

З.М. ЦИМБАЛЮК

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

ПАЛІНОМОРФОЛОГІЯ ВИДІВ РОДУ *SCROPHULARIA* L. (*SCROPHULARIACEAE* S. STR.) ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Scrophularia*, *Scrophulariaceae*

У світовій флорі рід *Scrophularia* L. налічує близько 310 видів, поширених у позатропічних регіонах північної півкулі, передусім у країнах Середземномор'я [2, 4]. У флорі колишнього Радянського Союзу рід представлений 74 видами [2]. В Україні відзначено від 10 [5] до 12 [4, 16] його видів. За системою А.Л. Тахтаджяна [9, 20] рід *Scrophularia* належить до родини *Scrophulariaceae* Juss., підродини *Scrophularioideae*, триби *Scrophularieae* Dumort. За даними новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень родини, які традиційно відносили до родини *Scrophulariaceae*, розподілені по кількох самостійних родин: *Scrophulariaceae* s. str., *Orobanchaceae* Vent., *Veronicaceae* Durande, *Paulowniaceae* Nakai та *Calceolariaceae* (D. Don) Olmstead [11, 17–19, 21]. З представників флори України у родині *Scrophulariaceae* залишилися лише роди *Scrophularia*, *Verbascum* L. (включаючи *Celsia* L.) та *Limosella* L. Систему роду *Scrophularia* розробляли різні дослідники. У «Флорі СРСР» С.Г. Горшкова [2] визнає 2 секції, 4 підсекції, 25 рядів, у «Флорі УРСР» М.І. Котов [4] — 2 секції, 2 підсекції, 8 рядів. Л.І. Іваніна об'єднує всі види флори Східної Європи (у межах СРСР) у дві секції [3].

Відомості про будову пилкових зерен представників роду *Scrophularia* вкрай незначні. Є обмежені загальні дані щодо морфології пилкових зерен роду в цілому [7, 8, 13, 15]. Під світловим мікроскопом вивчали пилкові зерна *S. nodosa* [1]. Досліджено скульптуру поверхні пилкових зерен, стратифікацію екзини й ультраструктуру її шарів у *S. xanthoglossa* Boiss. var. *xanthoglossa* [14].

Нашою метою була детальна паліноморфологічна характеристика роду *Scrophularia* (види флори України), оцінка таксономічної значущості морфологічних ознак пилкових зерен і з'ясування можливостей їх використання для вирішення деяких питань систематики.

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 [11]. Для вивчення пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Пилкові зерна описували, використовуючи загаль-

© З.М. ЦИМБАЛЮК, 2010

ноприйняту термінологію [6, 10]. Досліджено пилкові зерна 9 видів (19 зразків) роду *Scrophularia* флори України. Фактичний матеріал викладено за системою С.Г. Горшкової [2]. Наводимо характеристики пилкових зерен досліджених видів.

Результати досліджень та їх обговорення

Секція 1. *Anastomosanthes* Stiefelhag.

Підсекція 1. *Vernales* Stiefelhag.

Ряд 1. *Chrysanthae* Gorschk.

***S. vernalis* L.** (рис. 1, 1—3; рис. 3, 1—3)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) триборозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. Полярна вісь (п. в.) 23,9—27,9 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) (21,3) 22,6—25,3 (26,6) мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орах зернисті. Ори нечіткі, 4,0—5,3 мкм завдовжки, 2,7 мкм завширшки. Ширина мезокольпіума (ш. мк.) 14,6—17,3 мкм, діаметр апокольпіума (д. ак.) 2,7—4,0 (5,3) мкм. Екзина 1,1—2,4 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі, видовжені, округлокутасті, 0,2—1,0 мкм у діаметрі, зрідка мають гранулярне дно; сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Стінки звивисті, переплітаються, 0,3—0,6 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі, на орах зрідка горбкуваті.

Примітка. Поодинокі трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

Досліджені зразки: 1. Полтавська обл., Миргородський р-н, ур. Великий та Малий ліс, кв. 10, на схилі у листяному лісі. 30.05.1994. Т.Л. Андрієнко, О.І. Прядко. № 030126 (КВ). 2. У байрачному лісі по балці «Глуха» Чистяківського р-ну Сталінської [Донецької] обл. 13.VI.1941. Ф. Гринь. Визн. М. Котов (КВ). 3. Флора Молдавіи. Котовск, Кишиневського р-на. Смешанный лес в 8 км от села. 7.V.1948. А.П. Иванков (КВ).

Підсекція 2. *Scorodonia* G. Don

Ряд 2. *Divaricatae* Gorschk.

***S. scopolii* Hoppe ex Pers.** (рис. 1, 4, 5; рис. 3, 4, 8)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні чи округлі. П. в. 22,6—27,9 мкм, е. д. 21,3—26,6 мкм. Борозни середньої довжини, 2,4—2,7 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, 4,0—5,3 мкм завдовжки, 2,7 мкм завширшки. Ш. мк. 14,6—18,6 мкм, д. ак. 5,3—6,6 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовп-

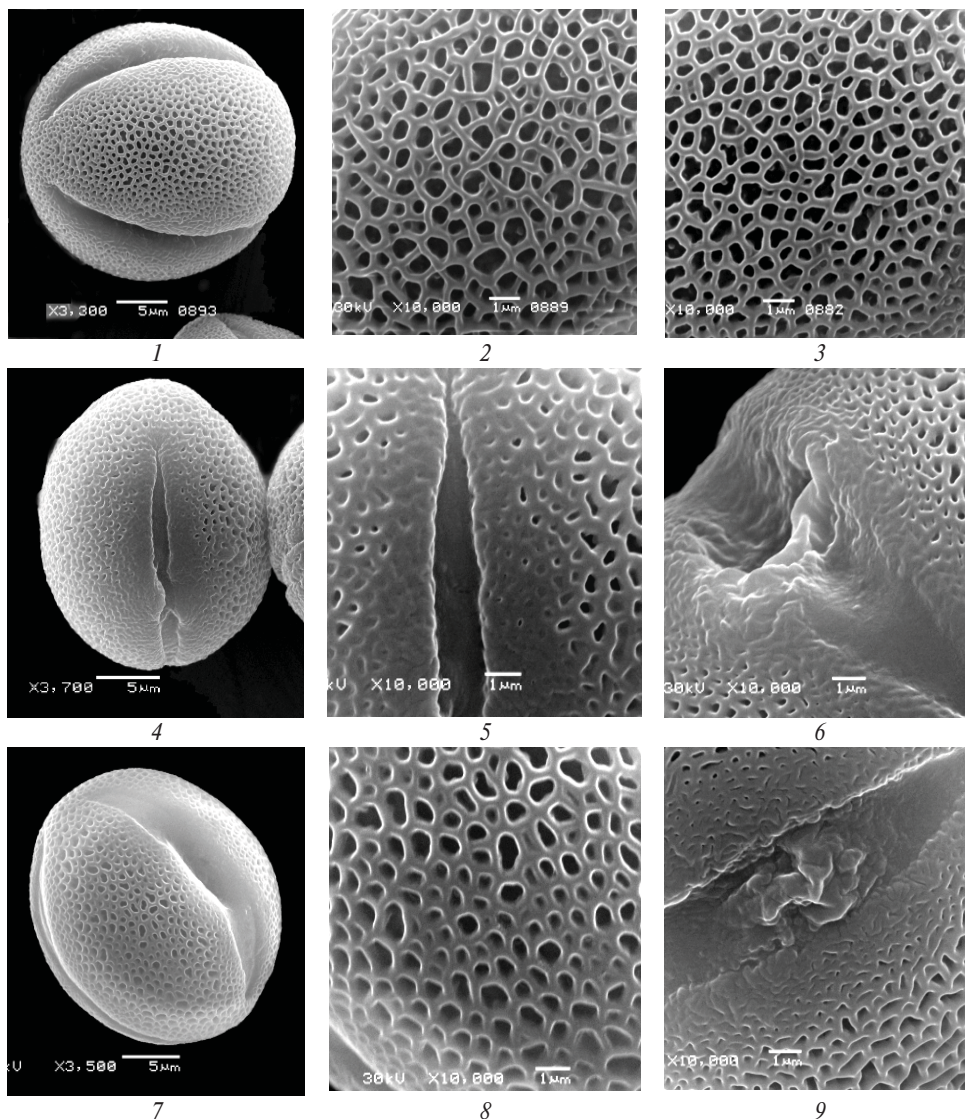


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Scrophularia* (секція *Anastomosanthes*) (СЕМ): 1–3 – *S. vernalis*; 4, 5 – *S. scopolii*; 6, 9 – *S. nodosa*; 7, 8 – *S. umbrosa*. 1, 4, 7 – вигляд з екватора; 2, 3, 5, 6, 8, 9 – скульптура поверхні

Fig. 1. Pollen grains of *Scrophularia* (section *Anastomosanthes*) (SEM): 1–3 – *S. vernalis*; 4, 5 – *S. scopolii*; 6, 9 – *S. nodosa*; 7, 8 – *S. umbrosa*. 1, 4, 7 – equatorial view; 2, 3, 5, 6, 8, 9 – surface sculpture

чиковому шару, стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Коміркі сітки різної форми: округлі, видовжені, округлокутасті, 0,2–0,7 мкм у діаметрі, біля борозен дрібніші. Стінки 0,3–0,4 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі.

Примітка. Поодинокі трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

Досліджений зразок: Закарпатська обл., Раховський округ. г. Близниця. СВ склон. скалы. Выс. 1800 м н.у.м. 1.VIII.1948. Е.М. Брадис, А.А. Запятава (КВ).

Ряд 3. *Nodosae* Gorschk.

S. nodosa L. (рис. 1, 6, 9; рис. 3, 5—7)

СМ. П. з. триборозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні чи сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. 19,9—25,3 мкм, е. д. 19,9—26,6 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, зі рваними краями, 5,3—7,9 мкм завдовжки, 5,3—6,6 мкм завширшки. Ш. мк. 14,6—17,3 мкм, д. ак. 2,7—6,6 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі, видовжені, округлокутасті, 0,2—0,6 мкм у діаметрі, біля борозен дрібніші. Стінки 0,3—0,4 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі, на орах зрідка горбкуваті.

Примітка. Поодинокі трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

Досліджені зразки: 1. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Стара Гута, Старо-Гутське л-во, кв. 125. Дубово-сосновий ліс. 12.VI.1987. С.М. Панченко (КВ). 2. Закарпатська обл., Тячівська окр., в долині р. Брустуриянка в с. Лопухів. 16.VII.1948. Ф. Гринь. № 009712 (КВ).

Ряд 4. *Alatae* Gorschk.

S. umbrosa Dumort. (= *S. alata* Gilib.) (рис. 1, 7, 8; рис. 3, 9, 10)

СМ. П. з. триборозно-орові, сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні чи округлі. П. в. 19,9—25,3 мкм, е. д. 19,9—25,3 мкм. Борозни довгі, 4,0 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орах зрідка зернисті. Ори нечіткі, 2,7—5,3 мкм завдовжки, 2,7—6,6 мкм завширшки. Ш. мк. 13,3—17,3 мкм, д. ак. 2,7—4,0 мкм. Екзина 0,7—2,0 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі і видовжені, 0,2—0,9 мкм у діаметрі, біля борозен дрібніші. Стінки 0,2—0,3 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі.

Примітка. Поодинокі трапляються чотириборозно-орові пилкові зерна.

Досліджений зразок: УССР. Полтавська обл., Оржицький р-н. Осушенне болото в пойме р. Оржица у с. Тимки. 27.VII.1955. Брадис (КВ).

Секція 2. *Tomiophyllum* Benth.

Підсекція 1. *Lucidae* Stiefelhaag.

Ряд 1. *Rupestres* Gorschk.

S. donetzica Kotov (рис. 2, 1, 2; рис. 3, 11, 12)

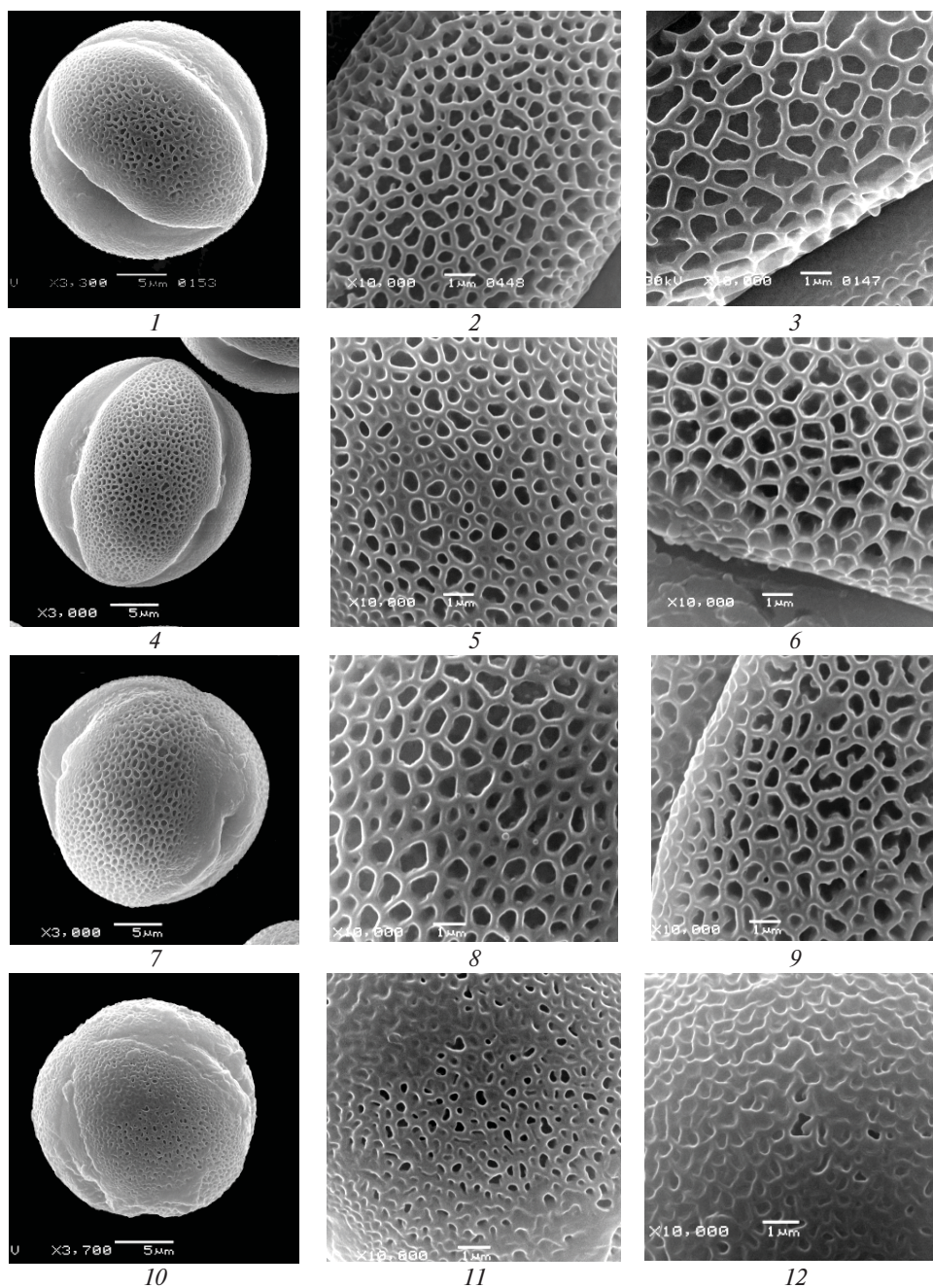


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Scrophularia* (секція *Tomiophyllum*) (СЕМ): 1, 2 — *S. donetzica*; 3, 6, 9 — *S. rupestris*; 4, 5 — *S. goldeana*; 7, 8 — *S. cretacea*; 10–12 — *S. bicolor*. 1, 4, 7, 10 — вигляд з екватора; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 — скульптура поверхні

Fig. 2. Pollen grains of *Scrophularia* (section *Tomiophyllum*) (SEM): 1, 2 — *S. donetzica*; 3, 6, 9 — *S. rupestris*; 4, 5 — *S. goldeana*; 7, 8 — *S. cretacea*; 10–12 — *S. bicolor*. 1, 4, 7, 10 — equatorial view; 2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12 — surface sculpture

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні чи округлі. П. в. 25,3—27,9 мкм, е. д. 21,3—26,6 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, 2,7—4,0 мкм завдовжки, 2,7 мкм завширшки. Ш. мк. 15,9—18,6 мкм, д. ак. 2,7—5,3 мкм. Екзина 1,3—2,0 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі, видовжені, округлокутасті, 0,2—0,6 мкм у діаметрі; сітка нерівномірно виражена по всій поверхні. Стінки злегка звивисті, 0,2—0,4 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Донецька обл., с. Старолиста-Василівка. Лівий берег р. Кальміус. Гранітні відслонення. Старобешівський р-н. 29.05.2002. Я.П. Дідух. № 003576 (КІ). 2. Ворошиловградська обл., Ровенківський р-н, Провальський цілинний степ на кам'янистих схилах. 10.VI.1938. А.І. Барбарич, В.П. Денчик. № 023591 (КІ).

***S. rupestris* M. Bieb. ex Willd.** (рис. 2, 3, 6, 9; рис. 3, 13, 14)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні. П. в. 26,6—31,9 (33,2) мкм, е. д. 23,9—27,9 (29,3) мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, зрідка зернисті на орах. Ори нечіткі, 4,0—6,6 мкм завдовжки. Ш. мк. 19,9—18,6 (19,9) мкм, д. ак. 2,7—4,0 (5,3) мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура дуже чітка, сітчаста, комірки округлі і видовжені.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі, видовжені, округлокутасті, 0,3—1,2 мкм у діаметрі, з чіткими обрисами; сітка рівномірно розташована по всій поверхні. Стінки звивисті, 0,2—0,3 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі, на орах зрідка горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Крымская обл., Керченский р-н, с. Чигины, каменные обнажения, обращенные к морю. 20—22.V.1978. Я.П. Дидух (КІ). 2. Крымская обл., Феодосийский р-н, Карадаг, подножие г. Карадаг, каменные осыпи. 12.V.1978. Я.П. Дидух (КІ). 3. Крым, Судакский р-н, окр. Карадагской биологической станции, вулканический хребет Карадаг. 28.V.1948. М. Котов, Е. Карнаух (КІ).

***S. goldeana* Juz.** (рис. 2, 4, 5; рис. 3, 15, 16)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. 22,6—29,3 (31,9) мкм, е. д. 21,3—25,3 (26,6) мкм. Борозни довгі, 2,7—

4,0 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орах зернисті. Ори нечіткі, 2,7—4,0 мкм завдовжки, 4,0 мкм завширшки. Ш. мк. 14,6—17,3 (18,6) мкм, д. ак. 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,0 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики більш-менш чіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі, видовжені, округлотрикутні, 0,2—0,9 мкм у діаметрі; сітка нерівномірно виражена по всій поверхні. Стінки 0,2—0,4 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Крым. Ай-Петри, зубцы. 10.VI.1963. В. Володченко (КИ). 2. Крым. Ай-Петри. 30.VI.1964. Г. Кузнецова (КИ). 3. Кримська обл., УРСР, Алуштинський р-н, г. Чатир-Даг, яйла. 16.VI.1955. А.І. Барбарич, Д.М. Доброчаєва (КИ).

Ряд 2. *Cretaceae* Gorschk.

***S. cretacea* Fisch. ex Spreng.** (рис. 2, 7, 8; рис. 3, 17, 18)

СМ. П. з. триборозно-орові, сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. (19,9) 21,3—27,9 мкм, е. д. 21,3—25,3 (26,6) мкм. Борозни довгі, 2,7—4,0 мкм завширшки, з більш-менш чіткими, нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, на орах зрідка зернисті. Ори нечіткі, закриті краями борозен, 2,7—5,3 мкм завдовжки, 2,7—5,3 мкм завширшки. Ш. мк. 13,3—17,3 мкм, д. ак. 2,0—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі і видовжені, 0,3—0,9 мкм у діаметрі, зрідка мають гранулярне дно; біля борозен дрібніші. Стінки 0,2—0,3 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі, на орах зрідка горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Харківська обл., окол. с. Двирічної. Крейдяні схили. 29.09.1956. Висилин (КИ). 2. Ворошиловградская обл., Меловской р-н, с. Стрельцовка, мел. 12.VI.1960. Дубовик (КИ).

Ряд 3. *Caninae* Gorschk.

***S. bicolor* Smith (= *S. canina* L. s.l.)** (рис. 2, 10—12; рис. 3, 19, 20)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. (19,9) 21,3—26,6 мкм, е. д. 18,6—23,9 (25,3) мкм. Борозни довгі, 2,4—2,7 (4,0) мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужені до загострених кінців, майже зливаються на полюсах, борозні мембрани гладенькі, на орах зрідка зернисті. Ори нечіткі, прикриті краями борозен, 2,7—5,3 (6,6) мкм завдовжки, 2,4—2,7 мкм завширшки. Ш. мк. 13,3—17,3 (18,6) мкм, д. ак. 1,3—2,7 мкм. Екзина 1,3—2,0 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром. Скульптура нечітка, дуже дрібна сітка.

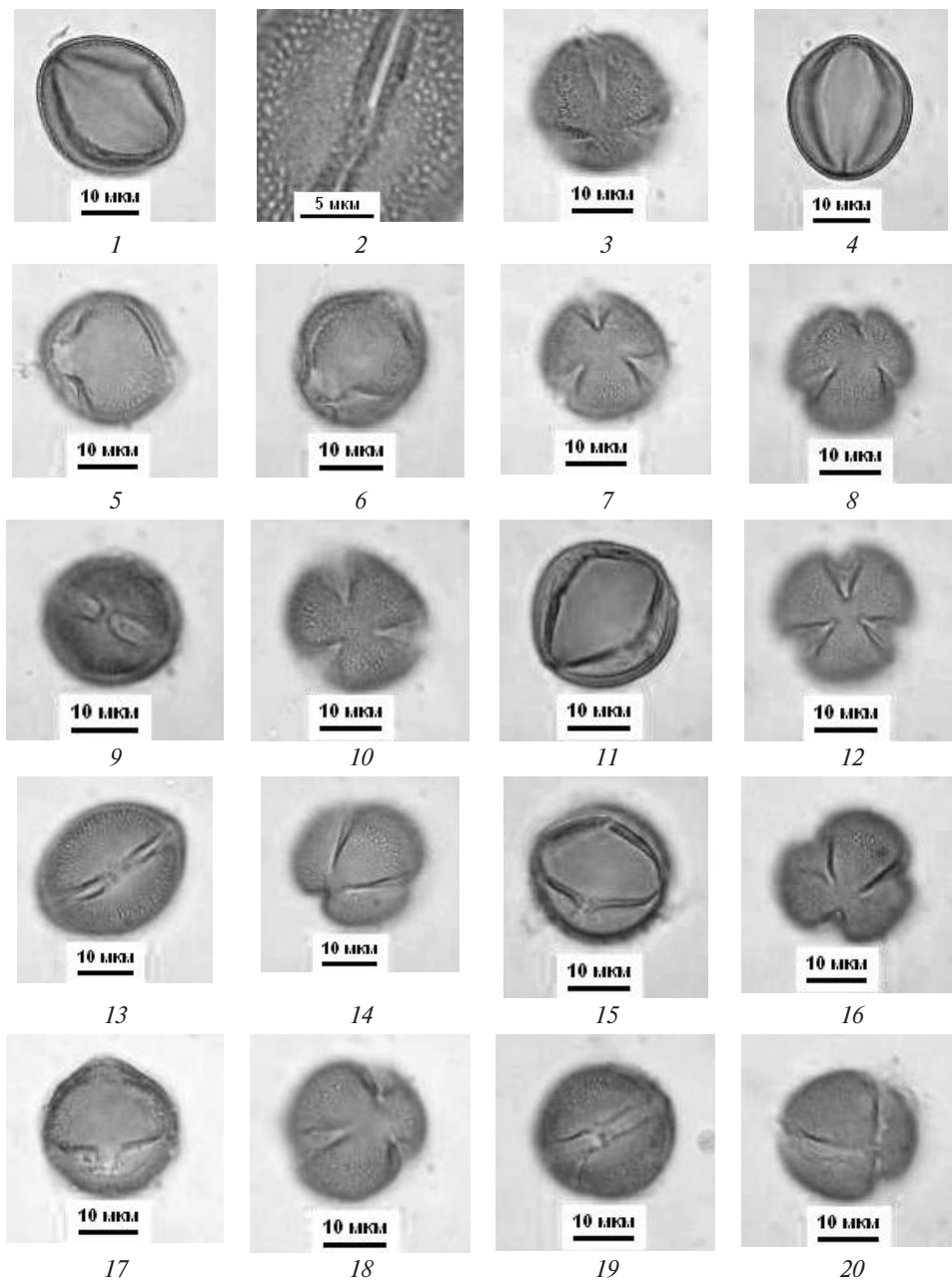


Рис. 3. Пилкові зерна роду *Scrophularia* (СМ): 1–3 — *S. vernalis*; 4, 8 — *S. scopolii*; 5–7 — *S. nodosa*; 9, 10 — *S. umbrosa*, 11, 12 — *S. donetzica*; 13, 14 — *S. rupestris*; 15, 16 — *S. goldeana*; 17, 18 — *S. cretacea*; 19, 20 — *S. bicolor*. 1, 4–6, 9, 11, 13, 15, 17, 19 — вигляд з екватора; 3, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 — вигляд з полюса; 2 — скульптура поверхні

Fig. 3. Pollen grains of *Scrophularia* (LM): 1–3 — *S. vernalis*; 4, 8 — *S. scopolii*; 5–7 — *S. nodosa*; 9, 10 — *S. umbrosa*, 11, 12 — *S. donetzica*; 13, 14 — *S. rupestris*; 15, 16 — *S. goldeana*; 17, 18 — *S. cretacea*; 19, 20 — *S. bicolor*. 1, 4–6, 9, 11, 13, 15, 17, 19 — equatorial view; 3, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 — polar view; 2 — surface sculpture

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки сітки різної форми: округлі і видовжені, 0,2—0,3 мкм у діаметрі; сітка нерівномірно виражена по всій поверхні. Стінки 0,2—0,9 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Крымская обл., Феодосийский г/с, с. Морское, осипи над морем. 29.V.1974. С. Морозюк (КВ). 2. Крымская обл., Судак, Новый Свет, на скелях. 22.V.1968. М. Котов, Н. Глаголева, О. Осетрова, Ф. Попович (КВ).

Отримані дані засвідчують, що всі досліджені види роду *Scrophularia* мають триборозно-орові пилкові зерна. У *S. nodosa*, *S. umbrosa*, *S. scopolii* та *S. vernalis*, окрім триборозно-орових, поодинокі трапляються і чотириборозно-орові. Форма непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні і сплющено-сфероїдальні пилкові зерна. І лише у *S. rupestris* вони еліпсоїдальної форми. Для роду характерні пилкові зерна середніх розмірів, полярна вісь становить 19,9—31,9 (33,2) мкм, екваторіальний діаметр — 18,6—27,9 (29,3) мкм. Найбільшими є пилкові зерна *S. rupestris*. Пилкові зерна всіх досліджених видів з довгими борознами, 2,4—5,3 мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними або нерівними краями, які звужуються до загострених кінців. І лише у пилкових зерен *S. bicolor* (рис. 3, 20) борозни зливаються на полюсах. Борозні мембрани гладенькі, зрідка зернисті на орах. Ори у п. з. більшості видів нечіткі, прикриті краями борозен, а у *S. nodosa* (рис. 3, 5, 6) — чіткі з нерівними краями.

Екзина 0,7—2,4 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. На ультратонких зрізах п. з. *S. xanthoglossa*, досліджених за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії [14], чітко видно ектекзину, ендекзину та інтину. Ектекзина тришарова: покрив, стовпчики і підстильний шар. Покрив переривчастий, стовпчики різної товщини і висоти, розташовані нерівномірно. Підстильний шар нерівномірно потовщений. Ендекзина у 3—4 рази тонша за підстильний шар [14]. Інтина нерівномірно потовщена [14]. Під СМ в екзині розрізняється покрив, стовпчиковий шар з чіткими або нечіткими стовпчиками. Ендекзина зливається з підстильним шаром.

Пилковим зернам досліджених видів роду *Scrophularia* властиві переплетено-сітчастий і сітчастий типи скульптури. Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом дали змогу виявити деталі будови сітки. Її комірки різної форми, в обрисах можуть бути округлими, округлокутастими або видовженими, діаметром 0,2—1,2 мкм. У пилкових зерен *S. rupestris* (рис. 2, 3, 6, 9) комірки найбільші (0,3—1,2 мкм), у *S. bicolor* (рис. 2, 11, 12) — найменші (0,2—0,3 мкм). Зрідка у пилкових зерен *S. vernalis* (рис. 1, 3) та *S. cretacea* (рис. 2, 8) дно комірок гранулярне. Стінки комірок у п. з. більшості видів рівні, лише у *S. vernalis* (рис. 1, 2, 3) і зрідка у *S. donetzica* (рис. 2, 2) та *S. rupestris* (рис. 2, 3, 9) вони звивисті. Товщина стінок становить 0,2—0,9 мкм, найтонші вони у *S. umbrosa*, *S. rupestris* та *S. cretacea* (0,2—0,3 мкм), найтовщі — у *S. bicolor* (0,2—0,9 мкм). У пилкових зерен *S. vernalis* (рис. 1, 2, 3) сітка рівномірно виражена по всій поверхні, у *S. scopolii* (рис. 1, 5), *S. nodosa* (рис. 1, 6, 9), *S. umbrosa*, *S. rupestris* та *S. cretacea* біля борозен комірки сітки дрібніші, у *S. donetzica*

(рис. 2, 2), *S. goldeana* (рис. 2, 5) і *S. bicolor* (рис. 2, 11, 12) сітка нерівномірно виражена по всій поверхні. Борозни мембрани гладенькі у пилкових зерен *S. vernalis*, *S. scopolii* (рис. 1, 5), *S. umbrosa* (рис. 1, 8), *S. donetzica*, *S. goldeana* та *S. bicolor*, тимчасом як у *S. nodosa* (рис. 1, 6, 9), *S. rupestris* і *S. cretacea* вони гладенькі і горбкуваті на орах.

Отримані дані засвідчують, що всі види роду *Scrophularia* подібні за сітчастою скульптурою поверхні пилкових зерен. Винятком є *S. vernalis*, п. з. якого мають переплетено-сітчасту скульптуру. Відмінності у типах скульптури і деталях її будови, а також розмір і форма п. з. та елементи будови ор у комплексі можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки у систематиці даного роду.

Ми зіставили паліноморфологічні дані з існуючими системами роду *Scrophularia*. За системою С.Г. Горшкової [2] та М.І. Котова [4] досліджені нами види роду *Scrophularia* флори України представляють дві секції, три підсекції та сім рядів. Згідно з системою Л.І. Іваніної [3] — дві секції. Отримані дані показали, що в секції *Anastomosanthes* (= *Scrophularia*) [2—4] за переплетено-сітчастою скульптурою п. з. вирізняється *S. vernalis*, що підтверджує слушність його виділення до підсекції *Vernales* та ряду *Chrysanthae* за системами С.Г. Горшкової [2] і М.І. Котова [4]. Інші три види — *S. nodosa*, *S. scopolii*, *S. umbrosa* — в розумінні С.Г. Горшкової [2] належать до підсекції *Scorodonia*. Серед пилкових зерен цієї групи видів вирізняються п. з. *S. nodosa* за найбільшими і чітко вираженими орами, що не суперечить віднесенню *S. nodosa* до ряду *Nodosae* [2, 4]. Пилкові зерна *S. scopolii* і *S. umbrosa* подібні за основними ознаками, лише дещо відрізняються за товщиною стінок сітки (відповідно, 0,3—0,4 і 0,2—0,3 мкм). Віднесення цих видів до окремих рядів (*Divaricatae* і *Alatae*) [2, 4] не підтверджується паліноморфологічними даними. Слід зазначити, що Л.І. Іваніна [3] всі вищеназвані види об'єднує в одній секції.

Досліджені види секції *Tomiphyllum* належать до підсекції *Lucidae* [2, 4]. У цій підсекції за ознаками п. з. найбільшою мірою вирізняється *S. bicolor*: його пилкові зерна дрібніші, мають довгі борозни, які сходяться на полюсах, що не характерно для п. з. інших видів, а також найтовщі стінки сітки. Такий комплекс ознак підтверджує включення *S. bicolor* до ряду *Caninae* за системою С.Г. Горшкової [2] та М.І. Котова [4]. *S. rupestris*, *S. donetzica* та *S. goldeana* віднесені до ряду *Rupestres* [2, 4]. Пилкові зерна видів з цієї групи мають певні особливості, зокрема, в *S. rupestris* характеризуються найбільшими комірками, у *S. donetzica*, на відміну від *S. goldeana*, — звивистими стінками. Визначені риси можна використати як додаткові систематичні ознаки при перегляді роду *Scrophularia*, однак у цілому розрізнити ці види за пилковими зернами неможливо, бо інші ознаки перекриваються. Вид *S. cretacea* за ознаками пилкових зерен проявляє подібність до вищеназваних видів. Однак вдалося виявити деякі відмінності: в окремих пилкових зерен *S. cretacea* дно комірок гранулярне, а також чіткіші ори порівняно з попередніми видами. Таким чином, описані відмінності не суперечать віднесенню цього виду до ряду *Cretaceae* [2, 4].

Висновки

З використанням світлового і сканувального електронного мікроскопів досліджено палиноморфологічні особливості 9 видів роду *Scrophularia* флори України, з них уперше описано пилкові зерна 8 видів. Встановлено, що пилкові зерна роду *Scrophularia* характеризуються сітчастим і переплетено-сітчастим типами скульптури. Будова пилкових зерен є цінним додатковим матеріалом для систематики роду *Scrophularia*. Однак важливість ознак морфології пилкових зерен очевидніша на рівні підсекцій і рядів. Палиноморфологічні дані добре узгоджуються з системами С.Г. Горшкової [2] та М.І. Котова [4], частково — з системою Л.І. Іваніної [3]. Завершуючи, зауважимо, що необхідними є дослідження інших таксонів *Scrophulariaceae* s. l. як для виявлення їх палиноморфологічних особливостей, так і для подальшої еволюційно-філогенетичної інтерпретації морфології пилкових зерен у межах цієї групи.

1. Алешина Л.А. Род *Scrophularia* L. — Норичник // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 129.
2. Горшкова С.Г. Норичник — *Scrophularia* L. // Флора СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1955. — Т. 22. — С. 229—308.
3. Иванина Л.И. Норичник — *Scrophularia* L. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — С. 220—226.
4. Котов М.И. Ранник — *Scrophularia* L. // Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1960. — С. 455—469.
5. Котов М.И. Норичник (Ранник) — *Scrophularia* L. // Опред. высш. раст. Украины. — К.: Фитосоциоцентр, 1999. — С. 285—286.
6. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
7. Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства // Мат-лы X Моск. совещ. по филог. раст. / Под ред. проф. Л.И. Лотовой и проф. А.П. Мелияна. — М.: Изд-во секц. ботан. Моск. о-ва испыт. природы и каф. морф. и сист. высш. раст. МГУ, 1999. — С. 149—151.
8. Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae* // Акт. пробл. палинол. на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. — М.: ИГиРГИ, 1999. — С. 263—264.
9. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
10. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
11. Albach D.C., Meudt H.M., Oxelman B. Piecing together the «new» *Plantaginaceae* // Amer. J. Bot. — 2005. — **92**, N 2. — P. 297—315.
12. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
13. Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
14. Karim F.M., El-Oqlan A.A. Palynological studies in the family *Scrophulariaceae* from Jordan and Iraq // Pollen et Spores. — 1989. — **31**. — P. 203—214.
15. Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. — London: Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.
16. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
17. Olmstead R.G., Reeves P.A. Evidence for the polyphyly of the *Scrophulariaceae* based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1995. — **82**. — P. 176—193.

18. *Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al.* Disintegration of the *Scrophulariaceae* // *Amer. J. Bot.* — 2001. — **88**, N 2. — P. 348—361.
19. *Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B.* Further disintegration of the *Scrophulariaceae* // *Taxon.* — 2005. — **54**. — P. 411—425.
20. *Takhtajan A.L.* Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
21. *Tank D.C., Beardsley P.M., Kelchner S.A., Olmstead R.G.* Review of the systematics of *Scrophulariaceae* s.l. and their current disposition // *Austral. Syst. Bot.* — 2006. — **19**. — P. 289—307.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 07.12.2009

З.Н. Цымбалюк

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

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *SCROPHULARIA* L.
(*SCROPHULARIACEAE* s. str.) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 9 видов рода *Scrophularia* флоры Украины, в том числе у 8 видов — впервые. Пыльцевые зерна рода *Scrophularia* трехбороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные, сплюсненно-сфероидальные, средних размеров. На основании исследования скульптуры спородермы с помощью сканирующего электронного микроскопа выделены и описаны два ее типа — переплетенно-сетчатый и сетчатый. Полученные палиноморфологические данные сопоставлены с системой рода *Scrophularia*. Установлено, что особенности скульптуры поверхности пыльцевых зерен и строения апертур служат важными таксономическими признаками для разграничения некоторых подсекций и рядов.

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

Z.M. Tsybalyuk

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

POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *SCROPHULARIA* L.
(*SCROPHULARIACEAE* s. str.) IN THE FLORA OF UKRAINE

Pollen morphology of 9 species of the genus *Scrophularia* was examined using the light and scanning electron microscopy. Pollen grains of 8 species are described in detail for the first time. Pollen grains of *Scrophularia* are 3-colporate, prolate, spheroidal and oblate-spheroidal, medium-sized. Two types of sporoderm sculpture (reticulate and implecto-reticulate) are identified and described based on scanning electron microscopy studies. The palynomorphological data were analyzed on the background of the system of *Scrophularia*. Characters of surface sculpture and peculiarities of aperture structure are diagnostic on the level of subsections and series.

К е у w o r d s: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Scrophularia*, *Scrophulariaceae*.