

А.Я. ДІДУХ¹, З.М. ЦИМБАЛЮК², Т.П. МАЗУР¹

¹ Ботанічний сад імені академіка О.В. Фоміна
ННЦ «Інститут біології» Київського національного
університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна
ki26@bigmir.net

² Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
palinology@ukr.net

ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИДІВ РОДУ *TRAPA* L. (*TRAPACEAE*) ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: *Трапа*, *пилкові зерна*, *морфологія*,
скульптура, *систематика*, *номенклатура*

Рід *Trapa* L. належить до родини *Trapaceae* Dumort., яка була встановлена у 1828 р. Б.Ш.Ж. Дюмортьє (Dumortier, 1829). За сучасними системами [6, 21], родина входить до порядку *Myrtales* Lindl. (у широкому розумінні). Як показав аналіз літературних джерел [1, 2, 4, 8—10, 17, 18, 25], не існує єдиної думки щодо об'єму роду *Trapa*. Так, за системами, проаналізованими Р. Брамміттом (R. Brummitt) [17], *Trapaceae* представлена одним родом — *Trapa*, але різні автори визнають у ньому різну кількість видів. За варіантами системи Групи з філогенії покритонасінних (Angiosperm Phylogeny Group), що значною мірою базується на результатах молекулярно-філогенетичних досліджень [14, 15, 16], родина *Trapaceae* об'єднується з *Lytracaeae*, а останню відносять до розширеного порядку *Myrtales* із неформальної (тобто такої, що не має таксономічного рангу) групи або клади розид (Rosids).

За системою А.Б. Шипунова [12], що синтезує класичні підходи до філогенетичної таксономії таких авторів, як Р.Ф. Торн [22, 23] і А.Л. Тахтаджян [6], та перші варіанти системи Групи з філогенії покритонасінних [14, 15], рід *Trapa* також належить до родини *Lytracaeae* (incl. *Trapaceae*, *Punicaceae*), порядку *Myrtales*, підкласу *Rosidae*. У деяких інших системах (див., наприклад, [3]) рід *Trapa* включений до родини *Onagraceae*.

Кількість видів роду *Trapa* у світовій флорі точно не визначена, оскільки різні автори й дотепер наводять для нього різні оцінки. За даними одних авторів, визнається лише один вид — *Trapa natans* L. sensu latissimo [20, 25], за даними інших, — більше 30 видів і багато різновидів та форм [24]. Представники роду поширені переважно в тропічних і субтропічних

© А.Я. ДІДУХ, З.М. ЦИМБАЛЮК, Т.П. МАЗУР

областях Старого світу (переважно в Євразії та Африці, але за винятком Австралії), а також як адвентивні в помірних районах Америки.

Кількість видів *Trapa* в Україні є також дискусійною. Беручи до уваги відміни в будові плодів, О.Ф. Флеров у 1925 р. наводив для європейської частини СРСР 3 види [9]. М.В. Васильєв, який обробляв рід *Trapa* для європейської частини СРСР та Кавказу, у виданому 1949 р. томі «Флоры СССР» наводить 13 видів, що відрізняються за морфологією плодів, зокрема за характером рогів, або ж за формою листків [1, 2]. Д.М. Доброчаєва, яка обробляла рід *Trapa* для «Флори УРСР» [4], наводить у 1955 р. для України 6, а через 10 років — уже 9 видів: *T. borysthenica* V. Vassil., *T. ucrainica* V. Vassil., *T. macrorhiza* Dobroc., *T. danubialis* Dobroc., *T. maeotica* G. Woron., *T. pseudocolchica* V. Vassil., *T. flerovii* Dobroc., *T. rossica* V. Vassil., *T. natans* L. За обробкою М.М. Цвельова, вміщеною в опублікованому 1996 р. томі «Флоры Восточной Европы», та нашими даними, представники роду *Trapa* в Україні та на прилеглих територіях потребують критичного таксономічного й номенклатурного перегляду [10].

Відомості про морфологічні особливості пилкових зерен роду *Trapa* нечисленні й досить суперечливі. Л.А. Купріянова [5], розглядаючи під світловим мікроскопом пилкові зерна *T. natans*, описувала їх як трипорові. Г. Ердтман [13] відзначив, що пилкові зерна *T. natans*, *T. bicornis* і *T. cochinchinensis* є триборозними. Під світловим і сканувальним електронним мікроскопами були досліджені пилкові зерна дев'яти видів флори Китаю [19]. Автори описали пилкові зерна представників роду *Trapa* також як триборозні. Аналіз паліноморфологічної вивченості роду засвідчує, що дані морфології пилкових зерен не прив'язувалися до системи роду і не використовувалися в таксономічних роботах. Разом з тим, паліноморфологічні дані дедалі частіше застосовуються для цілей філогенетичної систематики, а тому одним із завдань нашого дослідження було з'ясувати, чи є ці мікроморфологічні ознаки достатньо інформативними для таких цілей.

Відповідно до цього основною метою нашого дослідження було встановити та уточнити морфологічні особливості пилкових зерен трьох видів роду *Trapa*, що поширені в Україні, та уточнити паліноморфологічні характеристики роду з дещо суперечливими описами, наведеними для пилку роду *Trapa* попередніми авторами.

Матеріали та методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрані з рослин природних місцезростань (річки Латориця, Південний Буг, Соб, Дніпро; водойми дендрологічного парку «Софіївка» НАН України), які в подальшому вирощувалися в басейні на «Реліктовій ділянці» Ботанічного саду імені академіка О.В. Фоміна, та з Гербарію Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (KW). Ідентифікацію видів проводили за описами, наведеними в першоджерелах

[1, 2, 4, 8, 10]. Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [13]. Вивчаючи пилкові зерна під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA), їх фіксували в 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Пилкові зерна описували з використанням загальноприйнятої термінології [7, 11, 13]. Досліджені пилкові зерна трьох видів (шести зразків) роду *Trapa*.

Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо описи пилкових зерен досліджених видів.

Trapa natans L. (рис. 1, 1—9; рис. 3, 1—4)

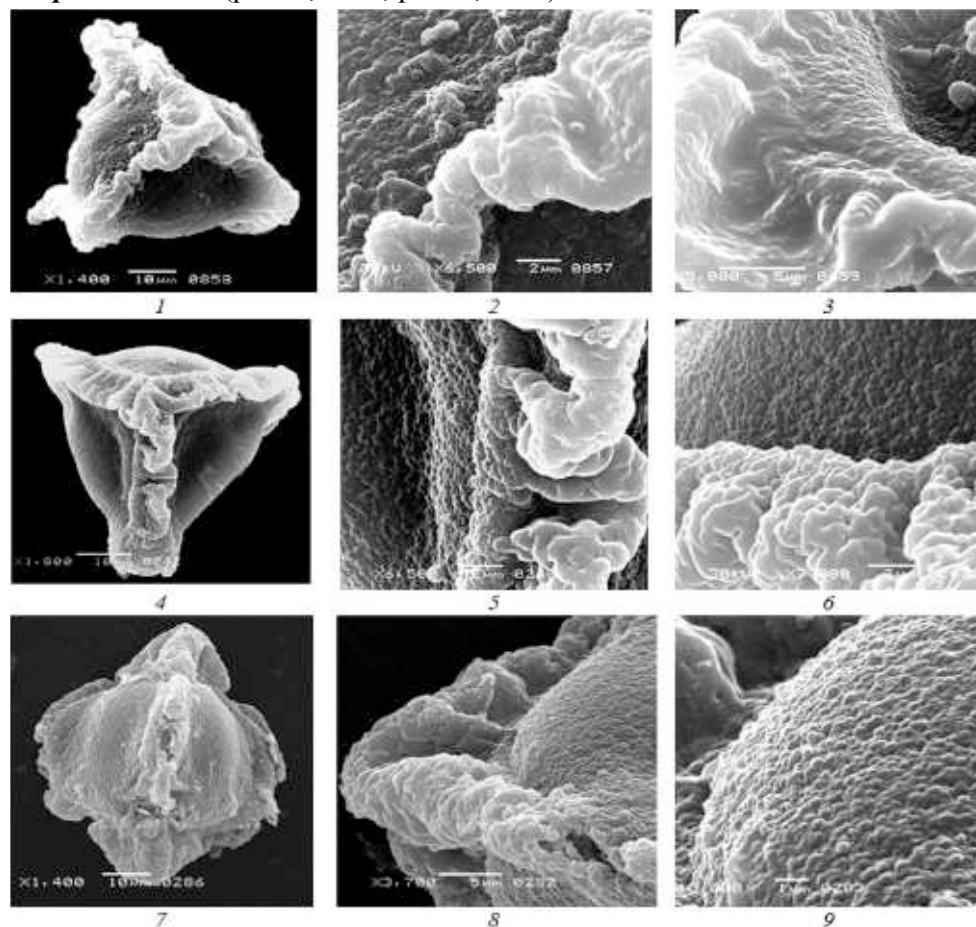


Рис. 1. Пилкові зерна видів роду *Trapa* L. (СЕМ): 1—9 — *T. natans* L.; 1, 4 — вигляд із полюса; 7 — вигляд з екватора; 2, 3 — гранулярна скульптура поверхні, складчато-гладенька скульптура гребенів; 5, 6, 8, 9 — гранулярна скульптура поверхні, складчато-ямчаста скульптура гребенів

Fig. 1. Pollen grains of *Trapa* L. species (SEM): 1—9 — *T. natans* L.; 1, 4 — polar view; 7 — equatorial view; 2, 3 — granulate sculpture surface, folded-psiolate sculpture ridge; 5, 6, 8, 9 — granulate sculpture surface, folded-foveolate sculpture ridge

СМ. Пилкові зерна (п. з.) трипорові, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трикутні, з екватора широко-еліптичні, разом із гребенями ромбічні. Полярна вісь (п. в.) становить 55,9—63,8 мкм (із гребенями), екваторіальний діаметр (е. д.) — 47,9—53,2 мкм (із гребенями). Товщина гребенів на полюсі становить 11,9—13,3 мкм, на екваторі — 5,3—6,6 мкм. Пори видовжені, з нечітким краєм, 13,3—17,5 мкм завдовжки. Екзина 2,4—3,3 мкм завтовшки. Диференціація на шари непомітна. Скульптура поверхні непомітна, гладенька. Скульптура гребенів складчаста.

СЕМ. Скульптура поверхні гранулярна, гранули різні за розмірами, розташовані щільно. Скульптура гребенів складчасто-гладенька і складчасто-ямчаста.

Trapa rossica V. Vassil. (рис. 2, 1—3; рис. 3, 5—8)

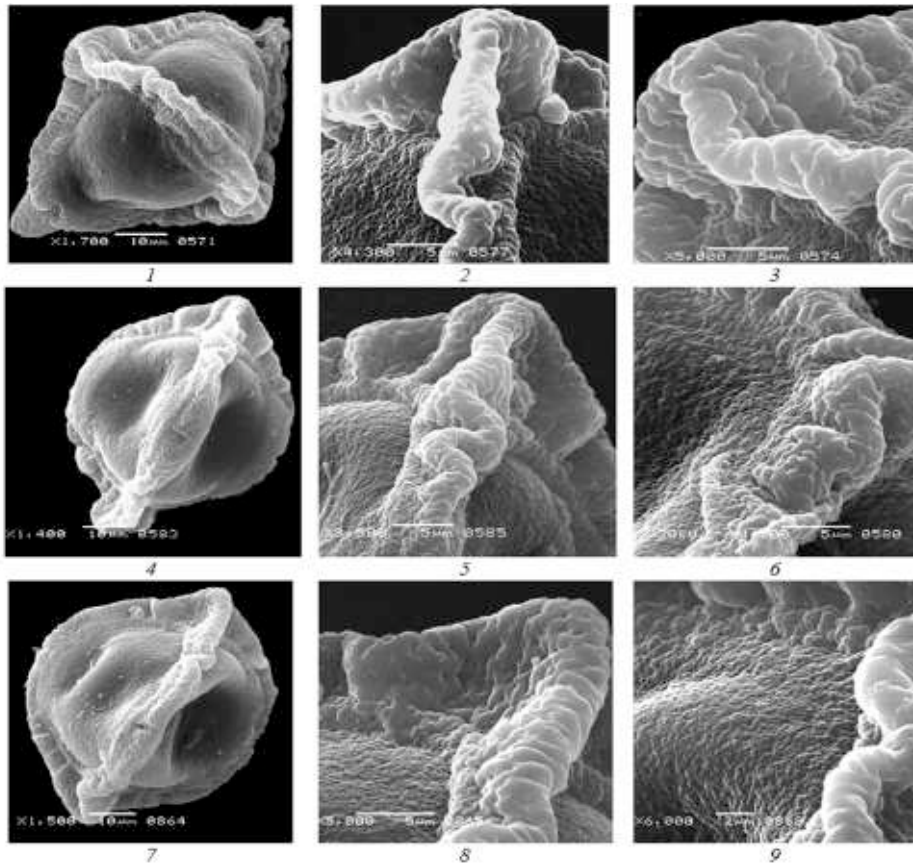


Рис. 2. Пилкові зерна видів роду *Trapa* (СЕМ): 1—3 — *T. rossica* V. Vassil.; 4—9 — *T. borysthonica* V. Vassil.; 1, 4, 7 — вигляд з екватора; 2, 3, 5, 6, 8, 9 — гранулярна скульптура поверхні, складчасто-ямчаста скульптура гребенів

Fig. 2. Pollen grains of *Trapa* species (SEM): 1—3 — *T. rossica* V. Vassil.; 4—9 — *T. borysthonica* V. Vassil.; 1, 4, 7 — equatorial view; 2, 3, 5, 6, 8, 9 — granulate sculpture surface, folded-foveolate sculpture ridge

Досліджені зразки: 1. Для досліджень рослини були відібрані в 2010 р. з басейну на «реліктовій ділянці» Ботанічного саду, які привезені в 2009 р. з р. Латориці, канал «Серне Мочар» (Закарпатська обл., Мукачівський р-н, с. Гомін). 2. «Вінницька обл. л. Тиврів, р. Південний Буг. Дідух, Фіцайло, Коротченко, Волиняк. 2008» (KW). 3. «Івано-Франківська обл., Калуський р-н, на штучних ставках у с. Середній Бабин. Борсукевич. 2007» (KW).

СМ. П. з. трипорові, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трикутні, з екватора широкоеліптичні, разом із гребенями ромбічні. П. в. 54,5—74,5 мкм (із гребенями), е. д. 47,9—55,9 мкм (із гребенями). Товщина гребенів на полюсі становить 11,9—15,9 мкм, на екваторі — 4,0—5,3 мкм. Пори видовжені, з нечітким краєм, 15,9—22,6 мкм завдовжки. Екзина 2,7—4,0 мкм завтовшки. Диференціація на шари непомітна. Скульптура поверхні непомітна, гладенька. Скульптура гребенів складчаста.

СЕМ. Скульптура поверхні гранулярна, гранули різні за розмірами, розташовані щільно. Скульптура гребенів складчасто-ямчаста. Досліджені зразки: 1. Для досліджень рослини відібрані в 2010 р. з басейну на «реліктовій ділянці» Ботанічного саду, які привезені у 2009 р. з р. Південний Буг (Вінницька обл., біля с. Маньківка). 2. Для досліджень відібрані рослини 2010 р. в басейні на «реліктовій ділянці» Ботанічного саду, які привезені у 2009 р. зі ставків дендрологічного парку «Софіївка» НАН України (м. Умань), куди вони потрапили з р. Соб (Вінницька обл.)

***Trapa borysthenica* V. Vassil.** (рис. 2, 4—9; рис. 3, 9—12)

СМ. П. з. трипорові, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трикутні, з екватора широкоеліптичні, разом із гребенями ромбічні. П. в. 50,5—62,5 мкм (із гребенями), е. д. 49,2—54,5 мкм (із гребенями). Товщина гребенів на полюсі становить 10,6—13,3 мкм, на екваторі — 5,3—7,9 мкм. Пори видовжені, з нечітким краєм, 13,3—17,3 мкм завдовжки. Екзина 2,4—2,8 мкм завтовшки. Диференціація на шари непомітна. Скульптура поверхні непомітна, гладенька, гребенів — складчаста.

СЕМ. Скульптура поверхні гранулярна, гранули різні за розмірами, розташовані щільно. Скульптура гребенів складчасто-ямчаста. Досліджений зразок: Для досліджень рослини відібрані в 2010^{р.} з басейну на «реліктовій ділянці» Ботанічного саду, які привезені 2009^{р.} із затоки р. Дніпро (с. Ржищев, човнева станція.)

Отримані дані засвідчують, що пилкові зерна досліджених видів роду *Trapa* трипорові. Форма їхня непостійна, в одному й тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні та сплющено-сфероїдальні пилкові зерна. Обриси з полюса трикутні, з екватора — широкоеліптичні, разом із гребенями ромбічні. Пилкові зерна великих розмірів, полярна вісь становить 50,5—

74,5 мкм, екваторіальний діаметр — 47,9—55,9 мкм. Особливістю пилкових зерен видів роду *Trapa* є наявність трьох меридіональних гребенів, які з'єднуються на полюсах. Пори видовжені, з нечітким краєм, 13,3—22,6 мкм завдовжки. Екзина 2,4—4,0 мкм завтовшки, диференціація на шари непомітна.

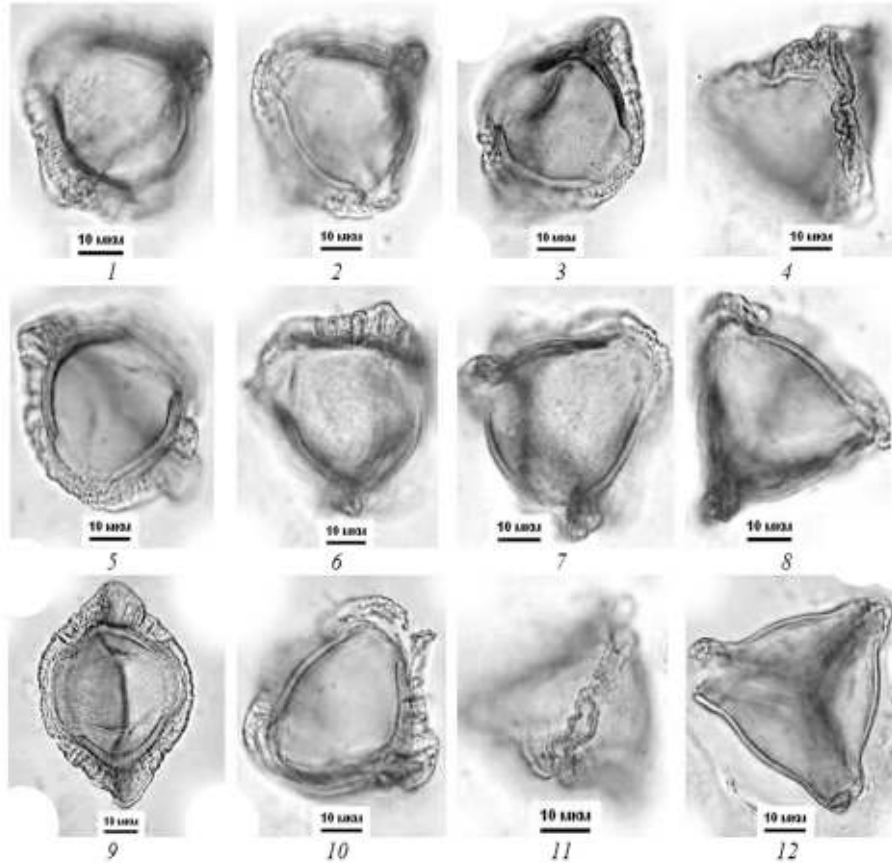


Рис. 3. Пилкові зерна видів роду *Trapa* (СМ): 1—4 — *T. natans* L.; 5—8 — *T. rossica* V. Vassil.; 9—12 — *T. borysthenica* V. Vassil.; 1, 2, 3, 5, 6, 9, 10 — вигляд з екватора; 4, 7, 8, 11, 12 — вигляд із полюса

Fig. 3. Pollen grains of *Trapa* species (LM): 1—4 — *T. natans* L.; 5—8 — *T. rossica* V. Vassil.; 9—12 — *T. borysthenica* V. Vassil.; 1, 2, 3, 5, 6, 9, 10 — equatorial view; 4, 7, 8, 11, 12 — polar view

Для пилових зерен досліджених представників роду *Trapa* характерна гранулярна скульптура поверхні (рис. 1, 9), гранули різні за розмірами, розташовані щільно. Скульптура гребенів складчасто-ямчаста і лише в пилових зерен *T. natans*, крім складчасто-ямчастої, виявлено також складчасто-гладеньку (рис. 1, 2, 3).

Отримані дані показали, що всі досліджені нами види роду *Trapa* подібні за палиноморфологічними ознаками. Виявлено лише невеликі відмінності;

наприклад, у пилкових зерен *T. rossica* дещо більші розміри зерен і пор, однак ці ознаки загалом перекриваються з такими інших двох видів. Отже, розрізнити види роду *Trapa* за пилковими зернами неможливо.

Як уже зазначалося, пилкові зерна роду *Trapa* вивчали деякі дослідники [5, 13, 19] й описували їх як триборозні [13, 19] та як трипорові [5]. Ми довели, що пилкові зерна видів роду *Trapa* мають трипоровий тип апертур, а отже, результати наших досліджень збігаються з даними Л.А. Купріянової [5].

Висновки

З використанням світлового та сканувального електронного мікроскопів досліджено пилкові зерна трьох видів роду *Trapa* флори України. Встановлено, що пилкові зерна в них трипорові, еліпсоїдальної або сплющено-сфероїдальної форми, порівняно великих розмірів, характеризуються трьома меридіональними гребенями, які зливаються на полюсах. Пилкові зерна мають гранулярну скульптуру поверхні та складчасто-гладеньку і складчасто-ямчасту скульптуру гребенів. Морфологічні особливості пилкових зерен роду *Trapa* свідчать на користь віднесення його до окремої родини, оскільки такий комплекс ознак характерний лише для цього реліктового роду і не спостерігається в інших представників споріднених родин — *Lytraceae* та *Onagraceae*. Пилкові зерна досліджених видів не розрізняються за морфологічними ознаками, що унеможливує використання паліноморфологічних ознак для діагностики видів або встановлення їхніх філогенетичних зв'язків. Проте складені нами уточнені характеристики пилкових зерен видів роду *Trapa* та відповідні мікрофотографії можна використати для цілей спорово-пилкового аналізу під час дослідження викопних палінофлор (за умови визначення їх до рангу роду).

1. Васильев В. Н. Сем. Водяные орехи — *Hydrocaryaceae* Raimann // Фл. СССР. — М.: Изд-во АН СССР. — 1949. — Т. 15. — С. 637—662.

2. Васильев В. Н. Водяные орехи — *Hydrocaryaceae* // Флора БССР. — Минск: Изд-во АН БССР. — 1950. — Т. 3. — С. 461.

3. Виноградов И. С. Сокращенное изложение системы покрытосеменных (compendium systematis angiospermarum) // Проблемы ботан. — М.; Л.: 1958. — Вып. 3. — С. 9—66.

4. Доброчаева Д. М. Родина Водяногоріхові — *Hydrocaryaceae* Raimann // Фл. УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР. — 1955. — Т. 7. — С. 445—454.

5. Купріянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.

6. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.

7. Токарев П. И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во научн. изд. КМК — 2002. — 51 с.

8. Федоров А. А., Рзазаде Р. Я. Новые критические виды рода *Trapa* // Ботан. матер. гербария. Ботан. ин-та АН СССР. — М.; Л.: Наука, 1954. — Т. 16. — С. 221—232.
9. Флеров А. Ф. Систематика и ботаническая география рода *Trapa* // Изв. Главн. ботан. сада. — М., 1925. — Т. 24. — С. 13—45.
10. Цвелев М. М. Сем. Водяные орехи — *Trapaceae* Dumort. // Флора Восточной Европы. — СПб.: Мир и семья-95, 1996. — Т. 9. — С. 316—322.
11. Цимбалюк З. М., Мосякін С. Л. Палиноморфологічні особливості роду *Digitalis* L. (*Scrophulariaceae* s.l.) // Укр. ботан. журн. — 2010. — **67**, №1. — С. 79—92.
12. Шипунов А. Б. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов // Журн. общей биол. — 2003. — **64**, №6. — С. 493—507.
13. Эрртман Г. Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию). Покрытосеменные. — М.: Изд-во иностранной литературы, 1956. — 486 с.
14. APG (Angiosperm Phylogeny Group). An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1998. — **85**(4). — P. 531—553.
15. APG II (Angiosperm Phylogeny Group II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Bot. J. Linnean Soc. — 2003. — **141**. — P. 399—436.
16. APG III (Angiosperm Phylogeny Group III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linnean Soc. — 2009. — **161**. — P. 105—121.
17. Brummitt R. K. Vascular plant families and genera. — Royal Botanic Gardens Kew, 1992. — 804 p.
18. Didukh A. Ya. Bioecological strategy of *Trapa* L. genus plants in Ukraine // Biodiversity and plant introduction: Mater. Intern. Scientific Conf. devoted to the 75 anniversary of the Central Botanical Garden of Azerbaijan NAS (Baku, September 23—24, 2009). — Baku, 2009. — II p. — S. 152—158.
19. Ding Bing-Yang, Fang Yun Yi, Zihang Hui-ming et al. Studies on the pollen morphology of *Trapa* from Zhejiang // Acta Phytotaxonomica Sinica. — 1999. — **129**(2). — P. 172—177.
20. Piórecki J. Kotewka—orzecz wodny (*Trapa* L.) w Polsce // Biblioteka Przemyska. — Przemysl, 1980. — Т. XIII. — 159 s.
21. Takhtajan A. L. Flowering plants. — Springer Science + Business Media B.V., 2009. — 2nd ed. — xlvii + 871 p.
22. Thorne R. F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class *Angiospermae* (subclasses *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Asteridae*, and *Lamiidae*) // Bot. Rev. — 2000. — **66**. — P. 441—647.
23. Thorne R. F. An updated classification of the class *Magnoliopsida* («Angiospermae») // Bot. Rev. — 2007. — **73**(2). — P. 67—182.
24. The International Plant Names Index [electronic resource] — спосіб доступу: <http://www.ipni.org>.
25. Tutin T. G. *Trapaceae* // Flora Europaea. — London: Cambridge Univ. Press, 1968. — Vol. 2. — 303 p.

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 18.07.2011

А.Я. Дидух¹, З.Н. Цимбалюк², Т.П. Мазур¹

¹Ботанический сад имени академика А.В. Фомина УНЦ «Институт биологии» Киевского национального университета имени Тараса Шевченко

²Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *TRAPA* L. (*TRAPACEAE*) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

С помощью светового и сканирующего электронных микроскопов изучены пыльцевые зерна трех видов (шесть образцов) рода *Trapa* L. Пыльцевые зерна трипоровые, эллипсоидальной или сплющено-сфероидальной формы, больших размеров, характеризуются тремя меридиональными гребнями, которые сливаются на полюсах. Установлено, что пыльцевые зерна имеют гранулярную скульптуру поверхности и складчато-гладкую или складчато-ямчатую скульптуру гребней. Наши описания совпадают с описанием пыльцевых зерен Л.А. Куприяновой, которая описала пыльцевые зерна *T. natans* как трипоровые. Особенности пыльцевых зерен рода *Trapa* подтверждают целесообразность его выделения в отдельное семейство, поскольку такой комплекс признаков характерный только для этого реликтового рода. Пыльцевые зерна рассмотренных видов не отличаются по морфологическим признакам, что делает невозможным использовать этот признак как видовой. Составленные нами характеристики пыльцевых зерен видов рода *Trapa* и микрофотографии можно использовать для целей спорово-пыльцевого анализа.

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

A.Ya. Didukh¹, Z.M. Tymbalyuk², T.P. Mazur¹

¹O.V. Fomin Botanical Garden, «Institute of Biology» of Taras Shevchenko Kiev National University

²M.G. Kholodny Institute of Botany National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

POLLEN MORPHOLOGY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *TRAPA* L. (*TRAPACEAE*) OF THE FLORA OF UKRAINE

The pollen grains of 3 species (6 specimens) of the genus *Trapa* using light and scanning electron microscopy have been studied. Pollen grains have three pores, are spheroidal and oblate-spheroidal in shape, large, and are characterized by three meridional ridges that are joined on the poles. It was determined that pollen grains have granulate surface sculpture, while the ridges have folded-foveolate or folded-psilate sculpture. Our descriptions mainly correspond to the description of pollen grains by L.A. Kupriyanova, who treated pollen grains of *T. natans* as having three pores. Peculiarities of pollen grains of *Trapa* confirm its placement in a separate family because such combination of characters is distinctive only for this presumably relict genus. Pollen grains of the studied species do not differ from one another in morphological characteristics, which do not allow these features to be used for identification of species. Characteristics of pollen grains of *Trapa* and microphotographs provided in the article can be used for spore-pollen analysis.

Key words: *Trapa*, pollen grains, morphology, sculpture, systematics, nomenclature.