



З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН

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

**ПАЛІНОМОРФОЛОГІЯ ВИДІВ РОДУ
MELAMPYRUM L. (OROBANCHACEAE)
ФЛОРИ УКРАЇНИ**

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

У світовій флорі рід *Melampyrum* L. налічує від 35 [26] до 50 [11] видів, які поширені у позатропічних країнах Північної півкулі, але в основному в Євразії [11]. Це переважно однорічні трави-напівпаразити [11]. За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна [9, 33, 34], рід *Melampyrum* належить до родини *Scrophulariaceae* Juss., підродини *Rhinanthoideae*, триби *Rhinantheae* Wettst. За результатами сучасних молекулярно-філогенетичних досліджень трибу *Rhinantheae* перенесено до родини *Orobanchaceae* Vent. [30, 31, 35, 16]. За даними J.R. Bennet, S. Mathews [16], одну з клад (V) у родині *Orobanchaceae* становлять представники родів *Bartsia* L., *Melampyrum*, *Parentucellia* Viv., *Euphrasia* L. s. l., *Tozzia* L., *Rhynchoscoris* Griseb., *Lathraea* L. і *Rhinanthus* L. Види роду *Melampyrum* формують монофілетичну групу, що є сестринською відносно всіх інших клад [16]. Новітні філогенетичні дослідження чеських учених [36], отримані на основі вивчення послідовностей ядерної ділянки ITS, хлоропластних послідовностей *matK* + *trnK* та спейсера *trnT-trnL*, також підтвердили сестринське положення *Melampyrum* стосовно клади, що об'єднує всіх інших представників *Rhinantheae* і складається з двох субклад: *Rhinanthus*—*Rhynchoscoris*—*Lathraea* та *Bartsia*—*Euphrasia*—*Odontites*.

Систему роду розробляли різні дослідники. С.Г. Горшкова [2] у «Флоре СРСР» наводить 16 видів, які відносять до 2 секцій, 5 підсекцій і 5 рядів. М.М. Цвельов [11] для флори Східної Європи вказує 10 видів, що належать до 3 секцій. М.І. Котов [3, 6] у флорі УРСР визнає 9 видів із 2 секцій, 5 підсекцій та 2 рядів. За номенклатурним списком судинних рослин [29] для України наводиться 15 видів.

Відомості про пилкові зерна представників роду *Melampyrum* нечисленні. У деяких працях [7, 8, 18, 28] проаналізовані лише окремі ознаки пилкових зерен представників роду. G. Erdtman [17] вивчав пилкові зерна *M. sylvaticum* L. та *M. nemorosum* L., Л.А. Альошина [1] — *M. arvense* L. під світловим мікроскопом. J.P. Minkin, W.H. Eshbaugh [27] дослідили пилкові зерна *M. pratense* L. під світловим і сканувальним електронним мікроскопами. Ультраструктуру та скульптуру екзини пилкових зерен *M. arvense* var. *elatius* Boiss. вивчав Ö. Inceoğlu [25]. В електронній базі даних PalDat є відомості про морфологію пилку шести видів роду [19—24].

Метою нашої роботи було вивчення особливостей пилкових зерен роду *Melampyrum* (види флори України), оцінка їх таксономічної значущості і з'ясування можливостей використання палиноморфологічних ознак для розв'язання деяких питань систематики.

Матеріал і методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КВ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [17, 28]. Вивчаючи пилки під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA), матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології [4, 10]. Досліджено пилкові зерна 10 видів (21 зразок) роду *Melampyrum* флори України.

Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо характеристики пилкових зерен вивчених видів (система М.М. Цвельова, 1981).

Рід *Melampyrum* L.

Секція 1. *Melampyrum*

M. sylvaticum L. (рис. 1, 1, 2; рис. 2, 1, 2)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) триборозні, еліпсоїдальні чи овальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. Полярна вісь (п. в.) 21,3—23,9 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) 19,9—21,3 мкм. Борозни довгі, 0,4—0,7 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ширина мезокольпумів (ш. мк.) 14,6—17,3 мкм, діаметр апокольпумів (д. ак.) 4,0—6,6 мкм. На мезокольпумах чітко виражені западини. Екзина 2,0—2,4 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий

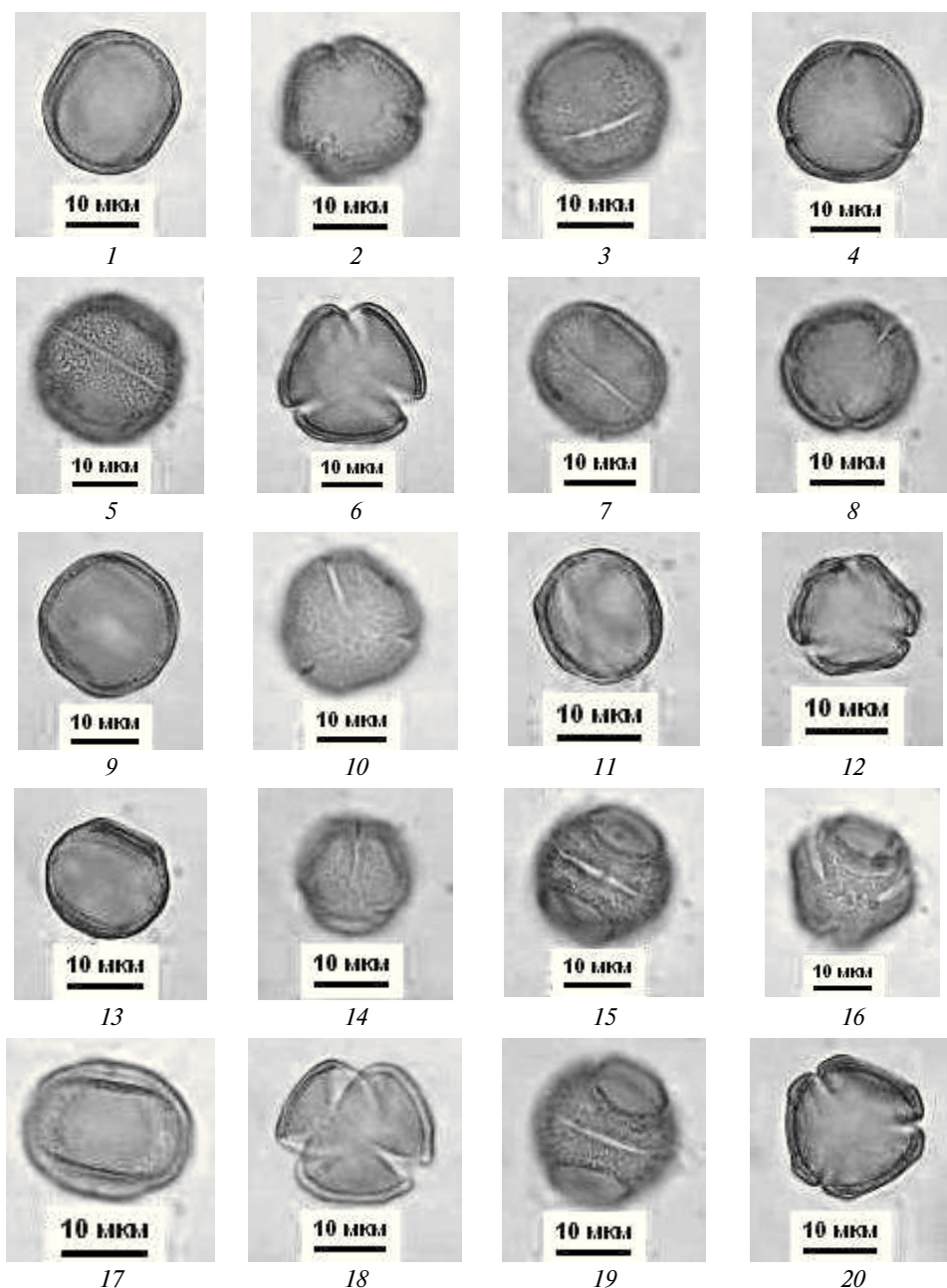


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СМ): 1, 2 – *M. sylvaticum*, 3, 4 – *M. herbihii*, 5, 6 – *M. saxosum*, 7, 8 – *M. pratense*, 9, 10 – *M. vulgatum*, 11, 12 – *M. polonicum*, 13, 14 – *M. nemorosum*, 15, 16 – *M. arvense*, 17, 18 – *M. argyrocomum*, 19, 20 – *M. cristatum*; 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19 – вигляд з екватора; 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 – вигляд з полюса

Fig. 1. Pollen grains of *Melampyrum* (LM): 1, 2 – *M. sylvaticum*, 3, 4 – *M. herbihii*, 5, 6 – *M. saxosum*, 7, 8 – *M. pratense*, 9, 10 – *M. vulgatum*, 11, 12 – *M. polonicum*, 13, 14 – *M. nemorosum*, 15, 16 – *M. arvense*, 17, 18 – *M. argyrocomum*, 19, 20 – *M. cristatum*; 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19 – equatorial view; 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 – polar view

шар. Стовпчики чіткі, різної товщини, переважно товсті, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка. Текстура чітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірки дуже дрібні, стінки нечітко виражені, біля борозен і навколо западин вони піднімаються й утворюють дрібні горбочки. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Закарпатская обл., Жабьевский р-н, подъем на г. Чивчин, на поляне елового леса. 12 VII 1957. Е. Миндерова (КИ). 2. Закарпатська обл., Тячівський р-н, с. Лопухів, у ялиновому лісі. 24 VII 1956. І.І. Трухан (КИ).

***M. herbihii* Wol.** (рис. 1, 3, 4; рис. 2, 3)

СМ. П. з. триборозні, еліпсоїдальні чи овальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. (19,9) 21,3—23,9 мкм, е. д. 18,6—22,6 мкм. Борозни довгі, 0,4—1,3 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 15,9—17,3 мкм, д. ак. 6,6—7,9 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 2,0—2,4 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані щільно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна. Текстура чітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірки дуже дрібні, стінки нечітко виражені, біля борозен і навколо западин вони піднімаються й утворюють дрібні горбочки. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Свалявська округа. На полонині Боршава [Боржава], біля вершини [нерозбірливо], в субальпійській смузі. 01.07.1947. Ф. Гринь (КИ). 2. Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Богдан-Луш, Білотисяцьке л-во, ур. «Балуатул», лісова поляна. 9 VII 1952. В. Комендар (КИ). 3. Сектор Рахова: Рахов, гора Менчул. 7 VII 1946. М. Попов (КИ).

***M. saxosum* Baumg.** (рис. 1, 5, 6; рис. 2, 4, 5)

СМ. П. з. триборозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 21,3—25,3 мкм, е. д. 19,9—23,9 (26,6) мкм. Борозни довгі, вузькі, 0,4—0,7 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями і більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6—19,9 мкм, д. ак. 5,3—9,3 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 2,4—2,7 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті або різної товщини, розташовані щільно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна. Текстура чітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірки дуже дрібні, стінки тонкі, чітко виражені, навколо западин вони ледь піднімаються й утворю-

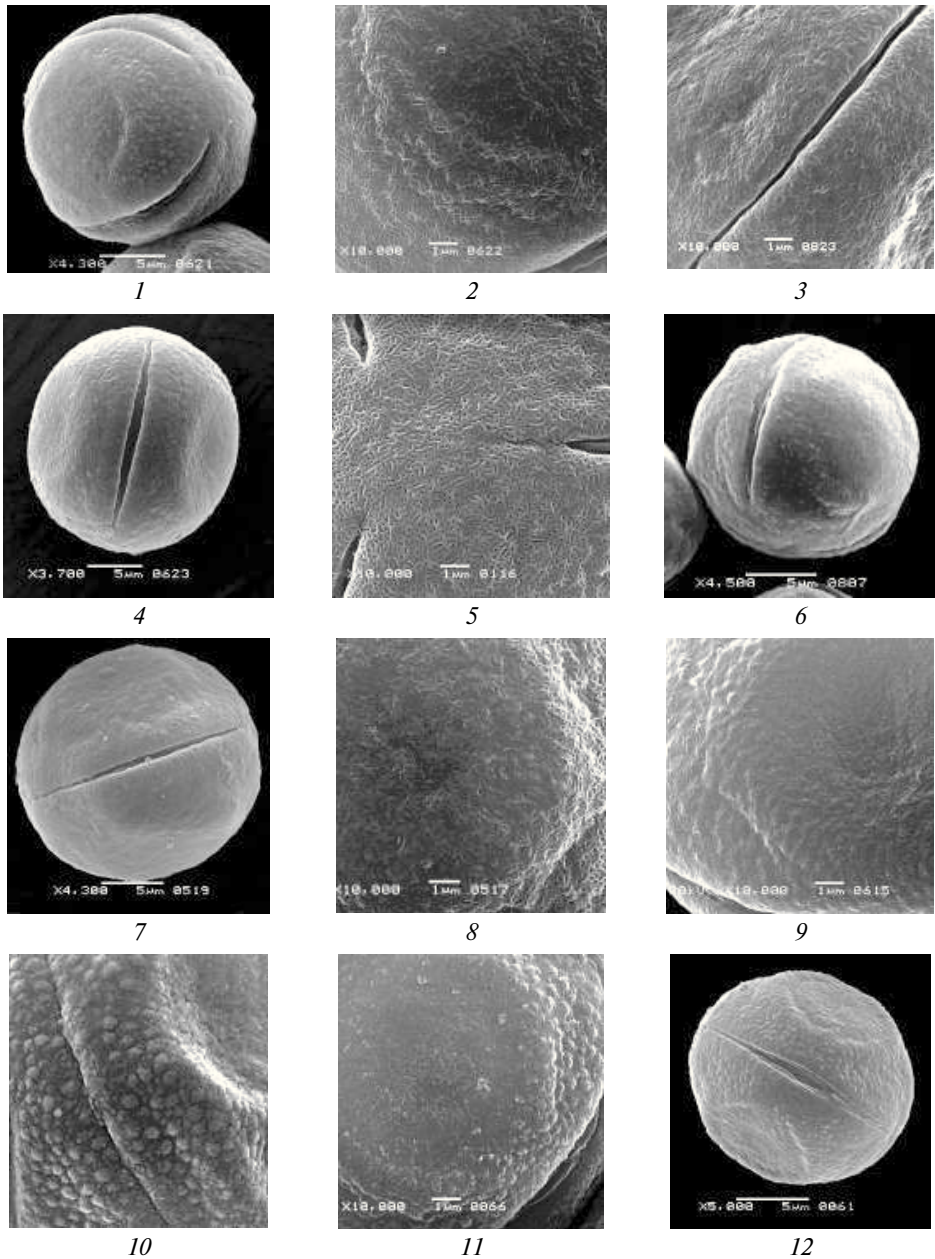


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Melampyrum*, секції *Melampyrum* (СЕМ): 1, 2 — *M. sylvaticum*, 3 — *M. herbihii*, 4, 5 — *M. saxosum*, 6, 9 — *M. pratense*, 7, 8 — *M. vulgatum*, 10, — *M. polonicum*, 11, 12 — *M. nemorosum*; 1 — вигляд з екватора і полюса; 4, 6, 7, 12 — вигляд з екватора; скульптура: 2, 3, 5, 8 — переплетено-дрібносітчаста; 9 — переплетено-дрібносітчасто-горбкувата; 10, 11 — зморшкувато-горбкувата

Fig. 2. Pollen grains of *Melampyrum*, section *Melampyrum* (SEM): 1, 2 — *M. sylvaticum*, 3 — *M. herbihii*, 4, 5 — *M. saxosum*, 6, 9 — *M. pratense*, 7, 8 — *M. vulgatum*, 10, — *M. polonicum*, 11, 12 — *M. nemorosum*; 1 — equatorial view and polar view; 4, 6, 7, 12 — equatorial view; sculpture: 2, 3, 5, 8 — implecto-microreticulate; 9 — implecto-microreticulate-tuberculate; 10, 11 — rugulate-tuberculate

ють нечіткі горбочки. На западинах скульптура переплетено-дрібносітчаста. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 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. Явірчик. 13 VIII 1970. С. Морозюк (КВ).

M. pratense L. (рис. 1, 7, 8; рис. 2, 6, 9)

СМ. П. з. триборозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 18,6—23,9 мкм, е. д. 15,9—18,6 (19,9) мкм. Борозни довгі, 0,4—0,7 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 13,3—19,9 мкм, д. ак. 4,0—6,6 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 1,1—2,0 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,4—2,7 мкм. Покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі або нечіткі, товсті, розташовані щільно. Скульптура нечітка. Текстура крапчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчасто-горбкувата і горбкувата. Горбочки дрібні, на западинах спостерігається зернистість. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 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. vulgatum Pers. (рис. 1, 9, 10; рис. 2, 7, 8)

СМ. П. з. триборозні, еліпсоїдальні чи овальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 21,3—23,9 (25,3) мкм, е. д. 19,9—23,9 мкм. Борозни довгі, 0,4—1,6 (2,4) мкм завширшки, з нечіткими краями і більш-менш загостреними, зрідка нечіткими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 15,9—18,6 мкм, д. ак. 5,3—7,9 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані нерівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка. Текстура чітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірки дрібні, стінки нечітко виражені. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Хребет Чорногора, Менчул, луки. 17 VI 1952. В. Комендар (КВ).

M. polonicum (Beauverd) Soó (рис. 1, 11, 12; рис. 2, 10)

СМ. П. з. триборозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 17,3—19,9 мкм,

е. д. 14,6—17,3 мкм. Борозни довгі, 0,4—1,6 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 11,9—14,6 мкм, д. ак. 4,0—5,3 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини. Екзина 1,1—1,3 мкм завтовшки. Покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стовпчики нечіткі, тонкі. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна. Текстура чітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-горбкувата; горбочки чіткі, округлі. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Тернопольська обл., Кременецкий р-н, окр. с. Новоселки. Поляна в світлом дубовому 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. Скібіцька. № 088585 (КВ).

***M. nemorosum* L.** (рис. 1, 13, 14; рис. 2, 11, 12)

СМ. П. з. триборозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 17,3—18,6 мкм, е. д. 15,9—17,3 мкм. Борозни довгі, 0,4—1,3 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями і більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 11,9—13,3 мкм, д. ак. 4,0—5,3 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини. Екзина 1,3—1,6 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,0 мкм. Покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна. Текстура нечітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-горбкувата; горбочки нечіткі, більш-менш округлі. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 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. Чопик, Дубовик, М'якушко, Орнст (КВ).

Секція *Spicata* (Wettst.) Soó

***M. arvense* L.** (рис. 1, 15, 16; рис. 3, 1—3)

СМ. П. з. триборозні, сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні. П. в. 21,3—22,6 мкм, е. д. 19,9—23,9 мкм. Борозни довгі, 0,4—1,3(2,0) мкм завширшки, з чіткими, рівними, дещо потовщеними краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6—18,6 мкм, д. ак. 6,6—7,9 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини з потовщеними краями, 10,6—13,3 мкм у діаметрі. Екзина 1,3—2,0 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,4 мкм. Покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рідко і нерівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна. Текстура чітка, крапчаста.

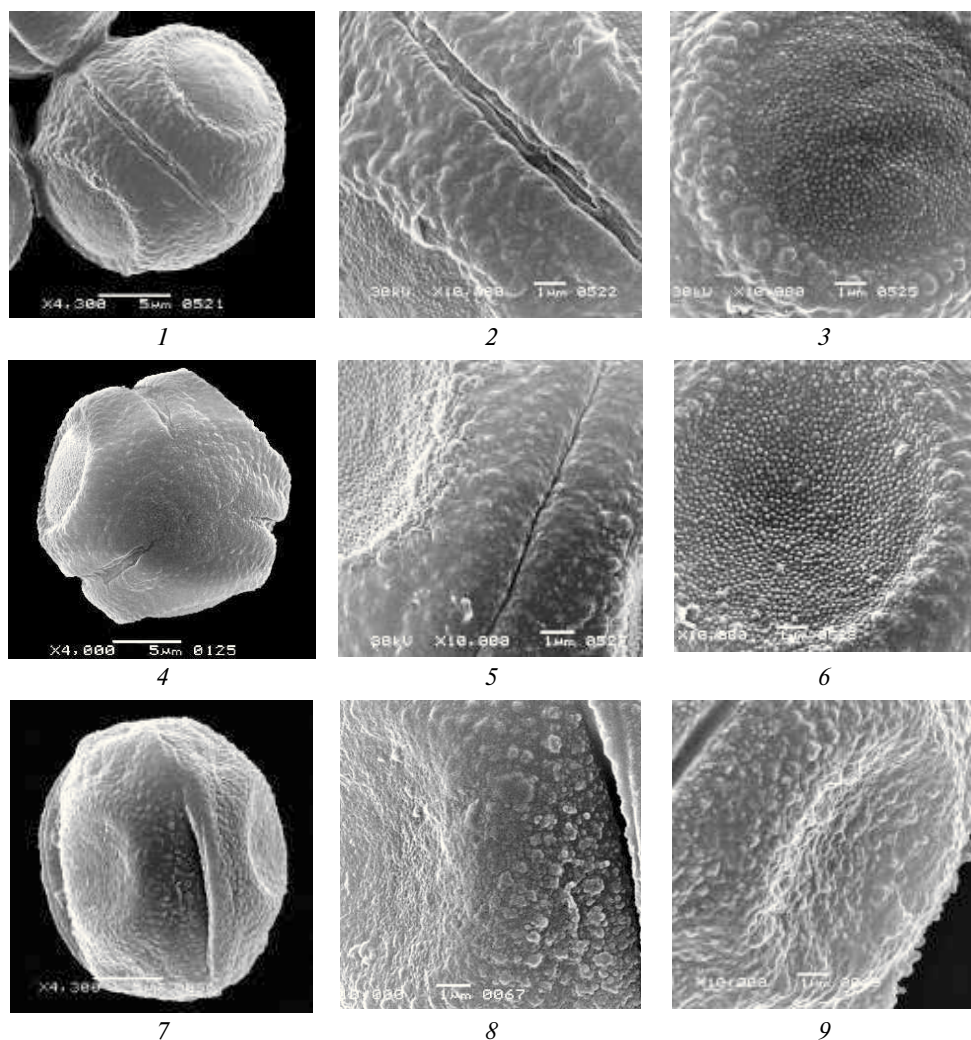


Рис. 3. Пилкові зерна роду *Melampyrum*, секцій *Spicata* та *Carinatae* (СЕМ): 1–3 — *M. arvense*, 4–6 — *M. argyrocomum*, 7–9 — *M. cristatum*; 1, 7 — вигляд з екватора; 4 — вигляд з полюса; скульптура: 2, 3, 5, 6 — горбкувата і зерниста; 8, 9 — різногорбкувата і дрібнозерниста

Fig. 3. Pollen grains of *Melampyrum*, sections *Spicata* and *Carinatae* (SEM): 1–3 — *M. arvense*, 4–6 — *M. argyrocomum*, 7–9 — *M. cristatum*; 1, 7 — equatorial view; 4 — polar view; sculpture: 2, 3, 5, 6 — tuberculate and granulate; 8, 9 — unequally-tuberculate and microgranulate

СЕМ. Скульптура горбкувата, на апокольпіумах зернисто-горбкувата; горбочки згладжені, з нечіткими краями, навколо западин горбочки чіткі, розташовані рівномірно в ряд. На западинах скульптура зерниста, розташована щільно і рівномірно. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Здолбуново. 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. argyrocomum* (Fisch. ex Ledeb.) Kos.-Pol.** (рис. 1, 17, 18; рис. 3, 4–6)

СМ. П. з. триборозні, сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні. П. в. 18,6–23,9 мкм, е. д. 19,9–22,6 мкм. Борозни довгі, 0,4–1,3 (2,0) мкм завширшки, з чіткими, рівними, дещо потовщеними краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6–17,3 мкм, д. ак. 5,3–10,6 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини з потовщеними краями, 10,6–13,3 мкм у діаметрі. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рідко. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка. Текстура чітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура горбкувата, на апокольпіумах зернисто-горбкувата; горбочки згладжені, з нечіткими краями, навколо западин горбочки чіткі, утворюють рівномірні ряди. На западинах скульптура зерниста, розташована щільно і рівномірно. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Крымская обл., Белогорск, на мелу. 21 VII 1956. М. Котов (КИ). 2. Миколаївська обл., Первомайський р-н, окол. с. Куріпчине. Зарості чагарників, трав'янистий ярус байрачного лісу. 22.07.1988. Л.І. Крицька, В.В. Новосад. № 013600 (КИ).

Секція 3. *Carinatae* (Beauverd) Tzvelev

***M. cristatum* L.** (рис. 1, 19, 20; рис. 3, 7–9)

СМ. П. з. триборозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисі з полюса округлі або округло-трикутні, зрідка трилопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 18,6–21,3 мкм, е. д. 15,9–18,6 мкм. Борозни довгі, 0,4–0,7 мкм завширшки, з чіткими, рівними, дещо потовщеними краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 13,3–15,9 мкм, д. ак. 2,7–4,0 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 1,6 мкм. Покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка. Текстура чітка, крапчаста.

СЕМ. Скульптура всієї поверхні різногорбкувата, на западинах дрібнозерниста і різногорбкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Черновицкая обл. и р-н. Окр. с. Камена, уроч. Подокруг. 30 VI 1960. Артемчук, Погребняк, М'якушко (КИ).

Отримані дані засвідчують, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Melampyrum* триборозні. Форма здебільшого еліпсоїдальна або овальна, у пилкових зерен *M. arvense* та *M. argyrocomum* переважно сфероїдальна або сплющено-сфероїдальна, зрідка — еліпсоїдальна. Обриси з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора — еліптичні. Пилкові зерна дрібних і середніх розмірів, полярна вісь становить 17,3–25,3 мкм, екваторіальний діаметр — 14,6–23,9(26,6) мкм. У пилкових зерен усіх досліджених видів борозни короткі, вузькі, 0,4–1,6(2,4) мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними краями і загостреними

кінцями. У пилкових зерен *M. vulgatum* борозни з нечіткими краями і більш-менш загостреними або нечіткими кінцями, у *M. arvense*, *M. argyrocomum* та *M. cristatum* вони з потовщеними краями. У пилкових зерен *M. cristatum* виявлено найдовші борозни. Борозні мембрани у пилкових зерен усіх видів гладенькі.

Екзина 1,1–2,7 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. Найтовстішу екзину мають пилкові зерна *M. sylvaticum*, *M. herbihii* та *M. saxosum* (2,0–2,7 мкм), найтоншу — *M. polonicum*, *M. nemorosum* і *M. cristatum* (1,1–1,6(2,0) мкм). Під СМ в екзині вирізняються покрив та стовпчиковий шар здебільшого з чіткими стовпчиками.

Характерною особливістю пилкових зерен роду *Melampyrum* є наявність на мезокольпіумах округлих западин, що добре спостерігаються під СМ і СЕМ. Переважно скульптура всієї поверхні чітко відрізняється від такої на западинах, тому на одному і тому самому пилковому зерні виявлено різні типи скульптури. Для пилкових зерен *M. sylvaticum*, *M. herbihii*, *M. saxosum*, *M. vulgatum* характерна переплетено-дрібносітчаста скульптура всієї поверхні, у *M. sylvaticum*, *M. herbihii* та *M. vulgatum* скульптура на западинах зморшкувата, у *M. saxosum* — переплетено-дрібносітчаста. У пилкових зерен *M. pratense* скульптура переплетено-дрібносітчасто-горбкувата і горбкувата, а на западинах зерниста. Для *M. polonicum* і *M. nemorosum* характерна зморшкувато-горбкувата скульптура, на западинах зморшкувата. Пилкові зерна *M. arvense* і *M. argyrocomum* мають горбкувату скульптуру, на апокольпіумах зернисто-горбкувату і зернисту на западинах. У пилкових зерен *M. cristatum* скульптура всієї поверхні і на западинах різногорбкувата.

Ми зіставили паліноморфологічні дані з системою роду *Melampyrum*, прийнятою М.М. Цвельовим [11]. Досліджені нами види представляють три секції: *Melampyrum*, *Spicata* і *Carinatae*. Отже, у секції *Melampyrum* за найменшими розмірами, найтоншою екзиною та особливостями скульптури вирізняються пилкові зерна близькоспоріднених видів *M. polonicum* і *M. nemorosum*. Пилкові зерна *M. pratense* і *M. vulgatum* подібні за розмірами і товщиною екзини, але відрізняються за характером скульптури: у *M. pratense* вона переплетено-дрібносітчасто-горбкувата і горбкувата, на западинах зерниста, а в *M. vulgatum* — переплетено-дрібносітчаста, на западинах зморшкувата. Інші три види цієї секції — *M. sylvaticum*, *M. herbihii* та *M. saxosum* — подібні за розмірами пилкових зерен, товщиною екзини і скульптурою. Відмінності виявлено у скульптурі западин: у *M. sylvaticum* і *M. herbihii* вона зморшкувата, а в *M. saxosum* — переплетено-дрібносітчаста, подібна до такої всієї поверхні. Отже, отримані дані показали, що секція *Melampyrum* виразно неоднорідна за особливостями пилкових зерен і, очевидно, потребує перегляду з таксономічної точки зору.

Пилкові зерна представників секції *Spicata* (зокрема, *M. arvense* і *M. argyrocomum*) подібні за формою, розмірами, товщиною екзини та скульптурою. Від пилкових зерен попередньої секції вони чітко різняться за формою і скульптурою всієї поверхні та западин. Таким чином, дані морфології пилкових зерен підтверджують правомірність віднесення цих видів до окремої секції [11].

Пилкові зерна представників секції *Carinatae* (зокрема, *M. cristatum*) мають найдовші борозни серед досліджених видів і різногорбкувату скульптуру всієї поверхні, на западинах дрібнозернисту та різногорбкувату, що не характерно для пилкових зерен інших секцій. Отже, паліноморфологічні дані підтверджують правомірність віднесення *M. cristatum* до окремої секції *Carinatae* за системою, прийнятою М.М. Цвельовим [11].

Раніше ми дослідили пилкові зерна представників родів *Rhinanthus*, *Odonites* s. l., *Lathraea*, *Tozzia*, *Bartsia*, *Cymbocasma* (Endl.) Klok. et Zoz [12–14], *Euphrasia* [6] та *Pedicularis* L. [15, 32]. Порівняльний паліноморфологічний аналіз показав, що пилкові зерна представників роду *Melampyrum* мають своєрідний комплекс ознак, не характерний для таких в інших вищевказаних родів. Таким чином, паліноморфологічні дані також підтверджують певну філогенетичну ізольованість *Melampyrum* стосовно інших, філогенетично більш просунутих представників *Rhinantheae*.

Висновки

Встановлено, що пилкові зерна досліджених представників роду *Melampyrum* триборозні, еліпсоїдальні чи овальні, сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні за формою, дрібних та середніх розмірів із характерними округлими западинами на мезокольпіумах. Виділено п'ять типів скульптури поверхні: переплетено-дрібносітчаста, переплетено-дрібносітчасто-горбкувата, горбкувата, зморшкувато-горбкувата та різногорбкувата і чотири типи скульптури западин: зморшкувата, переплетено-дрібносітчаста, зерниста і різногорбкувата. Пилкові зерна роду *Melampyrum* мають своєрідний комплекс ознак, що чітко вирізняє його з-поміж інших родів *Rhinantheae* і свідчить про його філогенетичну єдність. З'ясовано, що діагностичними ознаками видового та секційного рівнів є форма, обриси, розміри пилкових зерен, товщина екзини, будова борозен та скульптура всієї поверхні і западин. Показано, що внутрішньородова систематика роду *Melampyrum* (зокрема, секції *Melampyrum*) потребує перегляду з таксономічної точки зору.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Алешина Л.А.* Сем. *Scrophulariaceae* Juss. — Норичниковые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 125—132.
2. *Горшкова С.Г.* Род Марьянник — *Melampyrum* L. // Флора СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1955. — Т. 22. — С. 533—554.
3. *Котов М.И.* Рід Перестріч — *Melampyrum* L. // Флора УРСР. — К.: АН УРСР, 1960. — Т. 9. — С. 407—431.
4. *Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
5. *Определитель высших растений Украины* / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — 548 с.
6. *Переграм О.М., Цимбалюк З.М.* Паліноморфологічна характеристика роду *Euphrasia* L. флори України // Наук. вісн. Чернів. ун-ту: Збірн. наук. пр. — Вип. 455. Біологія. — Чернівці: Чернів. нац. ун-т, 2009. — С. 107—110.

7. Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства / Мат-лы X Моск. совещ. по филог. раст. / Под ред. проф. Л.И. Лотовой и проф. А.П. Меликяна. — М.: Изд-во секц. ботан. Моск. об-ва испыт. природы и каф. морф. и сист. высш. раст. МГУ, 1999. — С. 149—151.
8. Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae* // Акт. пробл. палинол. на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. — М.: ИГиРГИ, 1999. — С. 263—264.
9. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
10. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во научн. изд. КМК, 2002. — 51 с.
11. Цвелев Н.Н. Род Марьянник — *Melampyrum* L. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — С. 258—267.
12. Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности рода *Rhinanthus* L. // Эволюция жизни на Земле: Мат-лы IV Межд. симпози. (10—12 ноября 2010) / Отв. ред. В.М. Подобина. — Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. — С. 117—120.
13. Цымбалюк З.М. Порівняльне палиноморфологічне дослідження деяких родів *Orobanchaceae* флори України // Укр. ботан. журн. — 2011. — 68, № 1. — С. 45—57.
14. Цымбалюк З.Н. Палиноморфология представителей трибы *Rhinantheae* Wettst. флоры Украины // Пробл. совр. палинологии: Мат-лы XIII Рос. палинолог. конф. — Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011. — Т. 1. — С. 68—73.
15. Цымбалюк З.Н., Перегрим Е.Н. Особенности скульптуры пыльцевых зерен рода *Pedicularis* L. / Мат-лы XVIII Рос. симпози. по растровой электрон. микроскопии и аналит. методам исследования твердых тел. (Черноголовка, 30 мая — 2 июня 2011). — 2011. — С. 268.
16. Bennet J.R., Mathews S. Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A¹ // Amer. J. Bot. — 2006. — 93(7). — P. 1039—1051.
17. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
18. Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
19. Halbritter H. *Melampyrum arvense* // Buchner R., Weber M. PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. — 2000 onwards. — Published on the Internet <http://www.paldat.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112934&system=1&permalink=114102> [accessed 2012—07—11].
20. Halbritter H. *Melampyrum barbatum* // Buchner R., Weber M. PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. — 2000 onwards. — Published on the Internet <http://www.paldat.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112936&system=1&permalink=116522> [accessed 2012—07—11].
21. Halbritter H. *Melampyrum nemorosum* // Buchner R., Weber M. PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. — 2000 onwards. — Published on the Internet <http://www.paldat.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112944&system=1&permalink=116940> [accessed 2012—07—11].
22. Halbritter H. *Melampyrum pratense* // Buchner R., Weber M. PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. — 2000 onwards. — Published on the Internet <http://www.paldat.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112946&system=1&permalink=115992> [accessed 2012—07—11].
23. Halbritter H. *Melampyrum subalpinum* // Buchner R., Weber M. PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. — 2000 onwards. — Published on the Internet <http://www.paldat.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112948&system=1&permalink=116944> [accessed 2012—07—11].
24. Halbritter H. *Melampyrum sylvaticum* // Buchner R., Weber M. PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. — 2000 onwards. — Published on the Internet <http://www.paldat.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112958&system=1&permalink=114461> [accessed 2012—07—11].

25. Inceoğlu Ö. Pollen grains in some Turkish *Rhinantheae* (*Scrophulariaceae*) // Grana. — 1982. — **21**. — P. 83–96.
26. Mabberley D.J. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. — 858 p.
27. Minkin J.P., Eshbaugh W.H. Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* // Grana. — 1989. — **28**. — P. 1–18.
28. Moore P.D., Webb J.A. An illustrated guide to pollen analysis. — London: Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.
29. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
30. Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al. Disintegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. — 2001. — **88**(2). — P. 348–361.
31. Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B. Further disintegration of the *Scrophulariaceae* // Taxon. — 2005. — **54**. — P. 411–425.
32. Peregryn O., Tsybalyuk Z., Mosyakin S. Pollen morphology of Ukrainian species of the genus *Pedicularis* L. (*Orobanchaceae* Vent.) // Biodiv. Res. Conserv. — 2011. — **24**. — P. 5–12.
33. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
34. Takhtajan A. Flowering Plants. — Springer Verlag, 2009. — 871 p.
35. 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.
36. Těšitel J., Říha P., Svobodová Š., Malinová T., Štech M. Phylogeny, life history, evolution and biogeography of the rhinanthoid *Orobanchaceae* // Folia Geobotanica. — 2010. — **45**(4). — P. 347–367.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 25.07.2012 р.

З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин

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

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *MELAMPYRUM* L. (*OROBANCHACEAE*) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 10 видов рода *Melampyrum* L. флоры Украины. Для 5 видов пыльцевые зерна описаны впервые. Пыльцевые зерна 3-бороздные, эллипсоидальные или овальные, сфероидальные, сплюсненно-сфероидальные по форме, мелких и средних размеров, с характерными округлыми впадинами на мезокольпимах. Выделено пять типов скульптуры поверхности: переплетенно-мелкосетчатая, переплетенно-мелкосетчато-бугорчатая, бугорчатая, морщинисто-бугорчатая, разnobугорчатая и четыре типа скульптуры впадин: морщинистая, переплетенно-мелкосетчатая, зернистая и разnobугорчатая. Полученные палиноморфологические данные сопоставлены с системой рода. Наиболее важными секционными и видоспецифичными признаками являются форма, очертание, размеры пыльцевых зерен, толщина экзины, строение борозд и характер скульптуры. Установлено, что род *Melampyrum* характеризуется своеобразным комплексом палиноморфологических особенностей, что позволяет говорить о его филогенетическом единстве и отличии от других изученных родов трибы *Rhinantheae*. Показано, что род *Melampyrum* требует пересмотра с таксономической точки зрения.

К л ю ч е в ы е с л о в а: пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Melampyrum*, *Rhinantheae*, *Orobanchaceae*.

Z.M. Tsybalyuk, S.L. Mosyakin

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

PALYNOMORPHOLOGY OF SPECIES OF THE GENUS *MELAMPYRUM* L.
(*OROBANCHACEAE*) IN THE FLORA OF UKRAINE

Pollen morphology of 10 species of the genus *Melampyrum* L. was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of 5 species described in detail for the first time. Pollen grains of the studied species are 3-colpate, prolate or oval, spheroidal and oblate-spheroidal, small- and medium-sized, with the circular region of complete tectum in the centres of the mesocolpia. Five types of sculpture are identified: implecto-microreticulate, implecto-microreticulate-tuberculate, tuberculate, rugulate-tuberculate, unequally-tuberculate, and four types of sculpture of the circular region: rugulate, implecto-microreticulate, granulate, and unequally-tuberculate. The palynomorphological data were analyzed on the background of the system of *Melampyrum*. The shape, outline, size, exine thickness, pattern of exine surface and colpi structure are the most important species- and genus-specific features.

Key words: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Melampyrum*, Rhinanthaeae, Orobanchaceae.