

З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН

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

ОСОБЛИВОСТІ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИН *HIPPURIDACEAE* І *CALLITRICHACEAE*

Ключові слова: пилко, палиноморфологія, скульптура, *Hippuris*, *Callitriche*, *Plantaginaceae*, *Veronicaceae*

За системою А.Л. Тахтаджяна [11, 29] родина *Hippuridaceae* Link належить до монотипного порядку *Hippuridales*. А.Л. Тахтаджян [11] відзначає, що цей порядок займає досить ізольоване положення, однак найвірогідніше має бути віднесений до надпорядку *Lamiales*. Також автор вказує на близькість родини *Hippuridaceae* до *Scrophulariaceae* Juss. і *Plantaginaceae* Juss. Монотипну родину *Callitrichaceae* Link А.Л. Тахтаджян [11] відносить до порядку *Lamiales*, підкреслюючи її спорідненість з *Lamiaceae* Lindl. та *Verbenaceae* St.-Hil., проте виділяє в окремий підпорядок *Callitrichineae*. У пізнішій праці [29] дослідник відніс родину *Callitrichaceae* до монотипного порядку *Callitrichales*, який розташував поряд з *Lamiales* та *Hippuridales*. У системі квіткових рослин, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних даних [19], порядки *Hippuridales* та *Callitrichales* об'єднані в порядок *Lamiales* (у широкому розумінні), причому родини *Hippuridaceae* і *Callitrichaceae* увійшли до родини *Plantaginaceae*. У багатьох публікаціях на основі молекулярно-філогенетичних даних родина *Plantaginaceae* наводиться під назвою *Veronicaceae* Durande [27, 31]. Обидві родинні назви є номенклатурно законсервованими (nom. conserv.), а тому постає питання: яку саме назву слід використовувати в тому чи іншому випадку. Зараз запропоновано назву *Plantaginaceae* nom. conserv. залишити у вузькому розумінні (включаючи *Plantago* L. та споріднені роди), а для родини у широкому значенні використовувати назву *Veronicaceae* nom. conserv. [28], для чого застосувати номенклатурну процедуру “суперконсервації”.

До родини *Veronicaceae* також увійшли багато родів, котрі раніше відносили до родини *Scrophulariaceae* (наприклад, *Veronica* L., *Gratiola* L., *Digitalis* L., *Antirrhinum* L. та ін.). Роди *Hippuris* і *Callitriche* виявилися в одній філогенетичній кладі (див. огляд [31]). Оскільки *Hippuridaceae* та *Callitrichaceae* в більшості попередніх систем розглядалися як достатньо філогенетично відокремлені групи, виникає проблема щодо морфологічного обґрунтування їх нового, досить несподіваного положення в системі.

Про цінність палиноморфологічних досліджень для систематики та філогенії квіткових рослин наголошувалось неодноразово. Тому нашою метою було вивчити та уточнити особливості пилкових зерен представників родів *Hippuris* L.

і *Callitriche* L., провести їх порівняльно-паліноморфологічний аналіз, з'ясувати таксономічну значущість морфологічних ознак пилкових зерен для встановлення їх споріднених зв'язків.

Рід *Hippuris* містить від одного [31] до двох-трьох [5, 15] видів, поширених в Євразії, Австралії, Північній Америці та Гренландії, а як занесені відомі також і поза межами природного ареалу. В Україні рід представлений видом *H. vulgaris* L. [5, 26]. Це водні або ж напівзанурені рослини, верхівкові частини їх стебел піднімаються над поверхнею води; інколи утворюють прибережно-наземну форму [9, 15].

Морфологію пилку *H. vulgaris* раніше вивчали з використанням світлового мікроскопа [7, 21—23, 25 та ін.], електронно-мікроскопічні дослідження практично не проводилися.

Рід *Callitriche* налічує від 25 [4, 6] до 40 [31] видів, поширених по всій земній кулі, за винятком значної частини Африки. В Україні зростає 5 видів даного роду [4, 26]. Здебільшого це рослини, цілковито занурені у воду, але багато видів утворюють форми з плаваючими на поверхні води розетками листків, а також прибережно-наземні форми [9, 15].

Описи й мікрофотографії пилкових зерен деяких видів роду *Callitriche* під світловим мікроскопом знаходимо у працях різних авторів [1, 22, 23, 25 та ін.]. Найгрунтовнішими є дві праці, присвячені результатам дослідження пилкових зерен цього роду з використанням сканувального і трансмісійного електронних мікроскопів. В одній узагальнено дослідження пилкових зерен шести видів роду *Callitriche* [24], друга значна праця [20] містить дані з морфології та ультраструктури екзини пилкових зерен 13 видів цього роду.

Матеріал і методи досліджень

Зразки пилку відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КВ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [22] та методом спиртової фіксації [34]. Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна згідно із загальноприйнятою термінологією [8, 12].

Список досліджених зразків. *Hippuris vulgaris* L.: 1. [Україна] Львівська обл., Кам'янка-Бузький р-н, західна околиця с. Забужжя. Правий берег р. Західний Буг. На березі мілководної стариці. 22.06.2004. Зібр. Кузярін О.Т. № 056925 (КВ). 2. [Польща] Polonia septentrionalis, «Czerwone Bagno» in valle flumine Bie-bza; vicus Polkowice (palatinatus Suwałki). In stagno parvo ad marginem paludum, copiosissime, una cum Ranunculo ciricinato. 6.VI.1975. Leg et det. W. Gugnacka-Fiedor (КВ). 3. [Фінляндія] Fennia. PP. Naukipudas. Niemeläntörmä. In the former mouth bed on the river Kiiminginjoki 65°11' N. 10.07.1960. Leg. Tauno Ulvinen (КВ). 4. [Фінляндія] Fennoscandia orientalis, Kar. austr. par. Vehkalanti, Ryhältö, in riv. Jokelanjoki. 10.7.1964. Leg. Lars Fagerstrom (КВ).

***Callitriche palustris* L. (= *C. vernalis* W.D.J. Koch):** 1. [Україна] Крым, зап. «Хапхал». Алуштинський лесхоззаг. 26.VI.1982. [Я.П.] Дидух, Вакаренко (КВ). 2. [Україна] Окр. Києва, близ хут. Шевелевка. На болоте при р. Ирпень. 16.V.1926. [Ю.Н.] Семенкевич (КВ). 3. [Україна] Уроч., речечка на бол. Выдра. Небольшой заросший ручей, текущий в притеррас. пойму Днепра, с. Косачевка, Козелецкий р-н Черниговской обл. 17 июня 1965. Л. Балашов (КВ).

***C. cophocarpa* Sendtner (= *C. polymorpha* Lönnr.):** [Україна] Околиці Вінниці. Болотце, коло насипу залізниці в 3-х км у бік Калинівки, у воді. 13.VI.1929. К.С. Янковський (КВ).

***C. stagnalis* Scop.:** 1. [Україна] Житомирська обл., Новоград-Волинський р-н, окол. с. Курчиця, в осушувальному каналі. 5.06.2001. О. Орлов (КВ). 2. [Росія] Из гербария С.Н. Мамеева. В стоячей воде пересохшей речки [нерозбірливо] у Тобольска. 1909 г. 30 июня, цв., пл. Собрал, опред. С. Мамеев (КВ).

***C. hermaphroditica* L. (= *C. autumnalis* L.):** 1. [Росія] Рыбинское водохр. Волжский плес. Залив у с. Спирково. 17.08.1986. А.И. Кузьмичев (КВ). 2. [Росія] Рыбинское водохранилище. Волжский плес. Участок между Мышкиным и Учмой. 30.VII.1986. А.И. Кузьмичев (КВ). 3. [Росія] Herbarium Institutii Botanici Academiae Sc. URSS. Sibiria occidentalis. In vicinias oppidi Tobolsk. В озерке бл. д. Текеревой, к западу от г. Тобольска. 1907.VIII.7. Leg. S. Mameev (КВ).

Результати досліджень та їх обговорення

Параметри пилкових зерен досліджених видів наведені у таблиці.

Рід *Hippuris*

Пилкові зерна 4—6-борозенкові, сфероїдальні або сплюсненосфероїдальні, в обрисі з полюса округло-4—6-кутні (рис. 1, 7, 8) чи округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі (рис. 1, 9, 10), середніх розмірів. Апертури нечітко виражені, спостерігаються лише потоншені ділянки екзини, в центрі яких слабопомітні короткі борозенки (рис. 1, 10). Під СЕМ у деяких пилкових зерен відзначені чітко виражені борозенки (рис. 1, 2). Екзина тонка, диференціація її на шари непомітна. Скульптура (СЕМ) шипикувата (рис. 1, 3) або шипикувато-горбкувата (рис. 1, 4). Шипикувату скульптуру утворюють дрібні шипики, розташовані досить щільно, при цьому поверхня більш-менш рівна. Шипикувато-горбкувата скульптура складається з дрібних горбочків, що прилягають один до одного або

Морфологічні ознаки пилкових зерен родів *Hippuris* і *Callitriche*

Вид	Тип апертур	Полярна вісь (мкм)	Екваторіальний діаметр (мкм)	Екзина (мкм)
<i>H. vulgaris</i>	4—6-борозенкові	22,6—30,6	21,3—31,9	0,6—2,1
<i>C. palustris</i>	2-лептомні	19,9—23,9	22,6—26,6	1,3—1,6
<i>C. cophocarpa</i>	безапертурні	19,9—25,5	21,3—27,9 (30,6)	1,0—1,6
<i>C. stagnalis</i>	безапертурні	23,9—30,6	23,9—27,9	1,3—2,4
<i>C. hermaphroditica</i>	безапертурні	19,9—26,6	14,6—21,3	відсутня

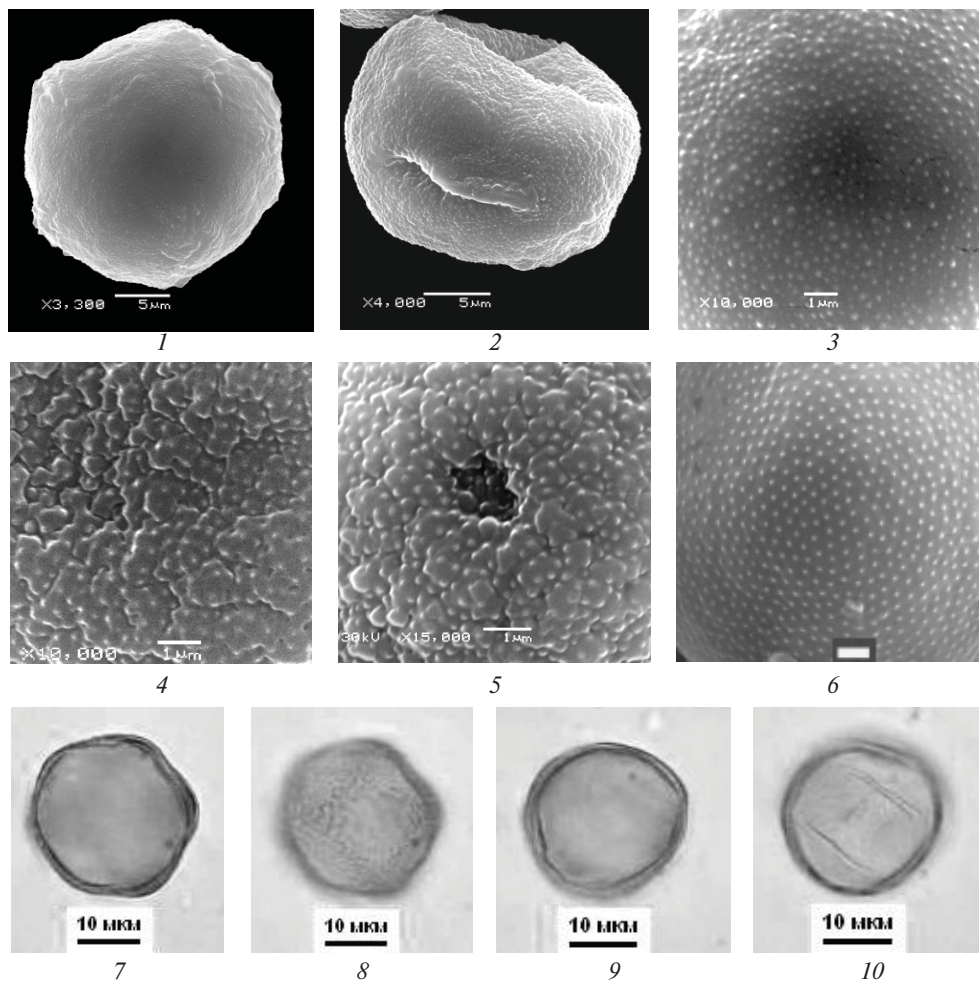


Рис. 1. Пилкові зерна *Hippuris* і *Plantago*. 1–4 — *H. vulgaris* (СЕМ): 1 — вигляд з полюса; 2 — вигляд з екватора; 3 — шипикувата скульптура; 4 — шипикувато-горбкувата скульптура; 5 — *P. major* (СЕМ) — шипикувато-горбкувата скульптура; 6 — *P. ovata* (СЕМ) — шипикувата скульптура; 7–10 — *H. vulgaris* (СМ): 7, 8 — вигляд з полюса; 9, 10 — вигляд з екватора

Fig. 1. Pollen grains of *Hippuris* and *Plantago*. 1–4 — *H. vulgaris* (SEM): 1 — polar view; 2 — equatorial view; 3 — spinulose sculpture; 4 — spinulose-tuberculate sculpture; 5 — *P. major* (SEM) — spinulose-tuberculate sculpture; 6 — *P. ovata* (SEM) — spinulose sculpture; 7–10 — *H. vulgaris* (CM): 7, 8 — polar view; 9, 10 — equatorial view

зливаються своїми основами, на поверхні яких щільно розташовані дрібні шипики. Скульптура апертурних ділянок подібна до такої всієї поверхні.

Рід *Callitriche*

Пилкові зерна безапертурні або з апертуроподібними потоншеннями екзи-ни — лептомами, сфероїдальні (рис. 3, 3, 5–7, 9–11) або сплющеносфероїдальні (рис. 3, 1, 2), видовжені чи овальні (рис. 3, 4, 8, 12), в обрисах широкоеліптичні або округлі, середніх розмірів. У *C. cophocarpa*, *C. stagnalis* і *C. hermaphrodi-*

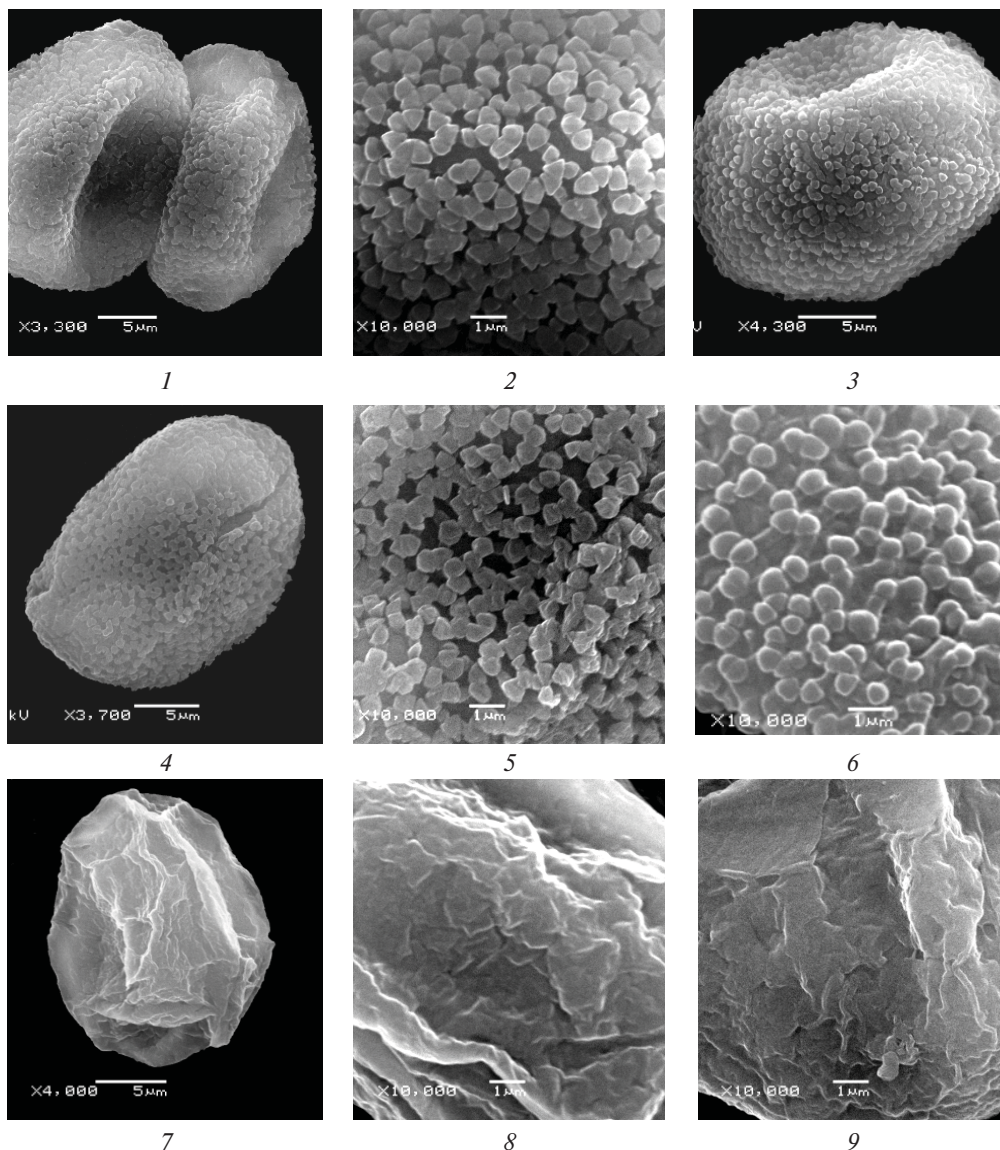


Рис. 2. Пилкові зерна *Callitriche* (СЕМ): 1, 2 — *C. cophocarpa*, 3, 6 — *C. palustris*; 4, 5 — *C. stagnalis*; 7–9 — *C. hermaphroditica*; 1, 3, 4, 7 — загальний вигляд; 2, 5, 6 — сітчаста скульптура з переходом до зірчастої; 8, 9 — гладенька скульптура

Fig. 2. Pollen grains of *Callitriche* (SEM): 1, 2 — *C. cophocarpa*, 3, 6 — *C. palustris*; 4, 5 — *C. stagnalis*, 7–9 — *C. hermaphroditica*; 1, 3, 4, 7 — general view; 2, 5, 6 — reticulate sculpture, transitional to stellate; 8, 9 — psilate sculpture

tica апертури відсутні, тимчасом як у *C. palustris* (рис. 3, 6) пилкові зерна мають два апертуроподібних потоншення екзини (лептоми). Екзина тонка, ектекзина безпокровна. Покрив відсутній, стовпчики чіткі, розташовані рідко, знизу тонкі, а їхні головки округлі й розширені, підстильний шар зливається з ендек-

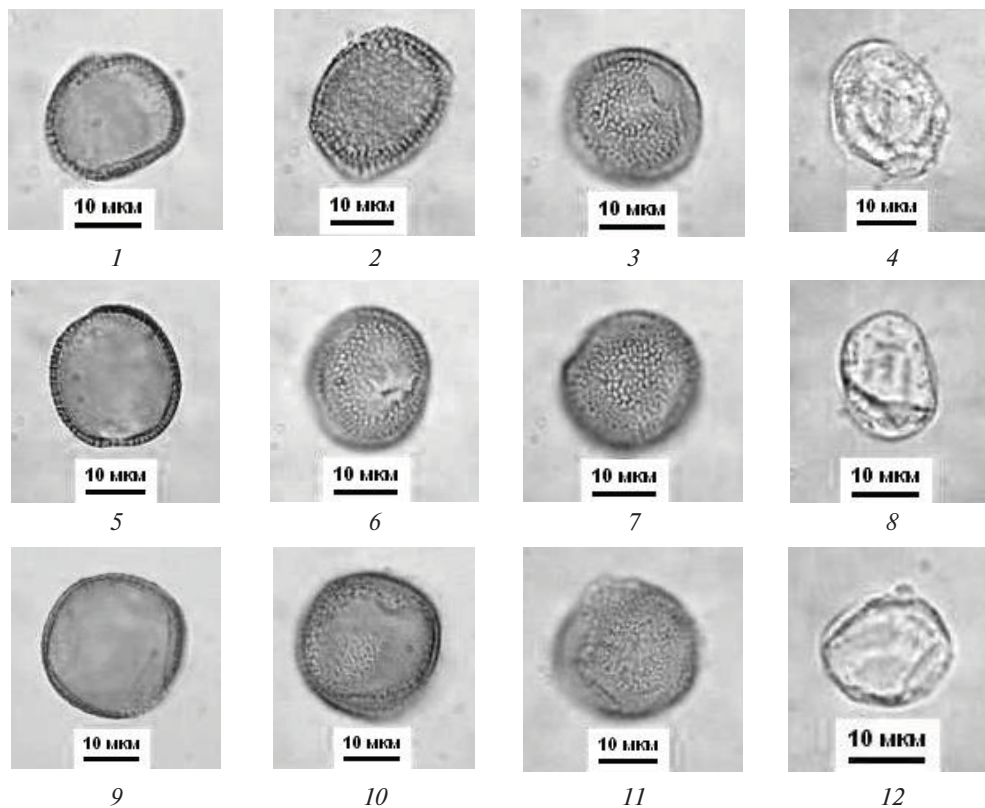


Рис. 3. Пилкові зерна *Callitriche* (СМ): 1–3 — *C. cophocarpa*, 5–7 — *C. palustris*; 9–11 — *C. stagnalis*, 4, 8, 12 — *C. hermaphroditica*

Fig. 3. Pollen grains of *Callitriche* (LM): 1–3 — *C. cophocarpa*, 5–7 — *C. palustris*; 9–11 — *C. stagnalis*, 4, 8, 12 — *C. hermaphroditica*

зиною. У *C. hermaphroditica* екзина відсутня. Інтина дуже тонка. Скульптура (СЕМ) поверхні сітчаста з переходом до зірчастої або гладенька. У *C. cophocarpa* (рис. 2, 2), *C. palustris* (рис. 2, 6) і *C. stagnalis* (рис. 2, 5) скульптура поверхні сітчаста з переходом до зірчастої. Це особливий тип сітчастої скульптури, коли комірочки мають вигляд зірчастого утворення. Комірочки складаються зі стовпчиків, головки яких округлі або у вигляді трикутних пластинок. Найвужчий кінець трикутної пластинки спрямований у центр комірок, не завжди чітко впорядкованих. Однак у деяких пилкових зерен спостерігається тенденція до утворення чітких комірок, що складаються з 6–7 трикутних пластинок. У *C. hermaphroditica* (рис. 2, 8, 9) скульптура (СЕМ) гладенька, а поверхня з нерівномірними складками.

Отримані дані показали, що роди *Hippuris* і *Callitriche* чітко різняться за особливостями пилкових зерен. Відмінності виявляються в комплексі таких ознак, як тип апертур, характер скульптури та структури екзини. За типом апертур пилкові зерна *Hippuris* 4–6-борозенкові, у *Callitriche* вони безапертур-

ні й лише у *C. palustris* спостерігаються два апертуроподібні потоншення екзини — лептоми. Пилкові зерна *Hippuris* переважно сфероїдальні, зрідка сплюсценосфероїдальні, в обрисі з полюса округло-4—6-кутні або округлі, з екватора — широкоеліптичні або округлі. Більшість досліджених видів роду *Callitriche* мають сфероїдальну або сплюсценосфероїдальну форму пилкових зерен, і лише у *C. hermaphroditica* вони видовжені чи овальні. Пилкові зерна *Hippuris* і *Callitriche* подібні за розмірами: полярна вісь становить 19,9—30,6 мкм, екваторіальний діаметр — 21,3—31,9 мкм.

Екзина пилку *Hippuris* 0,6—2,1 мкм завтовшки. Під СМ екзина являє собою однорідний і рівномірно потовщений утвір. Диференціація його на шари непомітна. У пилкових зерен *Callitriche* екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Ектекзина безпокровна, стовпчики вільні, чіткі, розташовані рідко, знизу тонкі, з розширеними головками. Підстильний шар зливається з ендекзиною. Лише у *C. hermaphroditica* екзина відсутня. Під час ацетолізної обробки пилкові зерна цього виду розчиняються, оскільки їх спородерма представлена лише інтиною. Тому пилки *C. hermaphroditica* (рис. 3, 4, 8, 12) ми досліджували за методом спиртової фіксації [34], який дає змогу розглянути інтину.

Скульптура поверхні пилкових зерен *Hippuris* шипикувата або шипикувато-горбкувата, тимчасом як у *Callitriche* вона гладенька або сітчаста з переходом до зірчастої. Слід відзначити, що для пилкових зерен *Hippuris* характерна варіабельність скульптури поверхні. Трапляються пилкові зерна з шипикуватою (рис. 1, 3) або шипикувато-горбкуватою (рис. 1, 4) скульптурами. У *C. sophocarpa* (рис. 2, 2), *C. palustris* (рис. 2, 6) і *C. stagnalis* (рис. 2, 5) вони характеризуються сітчастою скульптурою з переходом до зірчастої, і лише у *C. hermaphroditica* (рис. 2, 8, 9) скульптура гладенька, а поверхня нерівна, складчаста.

Отримані нами дані узгоджуються з результатами досліджень деяких авторів [20, 24], однак не збігаються з даними Л.А. Альошиної [1], яка відзначає для *C. autumnalis* (зараз розглядається як синонім *C. hermaphroditica*) наявність екзини та сітчастої скульптури поверхні. Очевидно, один досліджений автором зразок був неправильно визначений.

Вивчення палиноморфології *Hippuris* і *Callitriche* дає змогу обговорити їх споріднені зв'язки з родиною *Veronicaceae*, до якої їх відносять за молекулярно-філогенетичними даними [31]. Як зазначалося вище, А.Л. Тахтаджян [11] вказував на близькість *Hippuridaceae* до *Scrophulariaceae* і особливо до *Plantaginaceae*. Ми вивчали пилкові зерна 32 видів родини *Plantaginaceae* [16, 18, 32 та ін.]. Ці пилкові зерна сфероїдальні, зрідка сплюсценосфероїдальні, в обрисах округлі, переважно середніх, зрідка дрібних розмірів, за типом апертур — (3)4—14-порові. Скульптура поверхні шипикувата і шипикувато-горбкувата.

Отже, отримані дані показали, що за формою, розмірами та характером скульптури *Hippuris* (рис. 1, 3, 4) є подібним до пилкових зерен видів *Plantaginaceae* (рис. 1, 5, 6). Однак, окрім ознак подібності, виявлені відмінності в будові апертур: *Hippuris* має 4—6-борозенкові пилкові зерна, а *Plantaginaceae* — (3)4—14-порові. Таким чином, особливості пилкових зерен, а саме форма, обриси, роз-

міри та характер скульптури, підтверджують точку зору про близькість *Plantaginaceae* і *Hippuridaceae* [11].

Паліноморфологічне дослідження видів роду *Callitriche* підтвердило, що особливості пилкових зерен добре узгоджуються з його розподілом на секції. Так, *C. cophocarpa*, *C. palustris* та *C. stagnalis* належать до секції *Callitriche* [13–15] і характеризуються сітчастою скульптурою з переходом до зірчастої. З цієї групи видів вирізняється *C. palustris*: його пилкові зерна мають апертуроподібні потоншення екзини, відсутні в інших видів. *C. hermaphroditica* належить до секції *Pseudocallitriche* Hegelm. [13–15], його пилкові зерна з гладенькою скульптурою.

Вивчення особливостей пилкових зерен 40 видів роду *Veronica* L. [10, 17 та ін.] та деяких представників *Gratiola* L. і *Erinus* L., які за молекулярно-філогенетичними даними відносять до родини *Veronicaceae*, показало, що окремі види секції *Pseudolisymachium*, а також *Gratiola officinalis* L. і *Erinus alpinus* L. мають гладеньку скульптуру поверхні (оригінальні дані), що могло б свідчити про подібність до пилкових зерен *C. hermaphroditica* за цією ознакою. Однак ці зовні схожі типи скульптури утворені різними структурними одиницями. Наприклад, у пилкових зерен представників *Veronica* sect. *Pseudolisymachium*, *G. officinalis* і *E. alpinus* скульптура утворена екзиною, зокрема покривом, тимчасом як у *C. hermaphroditica* — інтиною. Тобто порівняння особливостей пилкових зерен роду *Callitriche* і вказаних вище родів виявило принципові відмінності між ними, тому такі ознаки не можуть розглядатися як прояв споріднених зв'язків між цими групами. Зірчастий тип скульптури, подібний до скульптури пилкових зерен *C. cophocarpa*, *C. palustris* і *C. stagnalis*, виявлений у пилкових зерен деяких родів родин *Buxaceae* Dumort. [22], *Euphorbiaceae* Juss. (більшість родів *Crotonoideae*) [22] і багатьох родів *Thymeleaceae* Juss. [2, 3, 22]. G. Erdtman [22] вперше звернув увагу на наявність характерного «кротоноїдного» (зірчастого) типу пилку у представників вищеназваних родин. У деяких попередніх системах *Callitrichaceae* відносили до *Euphorbiales* (див. огляд [33]), але нині доведено, що цей погляд є хибним.

Таким чином, згідно з нашими даними, а також інших авторів [20, 24], можна стверджувати, що за будовою пилкових зерен *Callitrichaceae* виокремлюється в особливий тип. Підставою для такого твердження є комплекс ознак: безапертурний тип, форма та розміри пилкових зерен, відсутність покриву і навіть екзини у деяких видів, характер скульптури. Види *Callitrichaceae* мають дуже спеціалізовані пилкові зерна. Зокрема, безапертурний тип пилку свідчить про високу еволюційно-морфологічну просунутість цього таксону. В безапертурних пилкових зерен вся оболонка має структуру аперттури і виконує її функцію, а пізніше дає можливість швидкого проростання пилкової трубки в будь-якому місці пилкового зерна [12]. Редукція екзини у *C. hermaphroditica* пов'язана з переходом до гіпогідрофілії (запилення під водою) [24], а функцію екзини виконує інтина. У *C. palustris*, *C. cophocarpa* і *C. stagnalis* пилкові зерна поширюються повітрям (анемофілія) або поверхнею води (епігідрофілія) [24]. Зв'язок

синдрому запилення з морфологічними особливостями пилкових зерен за різних варіантів гідрофілії показано на прикладі багатьох груп, особливо у добре дослідженій з цього погляду родині *Hydrocharitaceae* [30].

Отже, пилкові зерна *Hippuris* і *Callitriche* різняться за комплексом особливостей, а саме за типом апертур, скульптурою поверхні та структурою екзини, що дозволяє говорити про відсутність вираженої морфологічної подібності між ними і вважати їх представниками самостійних монотипних родин, як це прийнято у більшості традиційних філогенетичних систем [11, 29]. Особливості пилкових зерен не повністю узгоджуються з молекулярно-філогенетичними даними, згідно з якими роди *Hippuris* і *Callitriche* належать до однієї класифікації і їх запропоновано включити до родини *Veronicaceae*.

Висновки

Порівняльно-паліноморфологічне вивчення родів *Hippuris* і *Callitriche* не виявило чітко вираженої морфологічної подібності між ними. Комплекс особливостей пилкових зерен, за якими роди відрізняються, включає будову апертур, характер скульптури екзини та структуру її шарів. За будовою апертур пилкові зерна належать до різних типів: 4–6-борозенкового у *Hippuris* і безапертурного у *Callitriche*. Скульптура екзини у *Hippuris* шипикувата і шипикувано-горбкувата, у *Callitriche* — гладенька і сітчаста з переходом до зірчастої. Пилкові зерна *Hippuris* мають покривну ектекзину, а *Callitriche* — безпокривну. Морфологічні особливості пилкових зерен свідчать про близькість родин *Plantaginaceae* і *Hippuridaceae*, що, очевидно, пояснюється подібними особливостями запилення (анемофілія). Віднесення *Hippuridaceae* і *Callitrichaceae* до родини *Veronicaceae* підтверджується молекулярно-філогенетичними дослідженнями, але на рівні паліноморфології виявити їх спорідненість не вдається, що, очевидно, пояснюється адаптивною морфологічною еволюцією у цих групах у зв'язку з переходом до водного способу життя та відповідними пристосуваннями до різних синдромів запилення (анемофілія, епі- та гіпогідрофілія).

Виявлені закономірності ще раз підтверджують: морфологічні (зокрема, паліноморфологічні) ознаки у деяких еволюційно просунутих та морфологічно різноманітних груп квіткових рослин, які пройшли через процеси активної еволюційної радіації та диверсифікації, не завжди узгоджуються з картиною реальної філогенетичної спорідненості, а тому використовувати такі ознаки для побудови філогенетично обґрунтованих систем класифікації слід обережно, в комплексі з іншими ознаками та враховуючи молекулярно-філогенетичні дані.

1. Алейшина Л.А. Сем. *Callitrichaceae* Link — Болотниковые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 74–75.
2. Алейшина Л.А. Сем. *Thymelaeaceae* Juss. s. str. — Волчегородниковые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae—Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 145–147.

3. *Архангельский Д.Б.* Палинотаксономия *Thymelaeaceae* s. l. // Морфология пыльцы. — Л.: Наука, 1971. — С. 104—234.
4. *Добычина Т.Л.* Болотниковые (Виринницеві) — *Callitrichaceae* // Определитель высших растений Украины. — Киев: Фитосоцицентр, 1999. — С. 313—314.
5. *Добычина Т.Л.* Хвостниковые (Водянососонкові) — *Hippuridaceae* // Определитель высших растений Украины. — Киев: Фитосоцицентр, 1999. — С. 212.
6. *Кречетович В.И.* *Callitrichaceae* Lindl. // Флора СССР. — М., 1949. — Т. 14. — С. 495—503.
7. *Куприянова Л.А.* Сем. *Hippuridaceae* Link — Хвостниковые // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — С. 151—152.
8. *Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
9. *Макрофиты* — индикаторы изменений природной среды / Отв. ред.: С. Гейны, К.М. Сытник. — Киев: Наук. думка, 1993. — 434 с.
10. *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). — С-Пб.: ВНИГРИ, 2008. — I. — С. 92—98.
11. *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
12. *Токарев П.И.* Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
13. *Цвелев Н.Н.* Заметка о роде *Callitriche* L. в СССР // Нов. системат. высш. раст. — 1975. — 12. — С. 237—238.
14. *Цвелев Н.Н.* *Callitrichaceae* Link // Флора европейской части СССР. — М., 1978. — Т. 3. — С. 209—213.
15. *Цвелев Н.Н.* Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. — СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. — 781 с.
16. *Цымбалюк З.М.* Морфологічні особливості пилоквих зерен представників роду *Plantago* l. s. l. (*Plantaginaceae* Juss. s. str.) флори України // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 6. — С. 794—804.
17. *Цымбалюк З.М.* Паліноморфологія видів секції *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch роду *Veronica* L. флори України // Укр. ботан. журн. — 2008. — 65, № 6. — С. 823—835.
18. *Цымбалюк З.Н., Мосякин С.Л.* Особенности морфологии пыльцевых зерен рода *Plantago* L. // Нов. палеонтол. и стратиграфии. Вып. 10—11: Прилож. к журн. «Геология и геофизика». — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. — С. 69—72.
19. *APG II.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. // Bot. J. Linnean Soc. — 2003. — 141. — P. 399—436.
20. *Cooper R.L., Osborn J.M., Philbrick C.T.* Comparative pollen morphology and ultrastructure of the *Callitrichaceae* // Amer. J. Bot. — 2000. — 87, N 2. — P. 161—175.
21. *Erdtman G.* An introduction in to pollen analysis. — Waltham, Mass.: The Chronica Botanica Co., 1943. — 239 p.
22. *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
23. *Faegri K., Iversen J.* Textbook of pollen analysis. — Oxford: Blackwell, 1964. — 237 p.
24. *Martinsson K.* The pollen of Swedish *Callitriche* (*Callitrichaceae*) — trends towards submergence // Grana. — 1993. — 32. — P. 198—209.
25. *Moore P.D., Webb J.A.* An illustrated guide to pollen analysis. — London: Sydney; Auckland; Toronto, 1983. — 133 p.

26. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
27. Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al. Disintegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. — 2001. — **88**, N 2. — P. 348–361.
28. Reveal J.L., Olmstead R., Judd W.S. (1812–1813) Proposals to conserve the name *Veronicaceae* (*Magnoliophyta*), and conserve it against *Plantaginaceae*, a “superconservation” proposal // Taxon. — 2008. — **57**, N 2. — P. 643–644.
29. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
30. Tanaka N., Uehara K., Murata J. Correlation between pollen morphology and pollination mechanisms in the *Hydrocharitaceae* // J. Plant Res. — 2004. — **117**, N 4. — P. 265–276.
31. 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.
32. Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. Palynomorphological peculiarities of representatives of *Plantaginaceae* s. str.: a phylogenetic perspective // 7th European Palaeobotany-Palynology Conference, Prague, Czech Republic (6–11 September 2006). — Abstracts. Prague, 2006. — P. 144–145.
33. Webster G.L. The saga of the spurge: a review of classification and relationships in the *Euphorbiales* // Bot. J. Linnean Soc. — 2008. — **94**, N 1–2. — P. 3–46.
34. Wodehouse R.P. Pollen grains. — New York: McGraw–Hill, 1935. — 574 p.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 30.03.2009

З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин

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

ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *HIPPURIDACEAE* И *CALLITRICHACEAE*

Для уточнения родственных связей родов *Hippuris* и *Callitriche* были исследованы пыльцевые зерна их представителей с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Сравнительно-палиноморфологическое изучение этих родов показало, что между ними нет сходства. Комплекс признаков пыльцевых зерен, по которому эти роды отличаются, включает тип апертур, характер скульптуры экзины и структуру ее слоев. По строению апертур пыльцевые зерна принадлежат к разным типам: 4–6-бороздковому у *Hippuris* и безапертурному у *Callitriche*. Скульптура поверхности пыльцевых зерен у *Hippuris* шипиковатая или шипиковато-бугорчатая, а у *Callitriche* — гладкая и сетчатая, переходящая в звездчатую. У *Hippuris* эктэксина покровная, в то время как у *Callitriche* беспокровная.

Различия между *Hippuris* и *Callitriche* столь существенны, что с палинологической точки зрения оба этих рода целесообразно рассматривать в составе двух самостоятельных семейств. Объединение *Hippuris* и *Callitriche* в семейство *Veronicaceae* согласно молекулярно-филогенетическим данным не подтверждается морфологическими особенностями пыльцевых зерен этих групп, отличающихся по ряду признаков.

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

Z.M. Tsybalyuk, S.L. Mosyakin

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

PECULARITIES OF POLLEN GRAINS IN REPRESENTATIVES
OF FAMILIES *HIPPURIDACEAE* AND *CALLITRICHACEAE*

In order to define more precisely the relationships of *Hippuris* and *Callitriche*, their pollen grains were studied using light and scanning electron microscopy. A comparative morphological investigation of pollen grains of the genera has shown no clear resemblance between them. The complex of distinctive morphological features includes the composition type of apertures, character of exine sculpture and structure of its layers. According to the aperture structure, *Hippuris* and *Callitriche* belong to different types: *Hippuris* — to the 4–6-rugate type and *Callitriche* — to the inaperturate type. The exine sculpture of *Hippuris* is spinulose and spinulose-tuberculate, while that of *Callitriche* is psilate and reticulate, transitional to stellate. The ectexine of *Hippuris* is tectate, while that of *Callitriche* is atectate.

Distinctions in pollen grain morphology of *Hippuris* and *Callitriche* are so considerable that the genera are worth to be regarded as belonging to different families. Placement of *Hippuridaceae* and *Callitrichaceae* within the *Veronicaceae* family according to molecular phylogenetic data finds no support in morphological features of pollen grains of these groups.

Key words: pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, Hippuridaceae, Callitrichaceae, Veronicaceae.