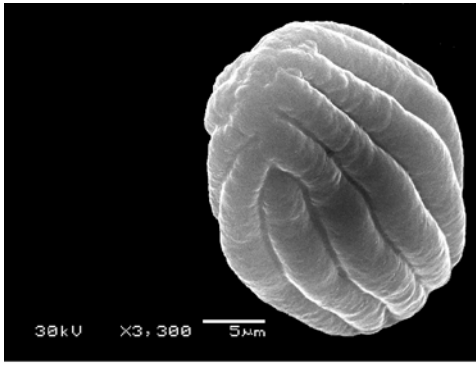
Зразки пилку відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КИ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом G. Erdtman [20]. Мікрофотографії пилкових зерен виконані цифровим фотоапаратом Sony Cyber-shot DSC-W5 з об'єктивом Carl Zeiss Vario-Tessar зі змінною фокусною відстанню 2.8—5.2/7.9—23.7 (збільшення мікроскопа —  $\times 1000$ ). Для дослідження пилку під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060LA) матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Для опису пилку використано загальноприйняту термінологію [11, 15].

## Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо детальні морфологічні характеристики пилкових зерен представників *Utricularia* та *Pinguicula*.

### *U. australis* R. Br. (рис. 1, 1—3, рис. 4, 14—16)

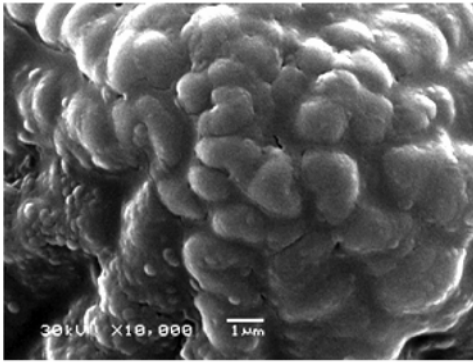
СМ. Пилкові зерна 12—15-борозно-зливоорові, сплющено-сфероїдальні, в обрисі з полюса 12—15-лопатеві, з екватора — широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. Полярна вісь — 29,3—42,6 мкм, екваторіальний діаметр —



1



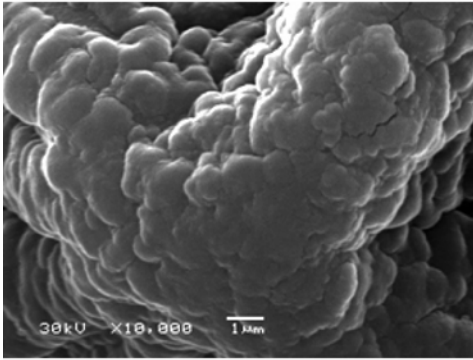
2



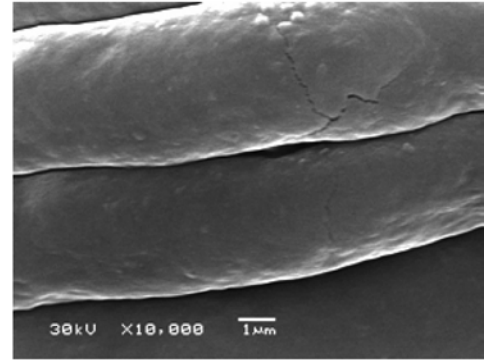
3



4



5



6

Рис. 1. Пилкові зерна *Utricularia* (СЕМ): 1–3 – *U. australis* (1 – вигляд з екватора; 2 – вигляд з полюса; 3 – скульптура поверхні апокольпумів); 4–6 – *U. minor* (4 – вигляд з екватора; 5 – скульптура поверхні апокольпумів; 6 – скульптура поверхні мезокольпумів)

Fig. 1. Pollen grains of *Utricularia* (SEM): 1–3 – *U. australis* (1 – equatorial view; 2 – polar view; 3 – sculpture of the apocolpium surface); 4–6 – *U. minor* (4 – equatorial view; 5 – sculpture of the apocolpium surface; 6 – sculpture of the mesocolpium surface)

30,6–42,6 мкм. Борозни завширшки 1,1–2,0 мкм, довгі, з рівними краями, борозна мембрана згладжена. Ори слабопомітні, дещо екваторіально-втягнуті, округло-прямокутні, утворюють на екваторі оровий пояс. Ширина ме-

зокольпіумів — 3,9—6,6 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах — 2,4—2,7 мкм. Екзина 1,1—1,3 мкм завтовшки. Стовпчики і текстура слабопомітні. Ендекзина дуже тонка.

**СЕМ.** Скульптура зглажена. Покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну і тягнуться паралельно екватору. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що часто зливаються основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата, інколи трапляються пилкові зерна з нечіткими складками і скульптура апокольпіумів майже зглажена.

**Досліджений зразок:** Івано-Франківська обл., Косівський р-н, м. Косів, солоне озеро «Банське»; 20 липня 2006. І.М. Данилик, Т.Д. Соломаха (КИ).

**Екотоп:** у стоячих і повільно плинних водах [16].

*U. minor* L. (рис. 1, 4—6; рис. 4, 9—13)

**СМ.** Пилкові зерна 11, 13—14-борозно-зливоорові, сплющено-сфероїдальні або еліпсоїдальні, в обрисі з полюса 11, 13—14-лопатеві, з екватора — широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. Полярна вісь — 22,6—35,9 мкм, екваторіальний діаметр — 25,2—30,6 мкм. Борозни завширшки 0,7—1,3 мкм, довгі, з більш-менш рівними краями, інколи на апокольпіумах зливаються своїми кінцями, борозна мембрана зглажена. Ори слабопомітні, дещо екваторіально-витагнуті, утворюють на екваторі оровий пояс. Ширина мезокольпіумів — 3,9—5,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах — 1,9—2,7 мкм. На апокольпіумах деяких пилкових зерен помітні нечіткі горбочки. Екзина 0,6—1,3 мкм завтовшки. Текстура слабопомітна, внутрішньокрапчаста. Ендекзина дуже тонка. Стовпчики непомітні.

**СЕМ.** Скульптура зглажена. У третього зразка покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну і тягнуться паралельно екватору. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що часто зливаються основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата. У двох інших зразків складки нечіткі і скульптура апокольпіумів майже зглажена.

**Досліджені зразки:** 1. [Черкаська обл.] Черкаська округа, м. Сміла, сосновий ліс, болітце «мисочка» гіпново-сфагнове. 05.08.1923. П. Ключник, Ю. Клепов (КИ). 2. Околиці м. Києва. Рибне озеро. 06.06.1929. П. Оксіюк, К. Зеров (КИ). 3. Полесский заповідник, ур. Йосипово болото, Перганское л-во, Олевський р-н. 24.07.1970. Л. Балашов (КИ). 4. Ровенська обл., Висоцький р-н, в околиці Дубровська, низинне болото Вишенське № 127. 22 липня 1955. І.М. Григора (КИ).

**Екотоп:** у стоячих водах, канавах, на болотах [12].

*U. intermedia* Hayne (рис. 2, 5, 6; рис. 4, 6—8)

**СМ.** Пилкові зерна (14)17, 18(19)-борозно-зливоорові, сплющено-сфероїдальні, в обрисі з полюса (14)17, 18(19)-лопатеві, з екватора — широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. Полярна вісь — 29,3—42,6 мкм, екваторіальний діаметр — 31,9—43,9 мкм. Борозни завширшки 1,0—1,3 мкм, довгі, з нерівними краями, на апокольпіумах зливаються по дві, борозна мембрана

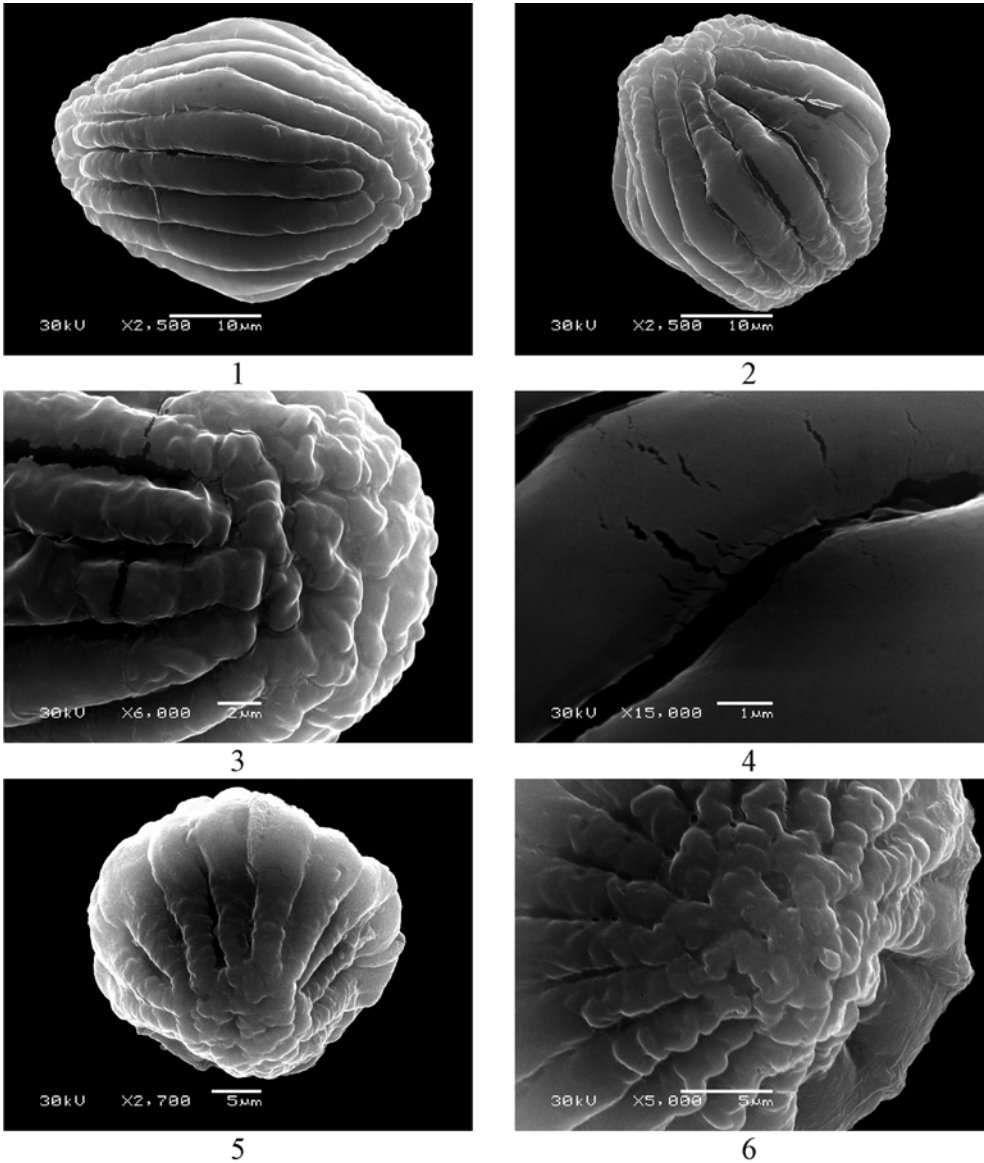


Рис. 2. Пилкові зерна *Utricularia* (СЕМ): 1–4– *U. vulgaris* (1, 2 – вигляд з екватора; 3 – скульптура поверхні апокольпумів; 4 – скульптура поверхні мезокольпумів); 5, 6– *U. intermedia* (5 – вигляд з полюса, 6 – скульптура поверхні апокольпумів)

Fig. 2. Pollen grains of *Utricularia* (SEM): 1–4– *U. vulgaris* (1, 2 – equatorial view; 3 – sculpture of the apocolpium surface; 4 – sculpture of the mesocolpium surface); 5, 6 – *U. intermedia* (5 – polar view; 6 – sculpture of the apocolpium surface)

згладжена. Ори слабопомітні, дещо екваторіально-втягнуті, округло-прямокутні, утворюють на екваторі оровий пояс. Ширина мезокольпумів – 3,9–6,6 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах – 2,4–2,7 мкм. Екзина 0,6–1,3 мкм завтовшки. Текстура слабопомітна, внутрішньокрапчаста. Ендекзина дуже тонка. Стовпчики непомітні.

**СЕМ.** Скульптура згладжена. Покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну і тягнуться паралельно екватору. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що часто зливаються своїми основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата.

**Досліджений зразок:** Полтавська обл., Золотоношський [Золотоноський] р-н, с. Вільхи. Притрасове [Притерасове?] болото. 03.08.1932. С. Полон (КИ).

**Екотоп:** на торф'яних болотах [12].

*U. vulgaris* L. (рис. 2, 1—4; рис. 4, 1—5)

**СМ.** Пилкові зерна (14)15(16)-борозно-зливоорові, сплющено-сфероїдальні, в обрисі з полюса (14)15(16)-лопатеві, з екватора — широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. Полярна вісь — 27,9—37,2 мкм, екваторіальний діаметр — 34,6—38,6 мкм. Борозни завширшки 0,6—1,3 мкм, довгі, з нерівними краями, на апокольпіумах зливаються по дві, борозна мембрана згладжена. Ори слабопомітні, дещо екваторіально-витагнуті, округло-прямокутні, утворюють на екваторі оровий пояс. Ширина мезокольпіумів — 3,9—5,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах — 2,4—2,7 мкм. Екзина 1,3—1,9 мкм завтовшки. Текстура слабопомітна, внутрішньокрапчаста. Ендекзина дуже тонка. Стовпчики непомітні.

**СЕМ.** Скульптура згладжена. Покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну і тягнуться паралельно екватору. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що часто зливаються основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата.

**Досліджені зразки:** 1. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Білоусовка, Старо-Гутське [Старогутське] л-во. Канава через мезооліготрофне болото. 30.06.1998. С.М. Панченко (КИ). 2. Харьковская обл., г. Чугуев, небольшие зарастающие озерца на правом берегу р. Сев. Донец у автодорожного моста. Массовое цветение. 20.06.1978. Г.А. Черная (КИ).

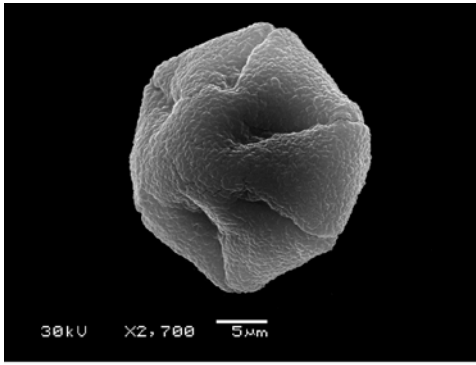
**Екотоп:** у стоячих водах, на болотах [12].

*Pinguicula alpina* L. (рис. 3, 1, 2, 5; рис. 5, 1—6)

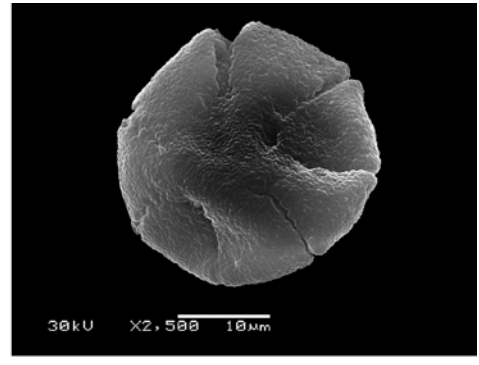
**СМ.** Пилкові зерна 5(6—7)-борозно-орові, майже сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні; в обрисах з полюса 5(6—7)-лопатеві, з екватора — широкоеліптичні. Полярна вісь — 27,9—29,3 мкм, екваторіальний діаметр — 31,9—33,2 мкм. Борозни завширшки 0,7—1,3 мкм, довгі, звужені до кінців, з нерівними краями. Ори слабопомітні, округлі або дещо витагнуті на екваторі. Ширина мезокольпіумів — 9,3—13,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах — 5,3—8,0 мкм. Екзина 0,7—1,3 мкм завтовшки. Стовпчики слабопомітні, короткі, тонкі, розташовані рідко. Текстура внутрішньокрапчаста. Ендекзина тонка, рівномірно потовщена.

**СЕМ.** Скульптура зморшкувато-перфорована.

**Досліджені зразки:** 1. Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Богдан, Богданське л-во, ур. «Примаратик», північний схил, ялиновий ліс, верхня межа біля струмочка. 19.06.1952. В. Комендар. 2. Східні Карпати, Хребет Чорного-



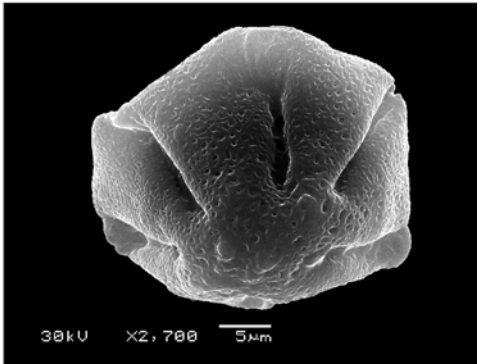
1



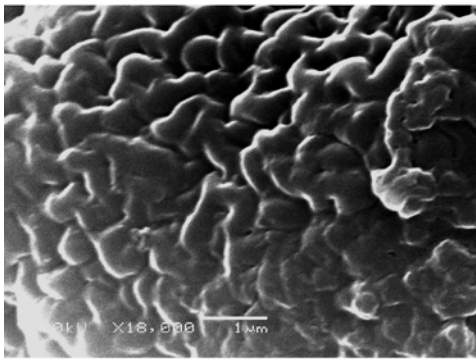
2



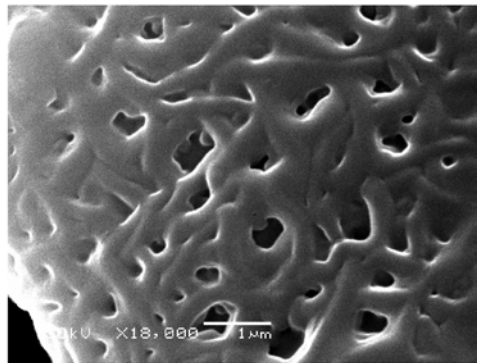
3



4



5



6

Рис. 3. Пилкові зерна *Pinguicula* (СЕМ): 1, 2, 5 — *P. alpina* (1, 2 — вигляд з полюса; 5 — скульптура поверхні мезокольпумів); 3, 4, 6 — *P. vulgaris* (3 — вигляд з екватора, 4 — вигляд з полюса; 6 — скульптура поверхні мезокольпумів)

Fig. 3. Pollen grains of *Pinguicula* (SEM): 1, 2, 5 — *P. alpina* (1, 2 — polar view; 5 — sculpture of the mesocolpium surface); 3, 4, 6 — *P. vulgaris* (3 — equatorial view; 4 — polar view; 6 — sculpture of the mesocolpium surface)

ра, Говерла, субальпійський пояс, біля гірського потоку, вис. 1700 м. 14.06.1952. В. Комендар (КВ).

**Екотоп:** вологі затінені скелі, над гірськими струмками, біля джерел в альпійському та субальпійському поясах [12].

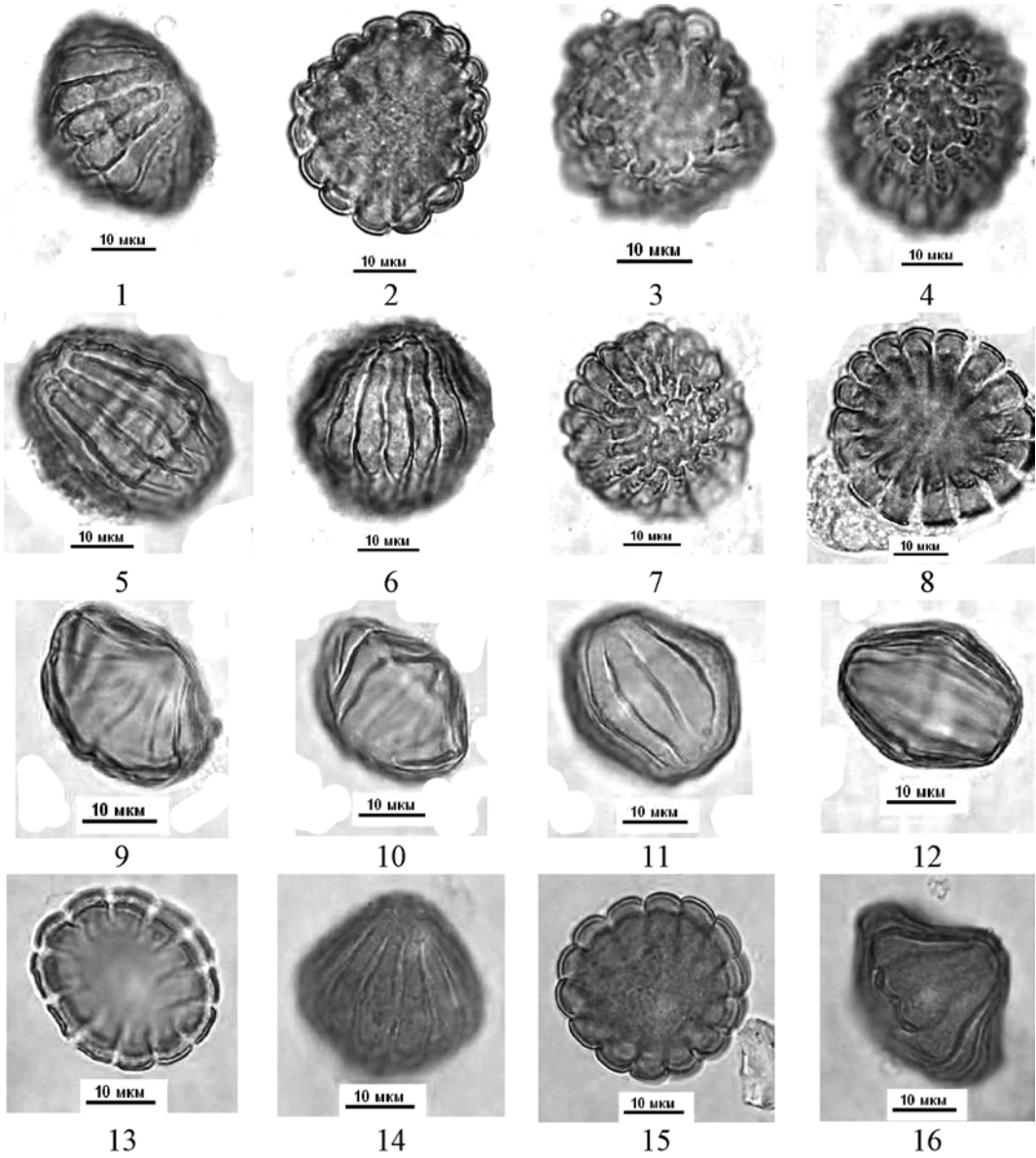


Рис. 4. Пилкові зерна *Utricularia* (СМ): 1–5 — *U. vulgaris*; 6–8 — *U. intermedia*; 9–13 — *U. minor*; 14–16 — *U. australis*

Fig. 4. Pollen grains of *Utricularia* (LM): 1–5 — *U. vulgaris*; 6–8 — *U. intermedia*; 9–13 — *U. minor*; 14–16 — *U. australis*

***P. vulgaris* L.** (рис. 3, 3, 4, 6; рис. 5, 7–12)

СМ. Пилкові зерна 5–6-борозно-орві, майже сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні; в обрисах з полюса 5–6-лопатеві, з екватора — широко-еліптичні. Полярна вісь — 27,9–35,9 мкм, екваторіальний діаметр — 23,9–



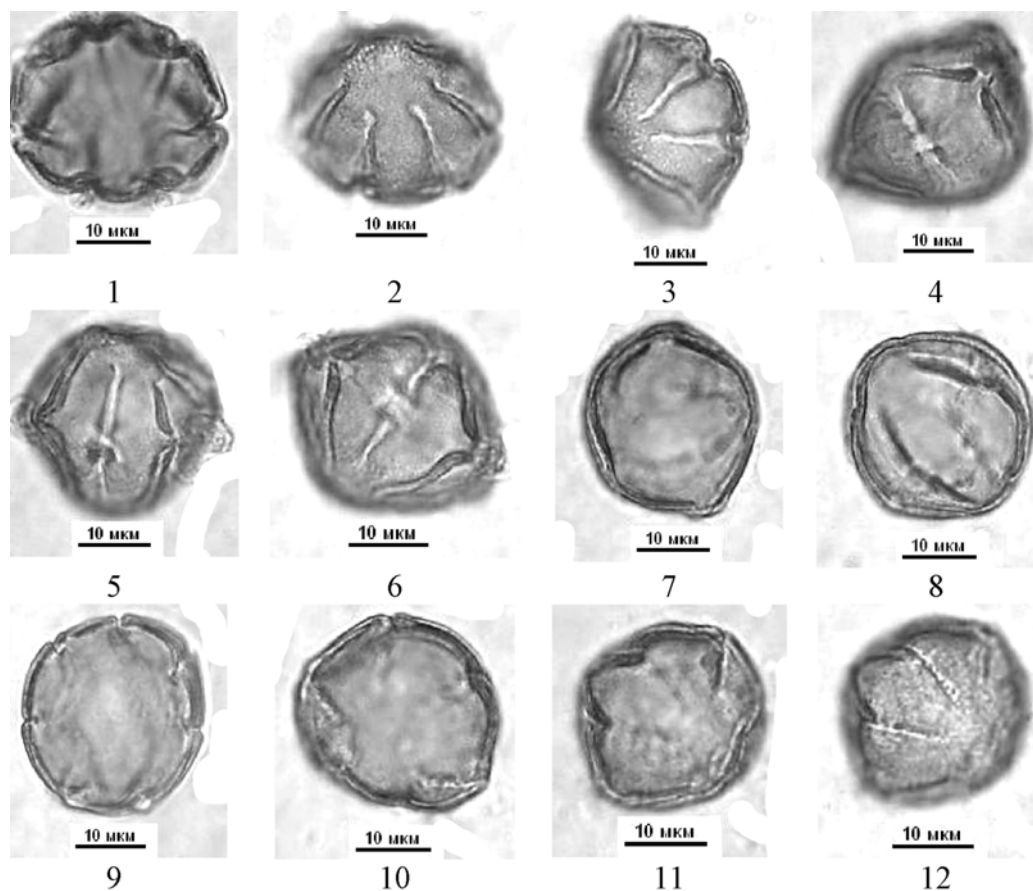


Рис. 5. Пилкові зерна *Pinguicula* (СМ): 1–6 — *P. alpina*; 7–12 — *P. vulgaris*  
 Fig. 5. Pollen grains of *Pinguicula* (LM): 1–6 — *P. alpina*; 7–12 — *P. vulgaris*

33,2 мкм. Борозни завширшки 1,3–2,7 мкм, довгі, звужені до кінців, з більш-менш рівними краями. Ори добре помітні, округлі або витягнуті на екваторі. Ширина мезокольпумів 6,6–9,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 5,3–6,6 мкм. Екзина 0,7–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, короткі, тонкі, з округлими головками, розташовані рідко і рівномірно. Текстура внутрішньосітчаста. Ендекзина тонка, рівномірно потовщена.

**СЕМ.** Скульптура сітчаста з просвітами різної величини.

**Досліджений зразок:** Львовская обл., Бобрский р-н, с. Романов. Травяные болота. 18.06.1959. Бухало (KW).

**Екотоп:** низинні (евтрофні), переважно осоково-гіпнові болота, заболочені луки [12].

Проведений на підставі отриманих даних порівняльно-морфологічний аналіз показав, що роди *Utricularia* та *Pinguicula* чітко різняться за морфологічними особливостями пилкових зерен, а саме за будовою апертур та скульп-

птурою поверхні екзини. За будовою апертур пилкові зерна належать до різних типів: 11—18(19)-борозно-зливоорового в *Utricularia*, 5—6(7)-борозно-орового — у *Pinguicula*. У пилку *Utricularia* ори утворюють екваторіальний пояс, що не спостерігається у пилку *Pinguicula*. Дослідження за допомогою сканувального електронного мікроскопа дали змогу з'ясувати, що в *Utricularia* скульптура поверхні мезокольпіїв пилкових зерен згладжена. У напрямку до полюса покрив утворює складки, які накладаються одна на одну і тягнуться паралельно екватору. На апокольпіїмах складки поступово переходять в окремі округлі горбочки, що часто зливаються основами. Поверхню такого типу апокольпіїв можна назвати складчасто-горбкуватою. У пилкових зерен представників роду *Pinguicula* ми виявили зморшкувато-перфоровану скульптуру, що поступово переходить у сітчасту.

Пилкові зерна досліджених видів роду *Utricularia* подібні за формою, будовою апертур, скульптурою поверхні мезокольпіїв. Детальніший аналіз виявив деякі особливості пилкових зерен окремих видів роду. Найподібнішими є пилкові зерна *U. intermedia* та *U. vulgaris*. Пилкові зерна *U. minor* та *U. australis* відрізняються від пилку вищеназваних видів дещо меншою кількістю борозен, а *U. minor* — меншими розмірами зерна. Деякі пилкові зерна останніх видів характеризуються згладженою скульптурою апокольпіїв.

Два види роду *Pinguicula* подібні за формою, розмірами, кількістю та будовою борозен пилкових зерен, проте чітко відрізняються за скульптурою поверхні мезокольпіїв: у пилку *P. alpina* вона зморшкувато-перфорована, у *P. vulgaris* — сітчаста з просвітами різної величини. Скульптура поверхні мезокольпіїв подібна до такої на апокольпіїмах.

Досліджені пилкові зерна родини *Lentibulariaceae* за будовою апертур та характером скульптури поверхні мезокольпіїв можна розділити на три групи:

1. Група *Utricularia* — пилкові зерна 11—18(19)-борозно-зливоорові, скульптура згладжена.

2. Група *Pinguicula alpina* — пилкові зерна 5(6—7)-борозно-орові, скульптура зморшкувато-перфорована.

3. Група *Pinguicula vulgaris* — пилкові зерна 5—6(7)-борозно-орові, скульптура сітчаста.

Отримані нами дані загалом узгоджуються з результатами досліджень попередніх авторів [1, 25] з паліноморфології видів *Utricularia*, проте по окремих видах, зокрема *U. minor*, є розбіжності даних щодо скульптури екзини [32]. Однак ці розбіжності, цілком ймовірно, пояснюються тим, що ми детально досліджували скульптуру поверхні мезокольпіїв та апокольпіїв за допомогою сканувального електронного мікроскопа, а цитовані праці базуються на даних світлової мікроскопії. G. Thanikaimoni розподілив досліджені види роду *Utricularia* на три групи за їх паліноморфологічними та екологічними особливостями. З'ясувалося, що водні рослини мали 11—28-борозно-зливоорові пилкові зерна, наземні — 3—5-борозно-орові з довгими борознами, епіфіти — 3—4-борозно-орові з короткими борознами [32]. Усі досліджені нами види роду

*Utricularia* флори України є водними рослинами, а їх пилокві зерна також характеризуються великою кількістю борозен (11—19).

На підставі проведених досліджень з'ясовано, що з усього комплексу палиноморфологічних ознак діагностичну значущість мають такі ознаки, як тип апертур і скульптура поверхні мезокольпіїв та апокольпіїв. Таким чином, серед ознак пилоквих зерен родів *Utricularia* та *Pinguicula* таксономічно значущими ми вважаємо тип апертур і скульптуру поверхні екзини. Крім того, для розмежування видів ми пропонуємо використовувати такі ознаки, як кількість борозен, чіткість ор та характер скульптури. Результати досліджень дозволяють дійти висновку, що для систематики родів *Utricularia* та *Pinguicula* ознаки морфології пилоквих зерен виявились досить надійними. Отримані нами дані можуть стати у нагоді спеціалістам під час роботи з окремими таксонами, а також для розв'язання питань систематики та філогенії родини *Lentibulariaceae* і близьких родин порядку *Scrophulariales* (*Lamiales* s. l.).

Раніше, до проведення цілеспрямованих палиноморфологічних досліджень представників родини *Lentibulariaceae* флори України, ми ідентифікували пилок *Utricularia* sp. у складі спорово-пилкових спектрів відкладів голоцену з використанням палиноморфологічної розробки Л.А. Альшиної [1]. В отриманих палинологічних характеристиках [3—8 та ін.] спорадично відзначені пилокві зерна представників цього роду, що розширило наші відомості про склад прибережно-водної та водної рослинності деяких регіонів заходу України.

Аналіз вмісту пилку *Utricularia* sp. у складі спорово-пилкових спектрів відкладів голоцену України показав, що пилокві зерна трапляються дуже рідко і, як правило, їх кількість не перевищує 1,0 % від загальної суми пилку. Невелика кількість пилоквих зерен роду *Utricularia* у складі спорово-пилкових спектрів відкладів голоцену України, очевидно, свідчить про відносно низьку пилову продуктивність цих ентомофільних рослин. Відомо, що пилова продуктивність у комахоzapильних рослин набагато менша, ніж у вітрозapильних [13]. Цілком імовірно, що у минулому, до того, як антропогенна евтрофікація водоїм ще не досягла значного рівня, види *Utricularia* відігравали помітнішу роль у рослинному покриві, особливо на Поліссі, де у ті часи площі оліготрофних боліт були значно більшими. І зараз види *Utricularia* подекуди є досить численними, якщо у певному локалітеті існують сприятливі для них умови. Отже, навіть нечисленні знахідки пилку *Utricularia*, відзначені у відкладах голоцену, можуть свідчити про певні тенденції антропогенної динаміки рослинності.

Пилкові зерна представників роду *Pinguicula* взагалі не визначені у складі спорово-пилкових спектрів відкладів голоцену України, що свідчить водночас як про відсутність палиноморфологічних характеристик для видів цього роду, так і про їх низьку пилову продуктивність або незначну участь у рослинному покриві.

Фосильний пилок представників роду *Utricularia* ми ідентифікували у складі спорово-пилкових спектрів відкладів голоцену Волинського Полісся (розрізи Болотне [6] та Комарівське [5]), Малого Полісся (розрізи Болотня,

**Пилок представників роду *Utricularia* L. у складі спорово-пилкових спектрів відкладів голоцену західних регіонів України**

№ п/п	Розріз	Область	Район	Період голоцену
1	Болотне	Волинська	Турійський	AT-3, SB-1 та SA-1
2	Комарівське	»	Ковельський	AT-2
3	Болотня	Львівська	Сокальський	AT-2, SA-1
4	Куличківське	»	»	AT-1, AT-2, SB-2
5	Солокія	»	»	AT
6	Стоянів-II	»	Радехівський	AT-1
7	Звенигород-Коцуровське	»	Пустомитівський	SB, SA

Куличківське, Стоянів-II, Солокія [3, 4, 7, 8]) та Опілля (розріз Звенигород-Коцуровське [3]). У таблиці ми узагальнили наявні відомості про викопний пилок *Utricularia* у складі палінологічних характеристик відкладів голоцену у просторі та часі.

Зазначимо, що відклади голоцену в розрізах Болотне та Стоянів-II датовано радіовуглецевим методом [6, 8]. Це дає підстави для висновку, що представники роду *Utricularia* входили до складу водно-болотної рослинності Турійського р-ну Волинської обл. у голоцені протягом таких часових інтервалів: 5070—5700 BP (AT — 3 час), 4310 BP (SB — 1 час) та 1930–2240 BP (SA — 1 час). За палеопалінологічними даними, на території Радехівського р-ну Львівської обл. види роду *Utricularia* були поширені в першій половині атлантичного часу в інтервалі 6280—7360 BP. Цікаво відзначити, що відклади голоцену розрізу Солокія досліджували із застосуванням як спорово-пилкового, так і діатомового аналізів [7]. Результати комплексних досліджень дають змогу зафіксувати участь представників роду *Utricularia* у складі рослинних угруповань водно-болотної рослинності на території Сокальського р-ну Львівської обл. в атлантичний час голоцену саме на межі різкого скорочення неглибокої зарослої водойми евтрофного типу і початку процесів формування 250-сантиметрової товщі торфу в розрізі Солокія. Важливо підкреслити, що на території Східної Польщі (Середнє Розточчя) невелику кількість пилку *Utricularia* sp. ідентифіковано у складі спорово-пилкових спектрів відкладів суббореального (розріз Krasnobród) та субатлантичного (розріз Kosobudy) часів голоцену [17]. Давніші знахідки викопного пилку *Utricularia* sp. на території Східної Польщі зафіксовано у тонкошаруватих відкладах пізньольодовикового часу (пізній дріас-DR-3) озера Perespilno [22].

Встановлено, що для ідентифікації пилкових зерен під час проведення спорово-пилкового аналізу діагностичними ознаками є розміри пилку, кількість і будова борозен, чіткість ор, скульптура поверхні екзини. Результати паліноморфологічних досліджень представників родини *Lentibulariaceae* флори України дають підстави для висновку про можливість досить надій-

ного визначення пилку *Utricularia* та *Pinguicula* у викопному стані. Актуальність і перспективність використання отриманих палиноморфологічних даних у палинології відкладів плейстоцену та голоцену полягають в тому, що вперше вони створюють передумови для визначення викопного пилку *Pinguicula alpina* і *P. vulgaris*.

Автори статті широко вдячні І.М. Данилику та Т.Д. Соломасі за люб'язно наданий зразок *U. australis*.

1. Алешина Л.А. Сем. *Lentibulariaceae* Rich. — Пузырчатковые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae-Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — 2. — С. 17—19.
2. Андрієнко Т.Л., Прядко О.І., Онищенко В.А. Раритетна компонента флори Рівненського природного заповідника // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 2. — С. 220—228.
3. Артюшенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде. — Киев: Наук. думка, 1982. — 135 с.
4. Безусько Л.Г. Історія рослинності північно-західної частини Малеого Полісся в голоцені // Укр. ботан. журн. — 1977. — 34, № 3. — С. 294—298.
5. Безусько Л.Г. Палеоботанічні реконструкції основних змін рослинного покриву в голоцені // Заказник «Любче». Природні умови, біорізноманітність, збереження та управління. — К., 2001. — С. 98—112.
6. Безусько Л.Г., Безусько Т.В., Ковалюх М.М. Палеоботанічні та радіохронологічні дослідження відкладів озера Болотне (Україна, Волинська обл.) // Наук. зап. НАУКМА. Біол. та екол. — К.: КМ Академія, 2001. — 19. — С. 43—50.
7. Безусько Л.Г., Водоп'ян Н.С., Каюtkіна Т.М. Основні етапи розвитку рослинності та водойм Малеого Полісся в голоцені // Укр. ботан. журн. — 1985. — 43, № 4. — С. 30—35.
8. Безусько Л.Г., Льв'єс Є.О., Каюtkіна Т.М. Нові дані про рослинність Малеого Полісся в голоцені // Укр. ботан. журн. — 1980. — 37, № 5. — С. 35—39.
9. Заклинская Е.Д. Морфологическое описание пыльцы травянистых и некоторых кустарниковых растений по семействам // Пыльцевой анализ. — М.: Изд-во геолог. л-ры, 1950. — С. 286—355.
10. Краснова А.Н. Сем. Пузырчатковые (Пухирникові) — *Lentibulariaceae* / Определитель высших растений Украины. — Фитосоцицентр, 1999. — С. 269—297.
11. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л., 1972. — 1. — 170 с.
12. Макрофиты — индикаторы изменений природной среды / Отв. ред. С. Гейны, К.М. Сытник. — Киев: Наук. думка, 1993. — 434 с.
13. Монозон М.Х. Определитель пыльцы видов семейства маревых (пособие по спорово-пыльцевому анализу). — М.: Наука, 1973. — 96 с.
14. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
15. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во научн. изд. КМК, 2002. — 51 с.
16. Цвелев Н.Н. *Lentibulariaceae* Rich. — Пузырчатковые // Флора европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — 5. — С. 336—341.
17. Bałaga K. Post-glacial vegetational changes in the Middle Roztocze (E Poland) // Acta Palaeobot. — 1998. — 38(1). — P. 175—192.
18. Cieslak T., Polepall J.S., White A. et al. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (*Lentibulariaceae*): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations // Amer. J. Bot. — 2005. — 92(10). — P. 1723—1736.

19. Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H. et al. Morphology and *nrITS* phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (*Lentibulariaceae*), with special attention to embryo evolution // *Plant Biol.* (Stuttg.). — 2006. — **8**(6). — P. 778—790.
20. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
21. Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
22. Goslar T., Baiaga K., Arnold M. et al. Climate-related variations in the composition of the Lateglacial and Early Holocene sediments of Lake Perespilno (eastern Poland) // *Quaternary Science Reviews.* — 1999. — **18**. — P. 899—911.
23. Greilhuber J., Borsch T., Müller K. et al. Smallest angiosperm genomes found in *Lentibulariaceae*, with chromosomes of bacterial size // *Plant Biol.* (Stuttg.). — 2006. — **8**(6). — P. 770—777.
24. Halbritter H. *Pinguicula ehlerse* // Buchner R. & Weber M. (2000 onwards). PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. <http://www.paldat.org>
25. Huynh K.-L. Étude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. // *Pollen et Spores.* — 1968. — **10**(1). — P. 11—55.
26. Jobson R.W., Playford J., Cameron K.M. et al. Molecular phylogenetics of *Lentibulariaceae* inferred from plastid *rps16* intron and *trnL-F* DNA sequences: implications for character evolution and biogeography // *Syst. Bot.* — 2003. — **28**(1). — P. 157—171.
27. Lobreau-Callen D., Jérémie J., Suarez-Cervera M. Morphologie et ultrastructure du pollen dans le genre *Utricularia* L. (*Lentibulariaceae*) // *Can. J. Bot.* — 1999. — **77**(5). — P. 744—767.
28. Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. — London; Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.
29. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
30. Müller K., Borsch T., Legendre L. et al. Evolution of carnivory in *Lentibulariaceae* and the *Lamiales* // *Plant Biol.* (Stuttg.). — 2004. — **6**. — P. 477—490.
31. Müller K., Borsch T. Phylogenetics of *Utricularia* (*Lentibulariaceae*) and molecular evolution of the *trnK* intron in a lineage with high substitutional rates // *Plant Syst. Evol.* — 2005. — **250**. — P. 39—67.
32. Thanikaimoni G. Pollen morphology of the genus *Utricularia* // *Pollen et Spores.* — 1966. — **8**(2). — P. 265—284.

Рекомендує до друку  
Я.П. Дідух

Надійшла 24.05.2007

З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин, Л.Г. Безусько

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

#### СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ *PINGUICULA* L. И *UTRICULARIA* L. ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Представлены результаты палиноморфологических исследований представителей родов *Utricularia* и *Pinguicula* флоры Украины с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов. Впервые приводятся палиноморфологические характеристики для видов *Pinguicula alpina* и *P. vulgaris*. На основе сравнительного анализа установлено, что пыльцевые зерна представителей исследованных родов различаются по типу апертуры и скульптуре поверхности мезокольпиев. Для целей систематики родов *Utricularia* и *Pinguicula* признаки морфологии пыльцевых зерен оказались достаточно надежными. Полученные данные можно использовать для решения вопросов системати-

ки и филогении семейства *Lentibulariaceae* и близких семейств порядка *Scrophulariales* (*Lamiales sensu lato*). Впервые проанализированы и обобщены сведения о встречаемости пыльцевых зерен *Utricularia* в спорово-пыльцевых спектрах отложений голоцена Украины. Установлено, что при идентификации ископаемой пыльцы *Utricularia* и *Pinguicula* диагностическими признаками являются ее размеры, число и строение борозд, очертание ор, скульптура поверхности мезокольпиев и апокольпиев.

*К л ю ч е в ы е с л о в а:* пыльца, палиноморфология, скульптура, СМ и СЭМ исследования, спорово-пыльцевой анализ, *Pinguicula*, *Utricularia*, *Lentibulariaceae*.

*Z.M. Tsybalyuk, S.L. Mosyakin, L.G. Bezusko*

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

#### COMPARATIVE MORPHOLOGICAL CHARACTERIZATION OF POLLEN GRAINS OF SPECIES OF *PINGUICULA* L. AND *UTRICULARIA* L. IN THE FLORA OF UKRAINE

The article presents results of palynomorphological studies (LM and SEM microscopy) of representatives of the genera *Utricularia* and *Pinguicula* occurring in Ukraine. Detailed palynomorphological characteristics of *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* are provided for the first time. Based of our comparative analysis, pollen grains of the studied representatives of the genera differ in the type of apertures and mesocolpium surface sculpture. Pollen morphology characters proved to be rather reliable and useful for taxonomy of *Utricularia* and *Pinguicula*. The obtained data can be used for elucidating various aspects of taxonomy and phylogeny of *Lentibulariaceae* and related families of the order *Scrophulariales* (*Lamiales sensu lato*). Data on occurrence of pollen grains of *Utricularia* in pollen and spore spectra of the Holocene deposits of Ukraine are analyzed and generalized for the first time. For identification of fossil pollen of *Utricularia* and *Pinguicula*, the diagnostic characters are the size, number and structural features of colpi, endoaperture outlines, and mesocolpium and apocolpium surface sculpture.

*К е у w o r d s:* pollen, palynomorphology, sculpture, LM and SEM studies, pollen-spore analysis, *Pinguicula*, *Utricularia*, *Lentibulariaceae*.