

## Паліноморфологічні особливості представників триби *Rhinantheae* (*Orobanchaceae*) у світлі молекулярно-філогенетичних даних

Зоя М. ЦИМБАЛЮК, Сергій Л. МОСЯКІН

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна  
*palynology@ukr.net*

Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. **Palynomorphological peculiarities in representatives of the tribe *Rhinantheae* (*Orobanchaceae*) in the light of molecular phylogenetic data.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(4): 310–325.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

**Abstract.** Pollen morphology of 33 species belonging to 12 genera of *Orobanchaceae* tribe *Rhinantheae* was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of the studied species are 3(4)-colpate, prolate, oval, spheroidal and oblate-spheroidal. Outline in equatorial view is elliptical or circular, outline in polar view is slightly-3-lobed, 3(4)-lobed, rounded, rounded-triangular or triangular; pollen grains are mainly medium- and sometimes small-sized. Colpi are long, sometimes medium or short. Pollen grains in *Rhinantheae* have different patterns of their exine sculpture: retipilate, retipilate-rugulate, rugulate, rugulate-foveolate, implecto-microreticulate, implecto-microreticulate-tuberculate, rugulate-tuberculate, unequally-tuberculate, tuberculate, granulate-tuberculate-perforate, and perforate-tuberculate. Pollen grains in the studied taxa can be subdivided into 10 basic types, based on their exine sculpture. Within some types, 6 additional subtypes are distinguished, mainly according to their exine sculpture peculiarities, size, shape, outline, colpi, colpus membrane and exine thickness. Pollen grains in members of the tribe are distinguishable at generic and species levels. At the generic level, pollen grains of *Pterygiella*, *Melampyrum*, *Rhynchosorys* and *Tozzia* are well distinguished. Pollen grains of *Odontites* and *Rhinanthus* are similar in their implecto-microreticulate and rugulate-foveolate exine and differ in other characteristics (shape, outline, size, peculiarities of colpi structure) at the species level. Pollen grains of *Bellardia* and *Lathraea* are similar in their retipilate and retipilate-rugulate exine sculpture and differ in shape, outline, structure of colpi, and sculpture membranes. Pollen grains of *Bartsia*, *Parentucellia* and *Macrosyringion* are similar in having retipilate exine sculpture and differ in size, outline, of colpi structure and characters of exine sculpture. Palynomorphological data correspond well to the phylogenetic pattern of genera of *Rhinantheae* according to molecular phylogenetic data, and partly correspond to traditional systems. Possible trends of evolution of exine sculpture in pollen grains of *Rhinantheae* are revealed.

**Keywords:** pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Rhinantheae*, *Orobanchaceae*

### Вступ

За молекулярно-філогенетичними даними (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013) родина *Orobanchaceae* поділяється на клади *Lindenbergia*, *Cymbaridae*, *Orobanchaeae*, *Pedicularidae*, *Rhinantheae*, *Buchnereae* і охоплює близько 102 родів та 1840–2125 видів (Olmstead, 2016). Раніше до родини *Orobanchaceae* s. str. здебільшого відносили лише голопаразитних представників, проте за результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Olmstead et al., 2001; Tank et al., 2006; Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013, etc.) обсяг родини значно змінився за рахунок включення до неї цілої низки родів, для представників яких

характерний геміпаразитизм і які раніше включали переважно до *Scrophulariaceae* s. l. (Tsybalyuk, Mosyakin, 2013b, c).

Триба *Rhinantheae* у новому розумінні включає роди *Bartsia* L., *Bartsiella* Bolliger, *Bellardia* All., *Bornmuellerantha* Rothm., *Euphrasia* L., *Hedbergia* Molau, *Lathraea* L., *Macrosyringion* Rothm., *Melampyrum* L., *Nothobartsia* Bolliger & Molau, *Odontitiella* Rothm., *Odontites* Ludw., *Parentucellia* Viv., *Pseudobartsia* D.Y. Hong, *Pterygiella* Oliver, *Rhinanthus* L., *Rhynchosorys* Griseb., *Tozzia* L. та *Xizangia* D.Y. Hong (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013). Представники триби *Rhinantheae* – переважно рослини-напівпаразити і лише у роді *Lathraea* представлені голопаразити.

За класифікацією, що базується на молекулярно-філогенетичних дослідженнях (Olmstead, 2016), до триби *Rhinantheae* включені перелічені вище роди та *Fistularia* Kuntze, *Omphalotrix* Maxim., *Orphantha* (L.) A. Kern. ex Wettst., *Siphonidium* J.B. Armstr.

За системою Е. Фішера (Fischer, 2004) триба *Rhinantheae* вміщує роди *Bartsia*, *Bartsiella*, *Bornmuellerantha*, *Euphrasia*, *Hedbergia*, *Lathraea*, *Macrosyringion*, *Melampyrum*, *Odontitella*, *Odontites*, *Omphalotrix*, *Parentucellia*, *Pterygiella*, *Rhinanthus*, *Rhynchosorys*, *Tozzia*, а також роди *Conopholis* Wallr., *Pedicularis* L., *Phtheirospermum* Bunge ex Fisch. & C.A. Mey.

За попередніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1987, 1997), триба *Rhinantheae* охоплює роди *Rhinanthus*, *Odontites*, *Orphantha*, *Lathraea*, *Tozzia*, *Bartsia*, *Cymboschasma*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* і належить до родини *Scrophulariaceae*, підродини *Rhinanthoideae*. В останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) до триби *Rhinantheae* внесені ті самі роди, що й у системі Е. Фішера (Fischer, 2004), окрім *Conopholis*, додатково включений також рід *Xizangia*.

Паліноморфологічні особливості представників триби *Rhinantheae* вивчали різні дослідники. Наявні стислі відомості про будову пилкових зерен окремих видів (Erdtman, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983), отримані з використанням світлового мікроскопа, або загальні паліноморфологічні дані щодо окремих родів (Severova, 1999a, b). Детальніше під світловим мікроскопом вивчені пилкові зерна трьох видів з родів *Odontites*, *Lathraea* та *Melampyrum* (Aleshina, 1978).

Досліджено пилкові зерна деяких представників триби *Rhinantheae* під світловим, сканувальним і трансмісійним електронними мікроскопами. Дж.П. Мінкін та У.Г. Ешбоу (Minkin, Eshbaugh, 1989) вивчили паліноморфологічні особливості 57 видів родин *Scrophulariaceae* s. l. та *Orobanchaceae*. М. Боллігер та Л. Вік (Bolliger, Wick, 1990) дослідили морфологію пилкових зерен 29 видів роду *Odontites*. У. Інджеоглу (Inceoğlu, 1982) вивчив паліноморфологічні особливості 21 виду з 11 родів триби *Rhinantheae* флори Туреччини. Л. Лю зі співавторами (Lu et al., 2007) дослідили морфологію пилкових зерен 36 видів з 14 родів триби *Rhinantheae* флори Китаю. С. Саєді-Мерварз зі співавторами (Saeidi-Mehrvarz et al., 2012) вивчили морфологію пилкових зерен шести видів роду *Euphrasia* флори Ірану.

Ми досліджували пилкові зерна представників родів *Euphrasia* (Peregrym, Tsymbalyuk, 2009), *Rhinanthus* (Tsymbalyuk, 2010), *Bartsia*, *Odontites*, *Tozzia*, *Lathraea* (Tsymbalyuk, 2011) та *Melampyrum* (Tsymbalyuk, Mosyakin, 2012) флори України. Отримані дані були порівняні з наявними системами і молекулярно-філогенетичними схемами вищезначених родів.

Метою даної роботи було вивчення та уточнення особливостей пилкових зерен представників триби *Rhinantheae* у новому таксономічному розумінні; співставлення їх з існуючими системами й молекулярно-філогенетичними даними, а також реконструкція ймовірних шляхів морфологічної еволюції пилкових зерен у цій групі.

## Матеріали та методи

Зразки пилкових зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW) та Міссурійського ботанічного саду (Сент-Луїс, Міссурі, США; MO). Для вивчення під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізічним методом (Erdtman, 1952). Для дослідження морфології пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою (Tsymbalyuk, Mosyakin, 2013a). При складанні характеристик пилкових зерен використовували загальноприйнятну термінологію (Кур'янова, Aleshina, 1972; Punt et al., 1994; Tokarev, 2002). Морфометричні та морфологічні ознаки зведені в таблицях 1, 2. Ми досліджували пилкові зерна 33 видів із 12 родів триби *Rhinantheae*:

*Bartsia alpina* L.: 1. Закарпатская обл., Раховский округ, Близница св. склон, скалы, высота 1880 м н. у. м. 14.VII 1948. Е.М. Брадис, А.А. Запятава (KW). 2. Хребет Черногора, г. Піп Іван, альпійський пояс, скелі. 26.VII 1953. В. Комендар (KW). *Bellardia trixago* (L.) All.: Кавказ, Дагестанск. обл. По травянистым открытым склонам и лесным полянам между г. Дербентом и с. Джаман 300-1000'. 15 мая 1901. О. Алексеенко (KW). *Lathraea squamaria* L.: г. Харьков, Лесопарк, лесок к линии трамвая. 2.V 1938. Н. Осадча (KW). *Macrosyringion glutinosum* (M. Bieb.) Rothm.: 1. Болгария. М. Golo Bardo: in declivibus orientibus prope casum. Ostrica, 1100 m.s.m., solo calcario. 6.IX 1954. Н. Коцев, Н. Vihodcevsky (KW). 2. Болгария. Бъла Черкова. Зап. Родопы. Известия. 09.VIII 1918. И. Страннский (KW). *Melampyrum sylvaticum* L.: 1. Закарпатская обл., Жабьевский р-н, подъем на г. Чивчин, на поляне елового леса. 12.VII 1957. Е. Миндерова (KW). 2. Закарпатська обл., Тячівський р-н, с. Лопухів, у ялиновому лісі. 24.VII 1956. І.І. Трухан (KW). *M. herbihii* Wol.:

1. Закарпатська обл., Свалявська округа. На полонині Боршава [Боржава], біля вершини [нерозбірливо], в субальпійській смузі. 01.07.1947. Ф. Гринь (КВ). 2. Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Богдан-Луш, Білотилянське л-во, ур. "Балуатул", лісова поляна. 9.VII 1952. В. Комендар (КВ). 3. Сектор Рахова: Рахов, гора Менчул. 7.VII 1946. М. Попов (КВ). **M. saxosum Baumg.**: 1. Закарпатська обл., Рахівська округа, на півн. схилі г. Піп Іван, h = 1700 м. 7.VII 1948. Ф. Гринь (КВ). 2. Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, с. Бистриця, ур. Явірник. 13.VIII 1970. С. Морозюк (КВ). **M. pratense L.**: 1. Рівненська обл., Червоноармійський р-н, окр. с. Сестратин, суборь. 2.VII 1957. М. Котов, Т. Омельчук (КВ). 2. Закарпатська обл., Великоберезненський р-н, с. Верховиця Бистра, Кінчин-Розстанець. 4.VII 1956. В. Чопик (КВ). 3. Ровенская обл., Клевань, дубово-грабовый лес. 21.VI 1957. М. Котов, Т. Омельчук (КВ). 4. Сумская обл., Шалыгино, Лесничество, уроч. Купивое, дубовый лес. 2.VI 1967. М. Котов, О. Мринский, О. Осетрова (КВ). **M. polonicum (Beauver) Soó**: 1. Тернопольская обл., Кременецкий р-н, окр. с. Новоселки. Поляна в светлом дубовом лесу. 8.VI 1974. Б.В. Заверуха (КВ). 2. Хмельницька обл., Чемеровецький р-н, околиці с. Романівка. Товтра Велика Бугаїха, грабово-дубовий ліс. На камінні. 02.09.2002. (17943). О.О. Кагало, Н.В. Скібицька. № 088585 (КВ). **M. nemorosum L.**: 1. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Стара Гута, Старо-Гутське л-во, кв. 126. Дубово-сосновий ліс. 12.VI 1997. С.М. Панченко, № 020325 (КВ). 2. Чернівецька обл., Глибоцький р-н, с. Валя-Кузьмін, галявина біля дубово-букового лісу, вис. 530 м н. р. м. ур-ще "База відпочинку". 24.VI 1968. [В.І.] Чопик, [О.М.] Дубовик, [Т.Я.] М'якушко, [Е.Й.] Орнст (КВ). **M. arvense L.**: 1. Здолбуново [Рівненська обл., Здолбунів]. 11.VIII 1958. Б.В. Заверуха. № 002461 (2 зразки) (КВ). 2. Хмельницька обл., Кам.-Под. [Кам'янець-Подільський] р-н, с. Ст. Ушиця, р. Калюс. 18.07.1978. Б.В. Заверуха (КВ). **M. argyromum (Fisch. ex Ledeb.) Kos.-Pol.**: 1. Крымская обл., Белогорск, на мелу. 21.VII 1956. М. Котов (КВ). 2. Николаївська обл., Первомайський р-н, окол. с. Куріпчине. Зарості чагарників, трав'янистий ярус байрачного лісу. 22.07.1988. Л.І. Крицька, В.В. Новосад. № 013600 (КВ). **M. cristatum L.**: Черновицкая обл. и р-н. Окр. с. Камена, уроч. Подокруг. 30.VI 1960. Артемчук, Погребняк, М'якушко (КВ). **Odontites vulgaris Moench**: 1. Торф'яниста лука, окол. с. Лісогубівка, Конотопський р-н, Сумська обл. 13.VIII 1996. С.М. Панченко. № 072206 (КВ). 2. Черкаська обл., Уманський р-н, околиці с. Сушківка. Гранітні відслонення по лівому берегу р. Ятрань. 25.VIII 2002. А.А. Куземко (КВ). 3. Луганская обл., Меловской р-н, заповедник "Стрелецкая степь". У дороги. 17.VIII 1959. О. Дубовик (КВ). **O. verna (Bell.) Dumort.**: Станиславская [Івано-Франківська] обл., между Ворохтой и Говерлой вблизи дороги, на лугах на высоте 1250 м. 17.VII 1957. М. Котов, Т. Омельчук (КВ). **O. salina (Kotov) Kotov**: Запорожская обл., Федотова коса. 25.VI 1979. Н.М. Федорончук, В. Коломийчук. № 004560 (КВ). **O. serotina Dumort.**: Луганская обл., Меловской р-н, заповедник "Стрелецкая степь". У дороги. 17.VIII 1959. О. Дубовик (КВ). **O. litoralis (Fr.) Fr.**: 1. Лифляндск. губ., остров Эзель [о. Сааремаа – Саагемаа; Естонія]. По лугам и

выгонам бл. Аренсбурга [зараз місто Kuressaare]. Июль 1898. Ф. Бузе (КВ). 2. Suecia: Bahusia [провінція Bohuslän], in pratis prope "Fjallbacka". VII 1910. E. Almqvist (КВ). **Orphantha lutea (L.) A. Kern. ex Wettst.**: 1. Ворошиловградська [Луганська] обл., Слав'янський р-н, с. Богородичное, Крейдяні схили. 1.09.1978. Л. Крицька (КВ). 2. Воронежская обл., Россошанский р-н, с. Дерезовка, на меловых обнажениях. 3.IX 1965. [С.С.] Смолко (КВ). **Parentucellia latifolia (L.) Caruel in Parl.**: South Australia. Yorke Peninsula, south. section 4 с, Hundred of Warrenben, The Hundred of Warrenben is ca. 55 km west-south-west of Yorketown. 12.X 1968. B.S. Blaylock. № 1084 (КВ). **P. flaviflora (Boiss.) Nevski**: 1. Южный Таджикистан. Южный склон соляной горы Ходжа-Мумин, пояс крупнотравных полусаванн, 800 м. 14.IV 1976. А.П. Чукавина, В.А. Чевтаева (КВ). 2. Южный Казахстан, близ ст. Сары-Агач, окр. колодца Суксук-кудук, в долине, пятном, густо. 25 IV 1926. А. Ярмоленко, К. Принада (КВ). **Pterygiella nigrescens Oliver**: Plants of China. Yunnan Province, Anning Xian: N of the city of Anning on S side of Bijia Shan. 24°59'37" N, 102°27'32" E; 2017-2150 m. DNA material available. 26 August 2005. D.E. Boufford, H. Sun, J.P. Yue & Y.H. Zhang. 34874 (MO). **Rhinanthus minor L.**: Тернопольская обл., Кременецкий р-н, окр. с. Жолобы, гора Маслятин. Травянистые склоны, послелесные суходольные луга. 1.VIII 1975. Б.В. Заверуха (КВ). **R. alpinus Baumg.**: 1. Чернівецька обл., Путивльський р-н, с. Шепіт-Камерал, на кам'янистих схилах. 26.VI 1968. О. Дубовик, Г. Веренко (КВ). 2. Станиславская обл., Жабывский р-н, у подножия г. Чивчин, на открытых склонах елового леса. 15.VII 1957. Е. Миндерова (КВ). **R. major Ehrh.**: Львовская обл., с. Подлесье, г. Белый камень. Нарушенные степные склоны. 18.VII 1977. Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух (КВ). **R. vassilczenkoi Ivanina & Karasjuk**: Крымская обл., Чатыр-Даг, Ангар-Бурун. 4.X 1974. О.Н. Дубовик (КВ). **R. vernalis (N.W. Zinger) Schischk. & Serg.**: 1. Окр. г. Киева, Голосеевка. 2.VI 1917. Ю. Семенкевич, М. Котов (КВ). 2. Львовская обл., Николаевский р-н, окр. с. Песчаное. Луг в пойме Днепра. 22.VI 1960 (КВ). **R. apterus (Fr.) Ostenf.**: Рівненська обл., Вербецький р-н, с. Сивня, сорное во ржи. 25.VI 1954. М. Котов (КВ). **R. cretaceus Vass.**: Донецкая обл., Артемовский р-н. Серебрянка. На мелу. 21.VII 1964. О. Дубовик (КВ). **R. serotinus (Schoenh.) Oborny**: 1. Закарпатська обл., Рахівський р-н, Ясиня, ур. Костерівка. 4.VII 1981. С.М. Зиман, А.В. Чернявський, А.Д. Ермоленко, А.В. Шумілова (КВ). 2. Херсонский округ, Казаче-Лагерская арена, хутора Лагерские. Балановы. Понижские. 23.VII 1926. Е. Лавренко (КВ). **R. songaricus (Sterneck) Fedtsch.**: Херсонский округ, Казаче-Лагерская арена, хутора Лагерские. Балановы. Понижские. 23.VII 1926. Е. Лавренко (КВ). **Rhynchosorys orientalis (L.) Benth.**: Армянская ССР, Горисский р-н, сел. Сваранц, сев.-вост. склон, дубовое редколесье, 1700-1900 м над ур. м. 11.VII 1967. А. Погосян, В. Манакян (КВ). **Tozzia carpatica Woloszcz.**: 1. Закарпатська обл., Рахівська округа, с. Богдан. Шаульське лісництво, в ялиновому лісі, над потоком, h = 1140 м. 28.VI 1948. Ф. Гринь (КВ). 2. Закарпатская обл., Раховский округ, г. Говерла, на высоте 1800 м, субальпийский луг у родников на камнях. 28.VI 1947. М. Котов (КВ).

Таблиця 1. Морфометричні ознаки пилоквих зерен представників триби *Rhinantheae*  
 Table 1. Morphometric features of pollen grains of representatives of the tribe *Rhinantheae*

Вид	Полярна вісь	Екваторіальний діаметр	Діаметр апокольпумів	Ширина мезокольпумів	Ширина борозен	Товщина екзини
	мкм					
<i>Bartsia alpina</i>	33,2–35,9	29,3–34,6	6,6–9,3	(21,3) 25,3–27,9	2,7–4,0	1,1–1,3(1,6)
<i>Bellardia trixago</i>	30,6–35,9	31,9–38,6	4,0–7,9	26,6–31,9	4,0–6,6	1,3–2,0
<i>Lathraea squamaria</i>	30,6–38,6	30,6–37,2	6,6–10,6	23,9–29,3	2,4–4,0	1,1–1,3
<i>Macrosyringion glutinosum</i>	34,6–47,9	34,6–41,2	2,7–6,6	26,6–34,6	4,0–5,3	1,3–1,6
<i>Melampyrum argyrocomum</i>	18,6–23,9	19,9–22,6	5,3–10,6	14,6–17,3	0,4–1,3 (2,0)	1,3–2,0(2,7)
<i>M. arvense</i>	21,3–22,6	19,9–23,9	6,6–7,9	14,6–18,6	0,4–1,3(2,0)	1,3–2,0(2,0)
<i>M. cristatum</i>	18,6–21,3	15,9–18,6	2,7–4,0	13,3–15,9	0,4–0,7	1,1–1,3(1,6)
<i>M. herbihii</i>	(19,9) 21,3–23,9	18,6–22,6	6,6–7,9	15,9–17,3	0,4–1,3	2,0–2,4(2,7)
<i>M. nemorosum</i>	17,3–18,6	15,9–17,3	4,0–5,3	11,9–13,3	0,4–1,3	1,3–1,6(2,0)
<i>M. polonicum</i>	17,3–19,9	14,6–17,3	4,0–5,3	11,9–14,6	0,4–1,6	1,1–1,3
<i>M. pratense</i>	18,6–23,9	15,9–18,6(19,9)	4,0–6,6	13,3–19,9	0,4–0,7	1,1–2,0(2,4–2,7)
<i>M. saxosum</i>	21,3–25,3	19,9–23,9(26,6)	5,3–9,3	14,6–19,9	0,4–0,7	2,4–2,7
<i>M. sylvaticum</i>	21,3–23,9	19,9–21,3	4,0–6,6	14,6–17,3	0,4–0,7	2,0–2,4(2,7)
<i>Odontites litoralis</i>	27,9–39,9	(22,6)23,9–30,6	6,6–9,3	22,6–26,6	2,7–5,3	1,1–1,6
<i>O. salina</i>	26,6–34,6	23,9–31,9	6,6–10,6	19,9–22,6	2,0–2,7	1,3
<i>O. serotina</i>	25,3–33,2	23,9–26,6	5,3–6,6	18,6–21,3	2,7–5,3	1,3–1,6(2,0)
<i>O. verna</i>	(21,3)23,9–26,6	23,9–27,9	4,0–7,9	(18,6)19,9–22,6	2,7–4,0	1,1–1,6
<i>O. vulgaris</i>	22,6–33,2	23,9–27,9	4,0–6,6	17,3–21,3	2,7–5,3	1,1–1,6(2,0)
<i>Orthantha lutea</i>	22,6–23,9	(21,3)22,6–25,3	5,3–6,6(7,9)	17,3–19,9	2,0–2,7	1,1–1,6
<i>Parentucellia flaviflora</i>	31,9–42,6	26,6–34,6	7,9–11,9	22,6–29,3	2,7–4,0	1,3–1,6
<i>P. latifolia</i>	29,3–34,6	29,3–35,9	5,3–6,6	22,6–25,3	4,0–6,6(7,9)	1,3–1,6
<i>Pterygiella nigrescens</i>	(21,3)23,9–27,9(30,6)	19,9–25,3	4,0–6,6	15,9–21,3 (22,6)	4,0–6,6	1,3–1,6(2,4)
<i>Rhinanthus alpinus</i>	27,9–38,5	25,3–34,6	4,0–9,3	21,3–29,3	2,4–4,0	1,1–1,6
<i>R. apterus</i>	30,6–41,2	22,6–33,2	5,3–9,3	26,6–33,2	2,0–2,7	1,1–2,0
<i>R. cretaceus</i>	34,6–42,5	25,3–35,9	5,3–6,6	19,9–27,9	4,0	1,1–2,0
<i>R. major</i>	31,9–41,2(45,2)	27,9–35,9	6,6–9,3	26,6–30,6	2,4–4,0	1,1–1,6
<i>R. minor</i>	27,9–37,2	22,6–33,2	5,3–9,3	22,6–27,9	2,4–4,0	1,1–1,6
<i>R. serotinus</i>	30,4–39,9	25,3–35,9(37,2)	7,9–13,3	23,9–33,2(34,6)	2,0–2,7	1,3–2,0
<i>R. songaricus</i>	31,9–46,5	(19,9)21,3–29,3(33,2)	5,3–6,6	26,6–31,9(33,2)	2,0–2,7	1,3–2,0
<i>R. vassilczenkoi</i>	29,3–37,2	25,3–34,6	6,6–9,3	22,6–26,6	2,0–2,4	1,3–1,6
<i>R. vernalis</i>	(29,3)30,6–39,9(43,9)	(19,9)22,6–35,9(37,2)	5,3–7,9(9,3)	19,9–30,6	2,7–5,3	1,3–2,0
<i>Rhynchosorys orientalis</i>	23,9–29,3	25,3–31,9	2,7–4,0	21,3–26,6	1,1–1,3	1,1–1,3(2,0)
<i>Tozzia carpatica</i>	21,3–27,9	19,9–23,9	9,3–11,9	15,9–19,9	2,0–2,4	1,3–1,6

## Результати досліджень

За результатами досліджень ми склали узагальнену характеристику пилоквих зерен видів, що вивчалися. Пилкові зерна представників триби *Rhinantheae* 3-борозні, у роді *Parentucellia* (зокрема, *P. flaviflora*) зрідка трапляються 4-борозні. Форма пилоквих зерен еліпсоїдальна, овальна,

сфероїдальна або сплющено-сфероїдальна. Обрис з екватора еліптичні або округлі, з полюса слабко-3-лопатеві, 3(4)-лопатеві, округлі, округло-трикутні або трикутні. Пилкові зерна переважно середніх, зрідка дрібних розмірів, полярна вісь (п. в.) становить 17,3–47,9 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) – 14,6–41,2 мкм. Найменші розміри

Таблиця 2. Морфологічні ознаки пилоквих зерен представників триби *Rhinantheae*  
 Table 2. Morphological features of pollen grains of representatives of the tribe *Rhinantheae*

Вид	Апертури	Форма	Обрис з полюса	Борозни	Скульптура	
					борозних мембран	екзини
<i>Bartsia alpina</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, сфероїдальні	слабко-3-лопатеві	довгі, краї нечіткі, кінці притуплені	зернисто-горбкувата	сітчасто-паличкова
<i>Bellardia trixago</i>	3-борозні	сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні, сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, 3-лопатеві, округло-трикутні	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	сітчасто-паличкова, сітчасто-зморшкувата
<i>Lathraea squamaria</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	середні, краї нечіткі, нерівні, кінці нечіткі	зернисто-горбкувата	сітчасто-паличкова, сітчасто-зморшкувата
<i>Macrosyringion glutinosum</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, сфероїдальні	округлі, зрідка 3-лопатеві	довгі, краї нерівні, кінці загострені	горбкувата	сітчасто-паличкова
<i>Melampyrum argyrocomum</i>	3-борозні	сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, еліпсоїдальні	округлі, округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, потовщені, кінці загострені	гладенька	горбкувата
<i>M. arvense</i>	3-борозні	сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, еліпсоїдальні	округлі, округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, потовщені, кінці загострені	гладенька	горбкувата
<i>M. cristatum</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні	округлі, округло-трикутні, зрідка 3-лопатеві	довгі або середні, краї чіткі, рівні, потовщені, кінці загострені	гладенька	різно-горбкувата
<i>M. herbihii</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні	округлі, округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, кінці загострені	гладенька	переплетено-дрібносітчаста
<i>M. nemorosum</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні	округлі, округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, кінці загострені	гладенька	зморшкувато-горбкувата
<i>M. polonicum</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні	округлі, округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, кінці загострені	гладенька	зморшкувато-горбкувата
<i>M. pratense</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні	округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, кінці загострені	гладенька	переплетено-дрібносітчасто-горбкувата
<i>M. saxosum</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні	округлі, округло-трикутні	довгі, краї вузькі, чіткі, рівні, кінці загострені	гладенька	переплетено-дрібносітчаста
<i>M. sylvaticum</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні, зрідка сфероїдальні	округлі, округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, кінці загострені	гладенька	переплетено-дрібносітчаста
<i>Odontites litoralis</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні	3-лопатеві, округло-трикутні	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	переплетено-дрібносітчаста
<i>O. salina</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	короткі, краї нечіткі, нерівні, кінці нечіткі	горбкувата	зморшкувато-ямчаста
<i>O. serotina</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, кінці нечіткі	зернисто-горбкувата	переплетено-дрібносітчаста
<i>O. verna</i>	3-борозні	сплющено-сфероїдальні, сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округло-трикутні	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	зморшкувата, переплетено-дрібносітчаста

Вид	Апертури	Форма	Обрис з полюса	Борозни	Скульптура	
					борозних мембран	екзини
<i>Odontites vulgaris</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округло-трикутні	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	переплетено-дрібносітчаста
<i>Orphantha lutea</i>	3-борозні	сплющено-сфероїдальні, сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, трикутні	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	переплетено-дрібносітчаста
<i>Parentucellia flaviflora</i>	3-(4)-борозні	еліпсоїдальні, сфероїдальні	3-(4)-лопатеві, округлі	довгі, краї чіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	сітчасто-паличкова
<i>P. latifolia</i>	3-борозні	сплющено-сфероїдальні, сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округло-трикутні	довгі, краї чіткі, рівні, кінці загострені	зерниста	сітчасто-паличкова
<i>Pterygiella nigrescens</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні	округло-трикутні	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці притуплені	зернисто-горбкувата	сітчасто-паличкова
<i>Rhinanthus alpinus</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї чіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	переплетено-дрібносітчаста
<i>R. apterus</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	зморшкувата, зморшкувато-ямчаста
<i>R. cretaceus</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	зморшкувата, переплетено-дрібносітчаста
<i>R. major</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві або округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	горбкувата	зморшкувато-ямчаста
<i>R. minor</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	переплетено-дрібносітчаста
<i>R. serotinus</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	горбкувата	зморшкувата
<i>R. songaricus</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, овальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	переплетено-дрібносітчаста
<i>R. vassilzenkoi</i>	3-борозні	еліпсоїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	зморшкувата
<i>R. vernalis</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні	слабко-3-лопатеві, округлі	довгі, краї нечіткі, нерівні, кінці загострені	зернисто-горбкувата	зморшкувата, переплетено-дрібносітчаста
<i>Rhynchocorys orientalis</i>	3-борозні	сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні, сфероїдальні	3-лопатеві, зрідка округлі	довгі, краї чіткі, нерівні, кінці загострені (зрідка зливаються на полюсах)	зерниста	перфорована
<i>Tozzia carpatica</i>	3-борозні	еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, сфероїдальні	слабко-3-лопатеві	середні, краї нечіткі, нерівні, кінці нечіткі	зернисто-горбкувата	зернисто-горбкувато-перфорована, сітчасто-паличково-зерниста

характерні для пилкових зерен деяких представників роду *Melampyrum*, найбільші – для пилку роду *Macrosyringion* (див. табл. 1).

Борозни переважно довгі, зрідка середньої довжини (*Lathraea squamaria*, *Tozzia carpatica*, *Melampyrum cristatum*) та короткі (*Odontites salina*), 0,4–6,6 (7,9) мкм завширшки, з чіткими або нечіткими, рівними або нерівними краями, переважно з загостреними, зрідка з притупленими (*Bartsia alpina* та *Pterygiella nigrescens*) кінцями. У пилкових зерен *Rhynchocorys orientalis* борозни зрідка зливаються на полюсах. Найширші борозни властиві для пилкових зерен *Parentucellia latifolia* – 4,0–6, (7,9) мкм, найвужчі – для пилку представників роду *Melampyrum* – 0,4–1,6(2,0) мкм. У пилкових зерен деяких видів роду *Melampyrum* борозни з потовщеними краями. Скульптура борозних мембран гладенька, зерниста, зернисто-горбкувата або горбкувата.

Екзина 1,1–2,4 мкм завтовшки, у пилкових зерен деяких видів роду *Melampyrum* потовщується до 2,7 мкм. Характерною особливістю пилкових зерен роду *Melampyrum* є наявність на мезокольпіумах округлих заглибин, що добре спостерігаються під світловим і сканувальним електронним мікроскопами. Скульптура всієї поверхні чітко відрізняється від скульптури на заглибинах, тому на одному і тому самому пилковому зерні виявлено різні типи скульптури.

Для пилкових зерен представників триби *Rhinantheae* характерні різні типи скульптури екзини: сітчасто-паличковий, сітчасто-паличково-зморшкуватий, зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий, переплетено-дрібносітчастий, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватий, зморшкувато-горбкуватий, різногорбкуватий, горбкуватий, зернисто-горбкувато-перфорований та перфоровано-горбкуватий (рисунок).

За скульптурою екзини ми виділили 10 типів. У деяких з них виділено загалом 6 підтипів за особливостями скульптури екзини, розмірами, формою, обрисом, будовою борозен, скульптурою борозних мембран та товщиною екзини.

#### Тип 1. Скульптура сітчасто-паличкова

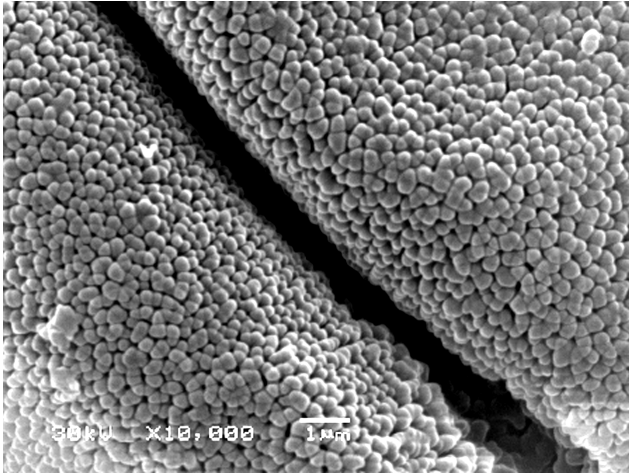
Включає види *Bartsia alpina*, *Macrosyringion glutinosum*, *Parentucellia flaviflora*, *P. latifolia* (рисунок, а). Пилкові зерна переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, у *P. latifolia* переважно сплющено-сфероїдальні за формою; в обрисах з полюса 3(4)-лопатеві, слаб-

ко-3(4)-лопатеві, округлі та зрідка округло-трикутні у пилку *P. latifolia*; середніх розмірів: п. в. 29,3–34,6 мкм, е. д. 26,6–41,2 мкм. Найбільші пилкові зерна характерні для *M. glutinosum*, найменші – для *P. latifolia*. Борозни довгі, переважно з чіткими, нерівними краями. У пилку *P. latifolia* борозни з чіткими, рівними краями, у *B. alpina* – з нечіткими. Кінці борозен загострені, лише у пилку *B. alpina* вони притуплені. Ширина борозен 2,7–6,6 (7,9) мкм, найширші борозни характерні для пилку *P. latifolia*. Скульптура борозних мембран зерниста, зернисто-горбкувата або горбкувата.

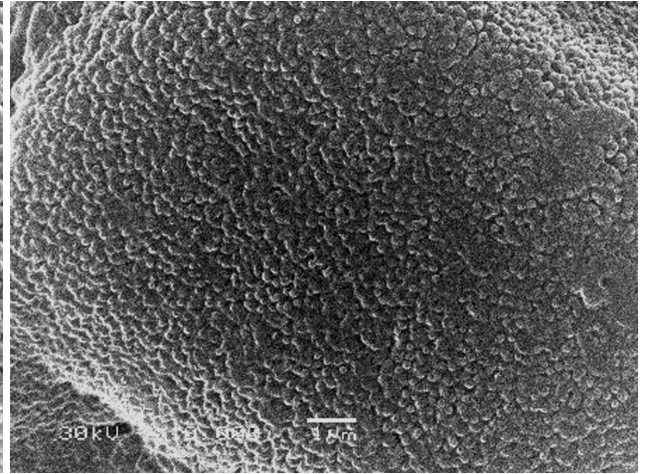
Пилкові зерна видів, що відносяться до цього типу, відрізняються за елементами будови скульптури екзини. Так, пилкові зерна *B. alpina* характеризуються найменшими головками паличок, які відокремлені одна від одної. Для пилку *M. glutinosum* властиві більші головки, які також відокремлені одна від одної, тимчасом у *P. flaviflora* та *P. latifolia* головки найбільші та зближені одна до одної.

**Підтип 1а.** Включає вид *Pterygiella nigrescens* (рисунок, б). Пилкові зерна характеризуються сітчасто-паличковою скульптурою, але мають менші розміри. Пилкові зерна переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса округло-трикутні; середніх розмірів: п. в. (21,3)23,9–27,9(30,6) мкм, е. д. 19,9–25,3 мкм. Борозни довгі, з нечіткими, нерівними краями, 4,0–6,6 мкм завширшки, кінці борозен нечіткі, притуплені. Скульптура борозних мембран зернисто-горбкувата.

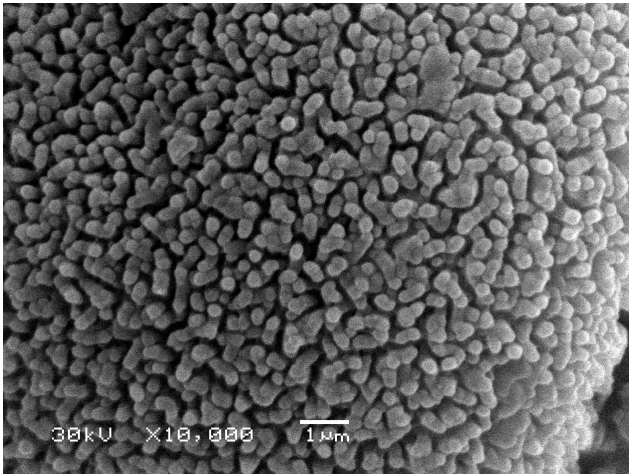
**Підтип 1б.** Включає види *Bellardia trixago* (рисунок, с) та *Lathraea squamaria* (рисунок, д), які характеризуються пилковими зернами з двома типами скульптури екзини: сітчасто-паличковою та сітчасто-паличково-зморшкуватою. Пилкові зерна переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні у *Lathraea squamaria*, тимчасом у *Bellardia trixago* переважають сплющено-сфероїдальні; в обрисах з полюса переважно слабко-3-лопатеві, у *L. squamaria* трапляються округлі, в *B. trixago* 3-лопатеві та округло-трикутні; середніх розмірів: п. в. 30,6–38,6 мкм, е. д. 30,6–38,6 мкм. Борозни довгі, переважно з нечіткими, нерівними краями і загостреними кінцями у *B. trixago*, середньої довжини з нечіткими, нерівними краями й кінцями у пилку *L. squamaria*. Борозни 2,4–4,0 мкм у *L. squamaria*, тимчасом у *B. trixago* вони ширші, 4,0–6,6 мкм. Скульптура борозних мембран.



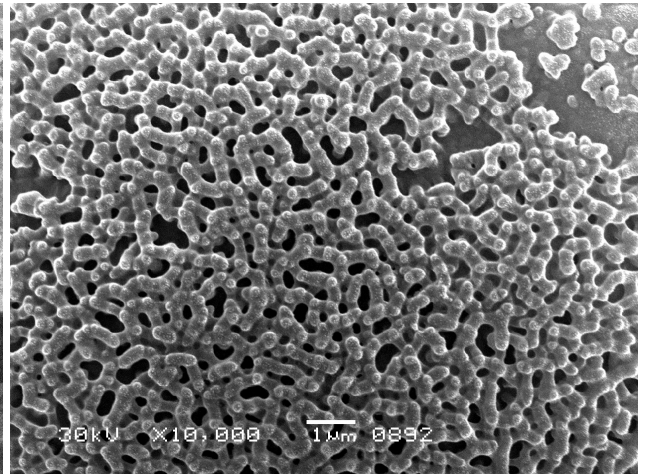
*a*



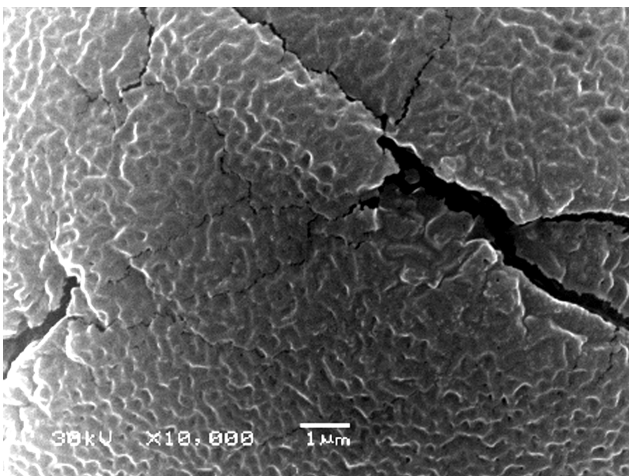
*b*



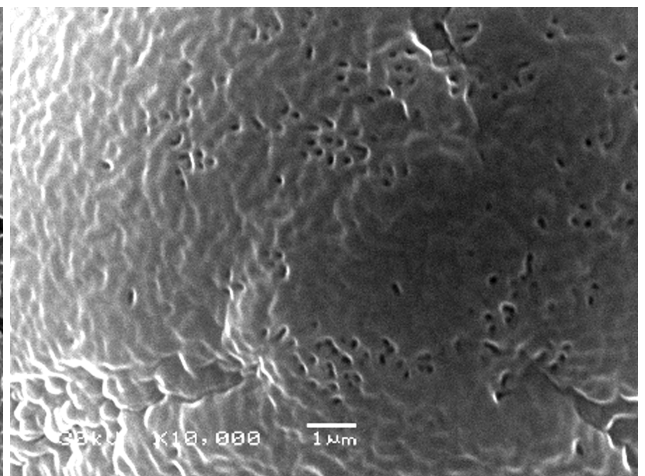
*c*



*d*

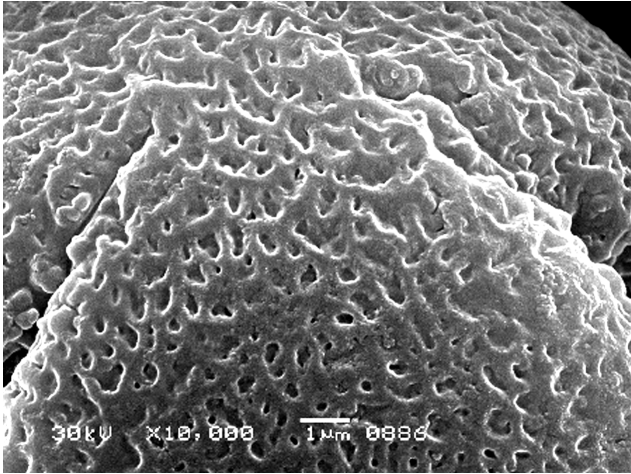


*e*

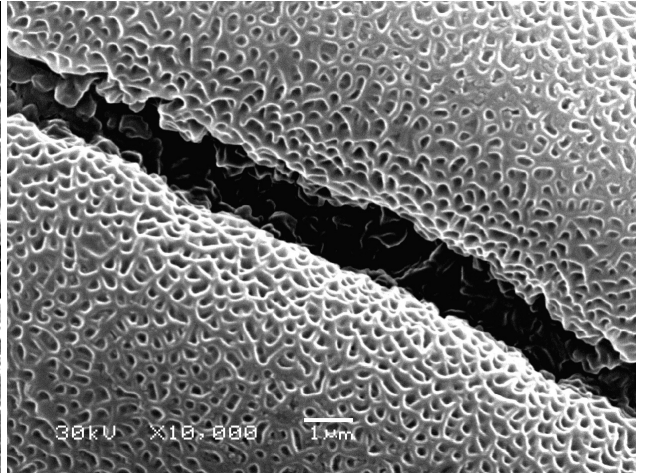


*f*

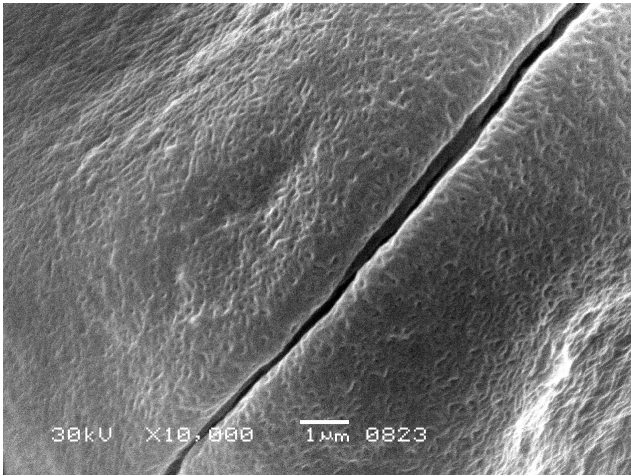




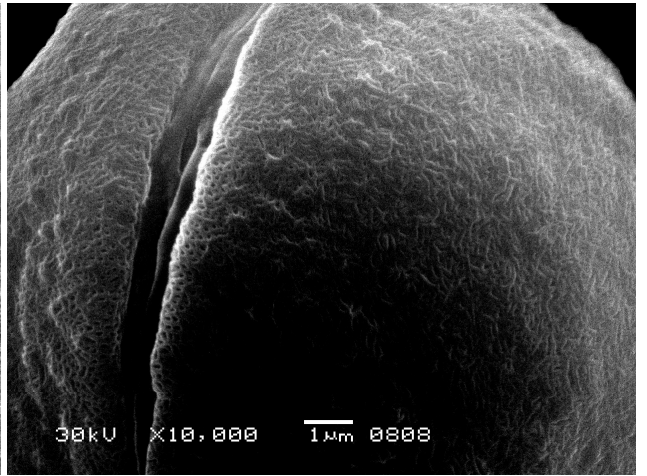
*g*



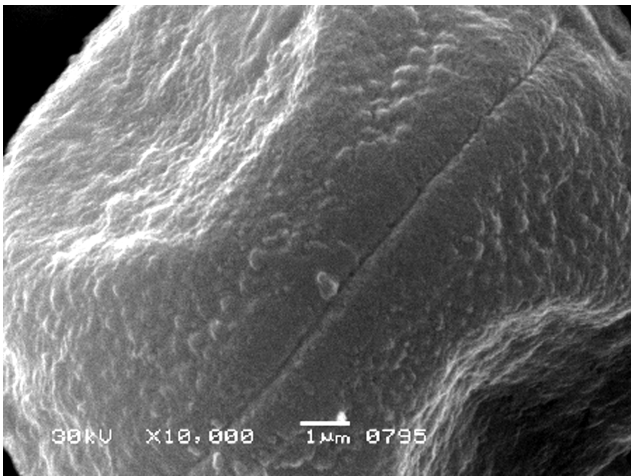
*h*



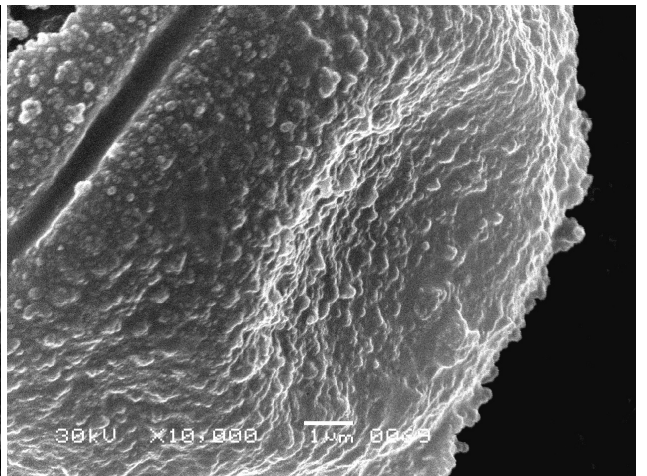
*i*



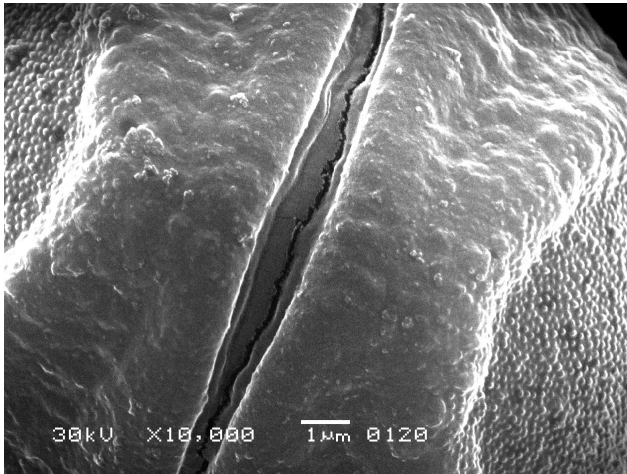
*j*



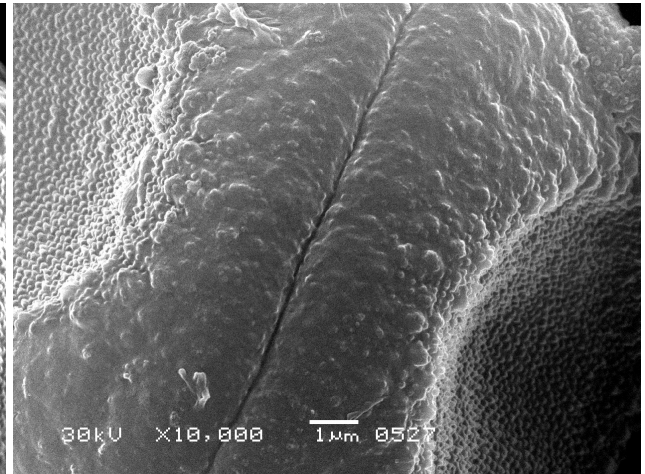
*k*



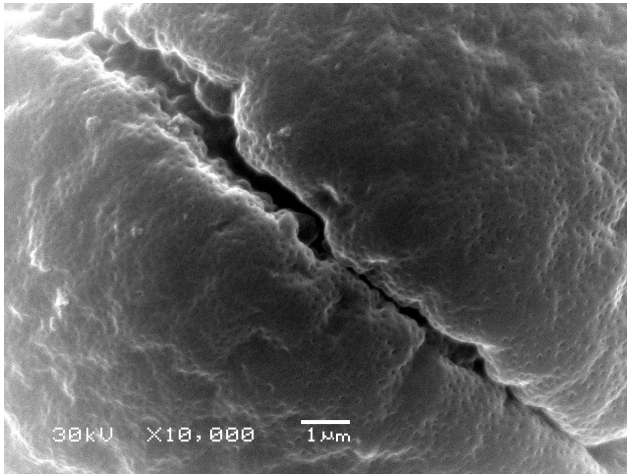
*l*



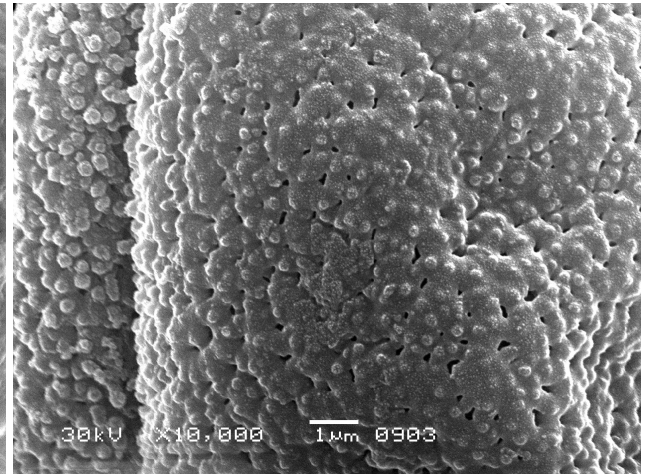
*m*



*n*



*o*



*p*

Скульптура екзини пилоквих зерен триби *Rhinantheae* (сканувальний електронний мікроскоп) – сітчасто-паличкова: *a* – *Parentucellia latifolia*, *b* – *Pterygiella nigrescens*; сітчасто-паличково-зморшкувата: *c* – *Bellardia trixago*, *d* – *Lathraea squamaria*; зморшкувата: *e* – *Rhinanthus serotinus*; зморшкувато-ямчата: *f* – *R. major*; переплетено-дрібносітчаста: *g* – *Odontites vulgaris*, *h* – *R. minor*; переплетено-ультрадрібносітчаста: *i* – *Melampyrum herbihii*; переплетено-дрібносітчасто-горбкувата: *j* – *M. pratense*; зморшкувато-горбкувата: *k* – *M. nemorosum*; різногорбкувата: *l* – *M. cristatum*; горбкувата: *m* – *M. arvense*, *n* – *M. argyrocomum*; перфоровано-горбкувата: *o* – *Rhynchosorys orientalis*; зернисто-горбкувато-перфорована: *p* – *Tozzia carpatica*

Exine sculpture of pollen grains of the tribe *Rhinantheae* (scanning electron microscopy) – retipilate: *a* – *Parentucellia latifolia*, *b* – *Pterygiella nigrescens*; retipilate-rugulate: *c* – *Bellardia trixago*, *d* – *Lathraea squamaria*; rugulate: *e* – *Rhinanthus serotinus*; *f* – *R. major*; rugulate-foveolate; implecto-microreticulate: *g* – *Odontites vulgaris*, *h* – *R. minor*; implecto-ultramicroreticulate: *i* – *Melampyrum herbihii*; implecto-microreticulate-tuberculate: *j* – *M. pratense*; rugulate-tuberculate: *k* – *M. nemorosum*; unequally-tuberculate: *l* – *M. cristatum*; tuberculate: *m* – *M. arvense*, *n* – *M. argyrocomum*; perforate-tuberculate: *o* – *Rhynchosorys orientalis*; granulate-tuberculate-perforate: *p* – *Tozzia carpatica*

## Тип 2. Скульптура зморшкувата

Включає види *Rhinanthus serotinus* (рисунок, е) та *R. vassilczenkoi*. Пилкові зерна переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні у пилку *R. serotinus*; в обрисах з полюса слабо-3-лопатевої або округлі; середніх розмірів: п. в. 29,3–39,9 мкм, е. д. 25,3–35,9(37,2) мкм. Борозни довгі, з нечіткими, нерівними краями і загостреними кінцями, 2,0–2,7 мкм завширшки. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран у пилкових зерен *R. serotinus* горбкувата, у пилку *R. vassilczenkoi* зернисто-горбкувата.

## Тип 3. Скульптура зморшкувато-ямчата

Включає види *Rhinanthus major* (рисунок, ф) та *Odontites salina*. Пилкові зерна переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні; в обрисах з полюса слабо-3-лопатевої або округлі; середніх розмірів: п. в. 26,6–41,2(45,2) мкм, е. д. 23,9–35,9 мкм. Для пилкових зерен *R. major* характерні більші розміри ніж для *O. salina*. Борозни довгі, з нечіткими, нерівними краями і загостреними кінцями у пилку *R. major* і короткі з нечіткими, нерівними краями і нечіткими кінцями у пилку *O. salina*. Ширина борозен 2,0–4,0 мкм, у пилкових зерен *R. major* борозни ширші за такі у *O. salina*. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран горбкувата.

**Підтип 3а.** Включає вид *Rhinanthus apterus*, який характеризується пилковими зернами з двома типами скульптури екзини: зморшкуватою і зморшкувато-ямчатою. Пилкові зерна еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою; в обрисах з полюса слабо-3-лопатевої або округлі; середніх розмірів: п. в. 30,6–41,2 мкм, е. д. 22,6–33,2 мкм. Борозни довгі, з нечіткими, нерівними краями і загостреними кінцями, 2,0–2,7 мкм завширшки. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран зернисто-горбкувата.

## Тип 4. Скульптура переплетено-дрібносітчаста

**Підтип 4а.** Включає види: *Odontites litoralis*, *O. serotina*, *O. vulgaris* (рисунок, г), *Orthantha lutea*, *Rhinanthus alpinus*, *R. minor* (рисунок, h) і *R. songaricus*. Пилкові зерна переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні та сплющено-сфероїдальні, у пилку *R. songaricus* зрідка овальні, у пилкових зерен *O. lutea* переважно сплющено-сфероїдальні та зрідка сфероїдальні; в обрисах з полюса слабо-3-лопатевої, округлі або округло-трикутні, у пилку *O. lutea* зрідка трикутні; переважно середніх розмі-

рів: п. в. 22,6–46,5 мкм, е. д. (19,9)21,3–34,6 мкм. Борозни довгі, з нечіткими, нерівними краями і загостреними кінцями, у пилку *R. alpinus* з чіткими краями, у пилку *O. serotina* з нечіткими кінцями, 2,0–5,3 мкм завширшки. Найвужчі борозни характерні для пилкових зерен *O. lutea* та *R. songaricus*. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран зернисто-горбкувата.

**Підтип 4б.** Включає види *Rhinanthus cretaceus* і *R. vernalis*, які характеризуються пилковими зернами з двома типами скульптури екзини: зморшкуватою та переплетено-дрібносітчастою. Пилкові зерна еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні та сплющено-сфероїдальні за формою; обрисах з полюса слабо-3-лопатевої або округлі; середніх розмірів: п. в. (29,3)30,6–42,5(43,9) мкм, е. д. (19,9)22,6–35,9(37,2) мкм. Борозни довгі, з нечіткими, нерівними краями і загостреними кінцями, 2,7–5,3 мкм завширшки. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран зернисто-горбкувата.

**Підтип 4в.** Включає види *Melampyrum herbihii* (рисунок, і), *M. saxosum* і *M. sylvaticum*. Скульптура переплетено-ультрадрібносітчаста з ультрадрібними стінками та перфораціями. Пилкові зерна еліпсоїдальні та овальні за формою, зрідка сфероїдальні у *M. sylvaticum*; в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні; переважно середніх, зрідка дрібних розмірів: п. в. (19,9)21,3–25,3 мкм, е. д. 18,6–23,9(26,6) мкм. Борозни довгі, з чіткими, рівними краями і загостреними кінцями, 0,4–1,3 мкм завширшки. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Найтовстіша екзина властива для пилку *M. saxosum* (2,4–2,7 мкм). Скульптура борозних мембран гладенька.

## Тип 5. Скульптура переплетено-дрібносітчато-горбкувата

Включає вид *Melampyrum pratense* (рисунок, j). Пилкові зерна еліпсоїдальні та овальні за формою; в обрисах з полюса округло-трикутні; переважно дрібних, зрідка середніх розмірів: п. в. 18,6–23,9 мкм, е. д. 15,9–18,6(19,9) мкм. Борозни довгі, з чіткими, рівними краями і загостреними кінцями, 0,4–0,7 мкм завширшки. Екзина 1,1–1,3(1,6) мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,4–2,7 мкм. Скульптура борозних мембран гладенька.

## Тип 6. Скульптура зморшкувато-горбкувата

Включає види *Melampyrum nemorosum* (рисунок, k) та *M. polonicum*. Пилкові зерна еліпсоїдальні та овальні за формою; в обрисах з полюса

округлі або округло-трикутні; дрібних розмірів: п. в. 17,3–19,9 мкм, е. д. 14,6–17,3 мкм. Борозни довгі, з чіткими, рівними краями і загостреними кінцями, 0,4–1,6 мкм завширшки. Екзина 1,1–1,6(2,0) мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран гладенька.

#### **Тип 7. Скульптура різногорбкувата**

Включає вид *Melampyrum cristatum* (рисунок, *l*). Пилкові зерна еліпсоїдальні та овальні за формою; в обрисах з полюса округлі, округло-трикутні, зрідка 3-лопатеві; переважно дрібних, зрідка середніх розмірів: п. в. 18,6–21,3 мкм, е. д. 15,9–18,6 мкм. Борозни довгі або середньої довжини, з чіткими, рівними, потовщеними краями і загостреними кінцями, 0,4–0,7 мкм завширшки. Екзина 1,1–1,3(1,6) мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран гладенька.

#### **Тип 8. Скульптура горбкувата**

Включає види *Melampyrum arvense* (рисунок, *m*) та *M. argyrocomum* (рисунок, *n*). Пилкові зерна сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні та еліпсоїдальні за формою; в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні; переважно середніх, зрідка дрібних розмірів: п. в. 18,6–23,9 мкм, е. д. 19,9–23,9 мкм. Борозни довгі, з чіткими, рівними, потовщеними краями і загостреними кінцями, 0,4–1,3(2,0) мкм завширшки. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Скульптура борозних мембран гладенька.

#### **Тип 9. Скульптура перфоровано-горбкувата**

Включає вид *Rhynchosorys orientalis* (рисунок, *o*). Пилкові зерна переважно сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою; в обрисах з полюса 3-лопатеві, зрідка округлі; середніх розмірів: п. в. 23,9–29,3 мкм, е. д. 25,3–31,9 мкм. Борозни довгі, з чіткими, нерівними краями і загостреними кінцями, 1,1–1,3 мкм завширшки, зрідка зливаються на полюсах. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки, на полюсах потовщується до 2,0 мкм. Скульптура борозних мембран зерниста.

#### **Тип 10. Скульптура сітчасто-паличково-зерниста та зернисто-горбкувато-перфорована**

Включає вид *Tozzia carpatica* (рисунок, *p*), пилкові зерна якого характеризуються двома типами скульптури екзини. Пилкові зерна переважно еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою; в обрисах з полюса слабко-3-лопатеві; середніх розмірів: п. в. 21,3–27,9 мкм, е. д. 19,9–23,9 мкм. Борозни середньої довжини, з

нечіткими, нерівними краями і нечіткими кінцями. Борозни 2,0–2,4 мкм завширшки. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Скульптура борозних мембран зернисто-горбкувата.

### **Результати та обговорення**

За результатами наших досліджень та інших авторів (Inceoğlu, 1982; Minkin, Eshbaugh, 1989; Bolliger, Wick, 1990; Lu et al., 2007; Saeidi-Mehrvarz et al., 2012), палиноморфологічні дані добре узгоджуються з розподілом родів у трибі *Rhinantheae* за молекулярно-філогенетичними схемами та традиційними системами. Але виявлені й деякі розбіжності. За системами Е. Фішера (Fischer, 2004) та А.Л. Тактаджяна (Takhtajan, 2009), до триби *Rhinantheae* включені також роди *Phtheirospermum* і *Pedicularis*, які за даними молекулярної філогенетики належать до триби *Pedicularideae* (McNeal et al., 2013; Olmstead, 2012). У системі Р. Ольмстеда (Olmstead, 2016) рід *Pedicularis* взагалі не наводиться (очевидно, пропущений помилково). Пилковим зернам представників роду *Pedicularis* характерні морфологічні ознаки (Peregrum et al., 2011; Tsybalyuk, 2016), за якими цей рід відрізняють від інших родів триби *Rhinantheae* та *Pedicularideae*, до якої він віднесений за новітніми даними. Водночас пилкові зерна представників роду *Phtheirospermum* (оригінальні дані; Lu et al., 2007) подібні до пилку як родів триби *Rhinantheae*, так і *Pedicularideae*. У системі Е. Фішера (Fischer, 2004) до триби *Rhinantheae* також включений рід *Conopholis*. Проте, за останніми молекулярно-філогенетичними даними цей рід віднесений до триби *Orobanchaeae* (McNeal et al., 2013; Olmstead, 2016). За такими морфологічними ознаками пилкових зерен, як форма та обриси, особливості будови апертур, скульптура екзини (оригінальні дані; Minkin, Eshbaugh, 1989) рід *Conopholis* можна включити до триби *Orobanchaeae*.

Отримані нами результати палиноморфологічних досліджень також підтверджують недавні молекулярно-філогенетичні дані (Uribe-Convers, Tank, 2016) про таксономічну відокремленість *Parentucellia latifolia* та *Bellardia trixago* на родовому рівні.

Пилкові зерна представників триби *Rhinantheae* подібні за типом апертур і добре розрізняються за скульптурою екзини. Переважає сітчасто-паличкова скульптура екзини, яка властива для пилкових зерен представників усіх родів, окрім *Melampyrum* і *Rhynchosorys*. У пилкових зерен

*Bartsia alpina*, *Macrosyringion glutinosum*, *Parentucellia flaviflora*, *P. latifolia*, *Pterygiella nigrescens* виявлено лише сітчасто-паличкову скульптуру екзини, а у *Rhynchosocorys orientalis* – перфоровану. Пилкові зерна інших родів характеризуються різними типами скульптури. Так, у пилкових зерен родів *Bellardia* та *Lathraea* окрім сітчасто-паличкової виявлено перехідну сітчасто-паличково-зморшкувату скульптуру, у пилку деяких видів роду *Euphrasia* (Peregrum, Tsybalyuk, 2009; Inceoğlu, 1982; Saeidi-Mehrvarz et al., 2012) окрім сітчасто-паличкової виявлено перехідні сітчасто-паличково-зморшкувату та зморшкувату скульптуру екзини. У родів *Odontites* та *Rhinanthus* окрім переплетено-дрібносітчастої виявлено перехідні зморшкувату та зморшкувато-ямчасту скульптуру (Tsybalyuk, 2010, 2011). Різні типи скульптури екзини властиві також для пилкових зерен представників роду *Melampyrum* (Lu et al., 2007; Tsybalyuk, Mosyakin, 2012).

Дж.П. Мінкін та В.Г. Ешбоу (Minkin, Eshbaugh, 1989) запропонували еволюційні тренди скульптури екзини: у непаразитних рослин пилкові зерна мають переважно сітчасту скульптуру екзини, тоді як паразитні – здебільшого сітчасто-паличкову з переходом до паличкової. Подібні тренди скульптури екзини запропонували й М. Боллігер та Л. Вік (Bolliger, Wick, 1990). Вони розглядають сітчасто-паличково-зморшкувату як перехідну від сітчастої до сітчасто-паличкової скульптури, або ж навпаки. Автори відзначають, що дрібносітчаста скульптура дуже близька до сітчасто-паличкової і могла утворитися шляхом злиття редукованих голівок паличок (Bolliger, Wick, 1990; Tsybalyuk, 2016). Л. Лю зі співавторами (Lu et al., 2007) підтвердили висновки попередніх авторів і продемонстрували морфологічно-еволюційний перехід від сітчасто-паличкової скульптури екзини через перехідну сітчасто-паличково-зморшкувату до сітчастої. Вони показали, що сітчасто-паличковий тип скульптури екзини є анцестральним, а просунутіші типи скульптури – ямчастий, гранулярний, сітчастий, сітчасто-зморшкуватий і бородавчастий. Результати наших досліджень свідчать про те, що у пилкових зерен триби *Rhinantheae* досить чітко простежується перехід від сітчасто-паличкової скульптури, яку можна вважати близькою до анцестральної, до просунутішої переплетено-дрібносітчастої та сітчастої скульптури, характерних для родів *Rhinanthus* та *Odontites*. За опублікованими даними (Minkin, Eshbaugh, 1989), пилкові зерна *Tozzia alpina* харак-

теризуються сітчасто-паличковою скульптурою екзини. Отримані нами результати свідчать про те, що у пилкових зерен роду *Tozzia* відбувається перехід від сітчасто-паличково-зернистої до зернисто-горбкувато-перфорованої скульптури екзини. У пилкових зерен роду *Melampyrum* виявлено перехід від переплетено-дрібносітчастої до горбкуватої (Tsybalyuk, Mosyakin, 2012) та бородавчастої (Lu et al., 2007) скульптури екзини.

Таким чином, виявлені нами еволюційні тенденції скульптури екзини пилкових зерен у трибі *Rhinantheae* – перехід від сітчасто-паличкової до просунутіших переплетено-сітчастої, горбкуватої та перфоровано-горбкуватої – досить добре узгоджуються з концепціями попередніх авторів (Bolliger, Wick, 1990; Lu et al., 2007).

## Висновки

Встановлено, що пилкові зерна представників триби *Rhinantheae* характеризуються 3(4)-борозним типом апертур. За скульптурою екзини виділено 10 палінотипів, а у деяких них за особливостями будови скульптури екзини та розмірами пилкових зерен – 6 підтипів. Пилкові зерна представників триби вирізняються на родовому та видовому рівнях. На родовому рівні добре різняться пилкові зерна родів *Pterygiella*, *Melampyrum*, *Rhynchosocorys* і *Tozzia*. Пилкові зерна родів *Odontites* та *Rhinanthus* подібні за переплетено-сітчастою та зморшкувато-ямчастою скульптурою екзини, але на видовому рівні вирізняються за такими ознаками, як форма, обрис, розміри, будова борозен. Пилкові зерна родів *Bellardia* і *Lathraea* подібні за сітчасто-паличковою та сітчасто-паличково-зморшкуватою скульптурою екзини і різні за формою, обрисами, будовою борозен та скульптурою борозних мембран. Пилкові зерна родів *Bartsia*, *Parentucellia* та *Macrosyringion* подібні за сітчасто-паличковою скульптурою екзини і різняться за розмірами, обрисами, особливостями будови апертур та скульптури екзини. Паліноморфологічні дані добре узгоджуються з розподілом родів у трибі *Rhinantheae* за молекулярно-філогенетичними схемами і частково відповідають традиційним системам.

Виявлено можливі напрямки еволюції скульптури екзини пилкових зерен триби *Rhinantheae*. Вихідним (анцестральним) типом скульптури екзини, ймовірно, можна вважати сітчасто-паличковий, який властивий для пилкових зерен представників багатьох родів (тобто, є еволюційно персистент-

ним). Просунутіші типи скульптури – переплетено-сітчастий та горбкуватий. Як перехідні типи скульптури екзини можна розглядати сітчасто-палічково-зморшкуватий, зморшкуватий та зморшкувато-ямчастий.

#### СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aleshina L.A. *Scrophulariaceae*. In: *Pylytsa dvudolnykh rastenyi flory evropeyskoy chasti SSSR. Lamiaceae – Zygophyllaceae*, Leningrad: Nauka, 1978, vol. 2, pp. 125–132. [Алешина Л.А. *Scrophulariaceae*. В кн.: *Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiaceae – Zygophyllaceae*, Л.: Наука, 1978, т. 2, с. 125–132].
- Bennett J.R., Mathews S. Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A. *Amer. J. Bot.*, 2006, 93(7): 1039–1051.
- Bolliger M., Wick L. The pollen morphology of *Odontites* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance. *Plant Syst. Evol.*, 1990, 173: 159–178.
- Erdtman G. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*, Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 pp.
- Fægri K., Iversen J. *Textbook of pollen analysis*, Oxford: Blackwell, 1964, 237 pp.
- Fischer E. *Scrophulariaceae*. In: *The families and genera of vascular plants*. Ed. K. Kubitzki, Berlin: Springer, 2004, pp. 333–432.
- Inceoğlu Ö. Pollen grains in some Turkish *Rhinantheae* (*Scrophulariaceae*). *Grana*, 1982, 21: 83–96.
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. *Pylytsa i spory rastenyi flory evropeyskoy chasti SSSR*, Leningrad: Nauka, 1972, vol. 1, 170 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. *Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР*, Л.: Наука, 1972, т. 1, 170 с.].
- Lu L., Wang H., Blackmore S., Li D.-Z., Dong L.-N. Pollen morphology of the tribe *Rhinantheae* (*Orobanchaceae*) and its systematic significances. *Plant Syst. Evol.*, 2007, 268: 177–198.
- Minkin J.P., Eshbaugh W.H. Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae*. *Grana*, 1989, 28: 1–18.
- Moore P.D., Webb J.A. *An illustrated guide to pollen analysis*, London; Sydney; Auckland; Toronto: Hodder and Stoughton, 1983, 133 pp.
- McNeal J.R., Bennett J.R., Wolfe A.D., Mathews S. Phylogeny and origins of holoparasitism in *Orobanchaceae*. *Amer. J. Bot.*, 2013, 100: 971–983.
- Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D., Young N.D., Elisons W.J., Reeves P.A. Disintegration of the *Scrophulariaceae*. *Amer. J. Bot.*, 2001, 88(2): 348–361.
- Olmstead R. A synoptical classification of the *Lamiales*. Version 2.6.2 (updated 12 April, 2016), available at: <http://depts.washington.edu/phylo/Classification.pdf>
- Oxelmann B., Kornhall P., Olmstead R., Bremer B. Further disintegration of the *Scrophulariaceae*. *Taxon*, 2005, 54: 411–425.
- Peregrym O.M., Tsybalyuk Z.M. *Nauk. visnyk Chernivets. univ.*, 2009, 455: 107–110. [Перегрим О.М., Цимбалюк З.М. Палиноморфологічна характеристика роду *Euphrasia* L. флори України. *Наук. вісн. Чернівець. ун-ту*, 2009, 455: 107–110].
- Peregrym O.M., Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. Pollen morphology of Ukrainian species of the genus *Pedicularis* L. (*Orobanchaceae* Vent.). *Biodiv. Res. Conserv.*, 2011, 24: 5–12.
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Thomas A. Le. *Glossary of pollen and spore terminology*, Utrecht: LPP Found., 1994, 71 pp.
- Reveal J.L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron*, 2012, 2012-37: 1–221.
- Saeidi-Mehrvarz S., Panah S.P., Faghir M.B. A palynological study of the genus *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) in Iran. *Willdenowia*, 2013, 43: 279–285.
- Saeidi-Mehrvarz S., Roohi S., Mehrgan I., Roudi E. Comparative morphological, anatomical and palynological investigations of the genus *Euphrasia* L. (*Orobanchaceae*) in Iran. *Wulfenia*, 2012, 19: 23–37.
- Severova E.E. In: *Materialy X Moskovskogo soveshchaniya po filogenii rastenyi*, Moscow: Izd-vo MGU, 1999a, pp. 149–151. [Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства. В сб.: *Материалы X Московского совещания по филогении растений*, М.: Изд-во МГУ 1999а, с. 149–151].
- Severova E.E. In: *Aktualnye problemy palinologii na rubezhe tret'ego tysyacheletiya: tezisy dokl. IX Vseros. palinol. konf.*, Moscow: IGIRGI, 1999b, pp. 263–264. [Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae*. В сб.: *Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия: тез. докл. IX Всерос. палинол. конф.*, М.: ИГиРГИ, 1999б, с. 263–264].
- Takhtajan A.L. *Sistema magnoliotitov*, Leningrad: Nauka, 1987, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. *Система магнолиофитов*, Л.: Наука, 1987, 439 с.].
- Takhtajan A.L. *Diversity and classification of flowering plants*, New York: Columbia Univ. Press, 1997, 663 pp.
- Takhtajan A. *Flowering Plants*, Berlin: Springer Verlag, 2009, 871 pp.
- 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: 289–307.
- Tokarev P.I. *Morfologiya i ultrastruktura pyltsevykh zeren*, Moscow: T-vo nauchn. izd. KMK, 2002, 51 pp. [Токарев П.И. *Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен*, М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002, 51 с.].
- Tsybalyuk Z.N. Palinomorfologicheskie osobennosti roda *Rhinanthus* L. In: *Evolutsiya zhizni na Zemle: mat. IV Mezhdunar. simp., 10–12 noyabrya 2010g.*, Tomsk: TML-Press, 2010, pp. 117–120. [Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности рода *Rhinanthus* L. В кн.: *Эволюция жизни на Земле: мат. IV Междунар. симп., 10–12 ноября 2010 г.*, Томск: ТМЛ-Пресс, 2010, с. 117–120].
- Tsybalyuk Z.M. *Ukr. Bot. J.*, 2011, 68(1): 45–57. [Цимбалюк З.М. Порівняльне палиноморфологічне дослідження деяких родів *Orobanchaceae* флори України. *Укр. бот. журн.*, 2011, 68(1): 45–57].

- Tsybalyuk Z.N. Palinomorfologiya predstaviteley triby *Rhinantheae* Wettst. flory Ukrainy. In: *Problemy sovremennoy palinologii: mat. XIII Ros. palinol. konf.*, Syktyvkar: IG Komi NTs UrO RAN, 2011, vol. 1, pp. 68–73. [Цимбалюк З.Н. Палиноморфология представителей трибы *Rhinantheae* Wettst. флоры Украины. В кн.: *Проблемы современной палинологии: мат. XIII Рос. палинол. конф.*, Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011, т. 1, с. 68–73].
- Tsybalyuk Z.M. *Palinomorfologichni osoblyvosti predstavnykiv porjadku Lamiales s. l.: filohenetichne znachennya ta napryamky evolyutsii*: Dr. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 2016, 48 pp. [Цимбалюк З.М. *Палиноморфологічні особливості представників порядку Lamiales s. l.: філогенетичне значення та напрямки еволюції*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка", Київ, 2016, 48 с.].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 2012, 69(6): 818–831. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Палиноморфологія видів роду *Melampyrum* L. (*Orobanchaceae*) флори України. *Укр. бот. журн.*, 2012, 69(6), с. 818–831].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Atlas pylkovykh zeren predstavnykiv rodyn Plantaginaceae ta Scrophulariaceae (Atlas of pollen grains of representatives of Plantaginaceae and Scrophulariaceae)*, Kyiv: Nash format, 2013a, 276 pp. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. *Атлас пилоквих зерен представників родин Plantaginaceae та Scrophulariaceae*, Київ: Наш формат, 2013а, 276 с.].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 2013b, 70(5): 600–609. [Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів *Orobanche* L. subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev (*Orobanchaceae*) флори України. *Укр. бот. журн.*, 2013б, 70(5): 600–609].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 2013c, 70(6): 723–731. [Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів *Orobanche* L. підроду *Orobanche* (*Orobanchaceae*) флори України. *Укр. бот. журн.*, 2013с, 70(6): 723–731].
- Uribe-Convers S., Tank D.C. Phylogenetic revision of the genus *Bartsia* (*Orobanchaceae*): disjunct distributions correlate to independent lineages. *Syst. Bot.*, 2016, 41(3): 672–684.
- Wang H., Mill R.R., Blackmore S. Pollen morphology and infrageneric evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*). *Plant Syst. Evol.*, 2003, 237: 1–17.
- Wang H., Yu W.B., Chen J.Q., Blackmore S. Pollen morphology in relation to floral types and pollination syndromes in *Pedicularis* (*Orobanchaceae*). *Plant Syst. Evol.*, 2009, 277: 153–162.
- Young N.D., Steiner K.E., dePamphilis C.W. The evolution of parasitism in *Scrophulariaceae/Orobanchaceae*: plastid gene sequences refute an evolutionary transition series. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1999, 86(4): 876–893.

Рекомендує до друку  
М.М. Федорончук

Надійшла 17.05.2017

Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Палиноморфологічні особливості представників триби *Rhinantheae* (*Orobanchaceae*) у світлі молекулярно-філогенетичних даних. Укр. бот. журн., 2017, 74(4): 310–325.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

З використанням світлового і сканувального електронного мікроскопів досліджено пилкові зерна 33 видів з 12 родів триби *Rhinantheae* родини *Orobanchaceae*. Встановлено, що пилкові зерна 3(4)-борозні, еліпсоїдальні, овальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з екватора еліптичні або округлі, з полюса слабо-3-лопатеві, 3(4)-лопатеві, округлі, округло-трикутні або трикутні; переважно середніх, зрідка дрібних розмірів. Борозни переважно довгі, зрідка середньої довжини або короткі. Виявлено типи скульптури екзини: сітчасто-паличковий, сітчасто-паличково-зморшкуватий, зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий, переплетено-дрібносітчастий, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватий, зморшкувато-горбкуватий, різногорбкуватий, горбкуватий, зернисто-горбкувато-перфорований та перфоровано-горбкуватий. За скульптурою екзини виділено 10 палинотипів. У деяких з них за особливостями скульптури екзини, розмірами, формою, обрисом, будовою борозен, скульптурою борозних мембран та товщиною екзини виділено 6 підтипів. На родовому рівні різняться пилкові зерна родів *Pterygiella*, *Melampyrum*, *Rhynchosorys* і *Tozzia*. Пилкові зерна родів *Odontites* та *Rhinanthus* подібні за переплетено-сітчастою та зморшкувато-ямчастою скульптурою екзини, і на видовому рівні вирізняються за формою, обрисами, розмірами, будовою борозен. Пилкові зерна родів *Bellardia* і *Lathraea* подібні за сітчасто-паличковою та сітчасто-паличково-зморшкуватою скульптурою екзини і різні за формою, обрисами та будовою борозен. Пилкові зерна родів *Bartsia*, *Parentucellia* та *Macrosyringion* подібні за сітчасто-паличковою скульптурою екзини і різняться за розмірами, обрисами, будовою борозен та особливостями скульптури екзини. Палиноморфологічні дані добре узгоджуються з розподілом родів у трибі *Rhinantheae* за молекулярно-філогенетичними даними і частково за традиційними системами. Виявлено можливі напрямки еволюції скульптури екзини пилкових зерен триби *Rhinantheae*.

**Ключові слова:** *Rhinantheae*, *Orobanchaceae*, пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика

Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Палиноморфологические особенности представителей трибы *Rhinantheae* (*Orobanchaceae*) в свете молекулярно-филогенетических данных. Укр. бот. журн., 2017, 74(4): 310–325.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины  
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 33 видов, 12 родов трибы *Rhinantheae* семейства *Orobanchaceae*. Установлено, что пыльцевые зерна 3(4)-бороздные, эллипсоидальные, овальные, сфероидальные или сплющено-сфероидальные по форме, в очертаниях с экватора эллиптические или округлые, с полюса слабо-3-лопастные, 3(4)-лопастные, округлые, округло-треугольные или треугольные; преимущественно средних, изредка мелких размеров. Борозды преимущественно длинные, изредка средней длины или короткие. Выявлены типы скульптуры экзины: сетчато-палочковый, сетчато-палочково-морщинистый, морщинистый, морщино-ямчатый, переплетенно-мелкосетчатый, переплетенно-мелкосетчато-бугорчатый, морщино-бугорчатый, разнобугорчатый, бугорчатый, зернисто-бугорчато-перфорированный и перфорированно-бугорчатый. Выделено 10 палинотипов по скульптуре экзины. В некоторых из них по особенностям строения скульптуры экзины, размерам, форме, очертанию, строению борозд, скульптуре бороздных мембран и толщине экзины выделено 6 подтипов. На родовом уровне различаются пыльцевые зерна родов *Pterygiella*, *Melampyrum*, *Rhynchosorys* и *Tozzia*. Пыльцевые зерна родов *Odontites* и *Rhinanthus* сходны по переплетенно-сетчатой и морщино-ямчатой скульптуре экзины, и на видовом уровне отличаются формой, очертанием, размером, строением борозд. Пыльцевые зерна родов *Bellardia* и *Lathraea* сходны по сетчато-палочковой и сетчато-палочково-морщинистой скульптуре экзины и различаются формой, очертаниями и строением борозд. Пыльцевые зерна родов *Bartsia*, *Parentucellia* и *Macrosyringion* сходны по сетчато-палочковой скульптуре экзины и отличаются размерами, очертаниями, строением борозд и особенностями скульптуры экзины. Палиноморфологические данные хорошо согласуются с распределением родов в трибе *Rhinantheae* по молекулярно-филогенетическим данным и частично с традиционными системами. Выявлены возможные направления эволюции скульптуры экзины пыльцевых зерен трибы *Rhinantheae*.

**Ключевые слова:** *Rhinantheae*, *Orobanchaceae*, пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика