



З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН

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

ПАЛІНОМОРФОЛОГІЯ ВИДІВ *OROBANCHE* L. ПІДРОДУ *OROBANCHE* (*OROBANCHACEAE*) ФЛОРИ УКРАЇНИ

К л ю ч о в і с л о в а: пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Phelipanche*, *Orobanche*, *Orobanchaceae*

Стаття присвячена дослідженню морфології пилкових зерен видів підроду *Orobanche* роду *Orobanche* L. (*Orobanchaceae* Vent.) у флорі України. Вона доповнює й узагальнює результати наших попередніх досліджень паліноморфології представників підроду *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Короткий аналіз систематики, філогенії (Новопокровський, Цвелев, 1958; Тахтаджян, 1987; Цвелев, 1981; Park et al., 2007; Reveal, 2012; Schneeweiss et al., 2004; Takhtajan, 1997, 2009; та ін.) і паліноморфологічного вивчення (Альошина, 1978; Minkin, Eshbaugh, 1989; Abu-Sbaih et al., 1994) цього роду подано нами в попередній статті (Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Метою роботи було встановлення й уточнення особливостей пилкових зерен представників *Orobanche* subgen. *Orobanche*, оцінка таксономічної значущості паліноморфологічних ознак, зістав-

© З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН, 2013

лення їх з існуючими таксономічними схемами та молекулярно-філогенетичними даними і реконструкція ймовірних шляхів еволюційного розвитку пилку в цій групі.

Матеріал та методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КИ). Для вивчення під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). Для дослідження морфології пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували в 96%-му етанолі та напилували шаром золота за стандартною методикою. Складаючи характеристики пилкових зерен, ми використовували загальноприйнятну термінологію (Куприянова, Алешина, 1972; Punt et al., 1994; Токарев, 2002). Досліджено пилкові зерна 18 видів підроду *Orobanche* роду *Orobanche*.

Список досліджених зразків. **Секція 1. *Inflatae* (G. Beck) Tzvelev. *Orobanchae coerulescens* Steph.:** 1. Запорожская обл., остров Хортица на р. Днепре, пески. 24 VI 1927. М. Котов (KW). 2. Одеська обл., Болградський р-н, с. Криничне. Схили вздовж оз. Ялпуг. 13 VI 1971. Л. Крицька (KW). ***O. cernua* Loeffl.:** 1. Крым, Ялтинский заповедник, Гурзуфское л-во «Красный камень», каменистые обнажения. 13 VI 1975. Я. Дидух (KW). 2. Крымская обл., южный берег, окр. Симеиза у г. Коньки, на осыпях. 7 VI 1973. М. Котов та ін. (KW). ***O. cumana* Wallr.:** 1. Донецька обл., Новоазовський р-н., з-к «Хомутівський степ». 16.07.1969. В.С. Ткаченко. № 026663 (KW). 2. Кременчуцький повіт, Підварки, Пісковий вал. На городі під соняшниками. 3 VIII 1918. D. Zegov (KW). 3. Могилівська окр. Поле коло Израїловського райгоспу. На соняшнику. 4 VIII 1929. К.С. Янковський (KW). ***O. sarmatica* Kotov:** 1. Крым, Тарханкутский п-ов, окр. Оленевки, ур. Джангуль. 30 V 1975. В. Протопопова, Н. Лоскот, О. Дубовик (KW). 2. Сталинская [Донецька] обл., г. Славянск, пески на берегу соленых озер. 14 VI 1959. М. Котов (KW). **Секція 2. *Orobanchae*. *O. hederiae* Duby:**

1. Крым, Алупка, парк. 9 VI 1913. М. Котов (KW). 2. Крым, Никитский бот. сад. Паразитирует на *Hedera taurica*. 28 VII 1955. М. Котов та ін. (KW). ***O. pubescens* D'Urv. (= *O. versicolor* F. Schultz):** Крымська обл., окол. Севастополя, мис Херсонес, на скелях. 3 VI 1955. А.І. Барбарич, Д.М. Доброчаева, М.Я. Кукало (KW). ***O. crenata* Forssk.:** Крымская обл., Ялтинский р-н, Крымский Гос. заповедник, Грушова поляна, в сосновом лесу. 16 VII 1956. М. Котов (KW). ***O. alba* Steph.:** 1. Київський лісо-степ., с. Лука Богуславського р-ну. Галява серед дібров в ур. Турчина. 5 VII 1924. G. Kleorow (KW). 2. Крым, п-ов Тарханкут, ур. Джангуль, окр. Оленевки. 22 VI 1965. Г.А. Кузнецова (KW). 3. Сумская обл., Штеповский р-н, Михайловская целина. 4 VII 1955. Д. Доброчаева, М. Котов (KW). ***O. reticulata* Wallr.:** Укр. Карпати. Верхів'я р. Чорний Черемош, гора Чивчин, вапнякові скелі, на верх. межі лісу. Зрідка. h=1550 м н. р. м. 2 VII 1969. В.І. Чопик (KW). ***O. pallidiflora* Wimm.:** Северный Кавказ, Краснодарский край, Крымское л-во, по северным склонам Кавказа над г. Геленджиком. 22 VI 1959. М. Котов, В. Протопопова, В. Страшко (KW). ***O. lutea* Baumg.:** Київська обл., Барішівський р-н,

Морфометричні ознаки пилкових зерен досліджених видів

Назва виду	Полярна вісь, мкм	Екваторіальний діаметр, мкм	Ширина мезокольпумів, мкм	Діаметр апокольпумів, мкм	Ширина руг, мкм	Екзина, мкм	Рисунок
Секція 1. <i>Inflatae</i> (G. Beck) Tzvelev							
<i>O. coerulescens</i>	21,3–26,6 (29,3)	17,3–25,3	11,9–15,9	–	1,3–2,0	0,3–0,7	1, 1, 2; 3, 1, 2
<i>O. cernua</i>	19,9–25,3	18,6–22,6	–	–	–	1,1–1,3	1, 3, 4; 3, 3, 6
<i>O. cumana</i>	18,6–23,9	19,9–25,3	13,3–17,3	9,3	1,3–2,7	0,7–1,1	1, 5, 6; 3, 4, 5
<i>O. sarmatica</i>	19,9–26,6	19,9–25,3	14,6–17,3	–	1,3–2,0	0,7–1,3	1, 7, 8; 3, 7, 8
Секція 2. <i>Orobanchae</i>							
<i>O. hederiae</i>	19,9–29,3	18,6–27,9	–	–	–	0,3–0,6	1, 9, 10; 3, 9, 10
<i>O. pubescens</i>	21,3–29,3	18,6–23,9	–	–	–	0,3–1,3	1, 11, 12; 3, 11
<i>O. crenata</i>	22,6–26,6	18,6–25,3	–	–	–	0,3–0,7	1, 13, 14; 3, 12
<i>O. alba</i>	21,3–31,9	19,9–25,3	–	–	–	0,3–0,7	1, 15, 16; 4, 1
<i>O. reticulata</i>	23,9–29,3	21,3–26,6	–	–	–	0,3–0,7	1, 17, 18; 4, 2
<i>O. pallidiflora</i>	21,3–27,9	18,6–26,6	–	–	–	0,3–1,3	1, 19, 20; 4, 3
<i>O. lutea</i>	22,6–27,9	17,3–25,3	–	–	–	0,3–0,7	2, 1, 2; 4, 4
<i>O. vulgaris</i>	22,6–29,3	18,6–23,9	–	–	–	0,1–0,7	2, 3, 4; 4, 5
<i>O. caryophyllacea</i>	22,6–27,9	19,9–26,6	–	–	–	0,3–1,1	2, 5, 6; 4, 6
<i>O. major</i>	26,6–33,2	18,6–26,6	–	–	–	0,4–0,7	2, 7, 8; 4, 7
<i>O. flava</i>	22,6–29,3	22,6–27,9	–	–	–	0,3–0,7	2, 9, 10; 4, 8
<i>O. alsatica</i>	22,6–31,9 (33,2)	(19,9) 21,3–26,6	–	–	–	0,3–0,9	2, 11, 12; 4, 9
<i>O. libanotidis</i>	19,9–26,6	18,6–22,6	–	–	–	0,3–0,7	2, 13, 14; 4, 10
<i>O. gracilis</i>	18,6–23,9	14,6–21,3	–	–	–	0,4–0,7 (1,1)	2, 15, 16; 4, 11, 12

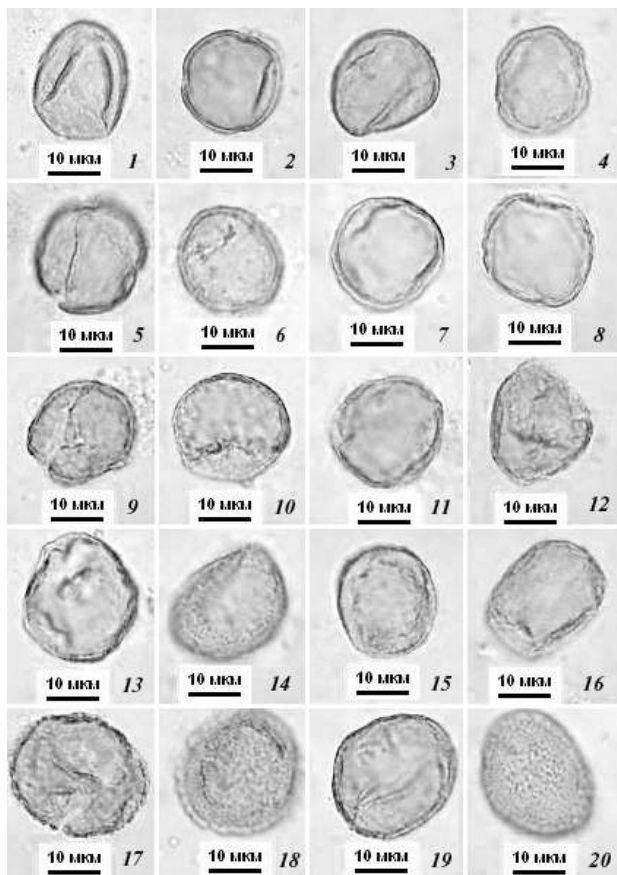


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Orobanche* підроду *Orobanche* (СМ): 1, 2 — *O. coerulescens*, 3, 4 — *O. cernua*, 5, 6 — *O. cumana*, 7, 8 — *O. sarmatica*, 9, 10 — *O. hederiae*, 11, 12 — *O. pubescens*, 13, 14 — *O. crenata*, 15, 16 — *O. alba*, 17, 18 — *O. reticulata*, 19, 20 — *O. pallidiflora*

Fig. 1. Pollen grains of *Orobanche* subgen. *Orobanche* (LM): 1, 2 — *O. coerulescens*, 3, 4 — *O. cernua*, 5, 6 — *O. cumana*, 7, 8 — *O. sarmatica*, 9, 10 — *O. hederiae*, 11, 12 — *O. pubescens*, 13, 14 — *O. crenata*, 15, 16 — *O. alba*, 17, 18 — *O. reticulata*, 19, 20 — *O. pallidiflora*

біля залізниці на трав'янистих місцях між пл. Троянда і ст. Кучаково. 31 V 1974. [прізвище колектора нерозбірливе] (KW). *O. vulgaris* Poir.: м. Корсунь на Київщині, на *Galium*, степовий схил. 24 VI 1924. М. Підоплічко (KW). 2. Лубны. Д. Автушенко-ва 1849 (KW). *O. caryophyllacea* Sm.: Сумська обл., Штепівський р-н, заповідний степ «Михайлівська цілина», на степовій ділянці. 20 VII 1952. [прізвище колектора нерозбірливе] (KW). *O. major* L.: 1. Сталинская [Донецька] обл., Славянск. р., гори Артема (Святогорск). Правый берег р. Сев. Донца. На меловых обнажениях. 23 VI 1938. 3. Сова, Н. Осадчая (KW). 2. Крым, Многоречье, сосновый

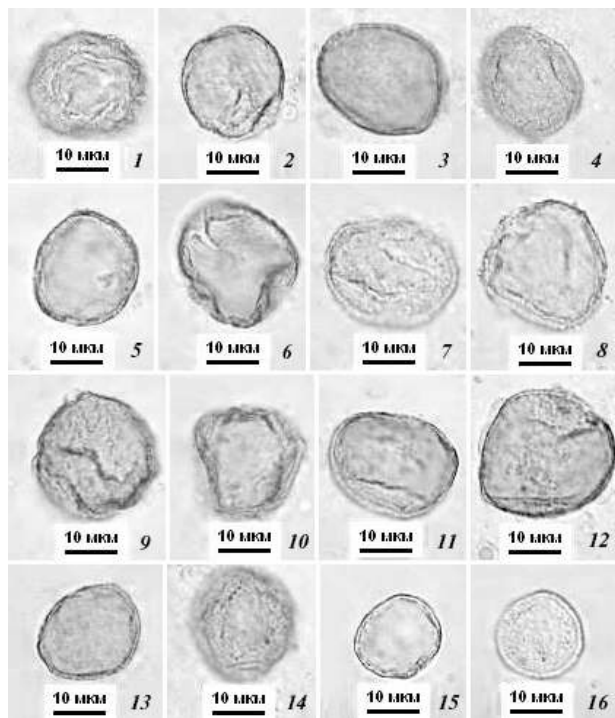


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Orobanche* підроду *Orobanche* (СМ): 1, 2 — *O. lutea*, 3, 4 — *O. vulgaris*, 5, 6 — *O. caryophyllacea*, 7, 8 — *O. major*, 9, 10 — *O. flava*, 11, 12 — *O. alsatica*, 13, 14 — *O. libanotidis*, 15, 16 — *O. gracilis*

Fig. 2. Pollen grains of *Orobanche* subgen. *Orobanche* (LM): 1, 2 — *O. lutea*, 3, 4 — *O. vulgaris*, 5, 6 — *O. caryophyllacea*, 7, 8 — *O. major*, 9, 10 — *O. flava*, 11, 12 — *O. alsatica*, 13, 14 — *O. libanotidis*, 15, 16 — *O. gracilis*

лес. 6 VI 1980. [Я.П.] Дидух, [Л.П.] Вакаренко (KW). *O. flava* C. Mart. ex F. Schultz: Черновицкая обл., Вижницький р-н, Горно-Кутское л-во, у потоков, паразитирует на *Petasites albus*. 12 VII 1957. М. Котов, Т. Омельчук (KW). *O. alsatica* Kirschl.: Окрестности Киева. 26 VI 1908. С.Н. Васильев (KW). *O. libanotidis* (Rupr.) Tzvelev: Харьковская губ., Изюмский уезд. Святые горы. Меловые склоны у монастыря, много. 25 VI 1923. [прізвище колектора нерозбірливе] (KW). *O. gracilis* Smith: Львівська обл., Яворівський р-н, НПП «Розточча», околиці мисливсько-рибальської бази, майдан на лісовій галявині. 10.08.2002. М. Перегрим. № 014951 (KW).

Результати досліджень та їх обговорення

Параметри пилкових зерен наведено в таблиці.

Отримані дані засвідчили, що пилкові зерна досліджених видів підроду *Orobanche* 2-, 3-ругатні (поодинокі 1-, 4-ругатні) та безапертурні. Форма

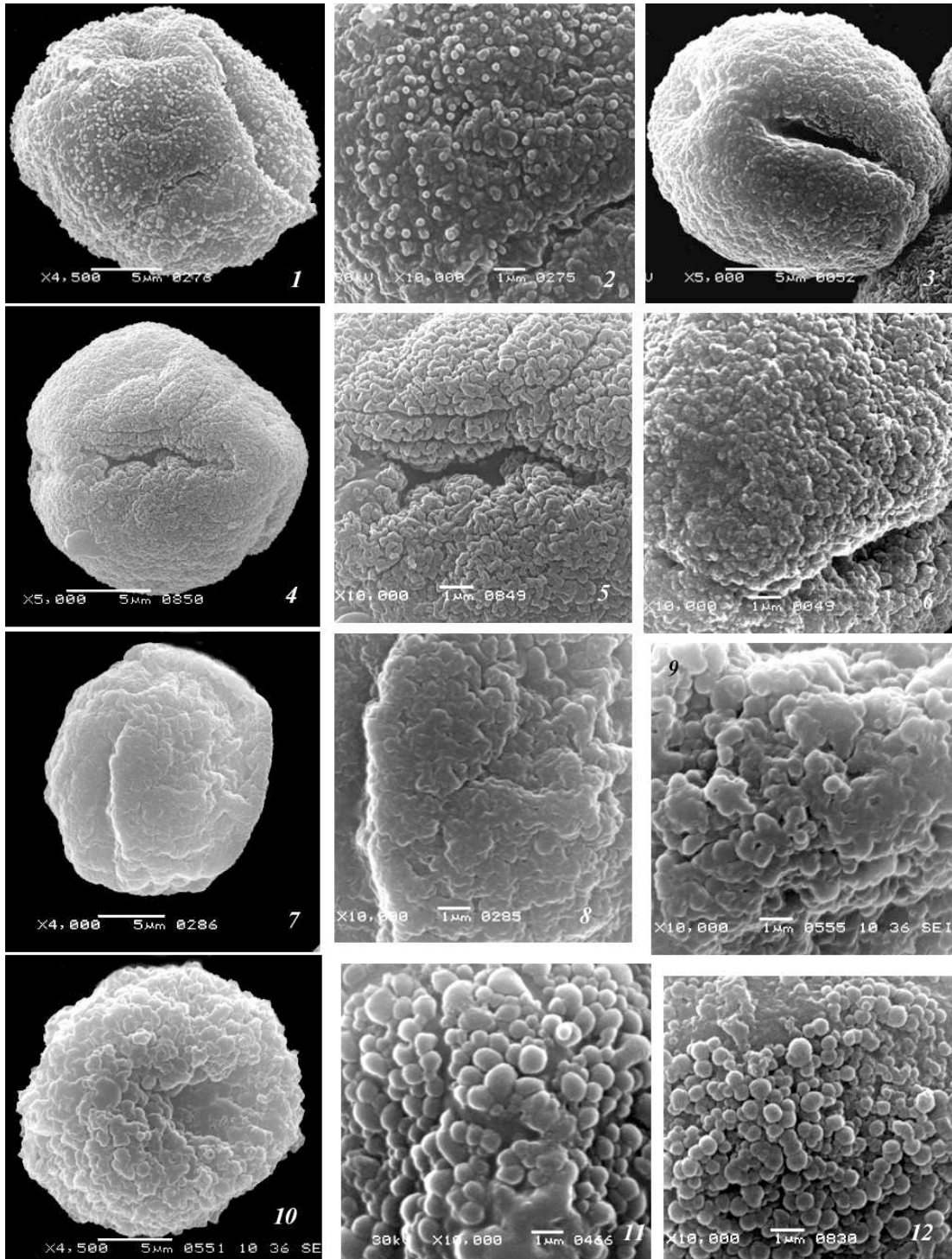


Рис. 3. Пилкові зерна підроду *Orobanche* (SEM): 1, 2 – *O. coerulescens*, 3, 6 – *O. cernua*, 4, 5 – *O. cumana*, 7, 8 – *O. sarmatica*, 9, 10 – *O. hederiae*, 11 – *O. pubescens*, 12 – *O. crenata*. 1, 3, 4, 7, 10 – загальний вигляд; скульптура: 2, 6 – зернисто-бородавчата, 5 – сітчасто-зморшківата, 8 – бородавчата; 9 – бородавчато-гемматна; 11, 12 – гемматна

Fig. 3. Pollen grains of subgenus *Orobanche* (SEM): 1, 2 – *O. coerulescens*, 3, 6 – *O. cernua*, 4, 5 – *O. cumana*, 7, 8 – *O. sarmatica*, 9, 10 – *O. hederiae*, 11 – *O. pubescens*, 12 – *O. crenata*. 1, 3, 4, 7, 10 – general view; sculpture: 2, 6 – scabrate-verrucate, 5 – retirugulate, 8 – verrucate; 9 – verrucate-gemmate; 11, 12 – gemmate

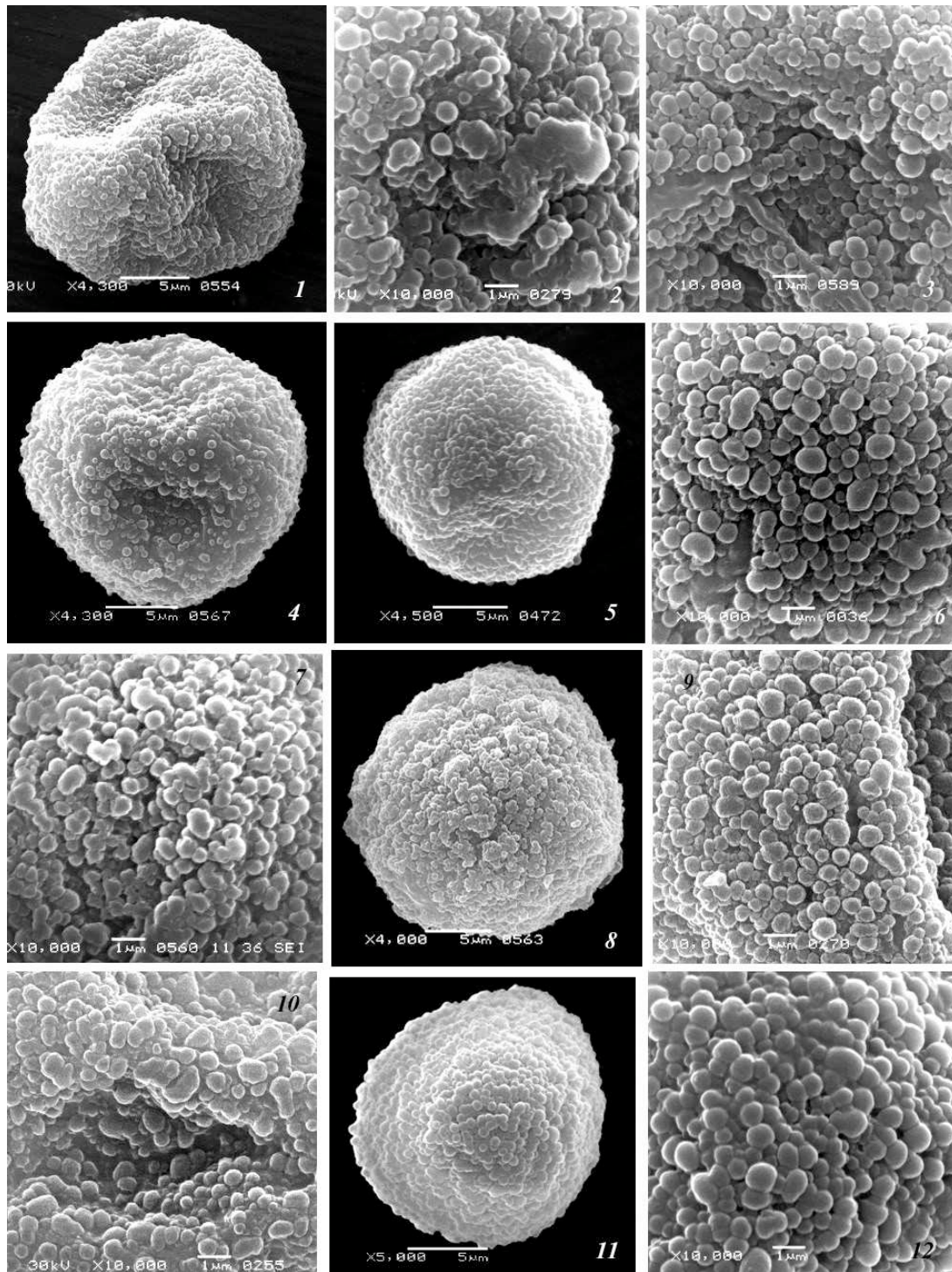


Рис. 4. Пилкові зерна підроду *Orobanche* (СЕМ): 1 – *O. alba*, 2 – *O. reticulata*, 3 – *O. pallidiflora* 4 – *O. lutea*, 5 – *O. vulgaris*, 6 – *O. caryophyllacea*, 7 – *O. major*, 8 – *O. flava*, 9 – *O. alsatica*, 10 – *O. libanotidis*, 11, 12 – *O. gracilis*. 1, 4, 5, 8, 11 – загальний вигляд, 2, 3, 6, 7, 9, 10, 12 – гемматна скульптура

Fig. 4. Pollen grains of subgenus *Orobanche* (SEM): 1 – *O. alba*, 2 – *O. reticulata*, 3 – *O. pallidiflora* 4 – *O. lutea*, 5 – *O. vulgaris*, 6 – *O. caryophyllacea*, 7 – *O. major*, 8 – *O. flava*, 9 – *O. alsatica*, 10 – *O. libanotidis*, 11, 12 – *O. gracilis*. 1, 4, 5, 8, 11 – general view, 2, 3, 6, 7, 9, 10, 12 – gemmate sculpture

еліпсоїдальна, сфероїдальна, сплющено-сфероїдальна; обриси округло-3-лопатеві, округлі, овальні. Пилкові зерна переважно середніх розмірів, зрідка дрібних: полярна вісь становить 18,6—33,2 мкм, екваторіальний діаметр — 14,6—27,9 мкм. Найменші розміри виявлено в пилкових зерен *O. gracilis* (18,6—23,9 × 14,6—21,3), найбільші — в *O. major* і *O. alsatica* (26,6—37,2 × 19,9—30,6). Руги (борозенки) 1,3—2,7 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями та притупленими або загостреними кінцями, їхні мембрани гладенькі або дрібнозернисті. Екзина 0,1—1,3 мкм завтовшки, диференціація на шари непомітна.

Ми виділили п'ять основних типів скульптури поверхні: сітчасто-зморшкуватий, зернисто-бородавчастий, бородавчастий, бородавчато-гемматний і гемматний. На підставі типу апертур і характеру скульптури пилкові зерна розподілили на три групи:

Група 1. Пилкові зерна 3-ругатні із зернисто-бородавчатою скульптурою (*O. coerulescens*).

Група 2. Пилкові зерна 2-, 3-ругатні (поодинокі 1-, 4-ругатні) та безапертурні.

Підгрупа 2А. Скульптура сітчасто-зморшкувата з переходом до бородавчатої (*O. cumana*).

Підгрупа 2В. Скульптура зернисто-бородавчата (*O. cernua*).

Підгрупа 2С. Скульптура зернисто-бородавчата з переходом до бородавчатої (*O. sarmatica*).

Група 3. Пилкові зерна безапертурні.

Підгрупа 3Д. Скульптура бородавчато-гемматна і гемматна (*O. hederæ*).

Підгрупа 3Е. Скульптура гемматна (*O. pubescens*, *O. crenata*, *O. alba*, *O. reticulata*, *O. pallidiflora*, *O. lutea*, *O. caryophyllacea*, *O. vulgaris*, *O. major*, *O. flava*, *O. alsatica*, *O. libanotidis*, *O. gracilis*).

Пилкові зерна *O. coerulescens* характеризуються одним типом апертур — 3-ругатним. Також вони більших розмірів, ніж ті, що належать до другої групи. Пилкові зерна другої групи мають перехідні типи апертур. Між ними ми виявили деякі відмінності: так, пилкові зерна *O. cumana* і *O. sarmatica* мають перехідні типи як апертур, так і скульптури, а *O. cernua* — один тип скульптури та перехідні типи апертур, причому різні та проміжні типи зафіксовані в межах одного зразка. Слід зазначити, що в *O. cernua* частіше трапляються безапертурні пилкові зерна, натомість у *O. cumana* та *O. sarmatica* — ру-

гатні. За іншими ознаками пилкові зерна цих трьох видів подібні.

Пилкові зерна третьої групи характеризуються безапертурним типом і гемматною скульптурою. Лише за бородавчато-гемматною скульптурою незначно вирізняються пилкові зерна *O. hederæ*. Пилкові зерна *O. major* і *O. alsatica* мають найбільші розміри, а *O. gracilis* — найменші.

Пилкові зерна представників *Orobanchae* subgen. *Orobanchae* найдетальніше вивчали Н.А. Abu-Sbaih et al. (1994); із досліджених ними видів п'ять трапляються у флорі України. Загалом наші дані узгоджуються з результатами цих авторів, а також значно доповнюють їх. Розбіжності виявлено для пилкових зерен *O. alba*, які згадані дослідниками відносять до окремої групи, відзначаючи в них три борозни, але наголошують, що це лише сліди від борозен. Також у пилкових зерен *O. alba* автори відзначають зморшкувато-перфоровану скульптуру, що не узгоджується з нашими даними. Подібні розбіжності можна пояснити декількома факторами: недостатньою кількістю опрацьованих зразків, можливим неправильним визначенням рослин або ж варіабельністю пилкових зерен за характером скульптури в рослин із різних популяцій або географічних регіонів чи наявністю криптичних видів. Ми схилиємося саме до останнього пояснення, оскільки молекулярно-філогенетичні дослідження (Schneeweiss et al., 2004) показали значну філогенетичну диференціацію (ймовірно, рівня виду) у вивчених зразків *O. alba* s.l. із різних регіонів (Іспанія, Франція, Німеччина, Хорватія, Італія). Очевидно, цей видовий комплекс розпадається на низку географічних рас, які мало різняться за макроморфологічними ознаками, але, ймовірно, мають відмінності у морфології пилку та за деякими іншими ознаками.

Раніше ми дослідили пилкові зерна 10 видів *Orobanchae* subgen. *Phelipanche*. Результати показали, що ці два підроди відрізняються за особливостями пилкових зерен. Так, пилкові зерна представників *Phelipanche* здебільшого 3-борозні, зрідка 2-борозні, 3-борозно-орові і безапертурні, тимчасом як в *Orobanchae* — 2-, 3-ругатні та безапертурні. Слід зазначити, що в підроду *Phelipanche* безапертурний тип пилкових зерен трапляється зрідка, лише в двох видів (*O. oxyloba* (Reut.) G. Beck і *O. brassicae* (Novopokr.) Novopokr.), і то як перехідний, а в

Orobanche майже всі види характеризуються безапертурними пилковими зернами. Таким чином, за цими ознаками два вказані підроди (або ж сегрегатні роди) досить чітко відрізняються, що узгоджується з молекулярно-філогенетичними даними (Park et al., 2007; Schneeweiss et al., 2004), які продемонстрували значну філогенетичну відокремленість цих двох клад.

Отримані нами результати дали змогу показати можливі напрямки еволюції апертурних типів і типів скульптури в пилкових зерен роду *Orobanche*. Слід зазначити, що в пилкових зерен цього роду еволюція типів апертур відбувалася корельовано і паралельно з еволюцією типів скульптури. Отже, можна припустити, що еволюція апертурних типів пилкових зерен йшла в напрямку від борозно-орозного типу, який характерний для пилкових зерен представників підроду *Phelipanche* (зокрема, *O. ramosa* L., *O. oxyloba*, *O. nana* (Reut.) Noë ex G. Beck, *O. arenaria* Borkh., *O. caesia* Rechb.) із сітчасто-паличковою скульптурою. Далі шляхом редукції ор утворився борозний тип у поєднанні з таким самим типом скульптури. Подальші реконструйовані еволюційні зміни ведуть до вкорочення борозен й утворення ругатного типу. При цьому в уже ругатних пилкових зерен спостерігається перехід до зернисто-бородавчастого та бородавчастого типів скульптури. Подальші еволюційні тенденції полягають у зменшенні кількості руг, згодом повному їх зникненні й утворенні безапертурного типу з гемматною скульптурою. Варто зазначити, що при цьому також відбуваються зміни у структурі екзини; вона стає тоншою і недиференційованою на шари.

Ми зіставили отримані дані з наявними системами (Новопокровський, Цвелев, 1958; Цвелев, 1981) та результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Park et al., 2007; Schneeweiss et al., 2004). Як уже зазначалося, за молекулярними даними рід *Orobanche* поділяється на дві великі кледи: *Phelipanche* (разом із секціями *Trionychnon* Wallr. ex Duby, *Myzorrhiza* (Phil.) G. Beck і *Gymnocaulis* Nutt.) і *Orobanche* (включаючи секцію *Orobanche* і рід *Diphelypaea*=*Phelypaea*). У кладі *Phelipanche* види секції *Trionychnon* розпадаються на дві малі кледи — *Arenariae* і *Phelipanche*. Ці кледи до певної міри відповідають двом підсекціям — *Holoclada* Novopokr. і *Pleioclada* Novopokr. у системі І.В. Но-

вопокровського та М.М. Цвельова (1958). За нашими даними, особливості пилкових зерен скоріш свідчать про філогенетичну єдність і, відповідно, про доцільність об'єднання цих підсекцій, як це прийняв М.М. Цвельов (Цвелев, 1981), оскільки пилкові зерна їхніх видів чітко не розрізняються за типом апертур і характером скульптури, а кількісні ознаки перекриваються. Однак, з іншого боку, комплекс паліноморфологічних ознак вказує на певні відмінності на видовому рівні. Пилкові зерна секцій *Myzorrhiza* і *Gymnocaulis* ми не досліджували, однак є дані щодо морфології пилкових зерен секції *Gymnocaulis* (Minkin, Eshbaugh, 1989). Пилкові зерна видів *O. fasciculata* Nutt. і *O. uniflora* L. 3-борозні з сітчасто-паличково-зернистою скульптурою, подібні до таких в інших представників кледи *Phelipanche*. Таким чином, у кладі *Phelipanche*, навіть у її термінальних кладах, збереглися певні анцестральні ознаки пилкових зерен, тоді як у кладі *Orobanche* переважно спостерігаються більш просунуті ознаки.

Клада *Orobanche* у системі М.М. Цвельова (1981) відповідає підроду *Orobanche*, що поділяється принаймні на дві секції. Пилкові зерна представників секції *Inflatae* G. Beck характеризуються перехідними типами апертур від ругатного до безапертурного і мають різні типи скульптури. М.М. Цвельов (1981) розглядає *O. cumana* і *O. sarmatica* як підвиди *O. cernua*. Отримані нами дані показали, що пилкові зерна цих видів подібні за кількісними ознаками. Відмінності стосуються співвідношення того чи іншого типу апертур у пилкових зерен кожного виду, навіть у межах одного зразка. Так, у *O. cumana* переважають ругатні пилкові зерна і в меншій кількості трапляються безапертурні. У *O. sarmatica* також домінують ругатні пилкові зерна, а в *O. cernua*, навпаки, — безапертурні й у меншій кількості відзначені ругатні. Це може свідчити про те, що такий поліморфізм пилкових зерен певною мірою відображає етапи й тенденції еволюційного розвитку ознак пилку в цій групі. У вищевказаних видів також виявлено відмінності в характері скульптури. Очевидно, такі ознаки можуть бути додатковими свідченнями на користь видового статусу цих видів.

У секції *Inflatae* пилкові зерна *O. coeruleascens* дещо відрізняються від таких у попередніх трьох видів. За молекулярно-філогенетичними даними, *O. coeruleascens* і *O. cernua* належать до окремих клад,

які, проте, відокремлюються приблизно на одному філогенетичному рівні, що підтверджується й паліноморфологічними особливостями цих видів.

Пилкові зерна видів секції *Orobanche* безапертурні з гемматною скульптурою. Винятком є *O. hederiae*, пилкові зерна якого мають незначні відмінності й характеризуються бородавчасто-гемматною та гемматною скульптурою. За молекулярно-філогенетичними даними, в кладі *Orobanche* виділяються різні класи, що до певної міри відповідають окремим рядам у системі І.В. Новопокровського і М.М. Цвельова (1958). Однак, як уже зазначалося, пилкові зерна цих видів подібні за паліноморфологічними ознаками.

Висновки

Встановлено, що пилкові зерна досліджених представників підроду *Orobanche* 2-, 3-ругатні (поодинокі 1-, 4-ругатні) та безапертурні; еліпсоїдальні, сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні, переважно середніх, зрідка дрібних розмірів. Виділено п'ять типів скульптури поверхні: сітчасто-зморшкуватий, зернисто-бородавчастий, бородавчастий, бородавчасто-гемматний і гемматний. На підставі типу апертур і характеру скульптури пилкові зерна досліджених видів розподілені на три групи. Виявлені нами особливості пилкових зерен не суперечать правомірності виділення окремих секцій *Inflatae* та *Orobanche*. Паліноморфологічні дані підтверджують розподіл роду *Orobanche* на основні класи *Phelipanche* та *Orobanche*, яким, залежно від таксономічного рішення, може бути надано ранг підродів, або й окремих родів.

У кладі *Orobanche* спостерігаються більш просунуті ознаки пилку, ніж у кладі *Phelipanche*, де певні анцестральні ознаки збереглися навіть у її термінальних класах. Еволюція типів апертур у роді *Orobanche* s.l. відбувалася, ймовірно, корельовано та паралельно з еволюцією типів скульптури: від борозно-орового типу з сітчасто-паличковою скульптурою через редукцію ор до борозного типу з тією ж скульптурою, далі шляхом вкорочення борозен й утворення ругатного типу із зернисто-бородавчастою та бородавчастою скульптурою, аж до зменшення кількості руг і їхнього зникнення до формування безапертурного типу з гемматною скульптурою.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Алешина Л.А.* Сем. *Orobanchaceae* Vent. — Заразиховые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae* — *Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 55.
2. *Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
3. *Новопокровский И.В., Цвелев Н.Н.* Сем. Заразиховые — *Orobanchaceae* Lindl. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — Т. 23. — С. 19—115.
4. *Тухтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
5. *Токарев П.И.* Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
6. *Цвелев Н.Н.* Сем. *Orobanchaceae* Vent. — Заразиховые // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 5. — С. 317—336.
7. *Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л.* Паліноморфологія видів *Orobanche* L. subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzevelev (*Orobanchaceae*) флори України // Укр. ботан. журн. — 2013. — **70**, № 5. — С. 600—609.
8. *Abu Sbaih H.A., Keith-Lucas D.M., Jury S.L.* Pollen morphology of the genus *Orobanche* L. (*Orobanchaceae*) // Bot. J. Linnean Soc. — 1994. — **116**. — P. 305—313.
9. *Bennett J.R., Mathews S.* Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A¹ // Amer. J. Bot. — 2006. — **93**(7). — P. 1039—1051.
10. *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
11. *Minkin J.P., Eshbaugh W.H.* Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* // Grana. — 1989. — **28**. — P. 1—18.
12. *Park J.-M., Manen J.-F., Schneeweiss G.M.* Horizontal gene transfer of a plastid gene in the non-photosynthetic flowering plants *Orobanche* and *Phelipanche* (*Orobanchaceae*) // Mol. Phylog. Evol. — 2007. — **43**. — P. 974—985.
13. *Punt W., Blackmore S., Nilsson S. et al.* Glossary of pollen and spore terminology. — Utrecht: LPP Foundation, 1994. — 71 p.
14. *Reveal J.L.* An outline of a classification scheme for extant flowering plants // Phytoneuron. — 2012. — 2012-37. — P. 1—221.
15. *Schneeweiss G.M., Codwell A., Park J.M. et al.* Phylogeny of holoparasitic *Orobanche* (*Orobanchaceae*) inferred from nuclear ITS sequences // Mol. Phylog. Evol. — 2004. — **30**. — P. 465—478.
16. *Takhtajan A.L.* Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
17. *Takhtajan A.* Flowering plants. — Berlin etc.: Springer Verlag, 2009. — 871 p.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 10.07.2013 р.

З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин

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

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ *OROBANCHE* L. ПОДРОДА *OROBANCHE* (*OROBANCHACEAE*) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 18 видов подрода *Orobanche* рода *Orobanche* L. Пыльцевые зерна 2-, 3-ругатные (единичные 1-, 4-ругатные) и безапертурные; эллипсоидальные, сфероидальные и сплюсненно-сфероидальные, средних и реже мелких размеров. Выделено пять типов скульптуры поверхности: сетчатоморщинистый, зернисто-бородавчатый, бородавчатый, бородавчато-гемматный и гемматный. Полученные палиноморфологические данные подтверждают правомерность отнесения изученных видов к подроду *Orobanche* и выделения секций *Inflatae* и *Orobanche*. Морфологические особенности пыльцы подтверждают разделение рода *Orobanche* s. l. на клады *Phelipanche* и *Orobanche*, которые, в зависимости от таксономического решения, могут рассматриваться как подроды или сегрегатные роды.

В кладе *Orobanche* наблюдаются более продвинутые признаки пыльцы, чем в кладе *Phelipanche*. Эволюция типов апертур в роде *Orobanche* s.l. происходила, возможно, коррелированно и параллельно с эволюцией типов скульптуры: от бороздно-орозового типа с сетчато-палочковой скульптурой к бороздному с тем же типом скульптуры, далее к ругатному с зернисто-бородавчатой и бородавчатой скульптурой и к безапертурному с гемматной скульптурой.

Ключевые слова: пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Phelipanche*, *Orobanche*, *Orobanchaceae*.

Z.M. Tsybalyuk, S.L. Mosyakin

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

PALYNOMORPHOLOGY OF SPECIES OF *OROBANCHE* L. SUBGENUS *OROBANCHE* (*OROBANCHACEAE*) IN THE FLORA OF UKRAINE

Pollen morphology of 18 species of the genus *Orobanche* L. subgenus *Orobanche* was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of the studied species are 2-, 3-rugate (seldom some grains 1-, 4-rugate) and inaperturate; prolate, spheroidal and oblate-spheroidal in shape; medium-sized, rarely small-sized. Five types of sculpture are identified: retirugulate, scabrate-verrucate, verrucate, verrucate-gemmate, and gemmate. Palynomorphological data confirm the placement of the studied taxa in subgen. *Orobanche* and provide evidence for recognition of sect. *Inflatae* as separate from sect. *Orobanche*. Pollen morphology is consistent with the phylogenetic split of the genus *Orobanche* s. l. into two clades, *Phelipanche* and *Orobanche*, which, depending on taxonomic decisions, can be treated as subgenera or segregate genera.

More advanced pollen characters are peculiar to the *Orobanche* clade as compared to those in the *Phelipanche* clade. Evolution of aperture types in the genus *Orobanche* s. l. proceeded in a correlated and parallel manner with sculpture evolution: from the colporate type with retipilate sculpture to the colpate type with the same sculpture, and then to the rugate type with scabrate-verrucate and verrucate sculpture, and finally to the inaperturate type with gemmate sculpture.

Key words: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Phelipanche*, *Orobanche*, *Orobanchaceae*.

НОВІ ВИДАННЯ

З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін. Атлас пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae*. — К., 2013. — 276 с.

Наводяться результати дослідження морфологічних особливостей пилкових зерен 52 родів, 195 видів (більше 300 зразків) родин *Plantaginaceae* і *Scrophulariaceae* (*Lamiales* s.l.): *Gratiola*, *Scoparia*, *Ourisia*, *Chelone*, *Collinsia*, *Penstemon*, *Uroskinnera*, *Russelia*, *Antirrhinum*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria*, *Kickxia*, *Misopates*, *Linaria*, *Callitriche*, *Hippuris*, *Ellisiophyllum*, *Sibthorpia*, *Globularia*, *Campylanthus*, *Hemiphragma*, *Digitalis*, *Erinus*, *Hebe*, *Lagotis*, *Veronica*, *Wulfenia*, *Plantago*, *Alonsoa*, *Colpias*, *Diascia*, *Diclis*, *Hemimeris*, *Nemesia*, *Anthicharis*, *Aptosimum*, *Peliostomum*, *Eremophila*, *Myoporum*, *Scrophularia*, *Verbascum*, *Celsia*, *Limosella*, *Sutera*, *Zaluzjanskya*, *Freylinia*, *Oftia*, *Phygelius*, *Teedia*, *Buddleja*, *Emorya*, *Gomphostigma*.

Паліноморфологічні характеристики складені з використанням світлової та сканувальної електронної мікроскопії. Кожний опис супроводжується оригіналами етикеток досліджених зразків. Атлас містить більше 1000 авторських мікрофотографій пилкових зерен і являє собою довідниковий посібник для вивчення морфології пилкових зерен сучасних рослин і їх визначення у викопному стані.

Атлас призначений для паліноморфологів, палеопалінологів, систематиків рослин, викладачів та студентів біологічних, екологічних і геологічних факультетів вищих навчальних закладів.