



С.Л. МОСЯКІН, З.М. ЦИМБАЛЮК

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

**ФІЛОГЕНЕТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ  
ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИХ  
ОСОБЛИВОСТЕЙ ПРЕДСТАВНИКІВ  
РОДИНИ *CHENOPODIACEAE* VENT.**

*Ключові слова: пилкок, паліноморфологія, текстура,  
скульптура, філогенія, Chenopodiaceae*

Завдяки новим даним, отриманим у результаті морфологічних, фітогеографічних і молекулярно-філогенетичних досліджень [7, 21, 22, 28 та ін.], значно змінено та уточнено систему родини *Chenopodiaceae*. У зв'язку з цим виникла необхідність переглянути і паліноморфологічні дані щодо цієї родини та оцінити значущість ознак пилку з погляду нової філогенетично обґрунтованої таксономічної схеми. Ми намагались виявити кореляцію між паліноморфологічними особливостями і підтвердженими філогенетичними зв'язками у межах триб і між трибами родини, а також можливі еволюційні тенденції ознак пилку.

Методика досліджень описана нами у попередніх публікаціях [9, 10, 13]. Висновки цієї статті базуються на результатах оригінальних паліноморфологічних досліджень 180 видів, що належать до 75 родів усіх триб родини *Chenopodiaceae* у складі світової флори. Детальні описи пилкових зерен представників *Chenopodiaceae* під світловим та сканувальним електронним мікроскопом подані в дисертаційній роботі одного з авторів [14].

Основними еволюційно значущими ознаками пилкових зерен *Chenopodiaceae* є текстура екзини і, до певної міри, скульптура поверхні мезопоріумів, хоча подібність за цією ознакою може виникати паралельно в різних еволюційних лініях [5, 6]. Якщо оцінити ознаки пилкових зерен *Chenopodiaceae* (багатопоровий тип, глобальне розташування пор, їх кількість від 8 до 100 (150), тонка, ледь помітна ендекзина, товста ектекзина, яка складається з циліндричних стовпчиків, товстий покрив, дуже дрібні скульптурні елементи) за їхніми ймовірними анцестральними станами та відносною еволюційною просунутістю, то можна дійти висновку, що вони переважно спеціалізовані та еволюційно досить молоді [1–4]. Ми виділили три основні еволюційні морфологічні групи пилкових зерен за текстурою екзини, які, своєю чергою, за скульптурою поверхні мезопоріумів поділяються на кілька підгруп. Виділені групи і підгрупи не можуть ототожнюватися з філогенетичними кладами і таксонами лободових, оскільки однозначного зв'язку між паліноморфологічними ознаками і положенням певної групи у філогенетичній схемі родини, очевидно, не існує. Проте ми виявили паліноморфологічні особливості та тенденції їх розвитку для досить значних груп (рангу триб, груп родів, а інколи й родів) [11].

Перша морфологічна група об'єднує рослини з пилком, для якого характерна великокрапчаста текстура екзини. Однак пилкові зерна цієї групи дуже неоднорідні за скульптурою поверхні мезопоріумів, а тому ми розділяємо її на чотири підгрупи:

1) з різношипикуватою скульптурою: рід *Dysphania* R. Br. emend. Mosyakin et Clemants (зокрема, секції *Dysphania* і *Tetrasepala* (Aellen) A.J. Scott);

2) з великошипикуватою скульптурою: рід *Dysphania* (секції *Orthospora* (R. Br.) Mosyakin et Clemants і *Adenois* (Moq.) Mosyakin et Clemants), а також роди *Rhagodia* R. Br., *Spinacia* L., *Microgynoecium* Hook. fil. і деякі представники роду *Chenopodium* L. (зокрема, *C. polyspermum* L., *C. murale* L., *C. californicum* (S. Watson) S. Watson і *C. bonus-henricus* L.);

3) з дрібношипикуватою скульптурою: рід *Dysphania* (секція *Botryoides* (C.A. Mey.) Mosyakin et Clemants), а також роди *Ceratocarpus* L., *Krascheninnikovia* Gueldenst., *Axyris* L., *Einadia* Raf., *Suckleya* A. Gray, *Cycloloma* Moq., *Alexandra* Bunge і *Chenopodium* (зокрема, *C. foliosum* Asch., *C. hybridum* L., *C. simplex* (Torr.) Raf., *C. striatiforme* J. Murr);

4) з ультрадрібношипикуватою скульптурою: роди *Polycnemum* L., *Camphorosma* L., *Panderia* Fisch. et C.A. Mey., *Kirilowia* Bunge, *Kochia* Roth. (зокрема, *K. scoparia* (L.) Schrad.), *Bassia* All. (зокрема, *B. hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze) і *Petrosimonia* Bunge (зокрема, *P. triandra* (Pall.) Simonk.). У цій підгрупі за формою, обрисом та кількістю пор чітко відособлюється пилко роду *Polycnemum*.

Таким чином, великокрапчаста текстура екзини характерна для пилкових зерен представників базальної групи (рід *Polycnemum* з триби *Polycnemeae* Dumort.), різних представників триби *Chenopodieae* (зокрема, всі представ-

ники роду *Dysphania* у розширеному обсязі, деякі представники *Chenopodium* subgen. *Chenopodium* та subgen. *Blitum* (L.) I. Hiitonen, *Einadia*, *Rhagodia*, *Cycloloma* тощо), всіх представників триби *Ceratocarpeae* Mosyakin (*Ceratocarpus*, *Krascheninnikovia*, *Axyris*), а також окремих нечисленних представників триб *Camphorosmeae* Endl. та *Salsoleae* Moq. Заслугує на увагу значна подібність пилкових зерен *Kochia scoparia* і *Bassia hyssopifolia*. Ці види дуже подібні і за макроморфологічними ознаками, а також можуть інколи гібридизувати між собою, на що вказував один із авторів даної статті [23]. Попередні молекулярно-філогенетичні результати дослідження триби *Camphorosmeae* на основі послідовностей нуклеотидів внутрішнього транскрибованого спейсеру (ITS) [22] також вказують на близьку спорідненість цих груп та високу філогенетичну неоднорідність тих різноманітних груп, яких раніше відносили до *Bassia sensu latissimo* [29].

Друга морфологічна група об'єднує рослини з пилковими зернами, для яких характерна невеликокрапчаста текстура екзини. За скульптурою поверхні мезопоріумів поділяється на три підгрупи:

1) з великошипикуватою скульптурою: роди *Beta* L. (зокрема, *B. macrorrhiza* Steven, *B. lomatogona* Fisch. et C.A. Mey. і *B. trigyna* Waldst. et Kit.), *Chenopodium* (*Monolepis pusilla* Torr., *C. urbicum* L., *C. × schulzeanum* J. Murr, *C. chenopodioides* (L.) Aellen, *C. auricomiforme* J. Murr et Thell., *C. acuminatum* Willd.), *Atriplex* L. (*A. aucheri* Moq., *A. patula* L., *A. oblongifolia* Waldst. et Kit., *A. sphaeromorpha* Pjin) та *Exomis* Fenzl ex Moq.;

2) з дрібношипикуватою скульптурою: роди *Hablitzia* M. Bieb., *Chenopodium* (*Monolepis nuttalliana* (Schult.) Greene, *C. glaucum* L., *C. rubrum* L., *C. berlandieri* Moq., *C. ficifolium* Smith, *C. suecicum* J. Murr, *C. laciniatum* J. Murr, *C. lobatum* (Prodán) Dvořák, *C. acerifolium* Andr., *C. vulvaria* L.), *Atriplex* (*A. littoralis* L., *A. patens* (Litv.) Pjin, *A. hortensis* L., *A. sagittata* Borkh., *A. prostrata* Boucher ex DC., *A. micrantha* C.A. Mey., *A. rosea* L., *A. tatarica* L., *Halimione pedunculata* (L.) Aellen, *H. verrucifera* (M. Bieb.) Aellen), *Graya* Hook. et Arn. та *Zuckia* P.C. Standley;

3) з ультрадрібношипикуватою скульптурою: роди *Chenolea* Thunb., *Kochia* (*K. prostrata* (L.) Schrad., *K. laniflora* (S.G. Gmel.) Borbás), *Ofaiston* Raf., *Petrosimonia* (*P. oppositifolia* (Pall.) Litv., *P. brachiata* (Pall.) Bunge), *Salsola* L. s. l. (*S. tamariscina* Pall., *S. tragus* L., *S. collina* Pall.), *Halogeton* C.A. Mey., *Suaeda* Forssk. ex Scop. (зокрема, *S. altissima* (L.) Pall.) та *Borszczowia* Bunge.

Отже, пилкові зерна з невеликокрапчастою текстурою екзини характерні для деяких представників базальної гілки *Chenopodiaceae* — триби *Beteae* Moq. (зокрема, представники родів *Beta* та *Hablitzia*), деяких видів триби *Chenopodieae* та більшості *Atripliceae* C.A. Mey. (роди *Atriplex*, *Graya*, *Zuckia*) і деяких представників триб *Camphorosmeae* і *Salsoleae*.

Третя морфологічна група об'єднує рослини з пилком, для якого властива дрібнокрапчаста текстура екзини; вона поділяється на дві підгрупи:

1) з дрібношипикуватою скульптурою: роди *Beta* (зокрема, *B. maritima* L., *B. vulgaris* L.), *Acroglochin* Schrad. ex Schult., *Aphanisma* Nutt. ex Moq., *Oreobliton*

Durieu, *Chenopodium* (*C. oahuense* (C.A. Mey.) Aellen, *C. desiccatum* A. Nels., *C. pratericola* Rydb., *C. novopokrovskyanum* (Aellen) Uotila, *C. missouriense* Aellen, *C. strictum* Roth, *C. album* L., *C. lanceolatum* Muehl. ex Willd., *C. pedunculare* Bertol., *C. opulifolium* Schrad. ex DC., *C. × preissmannii* J. Murr, *C. × thellungii* J. Murr, *C. × pseudostriatum* (Zschacke) J. Murr, *C. × morariui* (Prodan) Mosyakin та *C. zerovii* Iljin) і *Holmbergia* Hicken;

2) з ультрадрібношипикуватою скульптурою: роди *Nitrophila* S. Wats., *Bassia* (*B. hirsuta* (L.) Asch., *B. sedoides* (Pall.) Asch.) і триб *Corispermeae* Moq., *Sclerolaeneae* A.J. Scott, *Salsoleae* Moq. (більшість родів), *Suaedeae* Moq., *Halopeplideae* Ulbr. і *Salicornieae* Dumort. У цій підгрупі за комплексом якісних та кількісних ознак чітко відособлюється пилко роду *Nitrophila* (триба *Polyscemeae*).

Пилкові зерна з дрібнокрапчастою текстурою екзини є дуже характерними для філогенетично просунутих (термінальних) клад *Chenopodiaceae*: *Sclerolaeneae*, *Salsoleae* (абсолютна більшість представників), *Suaedeae*, *Halopeplideae* та *Salicornieae*. Проте ця група включає також деяких представників базальних гілок з триб *Polyscemeae* (рід *Nitrophila*) та *Beteae* (роди *Acroglochis*, *Aphanisma*, *Oreobliton*) і види надзвичайно поліморфного у паліноморфологічному відношенні родового комплексу *Chenopodium* (переважно види підроду *Chenopodium*).

Яким же чином можна еволюційно інтерпретувати такий розподіл морфологічних груп та підгруп пилку? Для цього потрібно спочатку проаналізувати з паліноморфологічного погляду всі визнані в сучасних системах триби, які у новій системі *Chenopodiaceae* досить чітко відповідають основним філогенетичним гілкам (кладам).

За новими відомостями, отриманими на основі морфологічних, фітогеографічних [7] та молекулярно-філогенетичних [21] досліджень, представники триби *Polyscemeae* займають найбільш відокремлене базальне положення у групі споріднених родин *Chenopodiaceae* та *Amaranthaceae*, причому, найімовірніше, саме при основі філогенетичної гілки *Amaranthaceae*, хоча у деяких варіантах філогенетичного аналізу — при основі всього комплексу *Chenopodiaceae* + *Amaranthaceae* [18]. Комплекс паліноморфологічних ознак (багатогранно-сфероїдальна форма, округло-кутастий або кутастий обрис, досить великі та заглиблені пори в кількості 8—14) цієї триби також підтверджує її філогенетичну і таксономічну відокремленість (рис. 1). Пилкові зерна роду *Nitrophila* подібні до пилку роду *Polyscenum* за багатогранно-сфероїдальною формою і кутастих обрисом, великими та заглибленими порами у кількості 12, проте відрізняються за текстурою екзини [13].

Триба *Beteae* займає базальне положення щодо триб *Chenopodieae* та *Atripliceae*, або, можливо, є базальною групою стосовно всіх інших представників *Chenopodiaceae* s. str. [7, 21]. Пилкові зерна представників *Beteae* різноманітні за формою (сфероїдальна та багатогранно-сфероїдальна), обрисом (слабкохвилястий, хвилястий, округлий або округло-кутастий), розмірами

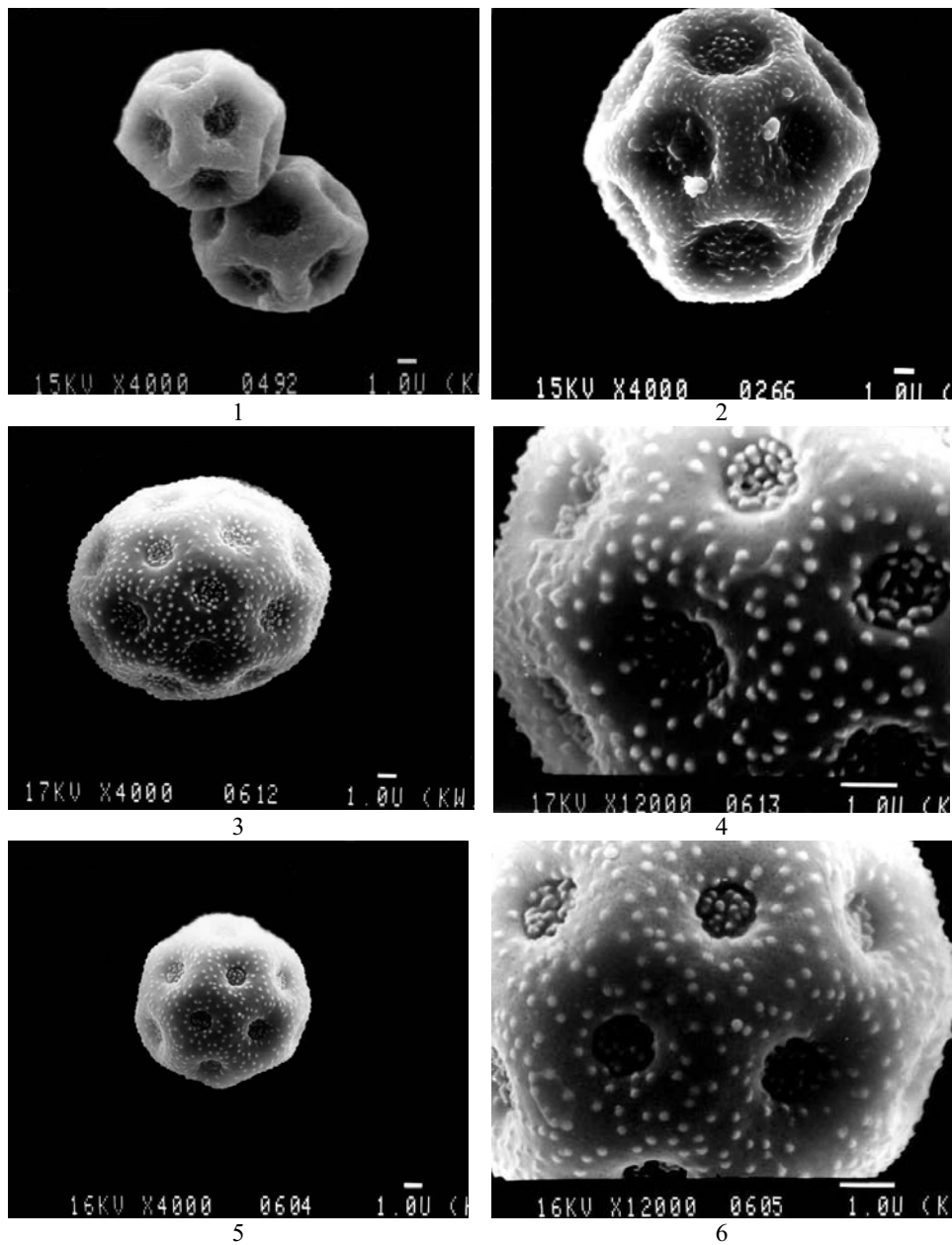


Рис. 1. Пилкові зерна представників триб *Polycnemeae* та *Beteae* (СЕМ): 1 — *Polycnenum heuffelii*; 2 — *Nitrophila occidentalis*; 3, 4 — *Beta trigyna*; 5, 6 — *Oreobliton thesioides*

Fig. 1. Pollen grains of tribes *Polycnemeae* and *Beteae* (SEM): 1 — *Polycnenum heuffelii*; 2 — *Nitrophila occidentalis*; 3, 4 — *Beta trigyna*; 5, 6 — *Oreobliton thesioides*

(середні та дрібні), кількістю пор (14–70), текстурою та скульптурою екзини (рис. 1) [12]. Морфологічні особливості пилку триби *Beteae* можуть бути корисними для діагностики на родовому рівні. Значна різноманітність мор-

фологічних ознак пилку філогенетично базальної триби *Beteae*, очевидно, свідчить про те, що основні морфологічні особливості пилку представників родини та еволюційні палиноморфологічні тенденції (еволюційні тренди) сформувалися вже на ранніх етапах еволюції *Chenopodiaceae*. Такі палиноморфологічні особливості *Beteae* також засвідчують, що ця група в її традиційному трактуванні не є монофілетичною (у вузькому розумінні монофілії), а може виявитися поліфілетичною або парафілетичною. Перше підтвердження цьому нещодавно надали молекулярні дослідження, результати яких вказують на необхідність виключення *Acroglochin* зі складу *Beteae* [20].

Пилкові зерна, подібні до пилку представників триби *Beteae*, трапляються у споріднених триб *Chenopodieae* та *Atripliceae* (рис. 2), які палиноморфологічно є різнорідними і поліморфними групами. Слід зазначити, що чітко розділити представників цих двох триб лише за ознаками пилку неможливо. Молекулярно-філогенетичні дані свідчать на користь їх об'єднання в одну [21]. Проте дані щодо морфології пилку можуть бути корисними при підрозділенні триб *Chenopodieae* та *Atripliceae* на окремі роди та групи родів, наприклад *Rhagodia*, *Suckleya*, *Microgynoecium*, *Exomis*, *Graya* і *Zuckia* та ін. Наші дослідження пилкових зерен представників роду *Dysphania* s. l. [10, 16] підтверджують доцільність перенесення видів *Chenopodium* subgen. *Ambrosia* до розширеного роду *Dysphania* R. Br. emend. Mosyakin et Clemants [7, 19, 24, 30].

Отримані нами дані показали, що за палиноморфологічними особливостями (дрібнокрапчаста текстура екзини, яка ледь проглядається, ультрадрібношипикувата скульптура поверхні мезопоріумів і кількість пор) дуже подібні між собою представники триб *Halopeplideae* та *Salicornieae*. Пилкові зерна, подібні до пилку цих триб, трапляються і у представників триби *Suaedeae*, особливо роду *Bienertia* (рис. 3). Останній рід за молекулярно-філогенетичними даними займає досить ізольоване базальне положення стосовно *Suaedeae* sensu stricto [28] або навіть щодо клади *Halopeplideae* + *Salicornieae* (підродина *Salicornioideae*) [25] і може розглядатися у складі окремої монотипної триби *Bienertiae* Ulbr. Отже, наші палиноморфологічні дані не суперечать новим уявленням про близькоспоріднені зв'язки триби *Suaedeae* з *Halopeplideae* та *Salicornieae* [7, 21, 28]. Однак за палиноморфологічними особливостями виявлено віддалену подібність представників триби *Suaedeae* (зокрема, роду *Alexandra*) до окремих представників триби *Chenopodieae*, що може бути результатом конвергенції або паралельної еволюції.

Ми виявили, що між трибами *Camphorosmeae* та *Sclerolaeneae*, власне, немає чітко виражених палиноморфологічних відмінностей. Дані морфології пилку свідчать на користь об'єднання цих триб в одну. Разом з морфологічними, анатомічними та молекулярно-філогенетичними [7, 17, 21, 22] палиноморфологічні дані підтверджують існування близькоспоріднених зв'язків між трибами *Camphorosmeae* і *Sclerolaeneae* та морфологічно й екологічно неоднорідною трибою *Salsoleae* (рис. 4), які раніше відносили до різних підродин (*Cyclolobeae* і *Spirolobeae*). Слід також зазначити, що триба *Salsoleae*, з

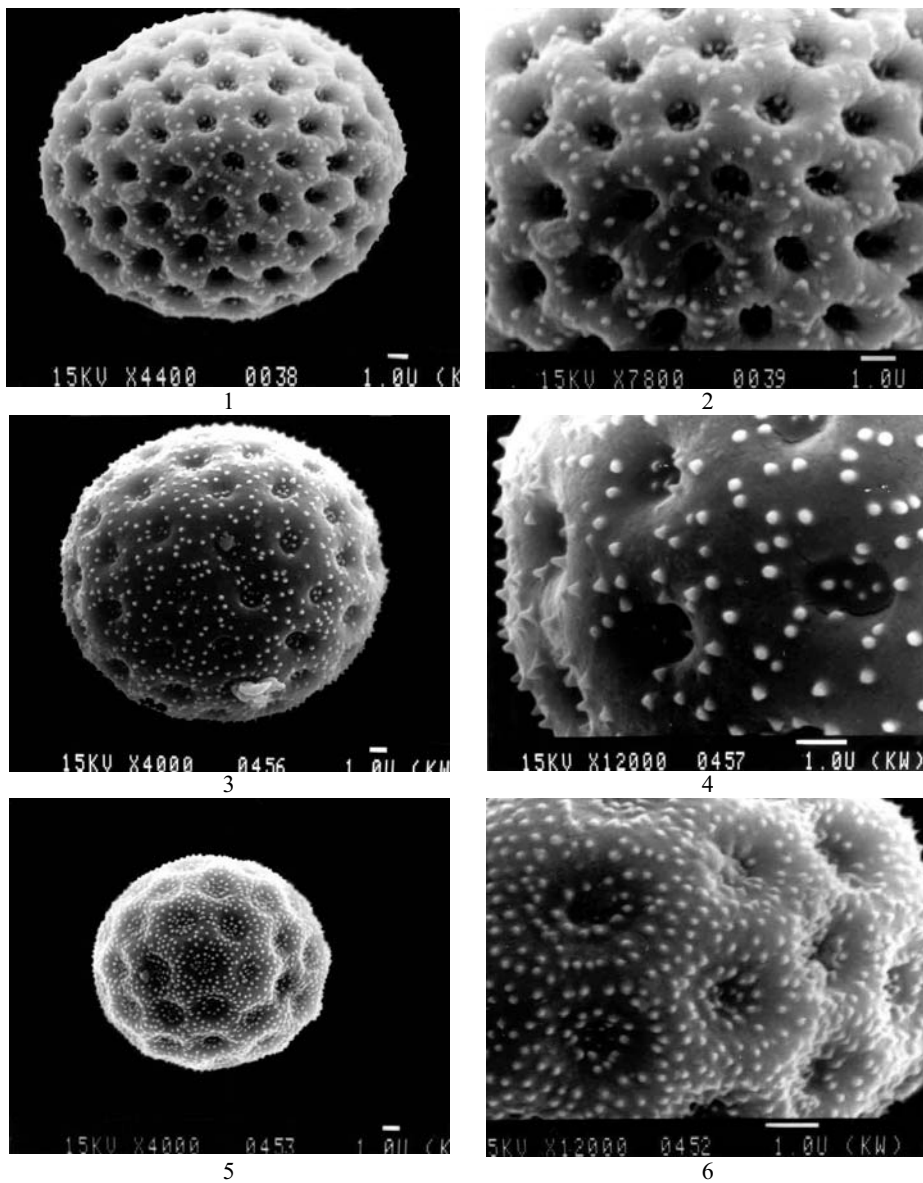


Рис. 2. Пилкові зерна представників триб *Chenopodieae* та *Atripliceae* (СЕМ): 1, 2 — *Spinacia oleracea*; 3, 4 — *Chenopodium bonus-henricus*; 5, 6 — *Atriplex tatarica*

Fig. 2. Pollen grains of tribes *Chenopodieae* and *Atripliceae* (SEM): 1, 2 — *Spinacia oleracea*; 3, 4 — *Chenopodium bonus-henricus*; 5, 6 — *Atriplex tatarica*

одного боку, є досить паліноморфологічно гетерогенною, а з іншого — у ній виділяються досить гомогенні групи родів, наприклад *Ofaiston*, *Salsola*, *Caroxylon*, *Sympagma* тощо, *Arthrophytum*, *Anabasis* та ін. На жаль, сучасний стан філогенетичної систематики *Salsoleae* є незадовільним, оскільки намічені лише деякі монофілетичні групи, котрі здебільшого не відповідають тради-

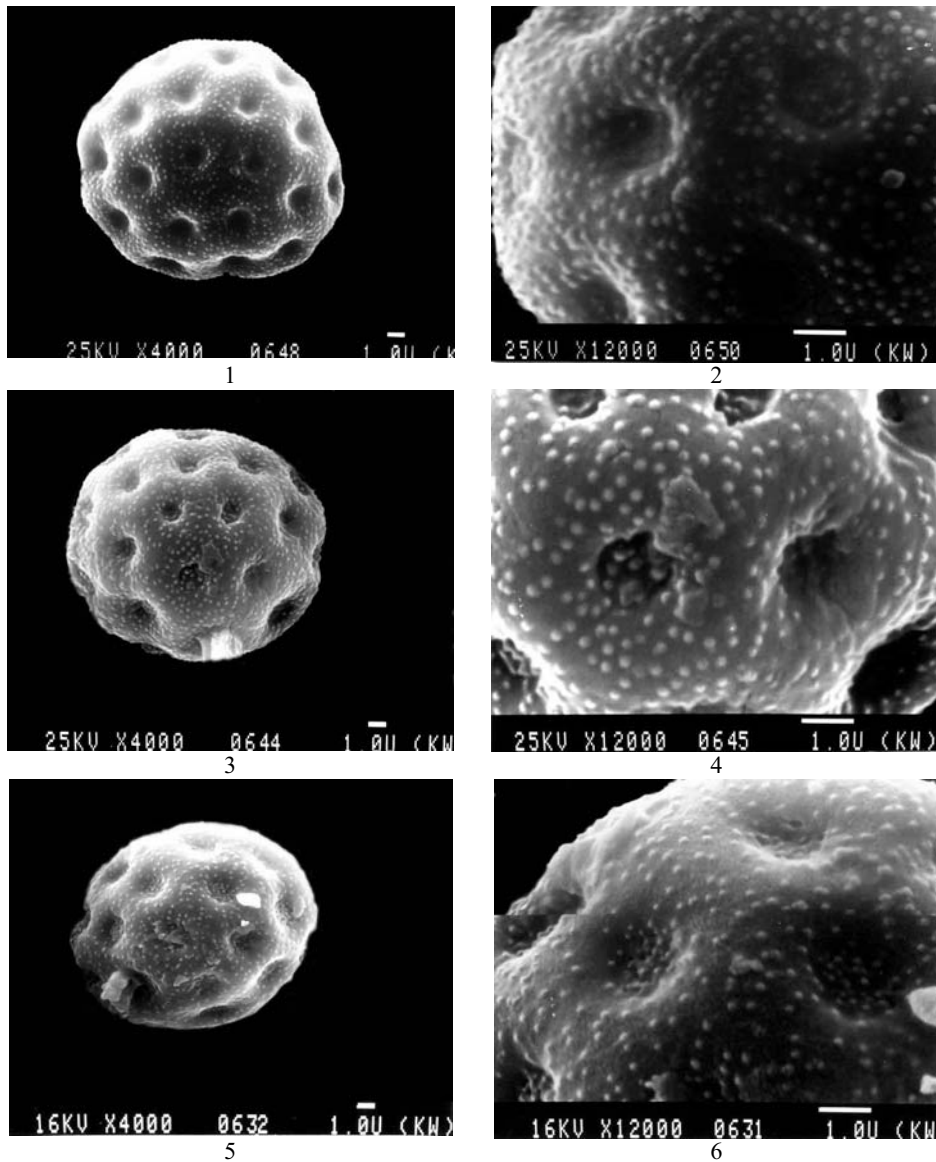


Рис. 3. Пилкові зерна представників триб *Halopeplideae*, *Salicornieae* та *Suaedeae* (СЕМ): 1, 2 — *Kalidium foliatum*; 3, 4 — *Halocnemum strobilaceum*; 5, 6 — *Bienertia cycloptera*  
 Fig. 3. Pollen grains of tribes *Halopeplideae*, *Salicornieae* and *Suaedeae* (SEM): 1, 2 — *Kalidium foliatum*; 3, 4 — *Halocnemum strobilaceum*; 5, 6 — *Bienertia cycloptera*

ційним родам, виділеним на морфологічній основі. Проте вже зараз зрозуміло, що *Salsola sensu lato* виявилася збірною групою філогенетично дуже віддалених таксонів [21, 26, 27]. Детальніший еволюційно-паліноморфологічний аналіз даної триби стане можливим лише після прояснення філогенетичних взаємин основних клад *Salsoleae*.



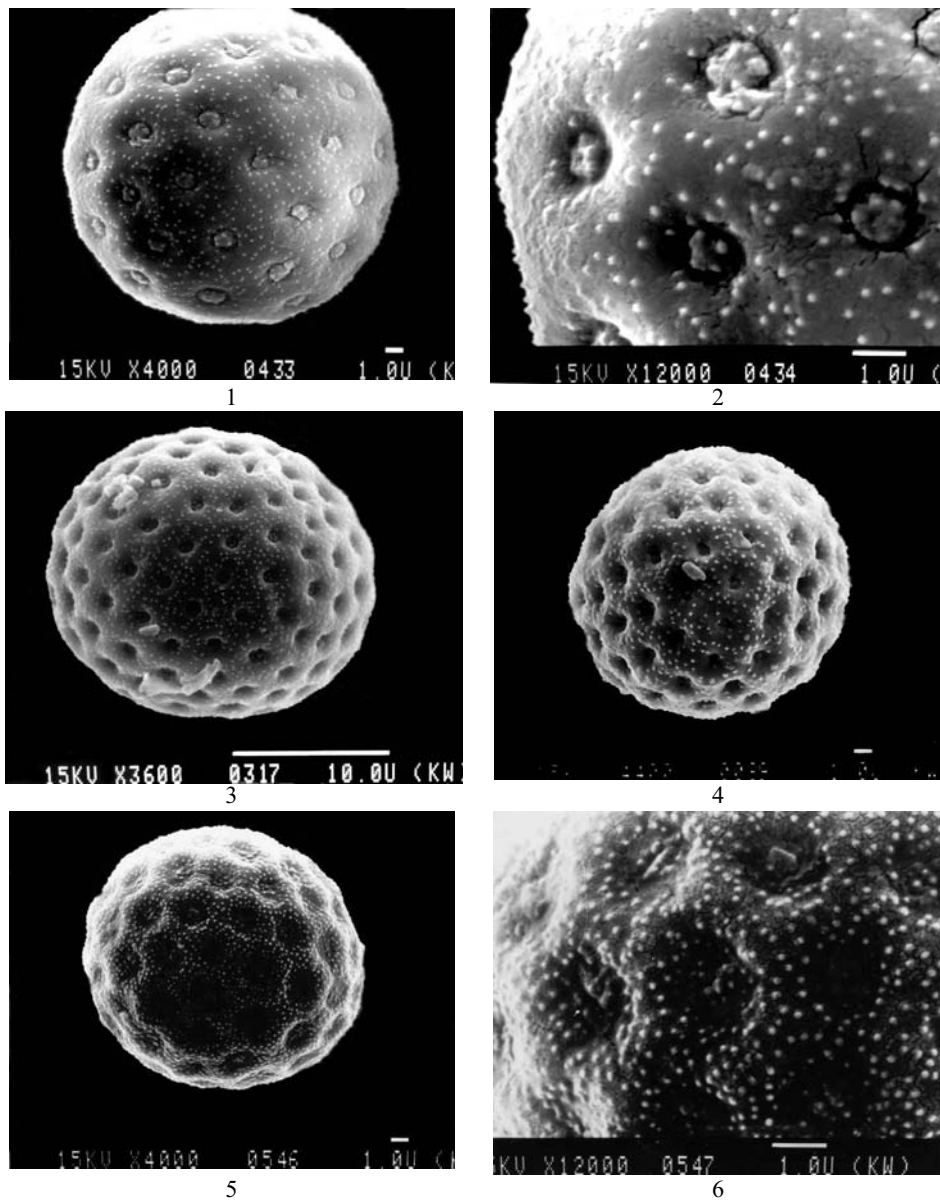


Рис. 4. Пилкові зерна представників триб *Camphorosmeae*, *Sclerolaeneae* та *Salsoleae* (SEM): 1, 2— *Camphorosma monspeliaca*; 3— *Kochia prostrata*; 4— *Dissocarpus paradoxa*; 5, 6— *Petrosimonia triandra*

Fig. 4. Pollen grains of tribes *Camphorosmeae*, *Sclerolaeneae* and *Salsoleae* (SEM): 1, 2— *Camphorosma monspeliaca*; 3— *Kochia prostrata*; 4— *Dissocarpus paradoxa*; 5, 6— *Petrosimonia triandra*

Паліноморфологічні особливості філогенетично ізольованих груп (наприклад, триби *Corispermeae*), а також деяких багатовидових і гетероморфних триб, потребують детальнішого дослідження. Наприклад, у трибі

*Corispermeae* пилкові зерна роду *Anthochlamys* Fenzl мають діагностичні ознаки, не знайдені у представників інших триб *Chenopodiaceae*, а тому пилки цього роду віднесені нами до окремого *Anthochlamys*-палінотипу [9, 15]. Це вказує на ізольоване положення роду *Anthochlamys* відносно споріднених родів *Agriophyllum* M. Bieb. і *Corispermum* L., що створює певну проблему і для таксономічної інтерпретації групи. Пилкові зерна, більш-менш подібні до пилку останніх двох родів, трапляються у трибі *Ceratocarpeae* та *Atripliceae* (зокрема, роди *Graya* і *Zuckia*).

Таким чином, окремі таксономічні групи та філогенетичні гілки *Chenopodiaceae* на рівнях триб (рідше родів або груп споріднених родів) характеризуються певними паліноморфологічними комплексами ознак та їхніми тенденціями. У деяких випадках такі морфологічні особливості пилку підтверджують висновки про спорідненість деяких груп (наприклад, *Chenopodieae* — з *Atripliceae*, *Suaedeae* — з *Halopeplideae* та *Salicornieae*, *Salsoleae* — з *Camphorosmeae* та *Sclerolaeneae*), окреслених за морфологічними або молекулярними даними.

Спробуємо визначити основні загальні лінії, або тенденції морфологічних ознак пилку *Chenopodiaceae* в еволюційній перспективі. По-перше, своєрідність ознак пилку представників базальної триби *Polycnemeae* може вказувати на те, що у предків клади *Chenopodiaceae* + *Amaranthaceae* або цих окремих родин пилки ще не набув комплексу ознак, характерних для більшості лободових. Відповідно слід з обережністю ставитися до визначення часу виникнення *Chenopodiaceae* за часом появи типового викопного пилку лободових, на що ми вже вказували [8].

По-друге, різноманітність ознак пилкових зерен, що спостерігається у філогенетично базальних груп (наприклад, *Beteae*), засвідчує: вже на ранніх стадіях еволюції у пилкових зерен представників предкових груп *Chenopodiaceae* сформувалися всі основні підтипи текстури екзими. Проте можна припустити, що великокрапчаста текстура є вихідним станом ознаки. Дрібнокрапчаста текстура екзими, очевидно, еволюційно більш просунута, на користь чого свідчить розповсюдження цієї ознаки у представників відносно молодих, філогенетично термінальних груп.

По-третє, у деяких представників поліморфних за макроморфологічними ознаками триб і навіть родів (наприклад, триба *Chenopodieae* та *Chenopodium* s. l.) наявні пилкові зерна з усіма характерними підтипами текстури, що може свідчити про активні процеси еволюційної й філогенетичної диференціації та адаптації у межах таких філогенетичних гілок, а також про широке розповсюдження паралелізмів у еволюційній історії *Chenopodiaceae* (особливо тих груп, в яких на даному етапі відбувається активна адаптивна радіація).

Широкий поліморфізм та велика варіабельність паліноморфологічних ознак у родині значно утруднюють їх використання для цілей систематики. Отже, з цією метою паліноморфологічні ознаки *Chenopodiaceae* можна ви-

користувувати переважно як додаткові, у комплексі з іншими ознаками та підходами. Причому перевагу слід надавати саме відмінностям у будові пилкових зерен певних груп, а не подібності, оскільки остання може мати паралельний або конвергентний характер. Подібність будови пилкових зерен може бути додатковим аргументом на користь спорідненості певних груп (як, наприклад, *Halopeplideae* + *Salicornieae* та *Suaedeae*) лише в разі наявності додаткових свідчень спорідненості (морфологічних, анатомічних, молекулярних, фітогеографічних тощо).

Висловлюємо щиру вдячність колегам, з якими ми мали змогу обговорювати питання систематики, філогенії та палиноморфології *Chenopodiaceae*, зокрема Л.Г. Безусько, С.Е. Клемантсу (S.E. Clemants), С.В. Полевої, П.І. Токареву, М.М. Федорончуку, Г. Фрейтагу (H. Freitag) та іншим.

1. Агабабян В.Ш. Палинология и происхождение покрытосеменных // Морфология пыльцы и спор современных растений: Тр. III Междунар. палинол. конф. СССР (Новосибирск, 1971). — Л.: Наука, 1973. — С. 7—11.
2. Архангельский Д.Б. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Ботан. журн. — 1982. — 67, № 7. — С. 890—897.
3. Куприянова Л.А. Палинологические данные к систематике и филогении сережкоцветных (*Amentiferae*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1964. — 29 с.
4. Куприянова Л.А. Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор // Ботан. журн. — 1969. — 54, № 10. — С. 1502—1512.
5. Мейер-Меликян Н.Р. Некоторые проблемы современной палиноморфологии // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. — К.: Наук. думка, 1981. — С. 45—50.
6. Мейер-Меликян Н.Р. Палиноморфология семейства *Phytolaccaceae* R. Br. // Морфология центросеменных как источник эволюционной информации. — М.: Наука, 1990. — С. 104—151.
7. Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2003. — 525 с.
8. Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Огляд палеоботанічних свідчень про походження та розселення *Chenopodiaceae* Vent. // Укр. ботан. журн. — 2004. — 61, № 3. — С. 80—87.
9. Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. Новый тип пилку у родині *Chenopodiaceae* Vent. // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 2. — С. 159—163.
10. Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. Палиноморфологічні особливості роду *Dysphania* R. Br. emend. Mosyakin & Clemants (*Chenopodiaceae* Vent.) // Укр. ботан. журн. — 2004. — 61, № 6. — С. 3—13.
11. Мосякин С.Л., Цымбалюк З.Н. Предварительный филогенетический анализ палиноморфологических особенностей представителей семейства *Chenopodiaceae* Vent. // Палинология: теория и практика. Мат-лы XI Всерос. палинол. конф. (27 сентября — 1 октября 2005 г., Москва). — М., 2005. — С. 172—173.
12. Цимбалюк З.М. Палиноморфологічні особливості представників роду *Beta* L. (*Chenopodiaceae* Vent.) // Акт. пробл. ботан. та екол.: Мат-ли конф. молод. вчених-ботаніків (Канів, 7—10 вересня 2004 р.). — Канів, 2004. — Вип. 9. — С. 80—81.
13. Цимбалюк З.М. Морфологічні особливості пилкових зерен роду *Polycnemum* L. (*Chenopodiaceae* Vent.) // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 2. — С. 235—242.
14. Цимбалюк З.М. Палиноморфология представителей родины *Chenopodiaceae* Vent. (для цілей систематики й спорово-пилкового аналізу): Дис. ... канд. біол. наук. — К., 2005. — 320 с.

15. Цымбалюк З.Н., Мосякин С.Л. Морфология пыльцевых зерен рода *Anthochlamys* Fenzl (*Chenopodiaceae* Vent.). // Методич. аспекты палинол. Мат-лы X Всерос. палинол. конф. (14—18 октября 2002 г., Москва). — М., 2002. — С. 274.
16. Цымбалюк З.Н., Мосякин С.Л. Морфологические особенности пыльцы рода *Dysphania* R. Br. emend. Mosyakin & Clemants (*Chenopodiaceae* Vent.) в связи с новой системой рода // Фундамент. пробл. ботан. и ботанич. образования: традиции и перспективы: Тез. докл. конф., посвященной 200-летию кафедры высш. раст. МГУ. — М.: Т-во научн. изд. КМК, 2004. — С. 80—81.
17. Al-Turki T.A., Swarupanandan K., Wilson P.G. Primary vasculature in *Chenopodiaceae*: a re-interpretation and implications for systematics and evolution // Bot. J. Linnean Society. — 2003. — **143**. — P. 337—374.
18. Borsch T., Kadereit G., Müller K. et al. *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* — one family or two? // XVII Int. Botan. Congress: Vienna, Austria, Europe, (17—23 July 2005): Abstracts. — Vienna, 2005. — P. 233.
19. Clemants S.E., Mosyakin S.L. *Dysphania* R. Brown; *Chenopodium* Linnaeus // Flora of North America north of Mexico / Ed. by FNA Editorial Committee. — New York & Oxford: Oxford University Press, 2003. — Vol. **4**. Magnoliophyta: Caryophyllidae, part 1. — P. 267—299.
20. Hohmann S., Kadereit J.W., Kadereit G. Phylogeny of *Betoideae* (*Chenopodiaceae*) and its implications for the Madrean-Tethyan hypothesis // 7. Jahrestagung der Gesellschaft für Biologische Systematik. 14—17 September 2004. — Stuttgart: Staatliches Museum für Naturkunde, 2004. — P. 32.
21. Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C<sub>4</sub>-photosynthesis // Int. J. Pl. Sci. — 2003. — **164**(6). — P. 959—986.
22. Kadereit G., Gotzek D., Jacobs S., Freitag H. Origin and age of Australian *Chenopodiaceae* // Organisms, Diversity & Evolution. — 2005. — **5**. — P. 59—80.
23. Mosyakin S.L. *Bassia* Allioni; *Kochia* Roth (*Chenopodiaceae*) // Flora of North America north of Mexico / Ed. by FNA Editorial Committee. — New York & Oxford: Oxford University Press, 2003. — Vol. **4**. Magnoliophyta: Caryophyllidae, part 1. — P. 309—312.
24. Mosyakin S.L., Clemants S.E. New nomenclatural combinations in *Dysphania* R. Br. (*Chenopodiaceae*): taxa occurring in North America // Укр. ботан. журн. — 2002. — **59**, № 4. — С. 380—385.
25. Papini A., Tripanera G.B., Maggini F. et al. New insights in *Salicornia* L. and allied genera (*Chenopodiaceae*) inferred from nrDNA sequence data // Plant Biosystems. — 2004. — **138** (3). — P. 215—223.
26. Pyankov V.I., Artyusheva E.G., Edwards G.E. et al. Phylogenetic analysis of tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) based on ribosomal ITS sequences: implications for the evolution of photosynthesis types // Amer. J. Bot. — 2001. — **88** (7). — P. 1189—1198.
27. Pyankov V.I., Voznesenskaya E.V., Kondratschuk A.V., Black C.C. A comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola* (*Chenopodiaceae*) species with and without a Krantz type leaf anatomy: a possible reversion of C<sub>4</sub> to C<sub>3</sub> photosynthesis // Amer. J. Bot. — 1997. — **84**(5). — P. 597—606.
28. Schütze P., Freitag H., Weising K. An integrated molecular and morphological study of the subfamily *Suaedoideae* Ulbr. (*Chenopodiaceae*) // Pl. Syst. Evol. — 2003. — **239**. — P. 257—286.
29. Scott A.J. A revision of *Camphorosmioideae* (*Chenopodiaceae*) // Feddes Repert. — 1978. — **89** (2—3). — P. 101—119.
30. Zhu Gelin, Mosyakin S.L., Clemants S.E. *Chenopodiaceae* // Flora of China / Wu Zhengyi & P.H. Raven (eds). — Vol. 5 (*Ulmaceae* through *Basellaceae*). — Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003. — P. 351—414.

Рекомендує до друку  
Ю.Р. Шеляг-Сосонко

Надійшла 05.11.2005

С.Л. Мосякин, З.Н. Цымбалюк

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

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ  
ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* VENT.

Проанализированы палиноморфологические особенности представителей семейства *Chenopodiaceae* с точки зрения новой филогенетической схемы, основанной на морфологических, фитогеографических и молекулярных данных. Новая филогенетическая концепция основных групп внутри семейства достаточно хорошо коррелирует с палиноморфологическими данными. Данные по морфологии пыльцы подтверждают обособленное базальное положение триб *Polycnemeae* и *Beteae*, а также родственные связи между трибами *Suaedeae* — *Salicornieae* и *Salsoleae* — *Camphorosmeae*. Отдельные таксономические группы и филогенетические ветви *Chenopodiaceae* (ранга триб, реже — родов или групп близкородственных родов) характеризуются определенными палиноморфологическими комплексами признаков и их тенденциями. Палиноморфологические признаки *Chenopodiaceae* для целей систематики могут использоваться преимущественно как дополнительные, в комплексе с другими признаками и подходами. При этом преимущество следует отдавать именно отличиям, а не сходству в строении пыльцевых зерен определенных групп, поскольку такое сходство может иметь параллельный или конвергентный характер.

*Ключевые слова:* пыльца, палиноморфология, текстура, скульптура, филогения, *Chenopodiaceae*

S.L. Mosyakin, Z.M. Tsybalyuk

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

PHYLOGENETIC SIGNIFICANCE OF PALYNOMORPHOLOGICAL  
PECULIARITIES OF REPRESENTATIVES  
OF THE FAMILY *CHENOPODIACEAE* VENT.

Palynomorphological peculiarities of representatives of the family *Chenopodiaceae* are analyzed and discussed from the viewpoint of the newly emerging phylogenetic scheme for the family based on morphological, phytogeographical and molecular data. The new phylogenetic concepts of main groups within the family correlate sufficiently well with palynomorphological data. For example, we were able to confirm with data of pollen morphology some phylogenetic concepts (the isolated and probably basal positions of tribes *Polycnemeae* and *Beteae*; relationships of the tribe pairs *Suaedeae* — *Salicornieae*, *Salsoleae* — *Camphorosmeae* etc.). Some taxonomic groups and phylogenetic clades of *Chenopodiaceae* (mostly those of the tribe level, less commonly genera or groups of related genera) are characterized by specific palynomorphological trends of complexes of characters. Palynomorphological characters in *Chenopodiaceae* can be used for taxonomy only as additional evidence, in combination with other characters and approaches. In that family, differences in pollen morphology are more important than similarities, because these similarities could be results of parallel or convergent evolution.

*Key words:* pollen, palynomorphology, texture, sculpture, phylogeny, *Chenopodiaceae*