

З.М. ЦИМБАЛЮК

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

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

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Verbascum*, *Celsia*, *Scrophulariaceae*

У світовій флорі рід *Verbascum* L. налічує близько 350 видів, поширених в основному в Палеарктиці, переважно в країнах Середземномор'я, кілька видів як бур'яни чи здичавілі трапляються в Північній і Південній Америці та Австралії [3]. Це одно-, дво- або багаторічні трав'яні рослини, рідше — напівкущики [3]. У флорі колишнього Радянського Союзу рід представлений 46 видами [13]. Для України наводять від 18 [4] — 19 [6] до 22 [21] його видів. За системою А.Л. Тахтаджяна [2, 11] рід *Verbascum* належить до родини *Scrophulariaceae* Juss., підродини *Scrophularioideae*, триби *Verbasceae*. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень його разом із родом *Scrophularia* L. відносять до родини *Scrophulariaceae* s. str. [23 та ін.]. Систему роду розробляли різні дослідники. Б.А. Федченко у «Флорі ССРСР» [13], М.І. Котов [4] у «Флорі УРСР» визнають 2 секції та 2 підсекції. Н.В. Гриценко [2] розробляла систему секції *Isandra* Franch. у флорі Радянського Союзу. Л.І. Іваніна [3] об'єднує всі види *Verbascum* флори Східної Європи (у межах СРСР) у трьох секціях.

Відомості про будову пилкових зерен представників роду *Verbascum* незначні. У деяких працях [9, 10, 15, 20] наводяться короткі характеристики пилкових зерен роду. Л.А. Альошина [1] вивчала пилкові зерна *V. phoeniceum* і *V. spectabile* під світловим мікроскопом. Досліджено скульптуру поверхні пилкових зерен *V. thapsus* [19], стратифікацію екзини й ультраструктуру її шарів — у *V. agriomonifolium* і *V. heterophylla* [17]. Під світловим і сканувальним електронним мікроскопами вивчено пилкові зерна семи видів флори Ірану [18].

Метою нашої роботи була детальна паліноморфологічна характеристика роду *Verbascum* (види флори України), оцінка таксономічної значущості морфологічних ознак пилкових зерен і з'ясування можливостей їх використання для розв'язання деяких питань систематики.

Матеріал і методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КИ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [14]. Вивчаючи пилкові зерна під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-

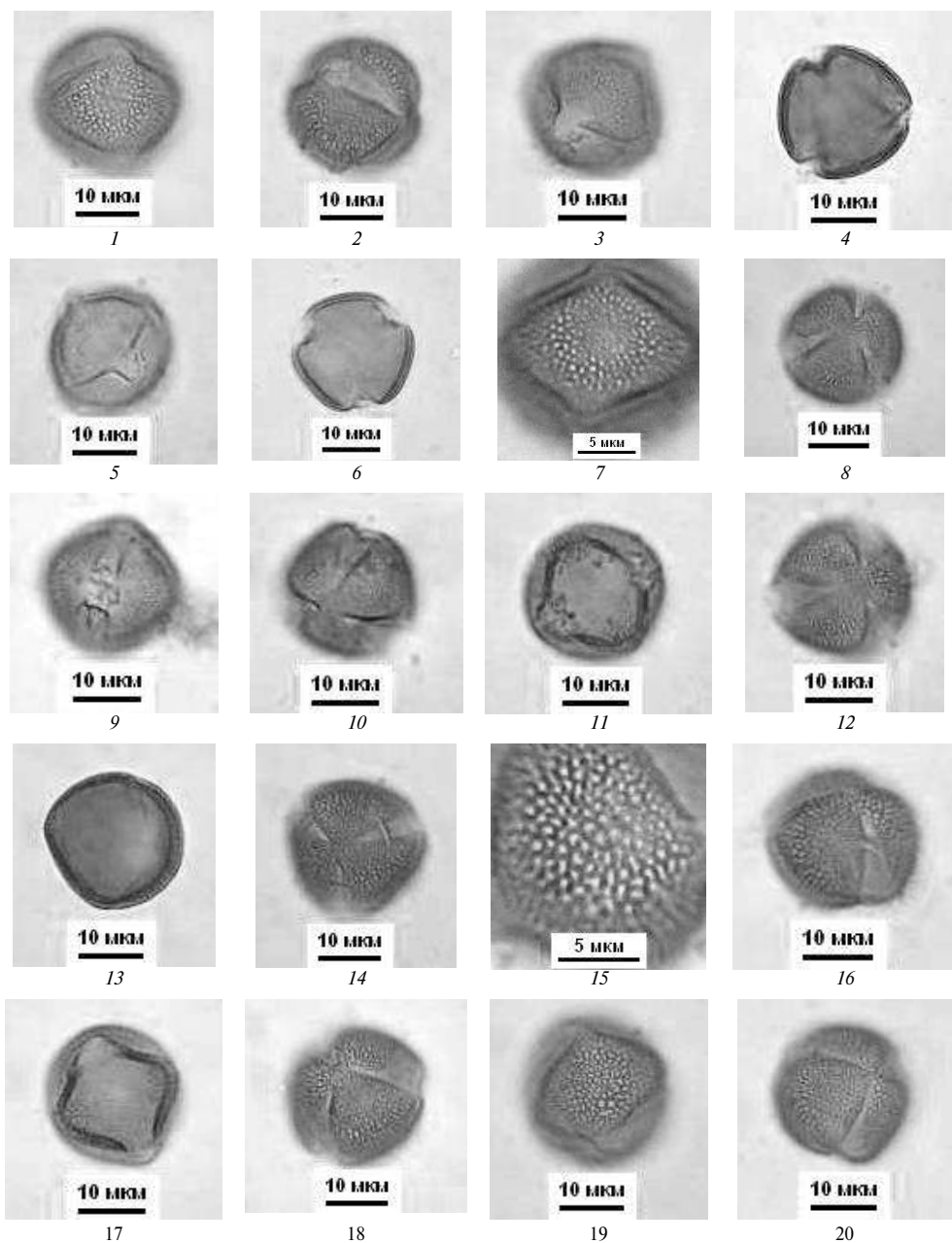


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Verbascum* (СМ): 1, 2 — *V. spectabile*; 3, 4 — *V. sinuatum*; 5, 6 — *V. banaticum*; 7, 8 — *V. nigrum*; 9, 10 — *V. blattaria*; 11, 12 — *V. chaixii*; 13, 14 — *V. densiflorum*; 15, 16 — *V. thapsus*; 17, 18 — *V. phlomoides*; 19, 20 — *V. ovalifolium*. 1–3, 5, 7, 9, 11, 13, 17, 19 — вигляд з екватора; 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 — вигляд з полюса; 7, 15 — скульптура поверхні

Fig. 1. Pollen grains of *Verbascum* (LM): 1, 2 — *V. spectabile*; 3, 4 — *V. sinuatum*; 5, 6 — *V. banaticum*; 7, 8 — *V. nigrum*; 9, 10 — *V. blattaria*; 11, 12 — *V. chaixii*; 13, 14 — *V. densiflorum*; 15, 16 — *V. thapsus*; 17, 18 — *V. phlomoides*; 19, 20 — *V. ovalifolium*. 1–3, 5, 7, 9, 11, 13, 17, 19 — equatorial view; 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 — polar view; 7, 15 — surface sculpture

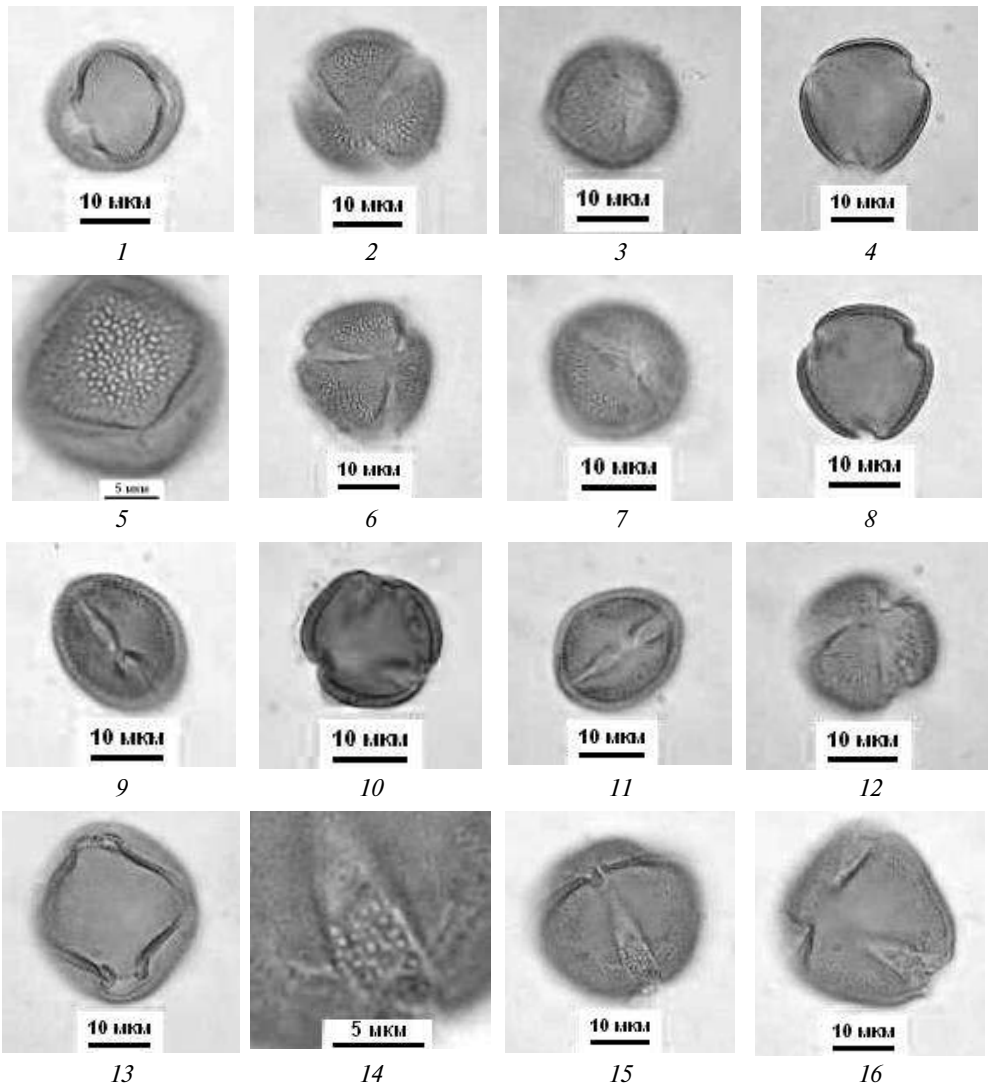


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Verbascum* (СМ): 1, 2 — *V. lanatum*; 3, 4 — *V. lychnitis*; 5, 6 — *V. pinnatifidum*; 7, 8 — *V. pyramidatum*; 9, 10 — *V. speciosum*; 11, 12 — *V. phoeniceum*; 13–16 — *V. orientale*. 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13 — вигляд з екватора; 2, 4, 6, 8, 10, 12 — вигляд з полюса; 5 — скульптура поверхні; 14 — скульптура борозни мембрани

Fig. 2. Pollen grains of *Verbascum* (LM): 1, 2 — *V. lanatum*; 3, 4 — *V. lychnitis*; 5, 6 — *V. pinnatifidum*; 7, 8 — *V. pyramidatum*; 9, 10 — *V. speciosum*; 11, 12 — *V. phoeniceum*; 13–16 — *V. orientale*. 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13 — equatorial view; 2, 4, 6, 8, 10, 12 — polar view; 5 — surface sculpture; 14 — sculpture of colpus membrane

6060 LA), їх фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Пилкові зерна (п. з.) описували з використанням загальноприйнятої термінології [8, 12]. Досліджено пилкові зерна 17 видів (22 зразки)

роду *Verbascum*, поширених у флорі України. Список цих видів наводиться за системою, прийнятою Л.І. Іваніною [3].

Секція *Verbascum*. *V. phlomoides* L. Херсонська обл., Каланчанський р-н, к-п ім. Сталіна. Пасовище на степу 2 км на північ від с. Домузгли 16.VI.1951. Білик (KW). *V. densiflorum* Bertol. Харьковская обл., Печенежский р-н, Печенежское л-во, молодые сосновые насаждения, песок. 18.VII.1953. Е. Миндерова (KW). *V. thapsus* L. с. Пішане, Сумського р-ну, Сумської обл., Іволжанське лісництво. На заростаючій вирубці у дубовому лісі. Багато. 9.VIII.1966. І.Н. Литвиненко (KW). *V. ovalifolium* Donn ex Sims. Херсонська обл., з-п Асканія Нова, Заповідний степ, кв. 41. поакор. 12.VII.1972. Водопянова. № 058863 (KW). *V. spectabile* M. Bieb. Крымская обл., Ялтинский р-н, Никитская яйла, в карстовых воронках. 16.VII.1956. М. Котов (KW). *V. blattaria* L. Херсонська обл., Голопристанський р-н, с. Пам'ятне, солончакуваті луки на зниженні. 12.VI.1951. Білик (KW). *V. sinuatum* L. Крым, Севастопольский г/с, Инкерман. 2.VII.1964. Г. Кузнецова, О. Дубовик (KW).

Секція *Lychnitis* Griseb. *V. lychnitis* L. 1. Луганская обл., Антрацитовский р-н, окр. с. Дьяково, на травянистом склоне. 14 июня 2001 г. О.Н. Конопля. № 062417 (KW). 2. Окр. г. Харькова, на поле, очень часто. 6.VI.1914. М. Котов (KW). 3. Выше с. Балковцы по дороге в с. Кириловку, по рву у дороги. 2. VII.1928. М. Котов (KW). *V. speciosum* Schrad. Хмельницькая обл., Каменец-Подольский р-н, окр. с. Старая Улица. Долина р. Днестр вниз по течению, в нижней части склонов среди разреженных кустарников. Местами образует значительные красивые группы. 20.VII.1978. Б.В. Заверуха № 001796 (KW). *V. chaixii* Vill. (= *V. orientale* Bieb.) Київ, Феофанія, науково-експерим. база Інституту ботаніки АН УРСР. Серед посіву *Symphytum asperum* Lереш. 22. VII.1964. Д.М. Доброчаєва (KW). *V. banaticum* Schrad. Измаильская обл., окр. г. Вилково, пески у устья р. Дуная. 19.VI.1952. М. Котов, Г. Кузнецова (KW). *V. pinnatifidum* Vahl Крым, Арабатская Стрелка, приморская полоса Азовского моря. 5.VIII.1955. М. Котов (KW). *V. nigrum* L. 1. Волинська обл., Шацький р-н, окол. с. Затишшя, біля каналу, 2 км на сх. від села. 20.06.2003. Н. Шиян, А. Шумілова. HSh 000470. № 068337 (KW). 2. Тернопільська обл., м. Кременець, старий кам'янистий кар'єр, на галявині. 10.07.2002. О.Д. Панченко (KW). *V. lanatum* Schrad. Tirolia australis. Val Vestino. In pascuis et dumetis alpinis; 1500—2000 mt. s. m. Porta (KW). *V. pyramidatum* M. Bieb. Донецкая обл., Ясиноватский р-н, Ясиноватский лесхоззаг, на полянах в лесу. 9.VII.1987. М.М. Калачева (KW). *V. phoeniceum* L. 1. Окр. г. Луганска, балка вдоль кв. Южного и пос. Вольного, на травянистом склоне. 9 мая 2001 г. О.Н. Конопля (KW). 2. Луганская обл., Меловской р-н, заповедник «Стрелецкая степь». В лесополосе. 1.VI.1958. О. Дубовик (KW).

Секція *Bothrospermae* (Murb.) R. Kam. *V. orientale* (L.) All. (= *Celsia orientalis* L.) 1. Dalmatia. In saxosis aprieis prope S. Girdamo in dectivitate montis Marian. Picheler (KW). 2. Елисавет. г., Карячинский у. Близ с. Чай-[нерозбірливо], каменист. скл., полин. степь. 6.V.1911. Н. Веденский (KW).

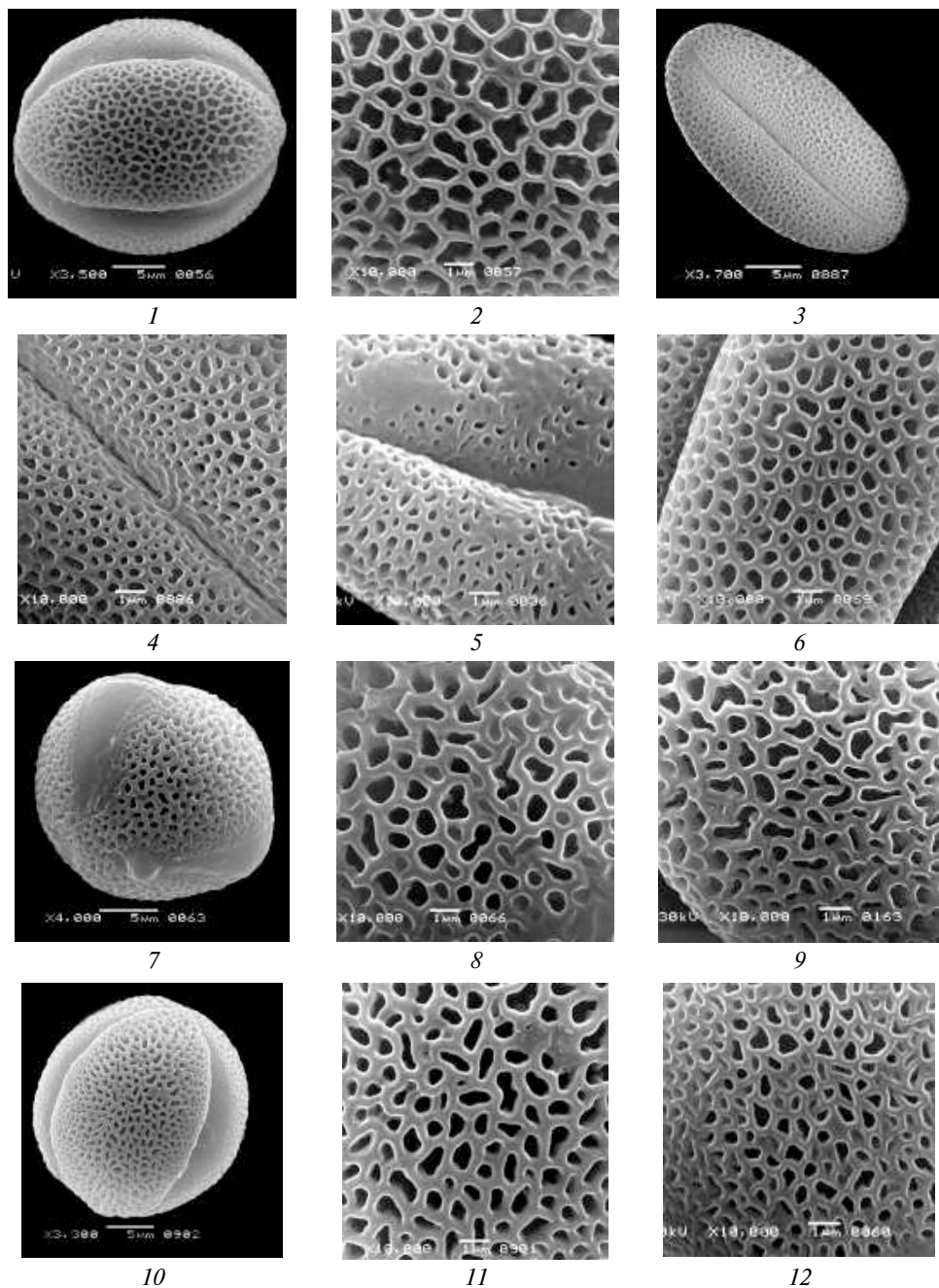


Рис. 3. Пилкові зерна роду *Verbascum* (СЕМ): 1, 2 — *V. spectabile*; 3, 4 — *V. lychnitis*; 5 — *V. speciosum*; 6 — *V. pyramidatum*; 7, 8 — *V. thapsus*; 9 — *V. densiflorum*; 10, 11 — *V. ovalifolium*; 12 — *V. sinuatum*. 1, 3, 7, 10 — вигляд з екватора; 2, 4—6, 8, 9, 11, 12 — скульптура поверхні

Fig. 3. Pollen grains of *Verbascum* (SEM): 1, 2 — *V. spectabile*; 3, 4 — *V. lychnitis*; 5 — *V. speciosum*; 6 — *V. pyramidatum*; 7, 8 — *V. thapsus*; 9 — *V. densiflorum*; 10, 11 — *V. ovalifolium*; 12 — *V. sinuatum*. 1, 3, 7, 10 — equatorial view; 2, 4—6, 8, 9, 11, 12 — surface sculpture

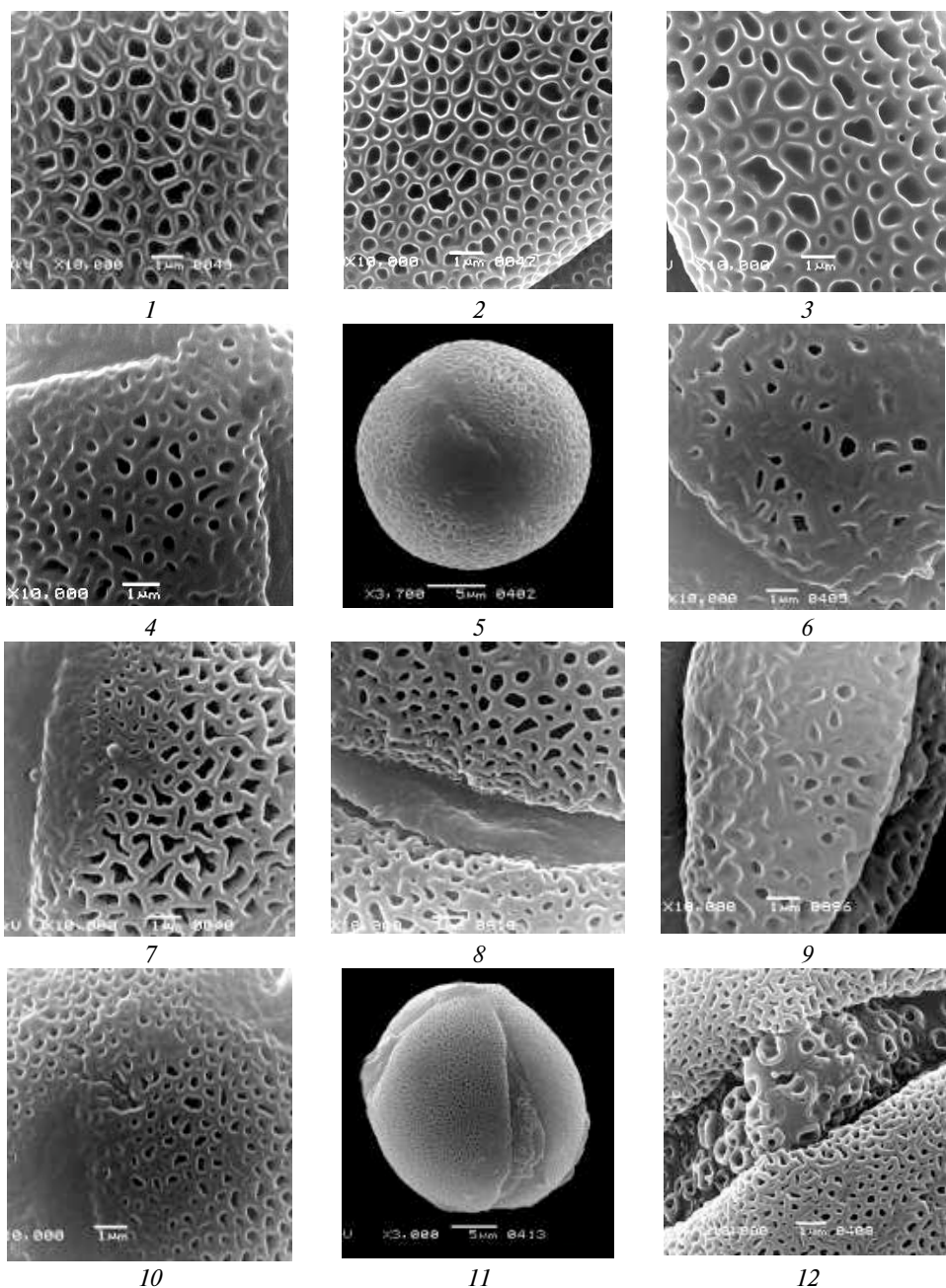


Рис. 4. Пилкові зерна роду *Verbascum* (СЕМ): 1 – *V. blattaria*; 2 – *V. banaticum*; 3 – *V. pinnatifidum*; 4 – *V. nigrum*; 5, 6 – *V. phlomoides*; 7 – *V. chaixii*; 8, 9 – *V. lanatum*; 10 – *V. phoeniceum*; 11, 12 – *V. orientale*. 5, 11 – вигляд з екватора; 1–4, 6–10, 12 – скульптура поверхні

Fig. 4. Pollen grains of *Verbascum* (SEM): 1 – *V. blattaria*; 2 – *V. banaticum*; 3 – *V. pinnatifidum*; 4 – *V. nigrum*; 5, 6 – *V. phlomoides*; 7 – *V. chaixii*; 8, 9 – *V. lanatum*; 10 – *V. phoeniceum*; 11, 12 – *V. orientale*. 5, 11 – equatorial view; 1–4, 6–10, 12 – surface sculpture

Результати досліджень та їх обговорення

Параметри пилоквих зерен досліджених видів наведені у таблиці.

Отримані дані засвідчують, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Verbascum* триборозно-орові. Форма непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні та сплющено-сфероїдальні пилкові зерна. Обриси з полюса трилопатеві, з екватора — еліптичні, широкоеліптичні або округлі. Пилкові зерна здебільшого середніх розмірів, полярна вісь становить 17,3—31,9 мкм, екваторіальний діаметр — 15,9—34,6 мкм. У п. з. усіх досліджених видів борозни довгі, 2,4—6,6 мкм завширшки, з чіткими, рівними або зрідка нерівними краями, звужуються до загострених кінців. Борозні мембрани гладенькі або зернисті чи горбкуваті на орах. У пилоквих зерен *V. spectabile* (рис. 1, 1, 2), *V. sinuatum* (рис. 1, 3, 4), *V. banaticum* (рис. 1, 5, 6) та *V. nigrum* (рис. 1, 7, 8) борозні мембрани гладенькі і зернисті на орах, у п. з. *V. blattaria* (рис. 1, 9, 10) та *V. chaixii* (рис. 1, 11, 12) — гладенькі і горбкуваті на орах. У пилоквих зерен *V. densiflorum* (рис. 1, 13, 14) і зрідка *V. thapsus* (рис. 1, 15, 16) на борознах спостерігаються світлі тяжі, що не характерно для інших видів. Ори чіткі, округлі, зрідка прямокутні або нечіткі чи прикриті краями борозен. Чіткі ори характерні для пилоквих зерен *V. phlomoides* (рис. 1, 17, 18), *V. thapsus*, *V. ovalifolium* (рис. 1, 19, 20), *V. spectabile*, *V. blattaria*, *V. sinuatum*, *V. chaixii* та *V. lanatum* (рис. 2, 1, 2). У пилоквих зерен *V. densiflorum* ори чіткі, але прикриті краями борозен, у *V. lychnitis* (рис. 2, 3, 4), *V. banaticum*, *V. pinnatifidum* (рис. 2, 5, 6), *V. nigrum* та *V. pyramidatum* (рис. 2, 7, 8) — нечіткі, у *V. speciosum* та *V. phoeniceum* (рис. 2, 11, 12) ори також нечіткі, але закриті краями борозен.

Екзина 1,3—2,7 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. Найтовщу екзину мають пилкові зерна *V. densiflorum* (рис. 1, 13), *V. thapsus* та *V. ovalifolium*. На ультратонких зрізах п. з. *V. agriomonifolium*, досліджених за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії [17], видно, що ектекзина складається з покриву, стовпчиків і підстильного шару. Покрив переривчастий, стовпчики товсті, високі, розташовані нерівномірно. Підстильний шар й ендекзина тонкі, нерівномірно потовщені. Натомість у пилоквих зерен *V. heterophylla* (= *Celsia heterophylla*) покрив на зрізі відсутній, стовпчики високі і тонкі, розташовані більш-менш рівномірно. Підстильний шар учетверо тонший за стовпчиковий, ендекзина утричі тонша за підстильний шар [17]. Під СМ в екзині розрізняються покрив, стовпчиковий шар з чіткими або нечіткими стовпчиками. Ендекзина зливається з підстильним шаром.

Для пилоквих зерен усіх вивчених видів роду *Verbascum* характерний сітчастий тип скульптури. Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом дали змогу уточнити деталі будови сітки. Комірки сітки різної форми, в обрисах можуть бути округлими, округло-кутастими або видовженими, з діаметром 0,1—1,2 мкм. У пилоквих зерен *V. spectabile* (рис. 3, 1, 2) — найбільші комірки (0,4—1,2 мкм), *V. lychnitis* (рис. 3, 3, 4) і *V. speciosum* (рис. 3, 5) — найменші (0,1—0,3 мкм). Найбільше варіює діаметр комірок у пилоквих зерен *V. pyramidatum* — 0,1—1,0 мкм (рис. 3, 6). У п. з. *V. spectabile* (рис. 3, 2) дно комірок зрідка гранулярне. Стінки комірок звивисті або рівні. Так, у пилоквих зерен *V. thapsus* (рис. 3; 7, 8),

V. densiflorum (рис. 3, 9), *V. ovalifolium* (рис. 3, 10, 11), *V. sinuatum* (рис. 3, 12) та *V. spectabile* стінки звивисті, *V. blattaria* (рис. 4, 1), *V. banaticum* (рис. 4, 2), *V. pinnatifidum* (рис. 4, 3), *V. nigrum* (рис. 4, 4), *V. pyramidatum* та ін. вони більш-менш рівні. Товщина стінок становить 0,1–0,7 мкм, найтонші вони у п. з. *V. blattaria* і *V. banaticum* (0,1–0,2 мкм), найтовщі — у п. з. *V. phlomoides* (рис. 4, 5, 6), *V. thapsus*, *V. chaixii* (рис. 4, 7) та *V. speciosum* (0,3–0,7 мкм). У пилкових зерен *V. phlomoides*, *V. speciosum* та *V. lanatum* (рис. 4, 8, 9) сітка нерівномірно виражена по всій поверхні, в інших видів, зокрема у *V. phoeniceum* (рис. 4, 10), біля борозен комірки дрібніші. У п. з. усіх досліджених видів під СЕМ борозні мембрани гладенькі. Винятком є *V. orientale* (рис. 4, 12), пилкові зерна якого характеризуються чіткою скульптурою поверхні борозних мембран.

Згідно з отриманими даними всі види роду *Verbascum* подібні за сітчастою скульптурою поверхні пилкових зерен. Однак у комплексі відмінності у дета-

Морфометричні ознаки пилкових зерен роду *Verbascum*

| Вид | Полярна вісь, мкм | Екваторіальний діаметр, мкм | Діаметр апокольпумів, мкм | Ширина мезокольпумів, мкм | |
|------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|--|
| Секція <i>Verbascum</i> | | | | | |
| <i>V. phlomoides</i> | 21,3–23,9 | 22,6–26,6 | 2,7 | 14,6–18,6 | |
| <i>V. densiflorum</i> | (18,6)21,3–25,3 | 21,3–25,3 | 2,0–2,7 (4,0) | 15,9–17,3 | |
| <i>V. thapsus</i> | (19,9)21,3–23,9 | 23,9–26,6 | 4,0–5,3 | 14,6–17,3 | |
| <i>V. ovalifolium</i> | 19,9–23,9 | 22,6–25,3 | 1,3–2,7 | 14,6–17,3 | |
| <i>V. spectabile</i> | 22,6–25,3 | 22,6–25,3(26,6) | 2,4–2,7 | 15,9–18,6 | |
| <i>V. blattaria</i> | 19,9–23,9 | 19,9–23,9 | 2,0–2,7 | 10,6–15,9 | |
| <i>V. sinuatum</i> | 21,3–23,9 | 19,9–23,9 | 2,7 | 11,9–14,6 | |
| Секція <i>Lychnitis</i> | | | | | |
| <i>V. lychnitis</i> | 17,3–22,6 | 18,6–23,9 | 2,7–4,0 | 13,3–17,3 | |
| <i>V. speciosum</i> | 19,9–23,9 | 15,9–19,9 | 2,4–2,7 | 11,9–14,6 | |
| <i>V. chaixii</i> | 17,3–22,6 | 18,6–23,9 | 2,7–5,3 | 13,3–15,9 | |
| <i>V. banaticum</i> | 18,6–22,6 | 18,6–22,6 | 2,7–4,0 | 13,3–14,6 | |
| <i>V. pinnatifidum</i> | 22,6–26,6 (27,9) | 21,3–26,6 | 2,7 | 15,9–18,6 | |
| <i>V. nigrum</i> | 19,9–23,9 | 18,6–22,6 | 2,7–4,0 | 14,6–15,9 | |
| <i>V. lanatum</i> | 18,6–22,6 | 19,9–22,6 | 2,4–4,0 | 13,3–15,9 | |
| <i>V. pyramidatum</i> | (19,9) 21,3–23,9 (25,3) | 18,6–21,3 | 2,7–4,0 | 13,3–14,6 | |
| <i>V. phoeniceum</i> | (19,9) 21,3–22,6 (25,3) | (17,3) 18,6–22,6 | 2,7–4,0 | 11,9–15,9 | |
| Секція <i>Bothrospermae</i> | | | | | |
| <i>V. orientale</i> | 25,3–31,9 | 30,6–34,6 | 2,7–6,6 | 19,9–25,3 | |

лях будови сітки та апертур можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки у систематиці цього роду.

Ми зіставили палиноморфологічні дані з існуючими системами роду *Verbascum*. За системою, прийнятою Л.І. Іваніною [3] у флорі європейської частини колишнього СРСР, досліджені нами види роду *Verbascum* флори України представляють три секції: *Verbascum*, *Lychnitis* та *Bothrospermae*. Пилкові зерна видів секції *Verbascum* загалом характеризуються великими комірками сітки, чіткими орами і ширшими борознами порівняно з такими секції *Lychnitis*. Між пилковими зернами досліджених видів секції *Verbascum* ми виявили певні відмінності. Зокрема, у *V. spectabile* (рис. 3, 2) вони мають найбільші комірки. Для п. з. *V. densiflorum* характерні ори, прикриті краями борозен, а також чіткі тяжі на борознах. Останні зрідка виявлено у п. з. *V. thapsus*. За найтовщими стінками сітки найбільше подібні пилкові зерна *V. phlomoides*, *V. thapsus* та *V. ovalifolium*, за найтоншими — п. з. *V. blattaria* і *V. sinuatum*.

| | Ширина борозен, мкм | Довжина ор, мкм | Ширина ор, мкм | Екзина, мкм | Скульптура | |
|--|---------------------|-----------------|----------------|---------------|----------------------|---------------------|
| | | | | | діаметр комірок, мкм | товщина стінок, мкм |
| | 5,3—6,6 | 4,0—6,6 | 4,0—6,6 | 2,0—2,4 | 0,3—0,7 | 0,3—0,7 |
| | 2,7—4,0 | 4,0—6,6 | 4,0—5,3 | 2,4—2,7 | 0,3—0,7 | 0,3 |
| | (2,7)4,0—5,3 | 5,3—7,9 | 5,3—6,6 | 2,4—2,7 | 0,3—1,0 | 0,3—0,7 |
| | 4,0—6,6 | 5,3—6,6 | 5,3—6,6 | 2,0—2,7 | 0,3—0,8 | 0,3—0,5 |
| | 4,0—5,3 | 5,3—6,6 | 5,3 | 1,3—2,4 | 0,4—1,2 | 0,2—0,3 |
| | 4,0 | 4,0—6,6 | 4,0 | 1,3—2,0 | 0,2—0,8 | 0,1—0,2 |
| | 3,3—5,3 | 5,3—6,6 | 5,3—6,6 | 1,3—2,4 | 0,2—0,6 | 0,1—0,5 |
| | 2,4—2,7 | 2,7—4,0 | 2,7—4,0 | 1,3—2,0 | 0,1—0,3 | 0,3—0,4 |
| | 2,4—2,7 | 2,7—4,0 | 2,7—4,0 | (1,3) 2,0—2,4 | 0,1—0,3 | 0,3—0,6 |
| | 2,4—4,0 | 2,7—6,6 | 2,7—6,6 | 1,6—2,0 | 0,1—0,6 | 0,3—0,6 |
| | 4,0 | 2,7—5,3 | 2,7—6,6 | (1,3) 2,0—2,4 | 0,2—0,7 | 0,1—0,2 |
| | 2,7—4,0 | 2,7—6,6 | 2,7—4,0 | 1,3—2,4 | 0,2—0,9 | 0,1—0,4 |
| | 2,4—4,0 | 2,7—4,0 | 2,7 | 1,6—2,0 | 0,1—0,7 | 0,3—0,4 |
| | 2,7—4,0 | 4,0—5,3 | 4,0—5,3 | 1,3—2,0 | 0,3—0,8 | 0,3—0,8 |
| | 2,7—4,0 | 4,0—5,3 | 4,0—5,3 | 1,3—2,0 | 0,1—1,0 | 0,1—0,3 |
| | 2,4—4,0 | 2,7—5,3 | 2,7—4,0 | 1,3—2,0 | 0,1—0,6 | 0,1—0,3 |
| | 4,0—5,3 | 7,9—11,9 | 6,6—7,9 | 1,1—1,6 | 0,1—0,5 | 0,1—0,2 |

Пилкові зерна секції *Lychnitis* [3] характеризуються нечіткими орами, меншими комірками сітки і вужчими борознами. Винятком є п. з. *V. chaixii* та *V. lanatum* з чіткими орами, які за цією ознакою виявляють подібність до п. з. попередньої секції. Пилкові зерна *V. chaixii* також вирізняються чіткою скульптурою борозних мембран, що добре простежується під СМ. Серед інших видів секції *Lychnitis* найбільші розміри мають п. з. *V. pinnatifidum*, найтонші стінки — п. з. *V. banaticum*.

За системою, прийнятою Б.А. Федченком [13] у флорі колишнього СРСР, види *V. densiflorum*, *V. thapsus* і *V. phlomidoides* об'єднані в окрему підсекцію *Heterandra* Franch. ex Murb. Дані щодо морфології пилкових зерен не суперечать такому розподілу. Однак інші види — *V. ovalifolium*, *V. spectabile*, *V. blattaria* (секція *Verbascum* у розумінні Іваніної [3]), а також *V. phoeniceum* та *V. pyramidatum* (секція *Lychnitis* [3]) — за системою Б.А. Федченка [13] належать до секції *Singuliflora* Murb. Такий розподіл не підтверджується результатами вивчення морфології пилкових зерен. Отже, паліноморфологічні дані частково узгоджуються з системами роду *Verbascum*, прийнятими у працях Л.І. Іваніної [3] та Б.А. Федченка [13].

Рід *Celsia* L. у флорі України представлений одним видом [5, 7]. Багато систематиків [3, 16 та ін.] об'єднують його з родом *Verbascum* на підставі відсутності чітких морфологічних відмінностей між ними. Єдиною підставою для розділення цих родів є кількість тичинок (у роду *Verbascum* їх 5, *Celsia* — 4). Однак ця ознака, як зазначають автори, не завжди чітко простежується [3, 5, 13]. Молекулярно-філогенетичні дослідження також свідчать на користь об'єднання цих родів [23 та ін.]. За системою Л.І. Іваніної [3] *V. orientale* (= *Celsia orientalis*) належить до окремої секції *Bothrospermae*. Отримані нами дані свідчать про те, що пилкові зерна *V. orientale* чітко відрізняються від таких інших представників роду *Verbascum*. Зокрема, у *V. orientale* (рис. 2, 13—16) вони мають більші розміри зерен та ор і тоншу екзину порівняно з п. з. інших видів (див. таблицю). Скульптура поверхні п. з. *V. orientale* (рис. 4, 11, 12) сітчаста з дрібними комірками. Ще однією дуже важливою відмінною ознакою п. з. *V. orientale* є своєрідна скульптура поверхні борозних мембран і ор (рис. 4, 12). Отже, дані щодо морфології пилкових зерен підтверджують віднесення *V. orientale* до окремої секції [3]. Можливо, пилкові зерна інших видів роду *Celsia*, які ми не досліджували, мають певні риси подібності з п. з. роду *Verbascum*. Однак *V. orientale*, поширений у флорі України, чітко відрізняється за паліноморфологічними ознаками. Таким чином, уточнюючи чи переглядаючи систему роду *Verbascum*, особливості пилкових зерен можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки.

Як уже зазначалося, роди *Verbascum* та *Scrophularia* за даними новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень відносять до родини *Scrophulariaceae* s. str. Раніше ми дослідили п. з. видів роду *Scrophularia*. Порівняльно-паліноморфологічний аналіз представників родів *Verbascum* і *Scrophularia* показав, що їх пилкові зерна подібні за типом апертур, формою, розмірами та сітчастою скульптурою поверхні. Однак треба зазначити, що пилкові зерна роду *Scrophularia* переважно мають нечіткі ори — винятком є *S. nodosa*, тимчасом як у п. з.

представників роду *Verbascum* ори чіткі і нечіткі. Також виявлено відмінності в елементах будови сітки. Зокрема, у пилкових зерен роду *Verbascum* комірки дещо більшого розміру, їх сітчаста скульптура добре проглядається під СМ, тимчасом як у п. з. роду *Scrophularia* вона переважно нечітка. Це може свідчити про відмінності п. з. даних родів на ультраструктурному рівні. Однак остаточного висновку можна дійти, детальніше дослідивши ультраструктуру екзини п. з. цих родів під трансмісійним електронним мікроскопом. Виявлені особливості пилкових зерен свідчать про те, що вказані роди мають як спільні, так і відмітні ознаки. Таким чином, паліноморфологічні дані підтверджують віднесення *Verbascum* і *Scrophularia* до родини *Scrophulariaceae* s. str.

Висновки

З використанням світлового і сканувального електронного мікроскопів проведено паліноморфологічне дослідження 17 видів роду *Verbascum*, поширених у флорі України, з них уперше описано пилкові зерна 14 видів. Встановлено, що пилкові зерна роду *Verbascum* характеризуються сітчастим типом скульптури. Особливості пилкових зерен можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки для систематики роду *Verbascum*. Паліноморфологічні дані частково узгоджуються з системами роду. Діагностичними ознаками для розрізнення окремих видів є деталі будови апертур та скульптури. За комплексом особливостей пилкових зерен (характер скульптури поверхні мезокольпумів та борозних мембран, форма і розмір) *V. orientale* (= *Celsia orientalis*) чітко відрізняється від інших представників роду *Verbascum*, що підтверджує віднесення його принаймні до окремої секції.

1. *Алешина Л.А.* Род *Verbascum* L. — Коровяк // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae.* — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 129—130.
2. *Гриценко Н.В.* Виды коровяка (*Verbascum* L.) секции *Isandra* Franch. в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1972. — 24 с.
3. *Иванина Л.И.* Род Коровяк — *Verbascum* L. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 5. — С. 210—220.
4. *Котов М.И.* Рід Дивина — *Verbascum* L. // Флора УРСР. — К.: АН УРСР, 1960. — Т. 9. — С. 407—431.
5. *Котов М.И.* Рід Цельзія — *Celsia* L. // Флора УРСР. — К.: АН УРСР, 1960. — Т. 9. — С. 431—432.
6. *Котов М.И.* Коровяк (Дивина) — *Verbascum* L. // Определ. высш. раст. Украины / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 283—284.
7. *Котов М.И.* Цельзія (Цельзія) — *Celsia* L. // Определ. высш. раст. Украины / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 284.
8. *Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
9. *Северова Е.Э.* Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства // Мат-лы X Моск. совещ. по филог. раст. / Под ред. Л.И. Лотовой и А.П. Меликяна. — М.: Изд-во секц. ботан. Моск. об-ва испыт. природы и каф. морф. и систем. высш. раст. МГУ, 1999. — С. 149—151.

10. Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae* // Актуальн. пробл. палинол. на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. — М.: ИГиР-ГИ, 1999. — С. 263—264.
11. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л., 1987. — 439 с.
12. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
13. Федченко Б.А. Род Коровяк — *Verbascum* L. // Флора СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1955. — Т. 22. — С. 122—170.
14. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
15. Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
16. Ferguson I.K. *Verbascum* L. // Flora Europaea. — 1972. — Vol. 3. — P. 205—216.
17. 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.
18. Kheiri J., Khayami M., Osaloo S.K. et al. Pollen morphology of some species of *Verbascum* (*Scrophulariaceae*) in Urmia // Pakistan J. Biol. Sci. — 2006. — 9, N 3. — P. 434—436.
19. Minkin J.P., Eshbaugh W.H. Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* // Grana. — 1989. — 28. — P. 1—18.
20. Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. — London: Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.
21. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
22. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
23. Tank D.C., Beardsley P.M., Kelchner S.A., Olmstead R.G. Review of the systematics of *Scrophulariaceae* s.l. and their current disposition // Austral. Syst. Bot. — 2006. — 19. — P. 289—307.

Рекомендує до друку
Я.Л. Дідух

Надійшла 30.04.2010

З.Н. Цымбалюк

Інститут ботаники ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

ПАЛИНОМОРФОЛОГІЯ РОДА *VERBASCUM* L. (*SCROPHULARIACEAE* s. str.) ФЛОРИ УКРАЇНИ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов исследованы пыльцевые зерна 17 видов рода *Verbascum* флоры Украины, в том числе у 14 видов — впервые. Пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные, сплюсненно-сфероидальные, средних размеров, характеризуются единым типом скульптуры — сетчатым. Установлено, что детали строения скульптуры поверхности пыльцевых зерен и апертур являются важными таксономическими признаками для решения некоторых вопросов систематики. Полученные палиноморфологические данные сопоставлены с системами рода. По особенностям скульптуры поверхности мезокольпиев и бороздных мембран, форме и размерам пыльцевых зерен *V. orientale* (= *Celsia orientalis*) четко отличается от других представителей рода *Verbascum*, что подтверждает правомерность его выделения в отдельную секцию согласно системе, принятой Л.И. Иваниной.

Ключевые слова: пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Verbascum*, *Celsia*, *Scrophulariaceae*.

Z.M. Tsybalyuk

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

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

Pollen morphology of 17 species of the genus *Verbascum* (*Scrophulariaceae* s. str.) was examined using the light and scanning electron microscopy. Pollen grains of 14 species are described in detail for the first time. Pollen grains of *Verbascum* are 3-colporate, prolate, spheroidal and oblate-spheroidal, medium-sized. Pollen grains are characterized by the common sculpture type, which is reticulate. Palynomorphological data are analyzed on the background of the system of *Verbascum*. Characters of surface sculpture and peculiarities of aperture structure are diagnostic on the sectional level.

Key words: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Verbascum*, *Celsia*, *Scrophulariaceae*.