

З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН

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

## ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ РОДУ *DIGITALIS* L. (*SCROPHULARIACEAE* S.L.)

*Ключові слова:* пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Digitalis*, *Erinus*, *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*

Рід *Digitalis* L. традиційно відносили до родини *Scrophulariaceae* Juss., підродини *Rhinantoideae*, триби *Digitaleae* [6, 24 та ін.]. За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень цю трибу зараховують до родини *Veronicaceae* Durande (*Plantaginaceae* s.l.) [9, 21—23, 25]. Систему роду *Digitalis* розробляли Л.І. Іваніна [2, 3], К. Werner [26], V.H. Heywood [14, 15] та інші науковці. Молекулярно-філогенетичний аналіз роду здійснено С. Bräuchler et al. [10].

Нашою метою було вивчення морфології пилкових зерен представників роду *Digitalis* для уточнення паліноморфологічної характеристики видів, виявлення варіабельності ознак і ступеня їх таксономічної значущості та з'ясування можливостей їх використання у систематиці.

У світовій флорі рід *Digitalis* налічує близько 36 видів, поширених переважно в Європі, Середземномор'ї, на Кавказі, в Західному Сибіру, Малій Азії, Ірані, на Канарських островах та острові Мадейра [2]. Деякі види нині розповсюдилися далеко за межами природного ареалу як натуралізовані, здичавілі або культивовані рослини. В Україні трапляються три види цього роду [20]. У флорі колишнього Радянського Союзу рід *Digitalis* представлений шістьма видами [2]. Для порівняння ми досліджували морфологію пилкових зерен роду *Erinus* L., котрий також належить до триби *Digitaleae* і містить два види, поширені на півночі Африки, у Піренеях та Альпах [25].

Відомості про морфологічні особливості пилкових зерен представників триби *Digitaleae* дуже фрагментарні. Є короткі загальні характеристики пилкових зерен роду *Digitalis* у цілому [13] і, зокрема, видів *D. purpurea* [11, 19] та *D. grandiflora* Mill. [1]. Деякі автори детальніше досліджували пилкові зерна *D. purpurea* з використанням як світлового, так і сканувального електронного мікроскопів [16—18]. Характер стратифікації екзини і структуру її шарів вивчено на ультратонких зрізах пилкових зерен *D. purpurea* [17]. Аналіз паліноморфологічної вивченості роду *Digitalis* засвідчує, що дані морфології пилкових зерен не прив'язувалися до системи роду.

### Матеріал і методи досліджень

Зразки пилкових зерен для досліджень відібрано в гербаріях Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (*KW*), Нікітського ботанічного саду (*YALT*), Державного природознавчого музею НАН України (*LWS*). Для вивчення під світловим мікроскопом (*CM*, *Biolar*) матеріал обробляли за загальноприйнятим

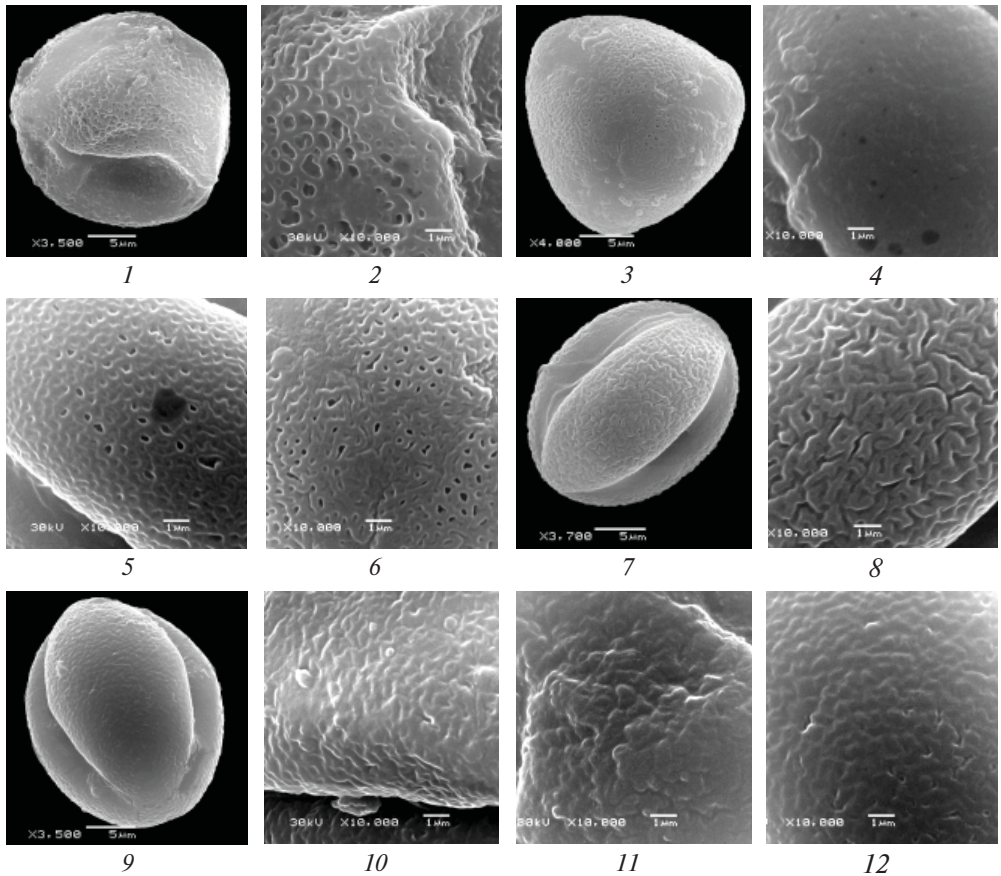


Рис. 1. Пилкові зерна *Digitalis* (СЕМ): 1, 2 — *D. obscura*; 3, 6 — *D. purpurea*; 4, 5 — *D. ciliata*; 7, 8 — *D. grandiflora*; 9, 12 — *D. lutea*; 10, 11 — *D. viridiflora*; 1, 7, 9 — вигляд з екватора; 3 — вигляд з полюса; типи скульптур: 2 — сітчаста; 4 — гладенька; 5 — ямчаста; 6, 8 — зморшкувато-ямчаста; 10–12 — зморшкувата

Fig. 1. Pollen grains of *Digitalis* (SEM): 1, 2 — *D. obscura*; 3, 6 — *D. purpurea*; 4, 5 — *D. ciliata*; 7, 8 — *D. grandiflora*; 9, 12 — *D. lutea*; 10, 11 — *D. viridiflora*; 1, 7, 9 — equatorial view; 3 — polar view; type of sculpture: 2 — reticulate; 4 — psilate; 5 — foveolate; 6, 8 — rugulate-foveolate; 10–12 — rugulate

ацетолізним методом [12], під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) пилкові зерна фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна, використовуючи загальноприйнятту термінологію [4, 7]. Досліджено пилкові зерна 10 видів (28 зразків) *Digitalis*, які представляють усі нині визнані п'ять секцій роду, і одного виду (два зразки) роду *Erinus*. Види розміщені за системами, прийнятими у працях К. Werner [26] і V.H. Heywood [14, 15].

## Результати досліджень та їх обговорення

### *Pid Digitalis*

#### Секція 1. *Frutescens* Benth.

*D. obscura* L. (рис. 1, 1, 2; рис. 3, 1, 2)

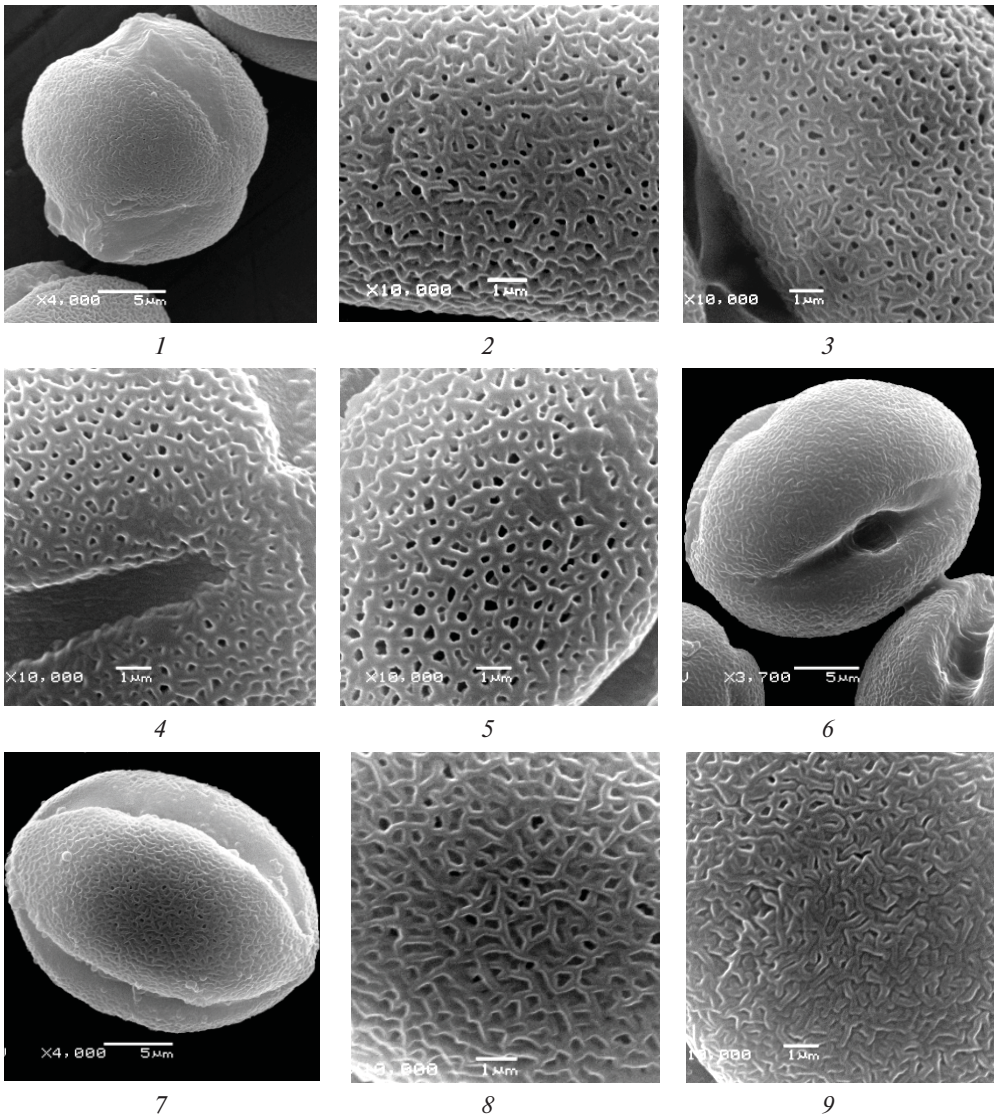


Рис. 2. Пилкові зерна *Digitalis* (СЕМ): 1–3 — *D. laevigata*; 4, 5 — *D. ferruginea*; 6, 9 — *D. nervosa*; 7, 8 — *D. lanata*, 1, 6, 7 — вигляд з екватора; 2–5, 8, 9 — струменясто-сітчаста скульптура  
 Fig. 2. Pollen grains of *Digitalis* (SEM): 1–3 — *D. laevigata*; 4, 5 — *D. ferruginea*; 6, 9 — *D. nervosa*; 7, 8 — *D. lanata*, 1, 6, 7 — equatorial view; 2–5, 8, 9 — striate-reticulate sculpture

**СМ.** Пилкові зерна (п. з.) триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві чи слаботрилопатеві, з екватора — широкоеліптичні або округлі. Полярна вісь (п. в.) — 18,6–22,6 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) — 15,6–21,3 мкм. Борозни довгі, 2,4–2,7 мкм завширшки, з більш-менш чіткими або нечіткими, нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечітко виражені, 1,3–2,7 мкм завдовжки, зрідка закриті краями борозен або спос-



терігаються розриви борозен на місці ор. Ширина мезокольпіїв (ш. мк.) — 11,9—14,6 мкм, діаметр апокольпіїв (д. ак.) — 2,7 мкм. Екзина тонка, 1,3—2,0 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпіїв сітчаста. Комірки переважно округлі, розташовані рідко. Скульптура борозних мембран гладенька.

**Досліджений зразок:** [Іспанія] Calatayud — In collibus. 2 Jul. 1909. Leg. Vicioso (*KW*).

### **Секція 2. *Digitalis***

***D. purpurea* L.** (рис. 1, 3, 6; рис. 3, 3, 4)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса слаботрилопатевої, трилопатевої або округло-трикутні, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. — 19,9—29,3(30,6) мкм, е. д. — (18,6)19,9—27,9 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з рівними чи нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі або чіткі, 4,0—8,0 мкм завдовжки, 4,0—6,6 мкм завширшки, зрідка ледь прикриті краями борозен або двозубим замком. Ш. мк. — 14,6—18,6 мкм, д. ак. — 2,7—5,3 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, розташовані щільно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпіїв зморшкувата, зморшкувато-ямчаста з переходом до сітчастої. Стінки тонкі, невисокі, перфорації дрібні, різної форми, розташовані рідко або густо. Скульптура борозних мембран гладенька чи зерниста.

**Досліджені зразки:** 1. Окр. Харькова, Павлово поле. Колекц. питомник. 17.VI.1940. Осадча (*KW*). 2. Черниговская обл., г. Прилуки, опытная станция эфирно-масличных растений. 18.VI.1951. М. Котов, Е. Карнаух, Г. Кузнецова (*KW*). 3. [Czech Republic] Moravia septentr., montes Hrubý Jeseník (distr. Bruntál): in silva caedua ad pagum Karlov non procul ab oppido Rýmařov, ca 770 m. s. m. 18.VIII.1974. F. Dvořák (*KW*).

### **Секція 3. *Macranthae* Heywood (= *Grandiflorae* Benth. p.p.)**

***D. ciliata* Trautv.** (рис. 1, 4, 5; рис. 3, 5, 6)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. 19,9—26,6 мкм, е. д. 18,6—25,3 мкм. Борозни довгі, 2,7—4,0 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужені до загострених або злегка заокруглених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, 2,4—2,7 мкм завдовжки, прикриті краями борозен. Ш. мк. 13,3—15,9 мкм, д. ак. 2,7—4,0 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпіїв гладенька, зморшкувата з переходом до зморшкувато-ямчастої або ямчастої. Стінки нечітко виражені, перфорації різної форми, розташовані рідко. Скульптура борозних мембран гладенька.

**Досліджені зразки:** 1. Abchasia. Ad fontes flum. Klycz, in Abietis Nordmannianae. 31.VII. (13.VIII) 1907. В. Marcowicz (*KW*). 2. Ущ. Листия-Чала. Темнохвойные

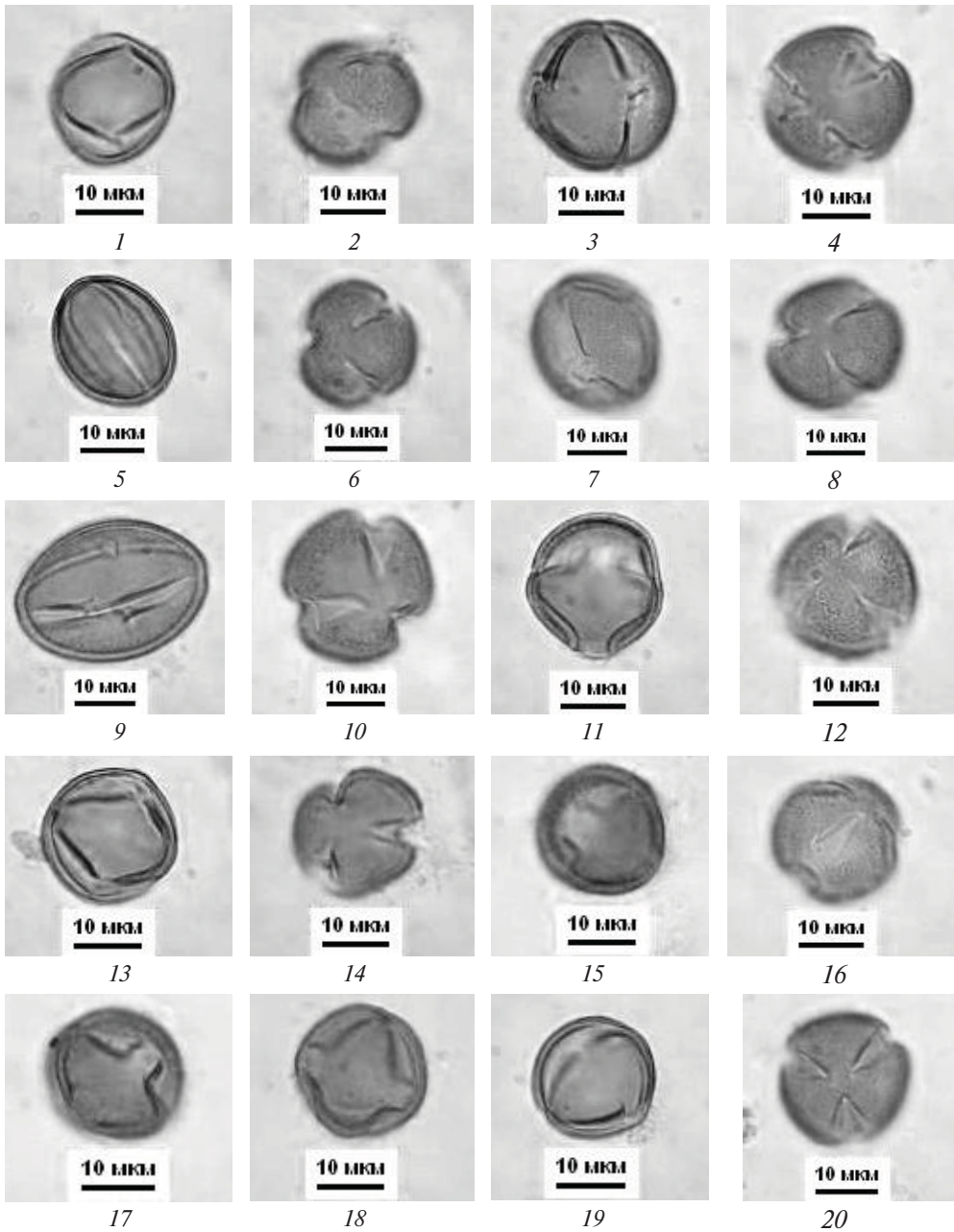


Рис. 3. Пилкові зерна *Digitalis* (СМ): 1, 2 — *D. obscura*; 3, 4 — *D. purpurea*; 5, 6 — *D. ciliata*; 7, 8 — *D. grandiflora*; 9, 10 — *D. lutea*; 11, 12 — *D. viridiflora*; 13, 14 — *D. laevigata*; 15, 16 — *D. ferruginea*; 17, 18 — *D. nervosa*; 19, 20 — *D. lanata*; 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17—19 — вигляд з екватора; 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 20 — вигляд з полюса

Fig. 3. Pollen grains of *Digitalis* (LM): 1, 2 — *D. obscura*; 3, 4 — *D. purpurea*; 5, 6 — *D. ciliata*; 7, 8 — *D. grandiflora*; 9, 10 — *D. lutea*; 11, 12 — *D. viridiflora*; 13, 14 — *D. laevigata*; 15, 16 — *D. ferruginea*; 17, 18 — *D. nervosa*; 19, 20 — *D. lanata*; 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17—19 — equatorial view; 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 20 — polar view

леса с преобл. *Picea orientalis*, выс. 1800 м. 29.VIII.1974. Пашкевич, Гагнидзе (KW). 3. Кавказ, Кубанская обл., верховья р. Теберды на каменистых местах, 6000'—8000'. 10 июля 1899. Н. Десулави (KW).

***D. grandiflora* Mill.** (рис. 1, 7, 8; рис. 3, 7, 8)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої або слаботрилопатевої, з екватора — широкоеліптичні чи, зрідка, округлі. П. в. — 21,3—33,2 мкм, е. д. — 18,6—25,3(26,6) мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з рівними краями, звужені до загострених кінців, зрідка зливаються по дві на апокольпіумах, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі або чіткі, 4,0—8,0 мкм завдовжки, ледве прикриті краями борозен або двозубим замком. Ширина мезокольпіумів (ш. мк.) — 13,3—18,6 мкм, діаметр апокольпіумів (д. ак.) — 2,7—5,3 мкм. Екзина 1,1—2,7 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, розташовані щільно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпіумів зморшкувата з переходом до зморшкувато-ямчастої або сітчастої. Стінки чітко виражені, товсті, перфорації дрібні, розташовані густо. Скульптура борозних мембран гладенька або зерниста.

**Досліджені зразки:** 1. Черкаська обл., Канівський р-н, Канівський заповідник, урочище Грушки. Узлісся. 07.1993. І.О. Єремко № 037126 (KW). 2. Киевская обл., Бородянский р-н, Тетеревский лес, 5—6 км к западу от с. Мирча, смешанный лес. 26.06.1988. С.Л. Мосякин, № 014023 (KW). 3. Сосновый ліс. Борова тераса р. Сейм., с. Жолдаки, Конопотський р-н, Сумська обл. 16.VI.1996. С.М. Панченко, № 072207 (KW).

**Секція 4. *Tubiflorae* Benth.**

***D. lutea* L.** (рис. 1, 9, 12; рис. 3, 9, 10)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні. П. в. — 25,3—34,6(35,9) мкм, е. д. — (19,9)21,3—27,9 мкм. Борозни довгі, 2,4—4,0 мкм завширшки, з нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечітко виражені, 1,3—4,0 мкм завдовжки, спостерігаються розриви борозен на місті ор. Ш. мк. — 14,6—19,9 мкм, д. ак. — 4,0—6,6 мкм. Екзина тонка, 1,3—2,0 мкм завтовшки, на апокольпіумах — до 2,7 мкм. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно, зрідка нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпіумів зморшкувата або зморшкувато-ямчата. Стінки нечітко виражені, перфорації дрібні, різної форми, розташовані рідко. Скульптура борозних мембран гладенька.

**Примітка.** У препараті, крім триборозно-орових пилкових зерен, зрідка трапляються чотириборозно-орові.

**Досліджені зразки:** 1. [Італія] Toscana — In herbosis iuxta rivum Mugnone, prope Caldine (Firenze), alt. m 163. 14.VI.1953. Leg. A. Contardo (KW). 2. [Італія, колишня територія Австро-Угорської імперії] Flora Tirolensis. Waldländer bei St. Gertrud im Sulden [Solda]. 24.07.1888. Leg. A. Zimmerer (LWS). 3. Ex horto bot. Petropolitano [прізвище колектора невідоме] (YALT).

***D. viridiflora* Lindl.** (рис. 1, 10, 11; рис. 3, 11, 12)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, переважно сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої чи слабо-трилопатевої, з екватора — округлі або широкоеліптичні. П. в. — (19,9)21,3—30,6 мкм, е. д. — 19,9—26,6(27,9) мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, 4,0—6,6 мкм завдовжки і завширшки, зрідка вкриті краями борозен. Ш. мк. — 13,3—18,6 мкм, д. ак. — 2,7—5,3 мкм. Екзина 2,0—2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно, зрідка нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпумів зморшкувата або зморшкувато-ямчаста. Стінки нечітко виражені, перфорації дрібні, різної форми, розташовані рідко чи, зрідка, густо. Скульптура борозних мембран гладенька.

**Досліджені зразки:** 1. Bulgaria (Болгария), area of locality Beglika — Beglika Nature Reserve; горные луга, каменистые осыпи. 28 июня 2006. С.Н. Зиман, Е.В. Булах, № 075029 (*КВ*). 2. Болгария, окр. Боровца, пик Сталина, лес из *Pinus peuce* на выс. 700 м. 18.VIII.1958. М. Котов (*КВ*). 3. Болгария, Рыльский хребет, окр. с. Боровца, лес из *Pinus peuce*. 18.VIII.1958. М. Котов, А. Барбарич (*КВ*).

**Секція 5. *Globiflorae* Benth.**

***D. laevigata* Waldst. et Kit.** (рис. 2, 1—3; рис. 3, 13, 14)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні чи округлі. П. в. — 18,6—29,3 мкм, е. д. — 15,9—25,3 мкм. Борозни довгі, 2,4—5,3 мкм завширшки, з чіткими або нечіткими, нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, 2,0—4,0 мкм завдовжки, 2,7—4,0 мкм завширшки. Ш. мк. — 11,9—18,6(19,9) мкм, д. ак. — 2,7—5,3 мкм. Екзина тонка, 1,1—2,0 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпумів струменясто-сітчаста. Струмочки нечітко виражені, тонкі, короткі, переплітаються, між ними густо розташовані дрібні просвіти. Скульптура борозних мембран гладенька або горбкувата.

**Досліджені зразки:** 1, 2. [Италия, колишня територія Австро-Угорської імперії] Pl. rar. Hung. II. p. 171. t. 158. In ditone Illyrico-litorali. In dumetis ad Ospos prope Tergestum [Trieste] Pichler (*КВ*). 2. [Інший зразок] In ditone Illyrico-litorali. In dumetis ad Ospos prope Tergestum. Pichler (*КВ*). 4. Plantae Charcovienses. H.b.Ch. [Hortus botanicus Charcoviens.]. 2 Aug. 1829 [прізвище колектора невідоме] (*КВ*).

***D. ferruginea* L.** (рис. 2, 4, 5; рис. 3, 15, 16)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — широкоеліптичні чи округлі. П. в. — 19,9—25,3(26,6) мкм, е. д. — 18,6—25,3 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з нечіткими, більш-менш рівними або нерівними краями, звужені до загострених або злегка заокруглених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, 2,4—5,3 мкм завдовжки, 4,0—5,3 мкм завширш-

ки, зрідка екваторіально витягнуті. Ш. мк. — 13,3—15,9 мкм, д. ак. — 2,7—4,0 мкм. Екзина тонка, 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі або нечіткі. Скульптура нечітка або чітка, сітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпумів струменясто-сітчаста. Струмочки нечітко виражені, тонкі, короткі, переплітаються, з густими, дрібними просвітами. Скульптура борозних мембран гладенька.

**Досліджені зразки:** 1. Turkey. Prov. Gümüsane: Gümüsane to Erzincan, Koze Dag Pass. stony slopes. Alt. 4500 ft. Coll. P. Furse. II.08.1962. № 3862 (КВ). 2. [Грузія] Кавказ. Бакурьян [Бакуриани], в лесу. 03.IX.1906. Е. Кудзинский (КВ). 3. [Азербайджан] Flora Caucasia. Ленкорань (КВ).

***D. nervosa* Steud. et Nachst. ex Benth.** (рис. 2, 6, 9; рис. 3, 17, 18)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, переважно сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої, з екватора — округлі чи широкоеліптичні. П. в. — 19,9—22,6 мкм, е. д. — 19,9—23,9 мкм. Борозни довгі, 4,0—6,6 мкм завширшки, з нечіткими краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, 4,0—7,9 мкм завдовжки і завширшки. Ш. мк. — 13,3—15,9 мкм, д. ак. — 2,7—4,0 мкм. Екзина тонка, 1,1—2,0 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура нечітка або чітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпумів струменясто-сітчаста. Струмочки нечітко виражені, тонкі, короткі, переплітаються, з густими, дрібними просвітами. Скульптура борозних мембран гладенька.

**Примітка.** В одному зразку, крім триборозно-орових пилоквих зерен, поодинокі трапляються чотириборозно-орові.

**Досліджені зразки:** 1. Арм. ССР, Кафанский р-н, Шикахокский заповедник, выс. 2003 м. 30.VII.1959. М. Григорян, Я. Мулкиджанян (КВ). 2. Ex herbario horti Petropolitani. Caucasus. Frick et Hohenacker. (КВ).

***D. lanata* Ehrh.** (рис. 2, 7, 8; рис. 3, 19, 20)

**СМ.** П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатевої чи слаботрилопатевої, з екватора — широкоеліптичні або округлі. П. в. — 18,6—26,6 мкм, е. д. — (17,3)18,6—23,9 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з рівними або нерівними краями, звужені до загострених кінців, зрідка зливаються по дві на апокольпіумах, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, 2,7—5,3 мкм завдовжки, ледь прикриті краями борозен або замком. Ш. мк. — (11,9)13,3—17,3 мкм, д. ак. — 2,4—5,3 мкм. Екзина тонка, 1,1—2,4 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рідко або нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста, зрідка нечітка.

**СЕМ.** Скульптура мезокольпумів струменясто-сітчаста. Струмочки чітко виражені, тонкі, короткі, переплітаються, між ними густі, дрібні просвіти. Скульптура борозних мембран гладенька або зерниста.

**Досліджені зразки:** 1. Полтавская обл., г. Лубны, опытная станция лекарственных растений. 19.VI.1951. М. Котов, Е. Карнаух, Г. Кузнецова (КВ). 2. Полтавская обл., Лубенская лекарственная станция (культивируется). 19.VI.1951.



М. Котов, Е. Карнаух, Г. Кузнецова (КВ). 3. Околиці м. Києва. Феофанія. В лісі як здичавіла рослина (культивувалася на науково-дослідній базі Ін-ту ботаніки АН УРСР у Феофанії). 17.VII.1961. В.С. Володченко, Г.О. Кузнецова, В.В. Протопопова (КВ). 4. Молдавская ССР, Чимишлийский (б. Кайнарский) р-н, ст. Злоти, в ясенево-дубовом лесу, на суглинистой серой лесной почве, рассеянно. 1958.VI.25. Собр. В. Андреев, И. Молькова. Опред. В. Андреев (КВ).

Рід *Erinus* L.

*E. alpinus* L. (рис. 4, 1—7)

СМ. П. з. триборозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса трилопатеві або слаботрилопатеві, з екватора — широкоеліптичні. П. в. — 19,9—29,3 мкм, е. д. — 14,6—18,6(19,9) мкм. Борозни довгі, 2,7—4,0(5,3) мкм завширшки, з більш-менш рівними краями, розширюються до притуплених кінців, зрідка зливаються по дві на апокольпіумах, борозні мембрани гладенькі. Ори нечітко виражені, видовжені по екватору або у вигляді щілин, 1,3—2,7 мкм завдовжки, 6,6 мкм завширшки. Ш. мк. — 10,6—13,3 мкм, д. ак. — 5,3 мкм. Екзина дуже тонка, 0,4—0,7 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура гладенька.

СЕМ. Скульптура мезокольпіумів гладенька, інколи з крапчастими перфораціями, розташованими біля апертур. Скульптура борозних мембран гладенька.

Досліджені зразки: 1. [Австрія] Vorarlbergia. In glareosis calcareis proxime ad alpem Jassella ad pedem montis «drei Schwestern» prope urbem Feldkirch; solo calcareo; 1080 mt. s. m. Schönach. (КВ). 2. [Швейцарія] Окрест. Женевы. Подошва г. Салевъ. Каменистые места. 1904.05.V. Leg.: G. Schirjajew (КВ).

Отримані дані свідчать про те, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Digitalis* триборозно-орові. У пилкових зерен *D. lutea*, *D. ciliata* та *D. nervosa* в одному зразку, крім триборозно-орових, поодинокі трапляються і чотириборозно-орові. В усіх видів роду форма п. з. непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні і сплющено-сфероїдальні. І лише у пилкових зерен *D. lutea* (рис. 3, 9) вони еліпсоїдальної форми. Рід характеризується п. з. переважно середніх розмірів, зрідка дрібними: полярна вісь становить 18,6—34,6(35,9) мкм, екваторіальний діаметр — 15,6—27,9 мкм. Найменші за розміром пилкові зерна притаманні *D. obscura* (18,6—22,6 × 15,6—21,3 мкм), найбільші — *D. lutea* (25,3—34,6(35,9) × (19,9)21,3—27,9 мкм). У п. з. усіх досліджених видів борозни довгі, 2,4—5,3 мкм завширшки, з чіткими або нечіткими, більш-менш рівними чи нерівними краями, звужуються до загострених або злегка заокруглених кінців, зрідка зливаються по дві на апокольпіумах (зокрема, у *D. grandiflora* і *D. lanata*), з гладенькими борозни-ми мембранами. Ори нечіткі (наприклад, у *D. laevigata*), прикриті краями борозен або замком (*D. grandiflora*, *D. ciliata*, *D. purpurea*, *D. lanata* і *D. viridiflora*), інколи спостерігаються розриви борозен на місці ор (*D. lutea*, *D. obscura*) або чіткі, округлі чи видовжені за екватором (*D. nervosa* і *D. ferruginea*). Найбільші ори виявлено у *D. nervosa* — 4,0—6,6 мкм (рис. 3, 17, 18).

Екзина 1,1—2,7 мкм завтовшки, покривно-стовпчиккового типу. На ультратонких зрізах *D. purpurea*, досліджених за допомогою трансмісійної електрон-

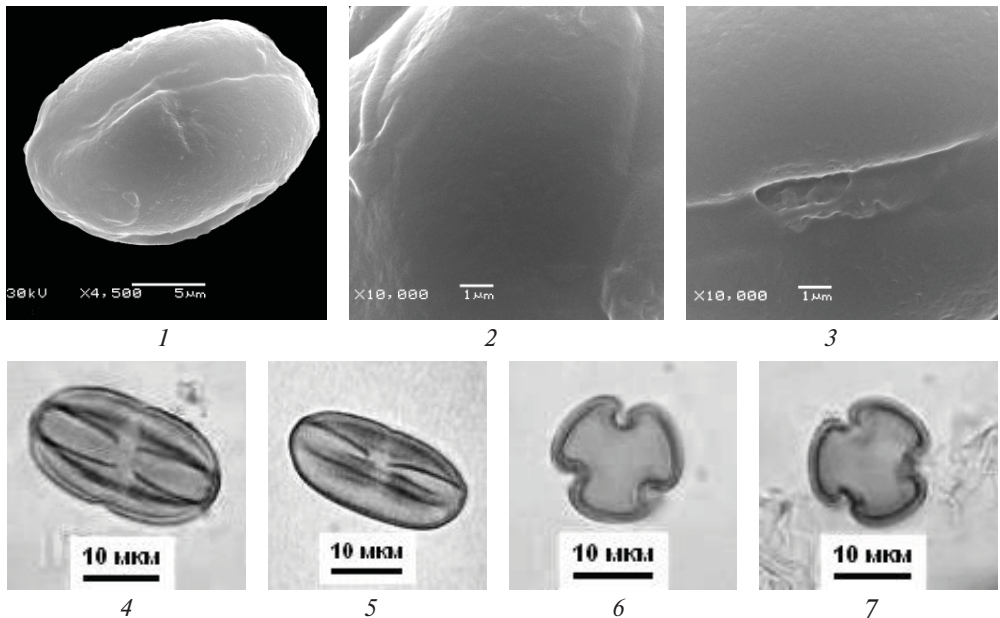


Рис. 4. Пилкові зерна *Erinus*: 1–3 — *E. alpinus* (СЕМ); 1 — загальний вигляд; 2, 3 — гладенька скульптура; 4–7 — *E. alpinus* (СМ); 4, 5 — вигляд з екватора; 6, 7 — вигляд з полюса  
 Fig. 4. Pollen grains of *Erinus*: 1–3 — *E. alpinus* (SEM); 1 — general view; 2, 3 — psilate sculpture; 4–7 — *E. alpinus* (LM); 4, 5 — equatorial view; 6, 7 — polar view

ної мікроскопії [17], чітко видно екзину та інтину. Екзина складається з ектекзини та ендекзини. Ектекзина тришарова: покрив, стовпчики і підстильний шар. Покрив з перфораціями, стовпчики довгі, різні за товщиною, розташовані рідко. Підстильний шар добре виражений, товстий. Ендекзина представлена тонким перервним шаром, чітко відділяється від підстильного шару [17]. Інтина вдвічі товстіша за підстильний шар [17]. При дослідженні пилкових зерен під СМ в екзині розрізняється покрив, рівний стовпчиковому шару. Підстильний шар і ендекзину розділити неможливо, оскільки вони формують єдиний рівномірно потовщений утвір.

Скульптура поверхні мезокольпумів у пилкових зерен досліджених видів роду *Digitalis* досить різноманітна: гладенька, зморшкувата, ямчата, зморшкувато-ямчата, сітчаста та струменясто-сітчаста. У пилкових зерен *D. ciliata* (рис. 1, 4, 5) вона гладенька і зморшкувата з поступовим переходом до ямчатої або зморшкувато-ямчатої. Пилкові зерна *D. lutea* (рис. 1, 12) і *D. viridiflora* (рис. 1, 10, 11) мають зморшкувату скульптуру з переходом до зморшкувато-ямчатої. Для пилкових зерен *D. purpurea* (рис. 1, 6) та *D. grandiflora* (рис. 1, 8) характерна зморшкувата скульптура з переходом до зморшкувато-ямчатої та сітчастої. Пилковим зернам *D. obscura* (рис. 1, 2) притаманна сітчаста скульптура, а п. з. *D. laevigata* (рис. 2, 2, 3), *D. ferruginea* (рис. 2, 4, 5), *D. lanata* (рис. 2, 8) і *D. nervosa* (рис. 2, 9) — струменясто-сітчаста.

Згідно з нашими даними форма та розміри пилоквих зерен, а також кількість апертур усіх зразків кожного виду залишаються сталими. Ми з'ясували, що для пилоквих зерен досліджених видів характерна варіабельність скульптури поверхні мезокольпумів. Зауважимо, що найбільш варіабельні за характером скульптури пилові зерна *D. ciliata*.

Паліноморфологічний аналіз систем роду *Digitalis* [2, 3, 14, 15, 26] показав, що діагностичними ознаками секційного рівня є характер скульптури та деталі її будови. Додаткові суттєві ознаки — розмір та форма пилоквих зерен і деталі будови ор.

Пилкові зерна секції *Frutescentes* [10, 14, 26], зокрема *D. obscura*, вирізняються серед п. з. інших досліджених видів сітчастою скульптурою та найменшими розмірами, що не суперечить правомірності виділення даної секції.

Досліджені види секції *Tubiflorae* [14, 26] подібні за зморшкуватою скульптурою п. з. з переходом до зморшкувато-ямчастої. Однак вони відрізняються за іншими ознаками: п. з. *D. lutea* характерна еліпсоїдальна форма, тимчасом як у п. з. *D. viridiflora* — переважно сфероїдальна. Також зрідка у *D. lutea* відзначали чотириборозно-орові пилові зерна, розриви борозен на місці ор та найбільші розміри. Слід зазначити, що молекулярно-філогенетичні дані [10] вказують на поліфілетичність групи *Tubiflorae* в її традиційному обсязі. Проте ми дослідили лише ті види, які за філогенетичною схемою споріднені з представниками секції *Macranthae*, а інші, котрі раніше відносили до секції *Tubiflorae* (наприклад, *D. parviflora* Jacq., *D. subalpina* Wg.-Bl.), не вивчали. З цієї причини ми не можемо паліноморфологічними даними підтвердити чи заперечити поліфілію даної групи.

Пилкові зерна секції *Macranthae* [14, 15, 26], зокрема *D. ciliata* та *D. grandiflora*, різняться за характером скульптури. Так, п. з. *D. ciliata*, як уже зазначалося, мають гладенький, зморшкуватий, з переходом до зморшкувато-ямчастого і ямчастого типи скульптури, тимчасом як у п. з. *D. grandiflora* — зморшкувата скульптура з переходом до ямчастої та сітчастої. Пилкові зерна цих двох видів також різняться за елементами будови скульптури: зокрема, п. з. *D. ciliata* (рис. 1, 5) мають нечітко виражені стінки, а п. з. *D. grandiflora* (рис. 1, 8) — чітко виражені. За системою Л.І. Іваніної [2] та молекулярно-філогенетичними даними [10] секції *Tubiflorae* та *Macranthae* об'єднані у секцію *Grandiflorae* (= *Macranthae*). Згідно з нашими даними особливості пилоквих зерен більшою мірою свідчать про філогенетичну єдність і, відповідно, доцільність об'єднання цих секцій, оскільки їхні види чітко не розмежовуються за характером скульптури. Однак, з іншого боку, комплекс паліноморфологічних ознак вказує на певні відмінності на видовому рівні, що є підставою для виділення підсекцій, які, проте, не відповідають за обсягами групам «*Macranthae*» і «*Tubiflorae*» s. str.

За характером скульптури пилоквих зерен виявлено подібність представників секцій *Digitalis* [10, 14, 26], зокрема *D. purpurea*, та *Macranthae*. Молекулярний аналіз також вказує на близьку спорідненість монофілетичної секції *Digitalis* та клади, яка містить представників секцій *Tubiflorae* і *Macranthae*, розглянутих вище.

Пилкові зерна секції *Globiflorae* [2, 14, 26] — *D. lanata*, *D. laevigata*, *D. nervosa* і *D. ferruginea* — відрізняються від пилку попередніх секцій за струменясто-сіт-

частою скульптурою. Отже, особливості пилкових зерен свідчать про слушність виділення цієї секції. Молекулярно-філогенетичний аналіз [10] також підтверджує її монофілетичність. З даної групи видів найбільше вирізняються п. з. *D. lanata* (рис. 2, 8) за чітко вираженими струмочками і великими просвітами, тимчасом як пилкові зерна трьох останніх видів мали нечітко виражені струмочки і дрібніші просвіти. Таким чином, морфологічні ознаки пилкових зерен підтверджують розподіл даної секції на підсекції *Hymenosepalae* (зокрема, *D. laevigata*, *D. nervosa* і *D. ferruginea*) та *Blepharosepalae* (*D. lanata*) за системою К. Werner [26].

Порівняльно-паліноморфологічний аналіз родів *Erinus* та *Digitalis* виявив їх подібність за типом апертур, формою, обрисами та розмірами. У пилкових зерен *E. alpinus* зрідка борозни зливаються по дві на апокольпіумах, що також спостерігається і в п. з. *D. grandiflora* та *D. lanata*. Проте, окрім вказаних ознак подібності, між пилковими зернами родів *Erinus* та *Digitalis* виявлені і відмінності. У п. з. *Digitalis* борозни звужуються до загострених або злегка заокруглених кінців, тимчасом як у п. з. *Erinus* вони розширюються до притуплених кінців. Пилкові зерна *Erinus* мають тоншу, ніж п. з. *Digitalis*, екзину. Для п. з. *E. alpinus* (рис. 4, 2, 3) характерна гладенька скульптура. Такий гладенький тип скульптури притаманний пилковим зернам *D. ciliata* (рис. 1, 4). Отже, комплекс паліноморфологічних ознак, з одного боку, свідчить про чітку відмінність на родовому рівні, а з другого — вказує на близьку спорідненість цих таксонів.

За типом апертур і характером скульптури найподібнішими до п. з. *Digitalis* і *Erinus* є п. з. представників секції *Pseudolysimachium* роду *Veronica*. Пилкові зерна секції *Pseudolysimachium* характеризуються триборозно-оровим типом апертур та гладеньким, ямчастим, зморшкуватим, зморшкувато-ямчастим і сітчастим типами скульптури [5, 8], що характерно і для п. з. триби *Digitaleae*. Однак треба зауважити, що цілковитої подібності немає, є й певні відмінності; зокрема, це стосується розмірів пилкових зерен та елементів будови апертур. За струменясто-сітчастим типом скульптури, характерним для пилкових зерен секції *Globiflorae* роду *Digitalis*, спостерігається подібність до п. з. секції *Alsinebe* Griseb. роду *Veronica* (оригінальні дані). Водночас виявлені і чіткі відмінності: пилкові зерна *Digitalis* мають триборозно-оровий тип апертур, тимчасом як п. з. *Alsinebe* — триборозний. Отже, всі ці риси подібності у будові пилкових зерен свідчать про близьку спорідненість *Digitalis* та *Erinus*, а подібність їхніх пилкових зерен до пилку представників секцій *Pseudolysimachium* та *Alsinebe* роду *Veronica*, очевидно, є наслідком паралельної еволюції у більш віддалено споріднених групах. Це не суперечить їх віднесенню до родини *Veronicaceae* за молекулярно-філогенетичними даними [9, 21—23, 25].

## Висновки

Досліджено пилкові зерна 10 видів роду *Digitalis* та одного виду роду *Erinus* з них уперше описано п. з. 9 видів. Встановлено, що діагностичними ознаками секційного та підсекційного рівнів роду *Digitalis* є характер скульптури і деталі її будови. Додаткові суттєві ознаки — розмір та форма пилку і деталі будови ор. Особливості



пилкових зерен добре узгоджуються з традиційними системами роду [2, 14, 26], модифікованими за результатами молекулярно-філогенетичних досліджень [10].

Пилкові зерна роду *Digitalis* подібні до п. з. *Erinus* за типом апертур, формою, обрисами, розмірами та характером скульптури, що свідчить про близьку спорідненість цих таксонів. Діагностичні ознаки родового рівня — це характер скульптури та елементи будови борозен. Подібність пилкових зерен триби *Digitaleae* з п. з. деяких представників секцій роду *Veronica*, очевидно, є результатом паралельної еволюції у більш віддалено споріднених групах.

1. *Алешина Л.А.* Род *Digitalis* L. — Наперстянка // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae—Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 126.
2. *Иванина Л.И.* Наперстянка — *Digitalis* L. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — Т. 22. — С. 514—526.
3. *Иванина Л.И.* Наперстянка — *Digitalis* L. // Флора европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — С. 239—240.
4. *Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
5. *Мосякин С.Л., Цымбалюк З.Н.* Особенности пыльцевых зерен секции *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch рода *Veronica* L. // Сб. науч. тр. XII Всерос. палинол. конф. (29 сентября — 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург). — СПб.: ВНИГРИ, 2008. — I. — С. 92—98.
6. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. — Л., 1987. — 439 с.
7. *Токарев П.И.* Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
8. *Цымбалюк З.М.* Палиноморфология видів секції *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch роду *Veronica* L. флори України // Укр. ботан. журн. — 2008. — 65, № 6. — С. 823—835.
9. *Albach D.C., Meudt H.M., Oxelman B.* Piecing together the «new» *Plantaginaceae* // Amer. J. Bot. — 2005. — 92 (2). — P. 297—315.
10. *Bräuchler C., Meimberg H., Heubl G.* Molecular phylogeny of the genera *Digitalis* L. and *Isoplexis* (Lindley) Loudon (*Veronicaceae*) based on ITS- and *trnL*-F sequences // Plant Syst. Evol. — 2004. — 248. — P. 111—128.
11. *Erdtman G.* An introduction in to pollen analysis. — Waltham, Mass.: The Chronica Botanica Co., 1943. — 239 p.
12. *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
13. *Faegri K., Iversen J.* Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
14. *Heywood V.H.* *Digitalis* L. // Flora Europaea. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1972. — Vol. 3. — P. 239—241.
15. *Heywood V.H.* Flora Europaea notulae systematicae ad floram europaeam spectantes No 13. *Scrophulariaceae: Digitalis* L. // Bot. J. Linn. Soc. — 1972. — 65 (4). — P. 357.
16. *Hong D.* Taxonomy and evolution of the *Veroniceae* (*Scrophulariaceae*) with special reference to palynology // Opera Bot. — 1984. — 75. — P. 1—60.
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. *Minkin J.P., Eshbaugh W.H.* Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* // Grana. — 1989. — 28. — P. 1—18.
19. *Moore P.D., Webb J.A.* An illustrated guide to pollen analysis. — London; Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.
20. *Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M.* Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
21. *Olmstead R.G., Reeves P.A.* Evidence for the polyphyly of the *Scrophulariaceae* based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1995. — 82. — P. 176—193.

22. *Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al.* Disintegration of the *Scrophulariaceae* // *Amer. J. Bot.* — 2001. — **88**. — P. 348—361.
23. *Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B.* Further disintegration of the *Scrophulariaceae* // *Taxon.* — 2005. — **54**. — P. 411—425.
24. *Takhtajan A.L.* Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
25. *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.
26. *Werner K.* Taxonomie und Phylogenie der Gattungen *Isoplexis* (Lindl.) Benth. und *Digitalis* L. // *Feddes Repert.* — 1965. — **70** (1—3). — S. 109—135.

*З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин*

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

**ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
РОДА *DIGITALIS* L. (*SCROPHULARIACEAE* s.l.)**

С помощью светового и сканирующего электронных микроскопов изучены пыльцевые зерна 11 видов (28 образцов) из двух родов трибы *Digitaleae*. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные или сплюсненно-сфероидальные, средние и мелкие. Впервые выделены шесть типов скульптуры: гладкий, морщинистый, ямчатый, морщинисто-ямчатый, сетчатый и струйчато-сетчатый. Установлено, что диагностическими признаками на секционном и подсекционном уровнях рода *Digitalis* являются характер скульптуры пыльцевых зерен и детали ее строения. Пыльцевые зерна родов *Digitalis* и *Erinus* проявляют сходство по типу апертур, форме, очертаниям и размерам, что подтверждает точку зрения о родстве этих таксонов. Особенности пыльцевых зерен хорошо согласуются с традиционными системами рода *Digitalis*, модифицированными в соответствии с результатами молекулярно-филогенетических исследований. Сходство пыльцевых зерен *Digitalis* и *Erinus* с пыльцой секций *Pseudolysimachium* и *Alsinebe* рода *Veronica*, очевидно, является результатом параллельной эволюции в более отдаленных родственных группах. Это не противоречит их отнесению к семейству *Veronicaceae* согласно молекулярно-филогенетическим данным.

*К л ю ч е в ы е с л о в а:* пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Digitalis*, *Erinus*, *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*.

*Z.M. Tsybalyuk, S.L. Mosyakin*

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

**POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *DIGITALIS* L. (*SCROPHULARIACEAE* s.l.)**

Pollen grains of 11 species (28 specimens) of 2 genera of tribe *Digitaleae* were studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of the studied species are 3-colporate, prolate, spheroidal and oblate-spheroidal, middle- to small-sized. Six types of sculpture are identified for the first time: psilate, rugulate, foveolate, rugulate-foveolate, reticulate, and striate-reticulate. Diagnostic features at the level of sections and subsections of the genus *Digitalis* are the sculpture type and its details. Pollen grains of *Digitalis* are similar to those of *Erinus* by their type of apertures, shape and size of pollen grains, which confirms the close phylogenetic relatedness of these genera. Palynomorphological peculiarities are well correlated with the traditional systems of *Digitalis* modified according to recent molecular phylogenetic studies. Similarity of pollen grains of *Digitalis* and *Erinus* to those of representatives of *Veronica* sections *Pseudolysimachium* and *Alsinebe* is probably a result of parallel evolution in more distantly related groups, which is in accordance with their placement in the family *Veronicaceae*, as suggested by results of molecular phylogenetic studies.

*Key words:* pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Digitalis*, *Erinus*, *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*.