



З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН

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

ЕВОЛЮЦІЙНО-ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ДЕЯКИХ ТРИБ РОДИНИ *PLANTAGINACEAE*

К л ю ч о в і с л о в а: пилкові зерна, морфологія, систематика, філогенія, Gratioleae, Angelonieae, Cheloneae, Russelieae, Antirrhineae, Plantaginaceae

Триби *Gratioleae* Benth., *Stemodieae* Reveal, *Angelonieae* Pennell, *Cheloneae* Benth., *Russelieae* Pennell, *Antirrhineae* Dumort. традиційно включали до родини *Scrophulariaceae* s. l. (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009), яка в такому розумінні за молекулярно-філогенетичними даними виявилася збірною. Зокрема, згадані триби нині відносять до родини *Plantaginaceae* у значно розширеному обсязі, порівняно з її традиційним розумінням (лише роди *Plantago* L. s. l. та *Littorella* P.J. Bergius).

За системою J.L. Reveal (2012), родина *Plantaginaceae* охоплює триби *Gratioleae*, *Stemodieae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae*, *Antirrhineae*, *Callitricheae* Dumort., *Sibthorpieae* Benth., *Globularieae* Rchb., *Hemiphragmateae* Rouy, *Digitalideae* Dumort., *Veroniceae* Duby, *Plantagineae* Dumort. Детальніше сучасні уявлення про філогенетичні відносини триб і деяких їхніх представників розглядаються нижче, в обговоренні результатів паліноморфологічних досліджень.

Паліноморфологічні особливості представників цих триб родини *Plantaginaceae* (раніше включених до *Scrophulariaceae* s. l.) вивчали різні дослідники. Є стислі відомості про будову пилкових зерен окремих видів (Faegri, Iversen, 1964; Алешина, 1978; Moore, Webb, 1983), отриманих з використанням

світлового мікроскопа, або загальні паліноморфологічні дані по окремих родах (Северова, 1999а, б).

W.J. Elisens (1986) проведено порівняльне дослідження морфології пилкових зерен 30 видів, 12 родів триби *Antirrhineae*, представлених у флорі Америки. M. Bigazzi, M. Tardelli (1990) дослідили особливості пилкових зерен 74 видів, 9 родів триби *Antirrhineae* з тих самих територій. F.M. Karim, A.A. El-Oqlan (1989) вивчили паліноморфологію 18 видів, 13 родів родини *Scrophulariaceae* s. l., із них трьох родів триби *Antirrhineae*. C.L. Argue (1985, 1986, 1989) проведені детальні дослідження пилкових зерен окремих родів родини *Scrophulariaceae* s. l. Вивчено пилкові зерна монотипного роду *Melosperma* Benth. і трьох видів роду *Monttea* C. Gay (Argue, 1985), які тепер входять до *Angelonieae*. Досліджено пилкові зерна 11 видів, п'яти родів, що раніше включали до триби *Gratioleae*: *Artanema* D. Don, *Amphianthus* Torr., *Curanga* Juss., *Glossostigma* Wight & Arn. та *Peplidium* Delile (Argue, 1986). Інша праця присвячена морфології пилкових зерен 20 видів із шести родів триби *Gratioleae*: *Deinostema* T. Yamaz., *Geochorda* Cham. & Schltdl., *Gratiola* L., *Ildefonsia* Gardn., *Sophranthe* Benth. та *Tragiola* Small & Pennell (Argue, 1989). Стаття J.P. Minkin, W.H. Eshbaugh (1989) містить результати паліноморфологічного дослідження 57 видів родин *Scrophulariaceae* s. l. та *Orobanchaceae*.

Метою нашої роботи було вивчення й уточнення особливостей пилкових зерен представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelleae*, *Antirrhineae*, оцінка таксономічної значущості паліноморфологічних ознак, зіставлення їх з існуючими таксономічними схемами й молекулярно-філогенетичними даними та реконструкція ймовірних шляхів морфологічної еволюції пилкових зерен.

Матеріал та методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КИ), Міссурійського ботанічного саду (Сент-Луїс, Міссурі, США; MO). Для вивчення під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли 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. Складаючи характеристики пилкових зерен, використовували загальноприйняту термінологію (Куприянова, Алешина, 1972; Punt et al., 1994; Токарев, 2002). Досліджено пилкові зерна 32 видів із 14 родів, що належать до п'яти триб *Plantaginaceae*. За літературними даними додатково проаналізовано паліноморфологічні особливості представників 12 родів.

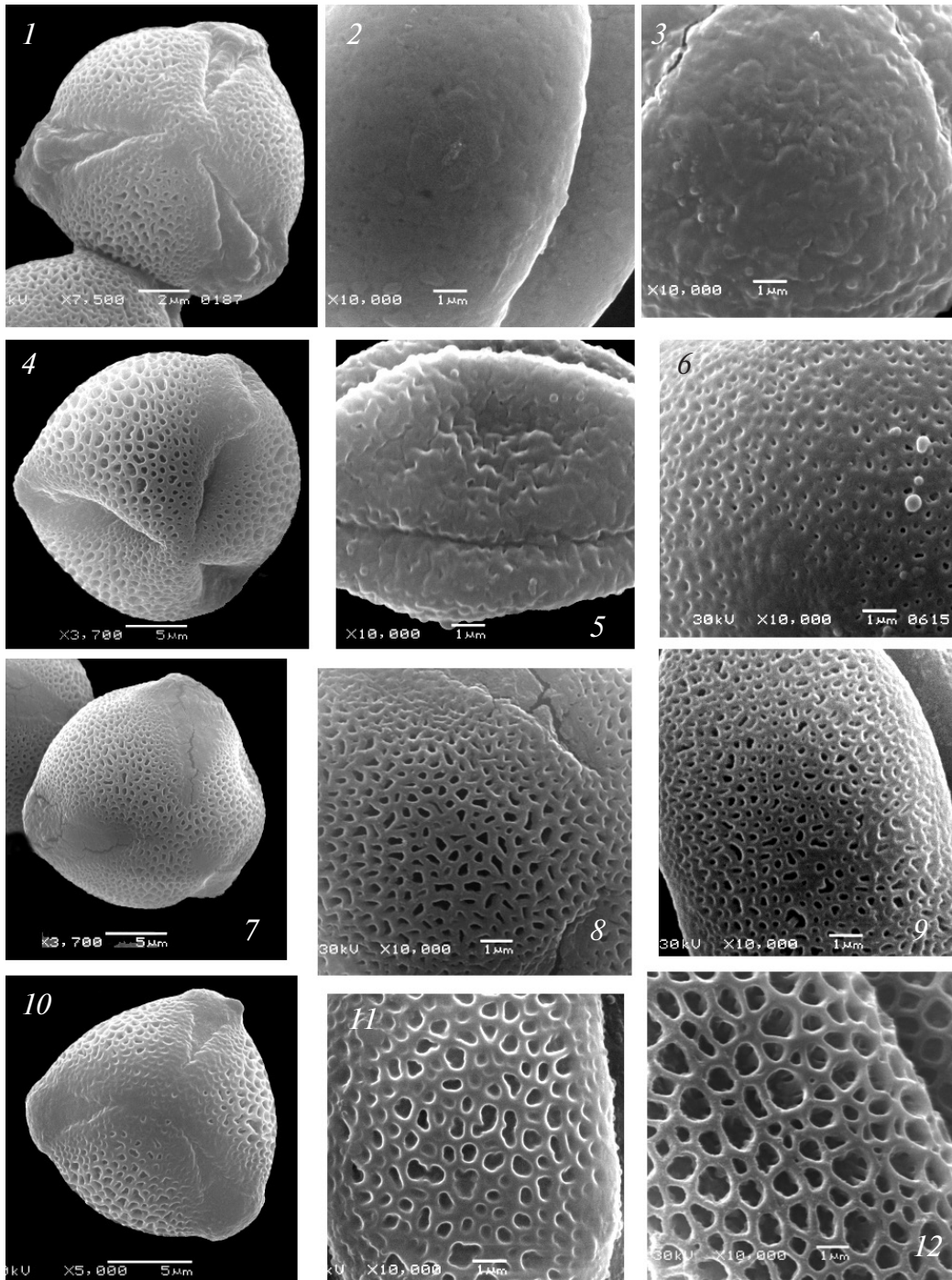
Результати досліджень та їх обговорення

За даними молекулярно-філогенетичних досліджень (Albach et al., 2005; Tank et al., 2006; Estes, Small, 2008), клада *Gratioleae* охоплює роди *Amphianthus*, *Vacopa* Aubl., *Gratiola*, *Mecardonia* Ruíz & Pavón, *Otacanthus* Lindley, *Scoparia* L. й *Stemodia* L. Як засвідчує аналіз різних варіантів системи родини *Scrophulariaceae* А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009), розуміння складу триби *Gratioleae* істотно змінювалося. У попередніх варіантах системи (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) до цієї триби входили роди *Scoparia*, *Capraria* L., *Vacopa*, *Gratiola*, *Stemodia*, *Dopatrium* Buch.-Ham. ex Benth., *Deinostema*, *Lindenbergia* Lehm., *Limnophila* R. Br., *Adenosma* R. Br., *Lancea* Hook. f. & Thomson, *Picria* Lour., *Legazpia* Blanco, *Lindernia* All., *Torenia* L., *Mimulus* L., *Mazus* Lour., *Dodartia* L., *Microcarpaea* R. Br., *Limosella* L. та ін. В останній системі (Takhtajan, 2009) ці роди були розподілені по трибах *Gratioleae*, *Stemodieae*, *Lindernieae*,

Mimuleae та *Limoselleae*. За молекулярно-філогенетичними даними (APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; Albach et al. 2005; Tank et al., 2006, Olmstead, 2012), деякі роди перенесли не лише до інших триб, а й до інших родин, а саме розподілили по родинях *Scrophulariaceae* Juss., *Linderniaceae* Borsch, K. Müll. & Eb. Fisch., *Mazaceae* Reveal, *Phrymaceae* Schauer, *Orobanchaceae* Vent. та *Plantaginaceae*.

За останньою системою А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) триба *Gratioleae* містить роди *Amphianthus*, *Vacopa* s. l. (incl. *Moniera* Loefl., *Herpestis* C.F. Gaertn., *Hydrantheium* Kunth, *Ildefonsia*, *Geochorda*, *Monocardia*, *Ancistrostylis* T. Yamaz., *Sinobacopa* D.Y. Hong), *Sophoranthe*, *Gratiola* (включаючи *Fonkia* Philippi, *Tragiola*), *Mecardonia*, *Scoparia*, *Capraria*, *Deinostema* та ін. Аналіз паліноморфологічної вивченості показав, що в літературі є неповні відомості про пилкові зерна представників триби *Gratioleae*. Однак на підставі аналізу наявних даних ми виявили паліноморфологічні особливості та тенденції їхнього розвитку в деяких групах.

Зокрема, пилкові зерна представників роду *Gratiola* характеризуються 3-борозно-оровим (Argue, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013) та зрідка — 3-борозним типом апертур (Argue, 1989) з гладенькою (Цимбалюк, Мосякін, 2013), перфорованою, перфоровано-зморшкуватою, перфоровано-зморшкувато-бородавчастою скульптурою поверхні (Argue, 1989). Пилкові зерна роду *Amphianthus* 3-борозні з розривами на борознах (борозно-орові), з дрібносітчастою скульптурою (Argue, 1986); *Scoparia* — 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013) та 3-борозні з сітчасто-бородавчастою (Minkin, 1989). Пилкові зерна *Geochorda* 3(4)-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою; *Ildefonsia* — 3(4)-борозно-орові зі зморшкуватою або струменясто-сітчастою скульптурою; *Sophoranthe* — 3(4)-борозно-орові зі зморшкувато-перфорованою, зморшкувато-бородавчасто-перфорованою; *Deinostema* — 3-борозно-орові з перфорованою, перфоровано-зморшкуватою, перфоровано-зморшкувато-бородавчастою; *Tragiola* — 3-борозно-орові з перфорованою, перфоровано-зморшкуватою скульптурою (Argue, 1986). Слід відзначити, що для пилкових зерен триби *Gratioleae*, зокрема родів *Gratiola*, *Tragiola*, *Geochorda*, *Amphianthus*, характерні розриви на борознах. Пилковим зернам деяких видів притаманне злиття борозен, зокрема в роді *Gratiola*, та нечіт-



Пилкові зерна триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae*, *Antirrhineae*. 1 — *Scoparia annua*; 2 — *Gratiola officinalis*; 3 — *Russelia retrorsa*; 4, 12 — *Ourisia integrifolia*; 5 — *Linaria genistifolia*; 6 — *Penstemon digitalis*; 7, 8 — *Chelone glabra*; 9 — *Kickxia spuria*; 10 — *Cymbalaria muralis*; 11 — *Linaria bieberstenii*; 1, 4, 7, 10 — вигляд з полюса, округло-трикутні обриси; скульптура: 2 — гладенька; 3, 5 — зморшкувата; 6 — ямчата; 8, 9 — дрібносітчаста; 11 — сітчаста; 12 — великосітчаста

Pollen grains in tribes *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae*, and *Antirrhineae*. 1 — *Scoparia annua*; 2 — *Gratiola officinalis*; 3 — *Russelia retrorsa*; 4, 12 — *Ourisia integrifolia*; 5 — *Linaria genistifolia*; 6 — *Penstemon digitalis*; 7, 8 — *Chelone glabra*; 9 — *Kickxia spuria*; 10 — *Cymbalaria muralis*; 11 — *Linaria bieberstenii*; 1, 4, 7, 10 — polar view; rounded-triangular outline; sculpture: 2 — smooth; 3, 5 — rugulate; 6 — foveolate; 8, 9 — microreticulate; 11 — reticulate; 12 — macroreticulate

кі ори. Також для пилкових зерен окремих видів родів *Gratiola* і *Scoparia* властиві округло-трикутні обриси. Пилкові зерна представників родів, що мають сітчасту скульптуру, відрізняються за деталями будови сітки й розташуванням її на поверхні (див. рисунок). За типами скульптури пилкові зерна родів триби можна поділити на дві групи: 1) *Gratiola*, *Tragiola*, *Deinostema*, *Sophoranthae*; 2) *Scoparia*, *Amphianthus*, *Geochorda*, *Ildefonsia*.

На основі аналізу морфології пилкових зерен у трибі *Gratioleae* можна укласти такий морфологічний ряд типів скульптури: гладенька, перфорована, перфоровано-зморшківата, перфоровано-зморшківато-бородавчаста, зморшківата, струменясто-сітчаста, дрібносітчаста, сітчаста, сітчасто-бородавчаста. Переважає борозно-оровий тип апертур і зрідка трапляється борозний.

За молекулярно-філогенетичними даними клада *Angelonieae* охоплює роди *Angelonia* Vahl., *Basistemum* Turcz., *Melosperma*, *Monttea*, *Ourisia* Comm. ex Juss. (Albach et al., 2005; Tank et al., 2006; Estes, Small, 2008). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) рід *Angelonia* входив до триби *Hemimerideae*. У системі ж 2009 р. автор (Takhtajan, 2009) переніс його до триби *Angelonieae* разом із родом *Monopera* Barringer. У цій системі роди *Melosperma* та *Monttea* належать до триби *Melospermeae*, рід *Basistemum* — до триби *Hemimerideae*, рід *Ourisia* — до триби *Veroniceae* (Takhtajan, 1997). У робочому варіанті системи *Lamiales* (Olmstead, 2012) рід *Ourisia* має невизначене положення, а рід *Monopera* входить до триби *Angelonieae*.

Пилкові зерна родів *Melosperma* та *Monttea* 3-борозні з розривами борозен біля екватора (3-борозно-орові), з дрібносітчастою скульптурою у пилку роду *Melosperma* та перфорованою, перфоровано-зморшківатою, перфоровано-зморшківато-бородавчастою і дрібносітчастою у таких роду *Monttea* (Argue, 1985). Пилкові зерна роду *Angelonia* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989), роду *Ourisia* — 3-борозно-орові з ямчасто-зморшківатою, дрібносітчасто-зморшківатою, сітчастою та великосітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Для пилкових зерен окремих видів родів *Monttea* та *Ourisia* характерні округло-трикутні обриси. Пилкові зерна представників родів, що мають сітчасту скульптуру, відрізняються за деталями будови сітки та розташуванням її на поверхні. Слід відзначити, що пилкові

зерна в трибі *Gratioleae* виявляють подібність до таких у представників *Angelonieae* за типом апертур, нечіткими орами, характером скульптури й округло-трикутними обриси у пилку окремих видів. Типи скульптури можна вкласти у морфологічний ряд: перфорована, перфоровано-зморшківата, ямчасто-зморшківата, перфоровано-зморшківато-бородавчаста, дрібносітчасто-зморшківата, дрібносітчаста, сітчаста, великосітчаста.

Клада *Cheloneae* охоплює роди *Chelone* L., *Chionophila* Benth., *Collinsia* Nutt., *Keckiella* Straw, *Nothochelone* (A. Gray) Straw, *Pennellianthus* Crosswh., *Penstemon* Schmidel, *Tonella* Nutt. ex A. Gray, *Uroskinnera* Lindl. (Albach et al., 2005; Tank et al., 2006; Baldwin et al., 2011; Olmstead, 2012). За системою А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997), до триби *Cheloneae* належать роди *Oreosolen* Hook.f., *Chelone*, *Penstemon*, *Russelia* Jacq., *Halleria* L. та ін. У системі 2009 р. (Takhtajan, 2009) ці роди були розподілені у двох трибах, *Russelieae* та *Cheloneae*. Рід *Collinsia* разом із родом *Tonella* виділені в окрему трибу *Collinsieae* (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009). За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Wolfe et al., 1997), роди *Collinsia* й *Tonella* ввійшли до клади *Collinsieae*, яка є сестринською щодо клади *Cheloneae*.

Аналіз палиноморфологічної вивченості показав, що відомості про пилкові зерна триби *Cheloneae* нечисленні. Пилкові зерна роду *Chelone* (Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013) 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою; *Uroskinnera* — 3-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013); *Penstemon* — переважно 3-борозно-орові з ямчастою, зморшківатою та сітчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013). У пилкових зерен окремих видів *Chelone* виявлено округло-трикутні обриси (див. рисунок). Пилкові зерна характеризуються здебільшого сітчастою скульптурою. Отже, пилкові зерна триби *Cheloneae* виявляють подібність до таких попередніх триб за 3-борозно-оровим типом апертур із нечіткими орами, характером скульптури, округло-трикутними обриси. Натомість пилкові зерна роду *Collinsia* 3-борозні з сітчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013) і за типом апертур відрізняються від таких в інших представників *Cheloneae*, що не суперечить віднесенню цього роду до окремої триби *Collinsieae* за системою А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987;

Takhtajan, 1997, 2009) та молекулярно-філогенетичними даними (Wolfe et al., 1997).

Клада, що відповідає триби *Russelieae* в її уточненому обсязі (Albach et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012), охоплює роди *Russelia* й *Tetranema*. Пилкові зерна деяких видів роду *Russelia* 3-борозно-орові зі зморшкуватою та дрібносітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Слід відзначити, що у пилкових зерен цієї триби, на відміну від таких у попередніх триб, спостерігаються чіткіші ори. Також пилкові зерна роду *Russelia* мають округло-трикутні обриси і певною мірою виявляють подібність до таких у попередніх триб.

Клада *Antirrhineae* охоплює роди *Anarrhinum* Desf., *Antirrhinum* L., *Asarina* Mill., *Chaenorhinum* (DC.) Rchb., *Cymbalaria* Hill, *Galvezia* Dombey ex Juss., *Gambelia* Nutt., *Howelliella* Rothm., *Kickxia* Dumort., *Lafuentea* Lagasca, *Linaria* Mill., *Lophospermum* D. Don ex R. Taylor, *Maurandella* (A. Gray) Rothm., *Maurandya* Ortega, *Misopates* Raf., *Mohavea* A. Gray, *Rhodochiton* Zucc. ex Otto & Dietr., *Schweinfurthia* A. Braun та ін. (Vargas et al., 2004; Albach et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012). За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009), ця триба залишилась найбільш стабільною в систематичному плані. Отримані нами дані показали, що пилкові зерна триби *Antirrhineae* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Цимбалюк, 2009а, б; Цимбалюк, 2010, 2013; Цимбалюк, Мосякін, 2013). За відомостями W.J. Elisens (1986), пилкові зерна триби *Antirrhineae* 3-борозно-орові з перфорованою, дрібносітчастою та сітчастою скульптурою. Згідно з дослідженнями М. Bigazzi, М. Tardelli (1990) вони 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою, зрідка — струменясто-сітчастою. Пилкові зерна представників *Antirrhineae* загалом подібні за типом апертур та скульптурою поверхні, що може свідчити про філогенетичну єдність цієї триби. Слід відзначити, що пилкові зерна представників окремих родів, зокрема *Antirrhinum*, *Cymbalaria* (Мосякін, Цимбалюк, 2013), *Holmgrenanthe* Elisens, *Neogaerrhinum* Rothm. (Elisens, 1986), мають округло-трикутні обриси, як і в пилку інших триб (див. рисунок). Пилкові зерна окремих видів *Antirrhinum*, *Pseudorontium* (A. Gray) Rothm., *Maurandya* (Elisens, 1986; Цимбалюк, Мосякін, 2013) характеризуються злиттям борозен. Загалом для пилкових зерен триби *Antirrhineae* властиві нечіткі й чіткі, округлі або видовжені за екватором ори. У пилкових зерен ок-

ремих представників родів *Maurandya* та *Mohavea* виявлено кришечку (Elisens, 1986).

Висновки

Пилкові зерна представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* та *Antirrhineae* загалом виявляють значну подібність за типами апертур, характером скульптури, формою, обриси та розмірами. Найбільше різноманіття типів скульптури виявлено в пилкових зерен представників *Gratioleae*. Таке значне розмаїття типів скульптури пилкових зерен цієї триби, очевидно, свідчить про те, що ці типи досить швидко сформувалися вже на ранніх етапах еволюції родини *Plantaginaceae*. Можна припустити, що вихідним (анцестральним) типом апертур у предків усієї цієї групи був борозно-оровий із нечітко вираженими орами й гладенькою, перфорованою та ямчастою скульптурою. Отримані нами дані узгоджуються з припущеннями (Elisens, 1986) про те, що злиття борозен у пилкових зерен деяких видів, перфорована й сітчаста скульптура поверхні можуть розглядатися як вихідні типи. Більш просунутими типами скульптури є струменясто-сітчастий і великосітчастий. Перехідними типами скульптури можна вважати перфоровано-зморшкувато-бородавчастий та сітчасто-бородавчастий. Таким чином, пилкові зерна різних сучасних представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* та *Antirrhineae* характеризуються водночас як примітивними, так і більш просунутими ознаками, які по-різному проявляються в різних видів.

Порівняння морфологічних особливостей пилкових зерен досліджених нами триб з такими представників родини *Scrophulariaceae* s. str. спонукає до висновку, що загалом вони подібні за 3-борозно-оровим типом апертур та сітчастою скульптурою. Однак за іншими ознаками, такими як обриси, елементи будови апертур та скульптури, ми виявили подібність цих триб за палиноморфологічними ознаками скоріш до представників інших триб родини *Plantaginaceae*, а саме — *Digitalideae* та *Veroniceae*, ніж до представників *Scrophulariaceae*. А.Л. Тахтаджян у різних варіантах своєї системи розглядає родину *Scrophulariaceae* у широкому розумінні, однак палиноморфологічні дані краще узгоджуються з результатами молекулярної філогенетики, а також частково, що стосується лише окремих триб, — з останньою системою (Takhtajan, 2009), в якій автор намагався врахувати доступні

йому на той час молекулярно-філогенетичні дані. Еволюційно-палиноморфологічний аналіз інших триб родини *Plantaginaceae* буде вміщено в наступній статті.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Алешина Л.А. Род *Linaria* Mill. — Льянка // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae-Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 127—128.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
- Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства // Мат-лы X Моск. совещ. по филогении растений / Под ред. проф. Л.И. Лотовой и проф. А.П. Меликяна. — М.: Изд. секц. ботаники Моск. об-ва испытат. природы и кафедры морф. и сист. высш. раст. Моск. гос. ун-та им. М.В. Ломоносова, 1999а. — С. 149—151.
- Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae* // Актуальные пробл. палинологии на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. — М.: ИГиРГИ, 1999б. — С. 263—264.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
- Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
- Цимбалюк З.М. Палиноморфология видів родів *Kickxia*, *Antirrhinum*, *Misopates*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria* флори України // Укр. ботан. журн. — 2009а. — 66, № 2. — С. 191—201.
- Цимбалюк З.М. Палиноморфология роду *Linaria* Mill. флори України // Укр. ботан. журн. — 2009б. — 66, № 3. — С. 326—339.
- Цимбалюк З.Н. Особенности пыльцевых зерен представителей трибы *Antirrhineae* Dumort. (*Scrophulariaceae* s. l.) // Первые Междунар. Беккеровские чтения. Сборн. науч. трудов по материалам конф. 27—29 мая 2010. В 2 ч. Ч. I / Под ред. проф. В.А. Сагалаева. — Волгоград, 2010. — С. 253—256.
- Цимбалюк З.Н. Сравнительное палиноморфологическое исследование представителей трибы *Antirrhineae* Dumort. (*Veroniceae* Durande) // Modern Phytomorphology. — 2013. — 3. — P. 189—194.
- Цимбалюк З.М., Мосякин С.Л. Атлас пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae*. — К.: ТОВ "Наш Формат", 2013. — 276 с.
- Albach D.C., Meudt H.M., Oxelman B. Piecing together the «new» *Plantaginaceae* // Amer. J. Bot. — 2005. — 92(2). — P. 297—315.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1998. — 85. — P. 531—553.
- Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linnean Soc. — 2003. — 141. — P. 399—436.
- Angiosperm Phylogeny Group III (APG 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.
- Argue C.L. Pollen morphology in the genera *Monttea* and *Melosperma* (*Scrophulariaceae*) // Amer. J. Bot. — 1985. — 72(8). — P. 1248—1255.
- Argue C.L. Pollen morphology of *Amphianthus*, *Artanema*, *Curanga*, *Glossostigma*, and *Peplidium* (*Scrophulariaceae* — *Gratioloae*) // Amer. J. Bot. — 1986. — 73(11). — P. 1570—1576.
- Argue C.L. Pollen morphology of *Deinostema*, *Geochorda*, *Gratiola*, *Ildefonsia*, *Sophoronanthe*, and *Tragiola* (*Scrophulariaceae*, *Gratioloae*, *Gratiolinae*) // Can. J. Bot. — 1990. — 68. — P. 1651—1660.
- Baldwin B.G., Kalisz S., Armbruster W.S. Phylogenetic perspectives on diversification, biogeography, and floral evolution of *Collinsia* and *Tonella* (*Plantaginaceae*) // Amer. J. Bot. — 2011. — 98(4). — P. 731—753.
- Bigazzi M., Tardelli M. Pollen morphology and ultrastructure of the Old World *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) // Grana. — 1990. — 29. — P. 257—275.
- Elisens W.J. Pollen morphology and systematic relationships among New World species in tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) // Amer. J. Bot. — 1986. — 73(9). — P. 1298—1311.
- Erdman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
- Estes D., Small R.L. Phylogenetic relationships of the monotypic genus *Amphyanthus* (*Plantaginaceae* tribe *Gratioloae*) inferred from chloroplast DNA sequences // Syst. Bot. — 2008. — 33(1). — P. 176—182.
- Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
- Karim F.M., El-Oqlan A.A. Palynological studies in the family *Scrophulariaceae* from Jordan and Iraq // Pollen et Spores. — 1989. — 31. — P. 203—214.
- Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. — London: Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.
- Minkin J.P., Eshbaugh W.H. Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* // Grana. — 1989. — 28. — P. 1—18.
- Olmstead R. (with the help of: D. Albach, B. Bremer, P. Cantino et al.) A synoptical classification of the *Lamiales*. Version 2.4 (updated 26 July, 2012) (<http://depts.washington.edu/phylo/Classification.pdf>)
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology. — Utrecht: LPP Foundation, 1994. — 71 p.
- Reveal J.L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants // Phytoneuron. — 2012. — 2012-37. — P. 1—221.
- Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
- Takhtajan A. Flowering plants. — Berlin: Springer Verlag, 2009. — 871 p.
- Tank D.C., Beardsley P.M., Kelchner S.A., Olmstead R.G. Review of the systematics of *Scrophulariaceae* s. l. and their current disposition // Austral. Syst. Bot. — 2006. — 19. — P. 289—307.
- Vargas P., Rosselló J.A., Oyama R., Güemes J. Molecular evidence for naturalness of genera in the tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) and three independent evolutionary

lineages from the New World and the Old // *Plant Syst. Evol.* — 2004. — 249. — P. 151–172.

Wolfe A.D., Elisens W.J., Watson L.E., de Pamphilis C.W. Using restriction-site variation of PCR-amplified cpDNA genes for phylogenetic analysis of tribe *Cheloneae* (*Scrophulariaceae*) // *Amer. J. Bot.* — 1997. — 84(4). — P. 555–564.

Рекомендує до друку Надійшла 17.07.2014 р.
Д.В. Дубина

З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин

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

ЭВОЛЮЦИОННО-ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ТРИБ СЕМЕЙСТВА *PLANTAGINACEAE*

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 32 видов, 14 родов, пяти триб семейства *Plantaginaceae*. Пыльцевые зерна исследованных видов преимущественно 3-бороздно-оровые, редко 3-бороздные (некоторые роды триб *Gratioleae* и *Cheloneae*). Представители триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* и *Antirrhineae* в целом проявляют сходство по типам апертур, характеру скульптуры, форме, очертаниям и размерам пыльцы. Наибольшее многообразие типов скульптуры характерно для пыльцы представителей трибы *Gratioleae*. Очевидно, это свидетельствует о том, что такие типы скульптуры сформировались на ранних этапах эволюции семейства *Plantaginaceae*. Исходным типом апертур является бороздно-оровый с нечеткими орами, доминирующий у пыльцы данных триб. Пыльцевые зерна характеризуются как примитивными, так и более продвинутыми типами скульптуры. Примитивными можно принять такие типы скульптуры, как гладкий, перфорированный и ямчатый, более продвинутыми — струйчато-сетчатый и крупносетчатый, переходными —

перфорированно-морщинисто-бородавчатый и сетчато-бородавчатый.

К л ю ч е в ы е с л о в а: пыльцевые зерна, морфология, систематика, филогения, *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae*, *Antirrhineae*, *Plantaginaceae*.

Z.M. Tsybalyuk, S.L. Mosyakin

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

EVOLUTIONARY-PALYNOMORPHOLOGICAL ANALYSIS OF SOME TRIBES OF THE FAMILY *PLANTAGINACEAE*

Pollen morphology of 32 species belonging to 14 genera and five tribes of the family *Plantaginaceae* s.l. was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of the studied species are mainly 3-colporate, rarely 3-colpate (some genera of tribes *Gratioleae* and *Cheloneae*). Representatives of tribes *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae*, and *Antirrhineae* generally exhibit similarities of their pollen grains in the aperture types, surface sculpture, form, shape, and size. The highest diversity of surface sculpture types is characteristic of pollen grains in representatives of tribe *Gratioleae*. Such diversity probably was formed in the early stages of evolution of the family *Plantaginaceae*. The ancestral type of apertures was evidently 3-colporate with indistinct ora, dominating in pollen grains of the studied tribes. Pollen grains in these groups represent both primitive and more advanced types of sculpture. Smooth, perforate and foveolate sculpture types can be considered as primitive, while striate-reticulate and macroreticulate sculpture is more advanced. Transitional sculpture types are perforate-rugulate-verrucate and reticulate-verrucate ones.

К е у w o r d s: pollen grains, morphology, taxonomy, phylogeny, *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae*, *Antirrhineae*, *Plantaginaceae*.