

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 СЕКЦІЇ *PSEUDOLYSIMACHIUM* W.D.J. KOCH РОДУ *VERONICA* L. (*SCROPHULARIACEAE*) ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Veronica*, *Pseudolysimachium*

Види секції *Pseudolysimachium* W.D.J. Koch — однієї з найцікавіших і найскладніших груп роду *Veronica*, представлені багаторічними травами. Вони широко розповсюджені в Палеарктиці, а на сході Азії заходять у тропіки (переважно гори) [8]. Різні автори розглядають цю групу у ранзі секції роду *Veronica* [2, 4, 6—8, 10] або окремого роду [15]. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень рід *Veronica* тлумачать у досить широкому розумінні [18—21, 23 та ін.]. Автори найповніших на сьогодні таксономічних обробок роду *Veronica* А.Г. Єленевський [6—8] та Л.А. Асєєва [2] визнають *Pseudolysimachium* у ранзі секції цього роду і по-різному трактують її обсяг. У флорі України дана секція налічує від 11 [12] до 18 [25] видів. Таксономічний статус багатьох видів цієї групи є дискусійним, причому найбільш проблематичними є представники підсекції *Spicatae* (Boriss. ex Yamazaki) Assejeva. М.В. Клоков [11] описав нові види і запропонував дрібніший поділ цієї секції. Водночас А.Г. Єленевський [6—8] та Л.А. Асєєва [2] розглядають визнані багатьма авторами [4, 10—12, 25 та ін.] види як підвиди *V. spicata* L.

Таким чином, метою роботи є детальна паліноморфологічна характеристика видів секції *Pseudolysimachium*, а також оцінка таксономічної значущості ознак пилкових зерен для уточнення питань систематики роду *Veronica*.

Аналіз літературних джерел засвідчує, що представники *Pseudolysimachium* недостатньо вивчені у паліноморфологічному аспекті. Окремі відомості про пилкові зерна *V. longifolia* L. можна знайти у працях деяких авторів [3, 9]. Морфологію пилкових зерен *V. incana* L. за допомогою світлового мікроскопа вивчали О.Д. Заклінська [5] та Л.А. Альошина [1]. Детальніше пилки *V. longifolia* та *V. spicata* L. з використанням сканувального електронного мікроскопа досліджував D. Hong [24].

Матеріали та методи досліджень

Зразки пилку відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КВ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [22]. Для вивчення

© З.М. ЦИМБАЛЮК, 2008

пилку під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Пилок описували використовуючи загальноприйняту термінологію [13, 14]. Досліджено пилкові зерна 12 видів (23 зразків) секції *Pseudolysimachium* флори України. Для виявлення варіабельності паліноморфологічних ознак вивчали пилкові зерна двох—трьох зразків одного виду з різних місцезростань. Фактичний матеріал викладено за модифікованою системою Л.А. Асеевої [2].

Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо описи пилкових зерен досліджених видів.

Sect. *Pseudolysimachium* W.D.J. Koch

Subsect. *Longifoliae* (Holub) A. Jelen

***V. longifolia* L.** (рис. 1, 1—3; рис. 2, 1—3)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, зрідка сплющено-сфероїдальні, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. Полярна вісь (п. в.) (17,3) 18,6—23,9(26,6) мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) (15,9)17,3—23,9 мкм. Борозни довгі, 1,3—2,4 мкм завширшки, з нерівними, але більш-менш чіткими краями, інколи майже сходяться на полюсах, біля ор звужені, борозна мембрана гладенька або зерниста. Ори нечіткі, 2,7—4,0 мкм завширшки. Ширина мезокольпумів (ш. мк.) 9,3—15,9 мкм, діаметр апокольпумів (д. ак.) 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики слабопомітні. Текстура дрібнокрапчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувата, ямчаста або сітчаста. Зморшкувата скульптура складається з дрібних, густо розташованих стінок. Ямчасту та сітчасту скульптуру створюють дрібні та великі перфорації, розташовані рідко або густо та нерівномірно. Скульптура борозної мембрани гладенька чи горбкувата.

Досліджені зразки: 1. Чернігівська обл., Остерський р-н, с. Барсукив. На вологих луках у заплаві р. Десни. 28.06.1961. Л. Сіпайлова (КВ). 2. Черкаська обл., Канівський р-н, окол. с. Луковиця, ур. Монастирок. 26.05.2000. Н.М. Шиян, І.А. Тимченко, № 050474 (КВ).

Subsect. *Spuriae* (Holub) A. Jelen

***V. spuria* L.** (рис. 1, 4—6; рис. 2, 4, 8, 12)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — еліптичні або округлі. П. в. 18,6—22,6 мкм, е. д. 15,9—19,9 мкм. Борозни довгі, 2,0—2,7 мкм завширшки, з нечіткими, розмитими краями і гострими, але дещо нечіткими кінцями, борозна мембрана дрібнозерниста або гладенька. Ори переважно нечіткі, зрідка чіткі і округлі, їх діаметр 2,4—2,7 мкм. Ш. мк. 9,3—13,3 мкм, д. ак. 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі, тонкі, ниткоподібні. Текстура нечітка, дрібнокрапчаста.

Примітка. У препаратах двох зразків виявлено 50 % деформованих зерен.

СЕМ. Скульптура зморшкувата, ямчаста або сітчаста. Зморшкувата скульптура складається з коротких згладжених стінок, ямчаста — переважно з дрібних,

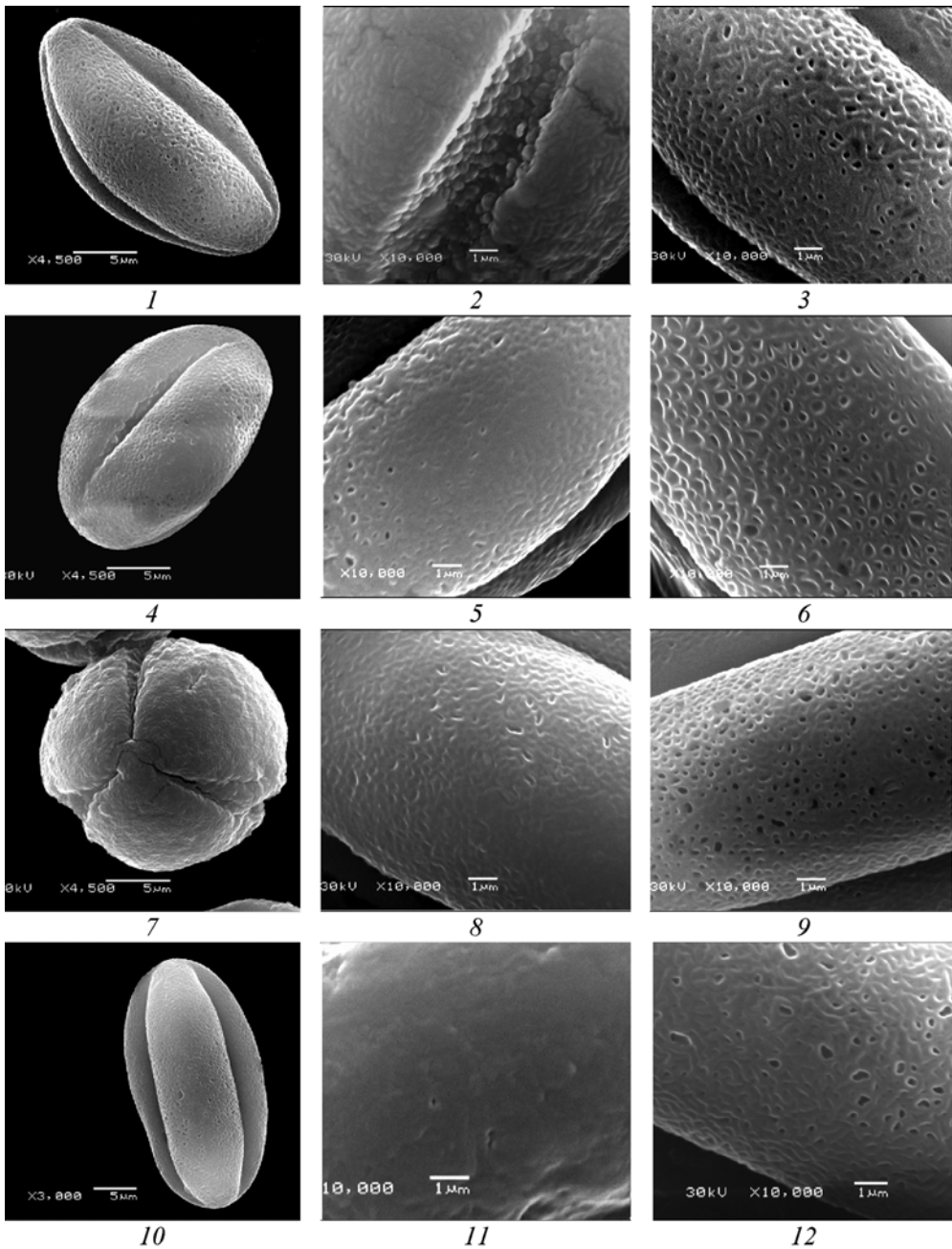


Рис. 1. Пилкові зерна секції *Pseudolysimachium* (СЕМ): 1–3 – *V. longifolia*; 4–6 – *V. spuria*; 7–9 – *V. incana*; 10–12 – *V. spicata*. 1, 4, 10 – вигляд з екватора; 7 – вигляд з полюса; 2 – зморшувата скульптура; 5, 8 – ямчаста; 11 – гладенька; 3, 6, 9, 12 – сітчаста

Fig. 1. Pollen grains of *Pseudolysimachium* (SEM): 1–3 – *V. longifolia*; 4–6 – *V. spuria*; 7–9 – *V. incana*; 10–12 – *V. spicata*. 1, 4, 10 – equatorial view; 7 – polar view; 2 – rugulate sculpture; 5, 8 – foveate; 11 – psilate; 3, 6, 9, 12 – reticulate

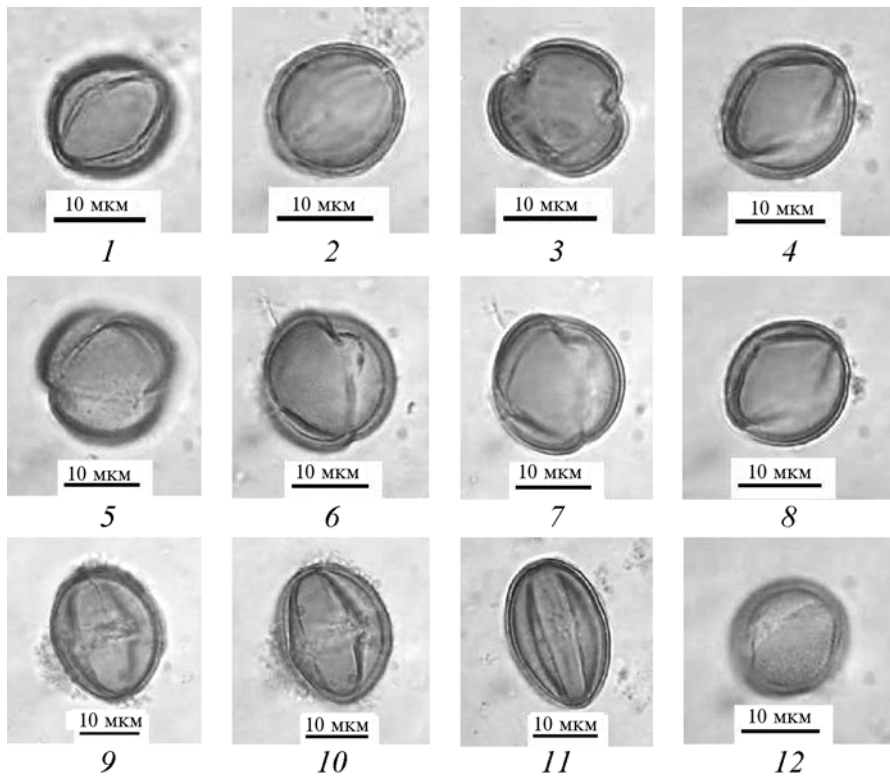


Рис. 2. Пилкові зерна секції *Pseudolysimachium* (СМ): 1–3 — *V. longifolia*; 5–7 — *V. incana*; 4, 8, 12 — *V. spuria*; 9–11 — *V. spicata*. 1, 2, 4, 6–12 — вигляд з екватора; 3, 5 — вигляд з полюса
 Fig. 2. Pollen grains of *Pseudolysimachium* (LM): 1–3 — *V. longifolia*; 5–7 — *V. incana*; 4, 8, 12 — *V. spuria*; 9–11 — *V. spicata*. 1, 2, 4, 6–12 — equatorial view; 3, 5 — polar view

рідко розташованих перфорацій. Сітчасту скульптуру утворюють великі і дрібні перфорації, розміщені густо, але нерівномірно. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Николаевская обл., Арбузинский р-н, окр. с. Виноградный Сад (между Богдановкой и Виноградным Садам). Гранитные обнажения на берегу Южного Буга. 12.06.1989. Л.И. Крицкая, В.В. Новосад, № 013617 (КЖ). 2. Сталинская обл., Володарський р-н, госзаповедник «Каменные могилы». 30.VI.1953. Ф. Гринь (КЖ).

Subsect. *Spicatae* (Boriss. ex Yamazaki) Assejeva

V. incana L. (рис. 1, 7–9; рис. 2, 5–7)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 22,6–25,3(26,6) мкм, е. д. 20,1–23,9 мкм. Борозни довгі, 2,4–4,0 мкм завширшки, з більш-менш чіткими і рівними краями та гострими кінцями, борозна мембрана дрібнозерниста або гладенька, зернистість зосереджена на орі. Ори переважно чіткі, округлі, їх діаметр 2,4–5,3 мкм. Інколи борозни своїми краями зак-

ривають ору. Ш. мк. 13,3—15,9 мкм, д. ак. 2,4—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі, тонкі, ниткоподібні, розташовані рідко. Текстура нечітка, дрібнокрапчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувата, ямчаста або сітчаста. Зморшкувата скульптура складається з коротких згладжених стінок; ямчаста — з дрібних, рідко розташованих перфорацій; сітчаста — з великих та дрібних перфорацій, розміщених більш-менш густо та нерівномірно. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Хмельницька обл., Каменець-Подольський р-н, между селами Жовтневое и Малая Слободка. Известняково-каменистые склоны долины р. Мукша. Петрофильные варианты степного травостоя из *Festuca rupicola*. 03.07.1977. Собр. и опред. Б.В. Заверуха, № 023588 (КИ). 2. Тернопільська обл., Гусятинський р-н, с. Вікно. 30.07.1975. Б.В. Заверуха (КИ). 3. Окр. г. Києва, городской лес, Пуша Водица, склон к балке в субори. 12.07.1938. М. Котов (КИ).

V. barrelieri Schott (рис. 3, 1, 2)

СМ. П. з. триборозно-орові, сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — округлі. П. в. 21,3—23,9(25,3) мкм, е. д. 21,3—23,9(25,3) мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з нечіткими, розмитими краями та гострими кінцями, борозна мембрана гладенька. Ори переважно нечіткі, зрідка чіткі, округлі, їх діаметр 2,7—4,0 мкм. Ш. мк. 10,6—15,9 мкм, д. ак. 2,4—2,7 мкм. Екзина 2,0—2,7 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, тонкі, ниткоподібні. Текстура чітка, дрібнокрапчаста.

СЕМ. Скульптура гладенька або ямчаста. Поверхня більш-менш гладенька, стінки майже непомітні або на гладенькій поверхні рідко розташовані дрібні перфорації. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Одесская обл., Красноокнянский р-н, окр. с. Розовка. Известняковые склоны, на берегу р. Ягорлык. 09.09.1987. Л.И. Крицкая (КИ). 2. Донецкая обл., Новоазовский р-н, з-к «Хомутовская степь», северозападный склон. 5 августа 1977. Собр. В.В. Осычнюк, опред. М. Клоков, № 008673 (КИ).

V. steppacea Kотов

СМ. П. з. триборозно-орові, сфероїдальні за формою, зрідка сплющено-сфероїдальні, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — округлі. П. в. 21,3—23,9 мкм, е. д. (19,9)21,3—23,9 мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з нерівними, але більш-менш чіткими краями, з гострими або розмитими кінцями, борозна мембрана гладенька. Ори чіткі, округлі, 2,7—4,0 мкм завширшки. Ш. мк. 13,3—14,6 мкм, д. ак. 4,0—5,3 мкм. Екзина 2,0—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, ниткоподібні. Текстура чітка, дрібнокрапчаста.

СЕМ. Скульптура гладенька або ямчаста. Поверхня майже гладенька, зрідка розташовані дрібні перфорації. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджений зразок: Одеська обл., Красноокнянський р-н, с. Топали — с. Калинівка. 01.07.2002. О. Жимбій, Г.А. Чорна. № 009165 (КИ).

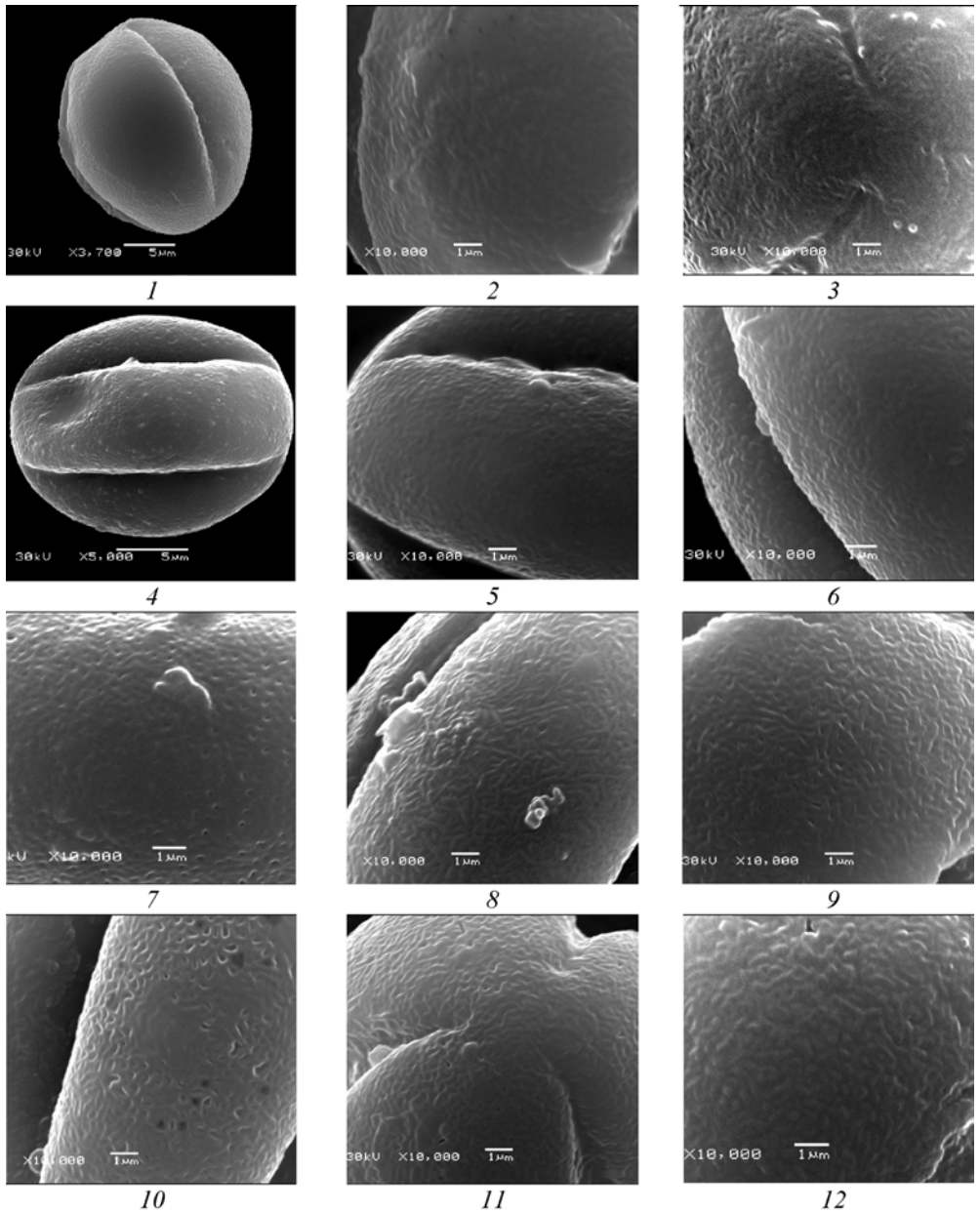


Рис. 3. Пилкові зерна секції *Pseudolysimachium* (СЕМ): 1, 2 — *V. barrelieri*; 3 — *V. gryniiana*; 4—6 — *V. viscosula*; 7, 8 — *V. maeotica*; 9, 10 — *V. orchidea*; 11 — *V. pseudoorchidea*; 12 — *V. paczoskiana*. 1, 4 — вигляд з екватора; 2 — гладенька скульптура; 3, 6, 8, 9, 11, 12 — зморшчувата; 7, 10 — ямчаста

Fig. 3. Pollen grains of *Pseudolysimachium* (SEM): 1, 2 — *V. barrelieri*; 3 — *V. gryniiana*; 4—6 — *V. viscosula*; 7, 8 — *V. maeotica*; 9, 10 — *V. orchidea*; 11 — *V. pseudoorchidea*; 12 — *V. paczoskiana*. 1, 4 — equatorial view; 2 — psilate sculpture; 3, 6, 8, 9, 11, 12 — rugulate; 7, 10 — foveate

V. spicata L. (рис. 1, 10—12; рис. 2, 9—11)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні. П. в. 18,2—29,3 мкм, е. д. 14,6—23,9 мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, розширені біля ор, з більш-менш рівними краями і гострими кінцями, борозна мембрана гладенька, зрідка зернистість зосереджена на орі. Ори чіткі, широкі, екваторіально витягнуті, 4,0—5,3 мкм завширшки, закриті чітким замком. Ш. мк. 13,3—17,3 мкм, д. ак. 2,4—2,7 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі, тонкі, рідко розташовані. Текстура слабопомітна.

СЕМ. Скульптура гладенька, зморшкувата, ямчаста або сітчаста. Поверхня майже гладенька, зрідка розташовані дрібні перфорації. Ямчасту й сітчасту скульптуру утворюють великі та дрібні перфорації, розміщені рідко або густо. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Тернопільська обл., Кременецький р-н, Кременецькі гори, г. Страхова. 24.07.1975. Б.В. Заверуха (КИ). 2. Тернопільська обл., Кременецький р-н, Кременецькі гори, г. Страхова. 01.08.1975. Б.В. Заверуха (КИ).

V. viscosula Klokov (рис. 3, 4—6)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, зрідка слабкотрилопатеві, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. 21,3—26,6 мкм, е. д. 18,6—23,9 мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями та розмитими або гострими кінцями, борозна мембрана гладенька. Борозни потоншуються на місці ори, а в деяких п. з. розриваються. Ори нечітко виражені. Ш. мк. 13,3—15,9 мкм, д. ак. 2,7—6,6 мкм. Екзина 2,0—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі. Текстура непомітна.

СЕМ. Скульптура зморшкувата або зморшкувато-ямчаста. Стінки чіткі або нечіткі і згладжені, зрідка розташовані переважно дрібні перфорації. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Крым, Крымское госуд. заповедно-охотничье хоз-во, от Сухой Поляны до Светлой. 16.06.1978. О.Н. Дубовик (КИ). 2. Крым. Карадаг. 19.06.1963. В. Володченко, О. Дубовик (КИ). 3.

V. maeotica Klokov (рис. 3, 7, 8)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса слабкотрилопатеві чи трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. 21,3—22,6(23,9) мкм, е. д. (18,6)19,9—22,6(25,3) мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими або зрідка нечіткими, рівними краями та гострими кінцями, борозна мембрана гладенька чи зерниста на орі. Ори нечіткі, їх діаметр 2,4—4,0 мкм. Ш. мк. 13,3—17,3 мкм, д. ак. 2,4—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики слабопомітні, зрідка нечіткі, тонкі, ниткоподібні. Текстура слабопомітна, дрібнокрапчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувата або зморшкувато-ямчаста. Стінки нечітко виражені, згладжені, перфорації дрібні, розташовані рідко. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Донецкая обл., Новоазовский р-н, с. Хомутово, заповідник «Хом. Степь». 03.06.1952. Т. Гришко. 25.07.1973. Det. М. Клоков. 2. Донецкая обл., Новоазовский р-н, с. Хомутово, заповідник «Хом. Степь». Дорога в Нут. 19.06.1977. Собр. В.В. Осычнюк, опред. М. Клоков (КИ).

***V. orchidea* Crantz** (рис. 3, 9, 10)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні та сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. 19,9—23,9(26,6) мкм, е. д. (18,6)19,9—22,6(23,9) мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0(5,3) мкм завширшки, з чіткими, зрідка нечіткими, більш-менш рівними краями та гострими, але дещо розмитими кінцями, борозна мембрана гладенька чи зерниста на орі. Ори нечіткі або чіткі, округлі чи видовжені по екватору, їх діаметр 2,7—4,0 мкм, зрідка проглядається нечіткий замок і розриви на місці ори. Ш. мк. (11,9)13,3—14,6 мкм, д. ак. 5,3—6,6 мкм. Екзина 2,0—2,7 мкм завтовшки, значно товща на мезокольпіумах. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рідко. Текстура чітка, дрібнокрапчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувата або зморшкувато-ямчаста. Стінки більш-менш чітко виражені, перфорації різні за розміром, розташовані рідко. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Хмельницькая обл., Смотрицкий р-н, с. Белые Товтры. 29.07.1954. М.И. Котов, Р. Теличко. 2. УССР. Закарпатская обл., Березовский р-н, с. Мужаево. Южные известняковые склоны, вдоль трассы, в зарослях. Группами. 26.09.1977. Л.И. Крицкая, А. Андрощук. Опред. М.В. Клоков, № 008665 (КИ).

***V. pseudoorchidea* (Pacz.) Klokov** (рис. 3, 11)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві або слабкотрилопатеві, з екватора — широкоеліптичні чи округлі. П. в. (18,6)19,9—22,6 мкм, е. д. 18,6—22,6 мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, майже сходяться на полюсах, з чіткими, зрідка нечіткими, рівними краями та гострими чи злегка заокругленими кінцями, борозна мембрана гладенька або зерниста на орі. Ори нечіткі, їх діаметр 2,7—5,3 мкм, борозни потоншуються на орі. Ш. мк. 13,3—14,6 мкм, д. ак. 1,3—2,7 мкм. Екзина 1,3—2,7 мкм завтовшки, значно товща на мезокольпіумах. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рідко. Текстура чітка, дрібнокрапчаста.

Примітка. Трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

СЕМ. Скульптура зморшкувата або зморшкувато-ямчаста. Стінки нечітко виражені, згладжені, перфорації дрібні, розташовані рідко. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджений зразок: Николаевская обл., Первомайский р-н, окр. с. Куринчино. Берег Южного Буга. Опушка байрачного леса, в зарослях кустарников, на песчаной почве. 22.07.1988. Л.И. Крицкая, В.В. Новосад, № 013628 (КИ).

V. gryniiana Klokov (рис. 3, 3)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої або слабкотрилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. 19,9—22,6 мкм, е. д. 17,3—22,6 мкм. Борозни довгі, 2,0—2,7 мкм завширшки, з чіткими рівними краями та гострими кінцями, борозна мембрана гладенька. Ори слабопомітні. Ш. мк. 13,3—14,6(15,9) мкм, д. ак. 4,0—6,6 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Текстура слабопомітна.

СЕМ. Скульптура зморшкувата. Стінки чіткі або нечіткі і згладжені. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджений зразок: Миколаївська обл., Снігурівський р-н, окол. с. Червона Долина. Під «Лощина». 23.06.1992. Л.І. Крицька (КИ).

V. paczoskiana Klokov (рис. 3, 12)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої або слабкотрилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. (18,6)19,9—22,6 мкм, е. д. 18,6—22,6 мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими, рівними краями та гострими чи розмитими кінцями, борозна мембрана гладенька. Ори нечіткі, спостерігається нечіткий замок. Ш. мк. 13,3—14,6 мкм, д. ак. 1,3—2,7 мкм. Екзина 1,3—2,7 мкм завтовшки, значно товща на мезокольпіумах. Стовпчики більш-менш чіткі, тонкі, ниткоподібні, розташовані рідко. Текстура чітка, дрібнокрапчаста.

Примітка. Трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

СЕМ. Скульптура зморшкувата. Стінки чіткі або нечіткі, згладжені. Скульптура борозної мембрани гладенька.

Досліджені зразки: 1. Околиці Житомира. Ліс вздовж шосе Житомир—Бердичів. 31.07.1973. С.С. Морозюк, № 008921 (КИ). 2. Сумська обл., Шосткинський р-н, за м. Шостка, лісове ур. Кірова, на узліссі соснового лісу біля озера. 30.06.2004. Т.Л. Андрієнко, О.П. Черноус. 061765 (КИ).

Отримані дані дозволили скласти загальну паліноморфологічну характеристику досліджених видів. Пилкові зерна еліпсоїдальні або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою; у полярному положенні трилопатевої, зрідка слабкотрилопатевої; в екваторіальному — еліптичні, широкоеліптичні або округлі. Вони переважно середнього розміру, зрідка дрібні. Полярна вісь становить (17,3)18,2—26,6 мкм, екваторіальний діаметр — 14,6—23,9 мкм. Найменші розміри серед досліджених видів характерні для *V. spuria*. У цього виду також виявлено 50 % деформованих пилкових зерен, що, очевидно, вказує на його гібридне походження.

Особливий інтерес у пилкових зерен досліджених видів становлять апертури. У досить невеликій групі відзначена висока різноманітність апертур: довжини і ширини борозен, а також чіткості, форми та розмірів ендоапертур. Для пилкових зерен характерний складний тип апертур — триборозно-оровий. У *V. pseudoorchidea* та *V. paczoskiana* трапляються чотириборозно-орові пилкові

зерна. Борозни довгі, вузькі, рідше широкі, з нечіткими або чіткими, нерівними або більш-менш рівними краями. Кінці борозен загострені, тупі або розмиті, у *V. pseudoorchidea* злегка заокруглені та майже сходяться на полюсах. Ори 2,4—5,3 мкм у діаметрі, нечіткі або чіткі, округлі або видовжені на екваторі. У пилкових зерен *V. spicata* ори закриті чітким замком, у *V. incana* вони незначно прикриті краями борозен, у *V. paczoskiana* замок ледь помітний, у *V. orchidea* виявлено поперечні розриви, що заходять на краї борозен і міжапертурні ділянки та, зрідка, замок. У *V. viscosula* і *V. gryniana* ори майже непомітні, зрідка у *V. viscosula* трапляються пилкові зерна з нечітко вираженими орами і розривами борозен на їх місці. Борозні мембрани при дослідженні під СМ гладенькі або зернисті на орі. Під СЕМ скульптура борозних мембран у більшості досліджених видів гладенька, лише у *V. longifolia* вона горбкувата, а в *V. incana* та *V. spuria* гладенька з рідко розташованими горбочками.

Екзина тонка, 1,2—2,7 мкм завтовшки, майже в усіх пилкових зерен рівномірно потовщена, лише в *V. orchidea* та *V. pseudoorchidea* значно потовщується на апокольпіумах. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, ниткоподібні, розташовані більш-менш рівномірно, або нечіткі і слабопомітні. Ендекзину і підстильний шар розділити практично неможливо, оскільки вони зливаються у чіткий, рівномірно потовщений утвір. Текстура екзини слабопомітна, нечітка або чітка, дрібнокрапчаста.

Скульптура поверхні мезокольпіумів досить різноманітна: від гладенької і зморшкуватої до зморшкувато-ямчастої або сітчастої. Однак чітких меж між цими типами провести неможливо, оскільки існують перехідні типи. *V. barrelieri* і *V. steppacea* характеризуються гладенькою скульптурою з поступовим переходом до ямчастої. За даною ознакою вони є подібними до *V. spicata*. Однак для *V. spicata* характерний замок на орі, не виявлений у попередніх видів.

Види *V. gryniana* та *V. paczoskiana* мають зморшкувату скульптуру. Однак для *V. gryniana* характерні триборозно-орові пилкові зерна, а в *V. paczoskiana* трапляються і чогириборозно-орові.

Veronica viscosula, *V. maeotica*, *V. orchidea* і *V. pseudoorchidea* мають зморшкувату скульптуру з переходом до зморшкувато-ямчастої. З них від інших за ознаками пилку найбільше відрізняється *V. viscosula*, три останні види також мали деякі відмінності: за довжиною борозен (у *V. pseudoorchidea* вони майже сходяться на полюсах) та їх шириною (у *V. orchidea* значно ширші).

Veronica longifolia, *V. spuria*, *V. incana* і *V. spicata* також мають зморшкувату скульптуру, однак з переходом до ямчастої та сітчастої. Треба зазначити, що у цій групі видів спостерігається тенденція до утворення сітчастої скульптури. У *V. spicata* також трапляються пилкові зерна з гладенькою скульптурою, але у меншій кількості.

Проведене паліноморфологічне дослідження показало, що форма та розміри пилкових зерен, а також кількість апертур усіх зразків кожного виду залишаються сталими. Для більшості досліджених видів характерна варіабельність розміру та розташування перфорацій на поверхні пилкових зерен. Розмір пер-

форацій варіює від крапчастих до дрібних і великих. Вони створюють на поверхні ямчастий або майже сітчастий рисунок. Щільність перфорацій варіює від поодиноких до густо розташованих.

Таким чином, передусім слід відзначити невисоку цінність характеру скульптури на видовому чи внутрішньовидовому рівнях. З іншого боку, близькі види різняться між собою за особливостями апертур. Ці відмінності стосуються довжини і ширини борозен та ступеня вираження ор і, можливо, є додатковими свідченнями видового статусу деяких видів. Треба зауважити, що у досліджених видів простежуються деякі еволюційні перетворення в будові апертур. Наприклад, спостерігається різний ступінь вираження ор: від майже непомітних у *V. gryniiana* до слабовиражених у *V. viscosula*, від нечітких у *V. paczoskiana*, *V. maeotica* та *V. pseudoorchidea* до чітких у *V. orchidea* і добре виражених у *V. spicata*, *V. longifolia*, *V. spuria* і *V. incana*. Очевидно, за цією ознакою дані види перебувають на різних рівнях еволюційного розвитку.

Висновки

Встановлено, що *V. spicata*, *V. longifolia*, *V. spuria* і *V. incana* подібні за скульптурою поверхні пилкових зерен. Однак у них, на відміну від інших, спостерігається тенденція до утворення сітчастої скульптури. Група видів *V. gryniiana*, *V. viscosula*, *V. paczoskiana*, *V. maeotica*, *V. orchidea* і *V. pseudoorchidea* відрізняється від попередніх за окремими елементами скульптури та особливостями апертур. *V. barrelieri* та *V. steppacea* дуже близькі за ознаками пилкових зерен і виявляють подібність до *V. spicata*. Особливості пилкових зерен можуть бути використані в систематиці як додаткові ознаки для розмежування видів. Виділити діагностичні ознаки, що дали б змогу розрізнити ці види за пилковими зернами, не вдається.

Усі досліджені види секції *Pseudolysimachium* об'єднує одна найсуттєвіша ознака — тип апертур, що свідчить про єдність цієї групи рослин і може бути ознакою родового рівня. За типом апертур та характером скульптури види секції *Pseudolysimachium* чітко відрізняються від інших представників роду *Veronica*, для яких зазвичай характерні триборозні пилкові зерна з струменястою, гранулярною, горбкуватою, паличковою або шипикуватою скульптурою [16, 17].

Автор висловлює щиру подяку д-ру біол. наук, професору С.Л. Мосякіну, канд. біол. наук О.Е. Северовій (кафедра вищих рослин МДУ ім. М.В. Ломоносова) та канд. біол. наук В.Ф. Тарасевич (Ботанічний інститут ім. В.Л. Комарова РАН, м. Санкт-Петербург) за цінні поради при обговоренні та підготовці статті.

1. Алешина Л.А. Род *Veronica* L. — Вероника // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae-Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — 2. — С. 130—132.
2. Асеева Л.А. Система рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) флоры России // Нов. системат. высш. раст. — СПб., 2002. — 34. — С. 159—173.
3. Белкина К.В. Морфология пыльцы спайнолепестных (*Sympetalae*) на примере трубкоцветных (*Tubiflorae*) флоры Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1973. — 14 с.

4. Борисова А.Г. Род *Veronica* L. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 22. — С. 329—500.
5. Заклинская Е.Д. Морфологическое описание пыльцы травянистых и некоторых кустарниковых растений по семействам // Пыльцевой анализ. — М.: Изд-во геол. л-ры, 1950. — С. 286—355.
6. Еленевский А.Г. Система рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1977. — 82, № 1. — С. 149—160.
7. Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. — М.: Наука, 1978. — 258 с.
8. Еленевский А.Г. Вероника — *Veronica* L. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — 5. — С. 241—256.
9. Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства // Мат-лы X Моск. совещ. по филогении растений / Под ред. проф. Л.И. Лотовой и проф. А.П. Меликяна. — М.: Изд-во секц. ботан. Моск. о-ва испытат. природы и каф. морф. и сист. высш. раст. Моск. гос. ун-та, 1999. — С. 149—151.
10. Карнаух Є.Д. Рід Вероніка — *Veronica* L. // Флора УРСР. — К.: АН УРСР, 1960. — 9. — С. 476—539.
11. Клоков М.В. О верониках колосистых // Нов. системат. высш. и низш. раст. — Киев: Наук. думка, 1976. — С. 92—173.
12. Котов М.И. Вероника (Вероніка) — *Veronica* L. // Опред. высш. раст. Украины. — К.: Фитосоциосенр, 1999. — С. 286—289.
13. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — 1. — 170 с.
14. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
15. Цвелев Н.Н. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. — Норичниковые // Опред. сосудистых раст. Северо-Западной России. — СПб: Изд-во СПХФА, 2000. — С. 550—558.
16. Цымбалюк З.Н. Скульптура пыльцевых зерен рода *Veronica* L. // Мат-лы XV Рос. симп. по растровой электронной микроскопии и аналитич. методам исслед. твердых тел (Черноголовка, 4—7 июня 2007 г.). — 2007. — С. 318—319.
17. Цымбалюк З.Н., Мосякин С.Л. Палиноморфологическая характеристика *Plantago* и *Veronica* // Мат-лы конф. по морфол. и системат. раст., посвящ. 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 16—19 мая 2007 г.). — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. — С. 244—246.
18. Albach D.C. Evolution of *Veronica* (*Plantaginaceae*) on the Balkan Peninsula // *Phytologia Balcanica*. — 2006. — 12, N 2. — P. 231—244.
19. Albach D.C. Further arguments for the rejection of paraphyletic taxa: *Veronica* subgen. *Pseudolysimachium* (*Plantaginaceae*) // *Taxon*. — 2008. 57, N 1. — P. 1—6.
20. Albach D.C., Martínez-Ortega M.M., Chase M.W. *Veronica*: parallel morphological evolution and phylogeography in the Mediterranean // *Pl. Syst. Evol.* — 2004. — 246. — P. 177—194.
21. Albach D.C., Martínez-Ortega M.M., Fischer M.A., Chase M.W. Evolution of *Veroniceae*: a phylogenetic perspective // *Ann. Missouri Bot. Gard.* — 2004. — 91. — P. 275—302.
22. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
23. Garnock-Jones P., Albach D., Briggs B.G. Botanical names in Southern Hemisphere *Veronica* (*Plantaginaceae*): sect. *Detzneria*, sect. *Hebe*, and sect. *Labiatoideis* // *Taxon*. — 2007. — 56, N 2. — P. 571—582.
24. Hong D. Taxonomy and evolution of the *Veroniceae* (*Scrophulariaceae*) with special reference to palynology // *Opera Bot.* — 1984. — 75. — P. 1—60.
25. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 14.07.08

З.Н. Цымбалюк

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

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *PSEUDOLYSIMACHIUM*
W. D. J. KOCH РОДА *VERONICA* L. (*SCROPHULARIACEAE*) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Изучены пыльцевые зерна 12 видов секции *Pseudolysimachium* рода *Veronica* флоры Украины; у 9 видов пыльца описана впервые. Выделены и описаны 5 типов скульптуры поверхности экзины: гладкий, морщинистый, ямчатый, морщинисто-ямчатый и сетчатый. Установлено, что пыльцевые зерна изученных видов имеют сложный тип апертур: 3(4)-бороздно-оровый. Полученные данные свидетельствуют о филогенетическом единстве данной группы и ее отличии от других секций рода *Veronica*, которые характеризуются иным комплексом палиноморфологических признаков (3-бороздные пыльцевые зерна, струйчатая, струйчато-сетчатая, гранулярная, бугорчатая, палочковая и шипиковатая скульптура).

К л ю ч е в ы е с л о в а: пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Veronica*, *Pseudolysimachium*.

Z.M. Tymbalyuk

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

POLLEN MORPHOLOGY OF SPECIES OF *VERONICA* L. (*SCROPHULARIACEAE*)
SECT. *PSEUDOLYSIMACHIUM* W. D. J. KOCH IN THE FLORA OF UKRAINE

Pollen grains of 12 species of *Veronica* sect. *Pseudolysimachium* were investigated, including 9 species for which no previous palynological data existed. Five types of sculpture of the exine surface have been identified and described: psilate, rugulate, foveate, rugulate-foveate, and reticulate. Pollen grains are characterized by morphologically complex 3(4)-colporate aperture types. The data obtained provide evidence in favor of the phylogenetic unity of this group and its distinction from other sections of the genus *Veronica*, which are characterized by different complexes of palynomorphological characters (3-colpate pollen grains, striate, striate-reticulate, granulate, tuberculate, retipilate and spinulose sculpture).

К е y w o r d s: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Veronica*, *Pseudolysimachium*.