



УДК 581.33

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ ANTIRRHINEAE DUMORT. (VERONICACEAE DURANDE)

Зоя Н. ЦЫМБАЛЮК

Аннотация. С использованием светового и сканирующего электронного микроскопов исследованы пыльцевые зерна 22 видов, принадлежащих к 6 родам трибы Antirrhineae Dumort. (Veronicaceae Durande). Установлено, что пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные или сплюсненно-сфероидальные, мелких и средних размеров с сетчатой скульптурой поверхности. Диагностическими признаками родового уровня являются детали строения апертур и скульптуры, форма и размеры пыльцевых зерен. Наиболее сходные пыльцевые зерна родов *Linaria*, *Antirrhinum*, *Misopates* и *Symbalaria*, что, очевидно, свидетельствует о близком родстве этих таксонов. Роды *Chaenorhinum* и *Kickxia* имеют отличительные палиноморфологические признаки.

Ключевые слова: Scrophulariaceae, Veronicaceae, Antirrhineae, пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, ул. Терещенковская 2, Киев, 01601, Украина; palynology@ukr.net

Введение

Трибу Antirrhineae Dumort. традиционно относили к семейству Scrophulariaceae Juss. (ТАКНТАЈАН 1997, 2009). Согласно данным молекулярно-филогенетических исследований триба Antirrhineae принадлежит к семейству Veronicaceae Durande (OLMSTEAD *et al.* 2001; ALBACH *et al.* 2005; OXELMAN *et al.* 2005; TANK *et al.* 2006).

Во «Флоре европейской части СССР» триба Antirrhineae представлена родами *Kickxia* Dumort., *Antirrhinum* L., *Misopates* Rafn., *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb., *Symbalaria* Hill и *Linaria* Mill. Представители трибы – однолетние или многолетние растения, реже полукустарники или кустарники (ИВАНИНА 1981).

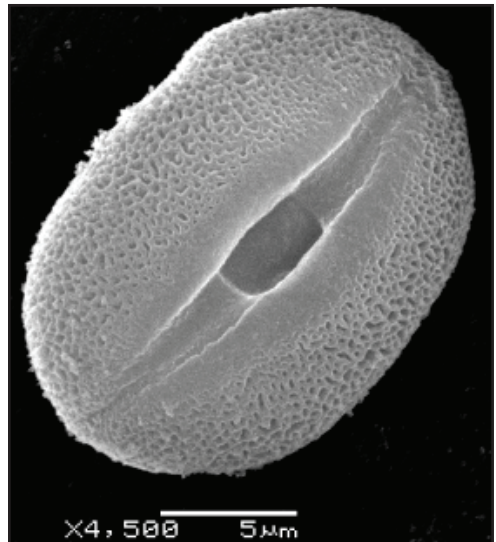
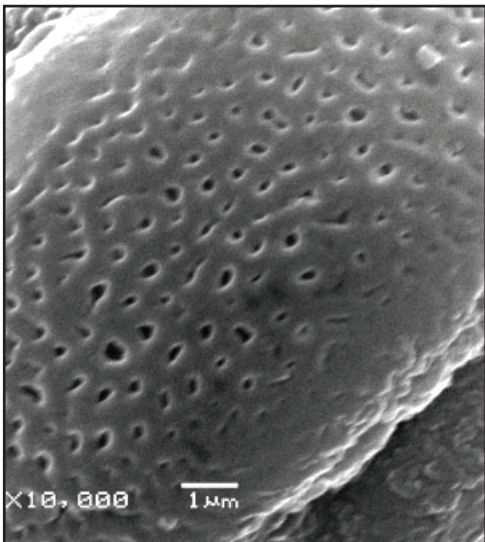
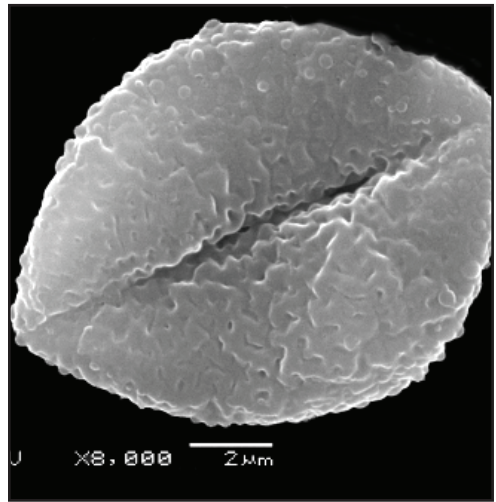
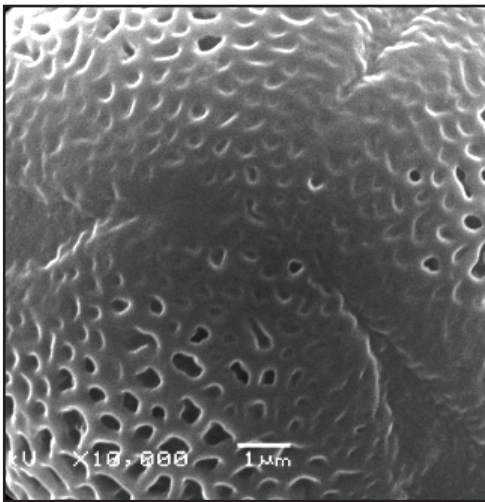
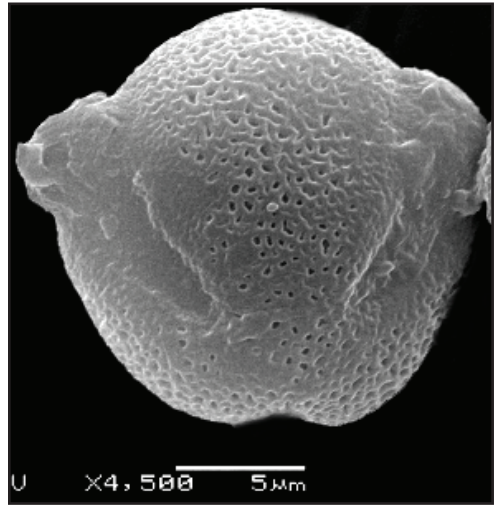
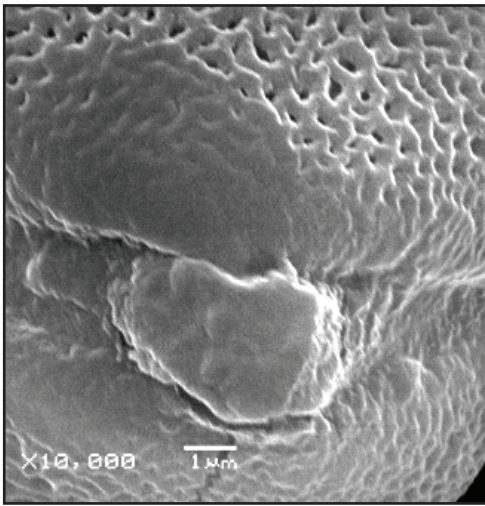
Сведения о морфологии пыльцевых зерен представителей Antirrhineae незначительны. В световом микроскопе изучены пыльцевые зерна *Linaria vulgaris* Mill. (АЛЕШИНА 1978; MOORE & WEBB 1983). С помощью сканирующего электронного микроскопа приводятся характеристики пыльцевых зерен *Antirrhinum glandulosum* Lindl. (MINKIN & ESHVAUGH 1989), *A. majus* (L.) subsp.

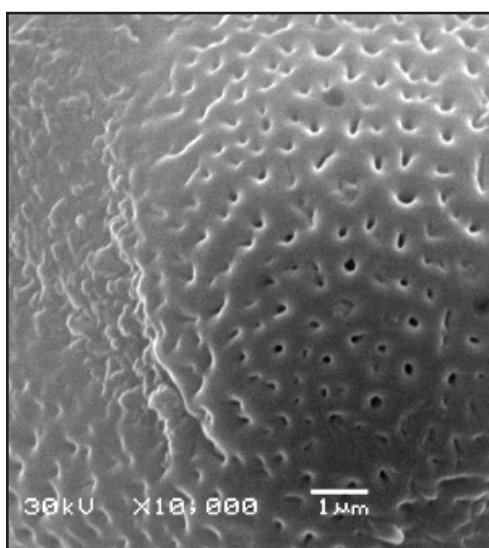
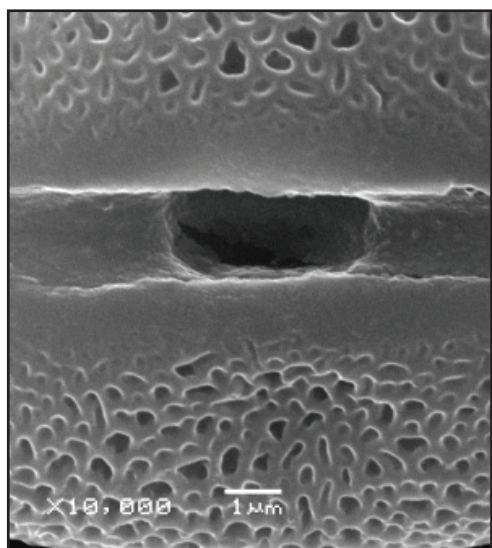
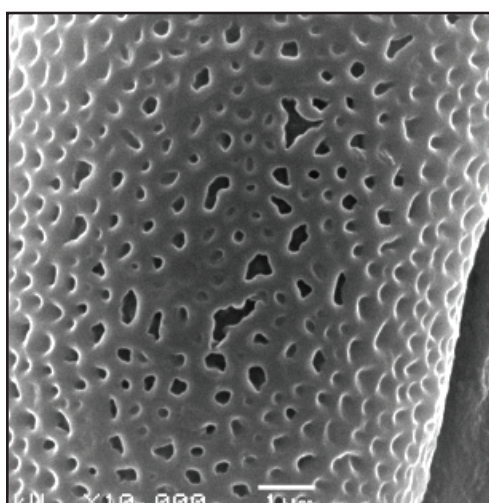
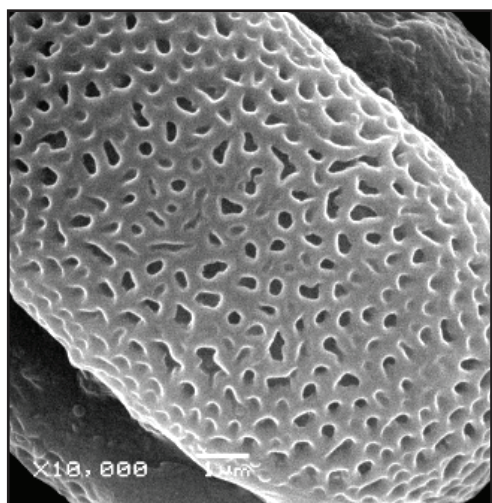
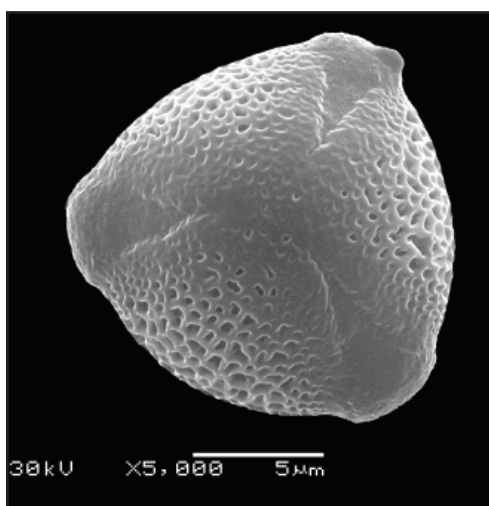
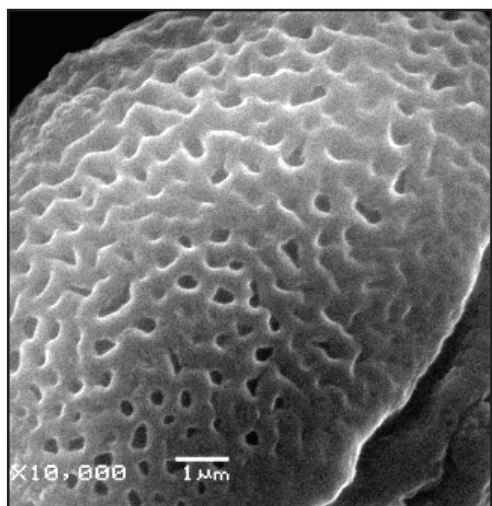
tortuosum (Bosc.) Rouy, *Kickxia aegyptica* (L.) Nabelek, *K. floribunda* (Boiss.) V. Tackholm et Boulos (KARIM & EL-OQLAN 1989), а также 4 видов рода *Linaria* (ELISENS 1986; KARIM & EL-OQLAN 1989). Характер стратификации эскины и структура ее слоев изучены на ультратонких срезах пыльцевых зерен *A. majus*, *K. aegyptica* и *Linaria genistifolia* (L.) Mill. (KARIM & EL-OQLAN 1989).

Целью настоящего исследования являлось изучение пыльцевых зерен представителей трибы Antirrhineae для уточнения их морфологических (в первую очередь диагностических) признаков, а также для выяснения возможности использования их для целей систематики.

Материалы и методы исследований

Для палиноморфологических исследований были использованы гербарные материалы. Образцы пыльцы отобраны в гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (KW). Для исследования в световом микроскопе (Biolar) материал обрабатывали по общепринятому ацетолизному методу (ERDTMAN 1952).





◀ **Рис. 1.** Пыльцевые зерна трибы Antirrhineae (СЭМ): 1, 2 – *Antirrhinum majus*; 3 – *Misopates orontium*; 4, 5 – *Cymbalaria muralis*; 6 – *Linaria genistifolia*; 7 – *L. cretacea*; 8 – *L. maeotica*; 9 – *Chaenorhinum klokovii*; 10 – *Kickxia spuria*; 11 – *K. elatine*; 12 – *Chaenorhinum minus*; 2, 6, 10 – вид с экватора; 4 – вид с полюса; 1, 3, 5, 7, 8, 9, 11, 12 – скульптура поверхности.

◀ **Fig. 1.** Pollen grains of the tribe Antirrhineae (SEM): 1, 2 – *Antirrhinum majus*; 3 – *Misopates orontium*; 4, 5 – *Cymbalaria muralis*; 6 – *Linaria genistifolia*; 7 – *L. cretacea*; 8 – *L. maeotica*; 9 – *Chaenorhinum klokovii*; 10 – *Kickxia spuria*; 11 – *K. elatine*; 12 – *Chaenorhinum minus*; 2, 6, 10 – equatorial view; 4 – polar view; 1, 3, 5, 7, 8, 9, 11, 12 – sculpture of surface.

Для изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-6060LA) материал наносили на монтажные столики, фиксировали в 96%-м этаноле и напыляли золотом в вакуумной установке.

Исследованы пыльцевые зерна 22 видов (41 образца) трибы Antirrhineae. При описании пыльцы использована общепринятая терминология (Куприянова и Алешина 1972; Токарев 2002). Препараты пыльцы, микрофотографии и список исследованных образцов находятся в палинотеке гербария Института ботаники (KW-P).

Результаты и их обсуждение

Полученные данные показали, что пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оровые. У некоторых видов, в частности *Kickxia elatine* (L.) Dum., *Antirrhinum majus* L., *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng. и *L. maeotica* Klok. в одном и том же образце наряду с 3-бороздно-оровыми пыльцевыми зернами изредка встречаются и 4-бороздно-оровые. Пыльцевые зерна имеют эллипсоидальную, сфероидальную и сплюсненно-сфероидальную форму. Очертания с экватора эллиптические, широкоэллиптические или округлые, с полюса 3-лопастные, слабо-3-лопастные или округло-треугольные. Для пыльцы родов *Kickxia* и *Misopates*, а также большинства видов *Linaria* характерна эллипсоидальная форма, для *Cymbalaria* – эллипсоидальная и сфероидальная. Для пыльцевых зерен родов *Antirrhinum*, *Chaenorhinum* и многих видов *Linaria* (например, *L. euxina* Velen., *L. maeotica*, *L. duclis* Klok., *L. incompleta* Kuprian., *L. genistifolia*, *L. simplex* (Willd.)

DC.) – эллипсоидальная, сфероидальная и сплюсненно-сфероидальная. Характерным признаком пыльцы *Antirrhinum majus* и *Cymbalaria muralis* Gaertn., Mey. et Scherb. являются округло-треугольные очертания.

Пыльцевые зерна изученных видов имеют мелкие и средние размеры: полярная ось составляет 13,3–26,6 мкм, экваториальный диаметр – (10,6) 11,9–23,9 мкм. Самые мелкие характерны для *Linaria simplex* и *L. bipartita* (Vent.) Willd. У пыльцевых зерен всех изученных видов борозды длинные, широкие, с ровными, четкими краями, заостренными или слегка закругленными концами и гладкими бороздными мембранами, изредка зернистыми, и только у *Cymbalaria muralis* борозды с неровными краями. У пыльцы *Antirrhinum majus* борозды изредка сливаются по две на полюсах. Оры нечеткие, часто прикрыты краями борозд, или четкие, округлые или вытянутые по экватору, в частности у пыльцевых зерен рода *Kickxia*. Экзина 0,4–2,0 мкм толщиной, покровно-столбиковая.

Скульптура поверхности у пыльцевых зерен всех изученных видов сетчатая, отличия выявлено в деталях строения сетки. Пыльцевые зерна *Antirrhinum majus* (Рис. 1 1, 2), *Cymbalaria muralis* и *Misopates orontium* (L.) Raf. (Рис. 1 3) характеризуются сетчатой скульптурой с достаточно крупными ячейками, разными по форме: округлыми, округло-угловатыми или удлинёнными. Сетка равномерно выражена по всей поверхности и только у *Cymbalaria muralis* (Рис. 1 4, 5) на апокольпиумах ячейки сетки более мелкие. У пыльцы всех видов рода *Linaria* (Рис. 1 7, 8) ячейки крупные, реже мелкие, сетка равномерно выражена по всей поверхности, изредка возле борозд

поверхность гладкая. У пыльцы *L. genistifolia* (L.) Mill. (Рис. 1 б) наряду с сетчатой скульптурой выявлено морщинисто-бугорчатую и сетчато-бугорчатую. Для пыльцевых зерен родов *Kickxia* и *Chaenorhinum* характерна мелкосетчатая скульптура. У пыльцы *Kickxia* (Рис. 1 10, 11) ячейки сетки мелкие, разные по форме: округлые, удлинённые, треугольные, округло-угловатые, стенки узкие. В то время как у пыльцы *Chaenorhinum* (Рис. 1 9, 12) ячейки очень мелкие (скорее всего напоминающие перфорации), преимущественно округлые, стенки широкие.

Пыльцевые зерна изученных видов рода *Kickxia* проявляют сходство по основным признакам, только у *K. elatine* в отличие от *K. caucasica* (Mussin.) Kuprian. и *K. spuria* (L.) Dum. наряду с 3-бороздно-оровыми встречаются и 4-бороздно-оровые. Что касается пыльцевых зерен видов рода *Chaenorhinum*, то между ними выявлено отличия в толщине столбиков: у *C. klokovii* Kotov они более тонкие, чем в *C. minus* (L.) Lange.

Род *Linaria* достаточно однообразный по палиноморфологическим признакам. Среди всех изученных видов наиболее четко по характеру скульптуры отличаются пыльцевые зерна *L. genistifolia*. Сопоставление признаков пыльцевых зерен с системой рода *Linaria* (ИВАНИНА 1981) показало, что секции *Speciosae*, *Linaria* и *Diffusae* имеют пыльцевые зерна мелких и средних размеров, в то время как секции *Versicolores* и *Arvenses* всегда мелкие. Для пыльцевых зерен секции *Versicolores* (в частности, *L. bipartita*) характерны более узкие борозды. Палиноморфологические данные частично согласуются с системой рода *Linaria*.

Выводы

Установлено, что диагностическими признаками родового уровня являются характер скульптуры, строение апертур, форма, очертание и размеры пыльцевых зерен. Отличительными особенностями характеризуются пыльцевые зерна рода

Kickxia. Они имеют очень четкие оры и мелкосетчатую скульптуру поверхности. Для пыльцы рода *Chaenorhinum* характерна скульптура, образована достаточно широкими стенками и очень мелкими ячейками, что не характерно для пыльцы других родов. Наиболее сходны по размеру, характеру скульптуры и строению апертур пыльцевые зерна родов *Antirrhinum* и *Misopates*, но в то же время отличаются по форме и очертаниям. Пыльцевые зерна рода *Symbalaria* проявляют сходство с таковыми родов *Antirrhinum* и *Misopates* по скульптуре поверхности, однако имеют более мелкие размеры. Род *Linaria* по палиноморфологическим признакам наиболее близок к родам *Antirrhinum*, *Misopates* и *Symbalaria*.

Цитируемые источники

- АЛЕШИНА Л.А. 1978.** Род *Linaria* Mill. – Льянка. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiales – Zygophyllales: 55. Наука, Ленинград.
- ИВАНИНА Л.И. 1981.** Сем. Scrophulariaceae Juss. – Норичниковые. Флора европ. части СССР. Т. 5: 201–311. Наука, Ленинград.
- КУПРИЯНОВА Л.А., АЛЕШИНА Л.А. 1972.** Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Наука, Ленинград.
- ТОКАРЕВ П.И. 2002.** Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. Т-во науч. изд. КМК, Москва.
- ALBACH D.C., MEUDT H.M., OXELMAN B. 2005.** Piecing together the «new» Plantaginaceae. *Amer. J. Bot.* 92 (2): 297–315.
- ELISENS W.J. 1986.** Pollen morphology and systematic relationships among New World species in tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 73 (9): 1298–1311.
- ERDTMAN G. 1952.** Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almqvist & Wiksell, Stockholm.
- MOORE P.D., WEBB J.A. 1983.** An illustrated guide to pollen analysis. Hodder & Stoughton, London.
- KARIM F.M., EL-OQLAN A.A. 1989.** Palynological studies in the family Scrophulariaceae from Jordan and Iraq. *Pollen et Spores* 31: 203–214.
- MINKIN J.P., ESHAUGH W.H. 1989.** Pollen morphology of the Orobanchaceae and rhinanthoid Scrophulariaceae. *Grana* 28: 1–18.

- OLMSTEAD R.G., DEPAMPHILIS C.W., WOLFE A.D. et al. 2001.** Disintegration of the Scrophulariaceae. *Amer. J. Bot.* **88** (2): 348–361.
- OXELMAN B., KORNHALL P., OLMSTEAD R.G., BREMER B. 2005.** Further disintegration of the Scrophulariaceae. *Taxon* **54**: 411–425.
- TAKHTAJAN A.L. 1997.** Diversity and classification of flowering plants. Columbia Univ. Press, New York.
- TAKHTAJAN A. 2009.** Flowering Plants. Springer Verlag.
- TANK D.C., BEARDSLEY P.M., KELCHNER S.A., OLMSTEAD R.G. 2006.** Review of the systematics of Scrophulariaceae s.l. and their current disposition. *Austral. Syst. Bot.* **19**: 289–307.

**COMPARATIVE PALYNOMORPHOLOGICAL INVESTIGATION OF THE REPRESENTATIVES TRIBE
ANTIRRHINEAE DUMORT. (VERONICACEAE DURANDE)**

ZOYA M. TSYMBALYUK

Abstract. Pollen grains of 22 species from 6 genera of the tribe Antirrhineae (Veronicaceae) were studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of the studied species are 3-colporate, prolate, spheroidal and oblate-spheroidal, small and middle-sized. It is established that pollen grains are characterized by the common sculpture type, which is reticulate. Diagnostic features at the genus level are the structure of apertures and sculpture, shape and size of pollen grains. Pollen morphology supports the suggestion of a close relationship between *Linaria*, *Antirrhinum*, *Misopates* and *Cymbalaria*. The genera *Chaenorhinum* and *Kickxia* have the distinctive palynomorphological characters.

Key words: Scrophulariaceae, Veronicaceae, Antirrhineae, pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2 Tereshchenkivska str., Kyiv, 01601, Ukraine; palynology@ukr.net