

З.М. ЦИМБАЛЮК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, МСП-1, 01001, Україна

**МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ
ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН РОДУ
POLYCNEMUM L.
(*CHENOPODIACEAE* VENT.)**

Ключові слова: пилко, паліноморфологія, ультраскульптура, *Polycnenum*, *Nitrophila*, *Chenopodiaceae*.

Дослідження морфологічних особливостей пилкових зерен сучасних квіткових рослин мають велике значення для розв'язання суперечливих питань систематики, а також для спорово-пилкового аналізу при ідентифікації викопного пилку.

Метою наших досліджень було вивчення морфології пилку роду *Polycnenum* L. для уточнення як паліноморфологічних особливостей видів, так і виявлення варіабельності окремих ознак і ступеня їх таксономічної значущості. Рід *Polycnenum* традиційно відносили до родини *Chenopodiaceae*, триби *Polycnemeae* Dumort. Цю трибу, що налічує 3 роди та близько 16 видів, часто виділяють в окрему підродину *Polycnemoideae* Ulbr. [3, 4, 10]. Проте положення триби у філогенетичній системі лишається суперечливим. За новими відомостями, отриманими на основі морфологічних, фітогеографічних [3, 4] та молекулярно-філогенетичних досліджень [9], показано, що представники триби *Polycnemeae* займають філогенетично базальне положення у групі споріднених родин *Chenopodiaceae* та *Amaranthaceae*, причому, найімовірніше, саме при основі філогенетичної гілки, що веде до *Amaranthaceae*. Відповідно, з погляду філогенетичної систематики, представників цієї триби варто перенести до родини *Amaranthaceae*, для чого є і морфологічні підстави: зокрема, наявність двох приквіточок та плівчастих листочків оцвітини [3, 4]. Зауважимо, що деякі автори ще у ХІХ ст. відносили *Polycnenum* саме до *Amaranthaceae* [10, 11]. Таким чином, паліноморфологічне дослідження цієї філогенетично базальної групи з філогенетичної гілки *Chenopodiaceae* та *Amaranthaceae* становить неабиякий інтерес для систематики та пилкового аналізу.

У світовій флорі рід *Polycnenum* налічує близько семи видів, поширених у Європі, Північній Африці, Західній та Центральній Азії, тобто загальний ареал роду має давньосередземний характер [4, 10]. У Європі природний ареал видів *Polycnenum*, найімовірніше, охоплював лише середземноморські та паннонсько-понтичні регіони, а трапляння деяких видів за їх межами є наслідком антропогенного розширення ареалів. В Україні відмічено чотири види роду [12].

Ми досліджували пилкові зерна чотирьох видів роду *Polycnenum* і, для порівняння, — роду *Nitrophila* S. Watson, котрий також належить до триби

© З.М. ЦИМБАЛЮК, 2005

Polycnemeae [4]. Рід *Nitrophila* включає шість видів, розповсюджених переважно у південно-західній частині Північної Америки та у позатропічних аридних регіонах Південної Америки [4].

Морфологічні особливості пилкових зерен *P. arvense* L. та *P. majus* A. Braun під світловим мікроскопом досліджували раніше [1, 2], проте детальне паліноморфологічне дослідження роду не проводилося. Короткі відомості про пилкок роду *Polycnenum* подає Т. Borsch [7]. У літературі є також окремі відомості про пилкові зерна *Nitrophila occidentalis* (Nutt.) Moq. [7, 13]. Як зазначають С.Л. Мосякін та Л.Г. Безусько [5], палеоботаніки, виявивши у викопному стані особливий «кубоїдний» пилкок представників *Polycnemeae*, навряд чи з певністю віднесли його до типового пилку *Chenopodiaceae* або *Amaranthaceae*. Саме тому детальні дослідження морфології пилку базальних представників цієї групи можуть допомогти у з'ясуванні питання щодо часу виникнення філогенетичної гілки *Chenopodiaceae*+*Amaranthaceae*.

Матеріал і методи досліджень

Для паліноморфологічних досліджень використано гербарний матеріал. Зразки пилку відібрано в гербаріях Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Київ, Україна; *КИ*) та Міссурійського ботанічного саду (Сент-Луїс, Міссурі, США; *МО*). Усі визначення рослин перевірено С.Л. Мосякіним.

Пилкові зерна роду *Polycnenum* вивчали на світловому та сканувальному електронному рівнях. Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізічним методом G. Erdtman [8] та методом спиртової фіксації R.P. Wodehouse [14] з подальшим застосуванням сафраніну (модифікація методу з використанням метиленової зелені).

Вимірювали 20 пилкових зерен кожного зразка при збільшенні у 700 разів. Мікрофотографії пилкових зерен зроблені при збільшенні у 1000 разів на мікроскопі Axioskop фотокамерою Contax 167 MT.

Морфологію пилку під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-35C) вивчали на неацетолізованому пилку. Матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота. При характеристиці пилку використано термінологію П.І. Токарева [6].

Результати досліджень та їх обговорення

За результатами досліджень ми склали загальну характеристику пилку роду *Polycnenum*. Досліджені пилкові зерна належать до багатопорового типу, багатогранні за формою, в обрисах округлокутасті або кутасті. Пилкок дрібних розмірів: його діаметр варіює від 13,3 до 22,61 мкм. Характерна кількість пор — 8—14, зрідка 16. Пори досить великі і заглиблені, їх діаметр коливається від 2,66 до 5,32 мкм.

Оболонка пилку складається з екзини та інтини. Інтина вкриває клітинний вміст пилкових зерен, тонша за екзину або майже однакова завтовшки. Екзина досить тонка, завтовшки 1,33—2,66 мкм, складається з ектекзини та ендекзи-

ни. Ендекзина тонка, особливо чітка, рівномірно потовщена. Ектекзина покривна, стовпчикова. Стовпчики переважно нечіткі, короткі, інколи взагалі не проглядаються. Текстура екзини нечітка, внутрішньовеликокрапчаста.

Ультраскульптура поверхні мезопоріуму проста, утворена дуже дрібними шипиками (їх діаметр біля основи становить 0,05—0,1 мкм, зрідка до 0,2). Ми відносимо її до ультрадрібношипикуватого підтипу скульптури. Шипики розташовані з середньою щільністю, рідко (на відстані від 0,05 до 1,1 мкм один від одного), зрідка поодинокі. Високий дозвіл сканувального електронного мікроскопа дав змогу виявити у деяких пилкових зерен дрібні перфорації, розташовані навколо пор. Ультраскульптура поверхні порових мембран різношипикувата. Шипики різні за розмірами, подібні до шипиків поверхні мезопоріуму, відокремлені один від одного, інколи прилягають або зливаються основами, розташовані нерівномірно, зрідка рівномірно. Кількість шипиків на поверхні порових мембран варіює від 40 до 65.

Отримані нами дані показали, що розташування шипиків на поверхні мезопоріуму та поверхні порових мембран пилкових зерен роду *Polycnenum* є досить варіабельним. Щільність їх розташування варіює навіть у межах одного зразка (*P. majus*). Трапляються пилкові зерна з дещо більшим діаметром шипиків біля основи (*P. arvense*). Інші ознаки (форма і обрис, діаметр зерна та пор, кількість пор, текстура екзини та ультраскульптура поверхні мезопоріуму) пилку всіх зразків кожного виду дуже подібні. Ми порівняли характеристики пилку всіх досліджених видів роду. Отримані дані засвідчують, що пилкок *P. majus* має найбільший діаметр зерна і дещо більшу кількість пор. Пилкові зерна *P. arvense*, *P. heuffelii* Lang та *P. verrucosum* Lang подібні між собою.

Отже, комплекс якісних та кількісних ознак пилку роду *Polycnenum* в цілому залишається сталим. Такий комплекс ознак відрізняє пилкок цього роду від пилкових зерен інших представників *Chenopodiaceae*, для яких зазвичай характерний інший комплекс ознак: сфероїдальна форма, слабкохвилястий, хвилястий або округлий обрис, велика кількість пор — від 14 до 100 (150).

Результати досліджень пилку *N. occidentalis* показали, що він дещо подібний до пилку роду *Polycnenum*: за формою і обрисом, ультраскульптурою поверхні мезопоріуму та кількістю пор. Однак для пилку *N. occidentalis* характерний більший діаметр зерна і пор, чіткий стовпчиковий шар, що не спостерігається у пилку роду *Polycnenum*. Стовпчики циліндричні, рівні, довгі, тонкі, у проекції утворюють внутрішньодрібнокрапчасту текстуру екзини.

Наводимо детальні описи пилку досліджених видів.

Рід *Polycnenum* L.

P. majus A. Braun (рис. 1, 1, 2; рис. 2, 3, 4).

СМ. Пилкові зерна багатогранні за формою, в обрисах округлі або округлокутасті. Діаметр 18,62—22,61 мкм. Кількість пор 10—16. Обриси пор округлі, нечіткі, їх облямівка тонка, нечітка або взагалі не проглядається. Скульптурні елементи порової мембрани розташовані по усій поверхні. Діаметр пор 3,99—5,32 мкм. Відстань між краями пор становить 2,66—

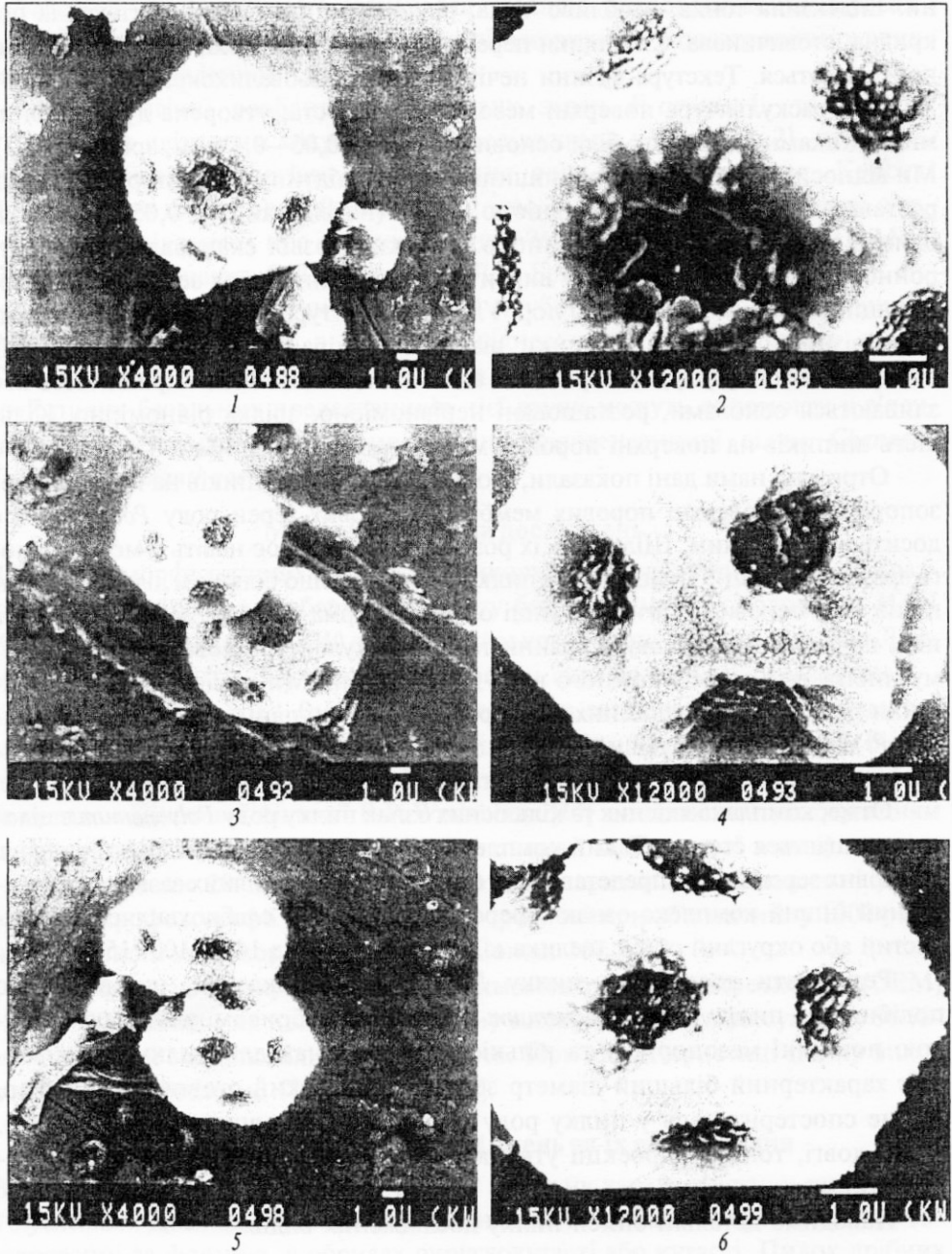


Рис. 1. Пилок представників роду *Polycnemum* L. (СЕМ): 1, 2 — *P. majus* A. Braun; 3, 4 — *P. heuffelii* Lang; 5, 6 — *P. arvense* L.

Fig. 1. Pollen grains of *Polycnemum* L. (SEM): 1, 2 — *P. majus* A. Braun; 3, 4 — *P. heuffelii* Lang; 5, 6 — *P. arvense* L.

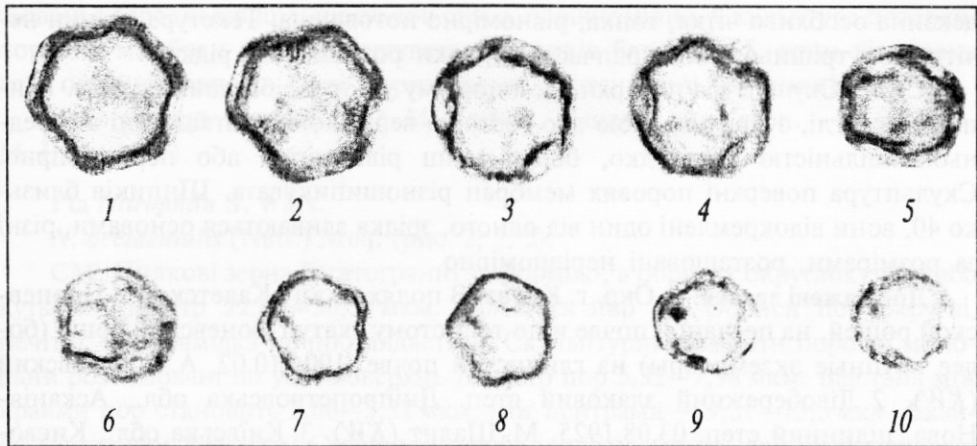


Рис. 2. Пилок представників родів *Nitrophila* S. Wats. та *Polycnemum* L. (СМ): 1, 2 — *N. occidentalis* (Nutt.) Moq.; 3, 4 — *P. majus* A. Braun; 5, 6 — *P. arvense* L.; 7, 8 — *P. verrucosum* Lang; 9, 10 — *P. heuffelii* Lang

Fig. 2. Pollen grains of *Nitrophila* S. Wats. and *Polycnemum* L. (LM): 1, 2 — *N. occidentalis* (Nutt.) Moq.; 3, 4 — *P. majus* A. Braun; 5, 6 — *P. arvense* L.; 7, 8 — *P. verrucosum* Lang; 9, 10 — *P. heuffelii* Lang

4,65(5,32) мкм, між центрами — 7,31—9,31(10,64) мкм. Екзина завтовшки 1,33—2,66 мкм. Стовпчики нечіткі, зрідка проглядаються короткі, розташовані нерівномірно. Ендекзина тонка, чітка, рівномірно потовщена. Текстура екзини нечітка або чітка, внутрішньовеликокрапчаста, крапки розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура поверхні мезопоріуму ультрадрібношипикувата. Шипики округлі, з притупленою або гострою верхівкою, розташовані з середньою щільністю або рідко, більш або менш рівномірно, зрідка нерівномірно. Скульптура поверхні порових мембран ультрадрібношипикувата. Шипиків близько 65, вони майже прилягають один до одного, однакові за розмірами, значно менші за шипики на поверхні мезопоріуму, розташовані більш-менш рівномірно.

Досліджені зразки. 1. Кіровоградська обл., Бобринецький р-н, недалеко від села Червоне, при дорозі, коло залізниці. 19.09.1993, І. Єремко (КВ). 2. Крым. Кировский р-н, Старый Крым, гора Агармыш. 22.06.1964, Г. Кузнецова, Н. Глаголева (КВ). 3. Ворошиловградская обл., Свердловский р-н, Провальская степь. 27.07.1986, В.В. Протопопова (КВ).

***P. arvense* L.** (рис. 1, 5, 6; рис. 2, 5, 6).

СМ. Пилкові зерна багатогранні за формою, в обрисах кутасті або округлокутасті, зрідка округлі. Діаметр (13,3)14,63—15,96(17,29) мкм. Кількість пор 8—12, їх обриси майже не проглядаються, зрідка вони округлі і нечіткі, їх облямівка не проглядається. Скульптурні елементи порової мембрани розташовані по всій поверхні. Діаметр пор 2,66—3,99 мкм. Відстань між краями пор досягає 2,66—3,99 мкм, між центрами — 5,98—7,98 мкм. Екзина завтовшки 1,2—1,99 мкм. Стовпчики нечіткі або взагалі не проглядаються. Ен-

декзина особливо чітка, тонка, рівномірно потовщена. Текстура екзини нечітка, внутрішньовеликокрапчаста, крапки розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура поверхні мезопоріуму ультрадрібношипикувата. Шипики округлі, з притупленою або гострою верхівкою, розташовані з середньою щільністю або рідко, більш-менш рівномірно або нерівномірно. Скульптура поверхні порових мембран різношипикувата. Шипиків близько 40, вони відокремлені один від одного, зрідка зливаються основами, різні за розмірами, розташовані нерівномірно.

Досліджені зразки. 1. Окр. г. Києва. В полях между Кадетской и Проневской рошей, на песчаной почве и по тенистому скату Проневской роши (более крупные экземпляры) на глинистой почве. 1904.10.02, А. Лоначевский (КШ). 2. Лівобережний злаковий степ. Дніпропетровська обл., Асканія-Нова, цілинний степ. 03.08.1925, М. Шалит (КШ). 3. Київська обл., Києво-Святошинський р-н. На полях с. Мостище. 13.08.1915 [прізвище колектора невідоме] (КШ).

P. heuffelii Lang (рис. 1, 3, 4; рис. 2, 9, 10).

СМ. Пилкові зерна багатогранні за формою, в обрисах кутасті або округлокутасті. Діаметр (13,3)14,63—15,96(17,29) мкм. Кількість пор 10—12. Обриси пор округлі, нечіткі, їх облямівка не проглядається. Скульптурні елементи порової мембрани розташовані по всій поверхні. Діаметр пор 3,32—3,99 мкм. Відстань між краями пор становить (2,39)2,66—3,99 мкм, між центрами — 5,98—7,31(7,98) мкм. Екзина завтовшки 1,33 мкм. Стовпчики нечіткі або майже не проглядаються. Ендекзина особливо чітка, тонка, рівномірно потовщена. Текстура екзини нечітка, внутрішньовеликокрапчаста, крапки розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура поверхні мезопоріуму ультрадрібношипикувата. Шипики округлі, з притупленою верхівкою, розташовані особливо рідко, нерівномірно. Скульптура поверхні порових мембран різношипикувата. Шипиків близько 40, вони відокремлені один від одного, різні за розмірами, розташовані нерівномірно.

Досліджений зразок: с. Калниболота, Звенигородського повіту на Київщині, ліс. Березина на узліссі. Пісок. 12.08.1924, Н. Підоплічко, Н. Лоскот (КШ).

P. verrucosum Lang (рис. 2, 7, 8).

СМ. Пилкові зерна багатогранні за формою, в обрисах округлокутасті. Діаметр 13,3—15,96 мкм. Кількість пор 8—12. Обриси пор округлі, нечіткі, їх облямівка не проглядається. Скульптурні елементи порової мембрани розташовані по всій поверхні. Діаметр пор 2,66—3,99 мкм. Відстань між краями пор становить (2,39)2,66—3,99 мкм, між центрами — (5,32)5,72—7,98 мкм. Екзина завтовшки 1,33 мкм. Стовпчики нечіткі, короткі або майже не проглядаються. Ендекзина особливо чітка, тонка, рівномірно потовщена. Текстура екзини нечітка, внутрішньовеликокрапчаста, крапки розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура поверхні мезопоріуму ультрадрібношипикувата. Шипики округлі або видовжені, з притупленою або гострою верхівкою, розта-

шовані з середньою щільністю або рідко, нерівномірно. Скульптура поверхні порових мембран різношипикувата. Шипиків близько 65, вони відокремлені один від одного, різні за розмірами, розташовані нерівномірно.

Досліджений зразок: с. М. Копані, пісковий степ. 26.09.1931, М. Ільїн (КШ).

Рід *Nitrophila* S. Wats.

N. occidentalis (Nutt.) Moq. (рис. 2, 1, 2).

СМ. Пилкові зерна багатогранні за формою, в обрисах округлокутасті або кутасті. Діаметр 22,61—30,59 мкм. Кількість пор 12. Обриси пор округлі, нечіткі, їх облямівка не проглядається. Скульптурні елементи порової мембрани розташовані по усій поверхні. Діаметр пор 5,32—7,98 мкм. Відстань між краями пор становить 2,66—5,32 мкм, між центрами — 9,31—13,3 мкм. Екзина завтовшки 2,66 мкм. Стовпчики особливо чіткі, тонкі, довгі, розташовані рівномірно. Ендекзина тонка, рівномірно потовщена. Текстура екзини особливо чітка, внутрішньодрібнокрапчаста, крапки розташовані густо.

СЕМ. Скульптура поверхні мезопоріуму ультрадрібношипикувата. Шипики округлі, з гострою верхівкою, розташовані з середньою щільністю або рідко, рівномірно. Мезопоріум характерно випуклий. Скульптура поверхні порових мембран різношипикувата. Шипиків близько 50, вони майже прилягають один до одного, різні за розмірами, розташовані більш або менш рівномірно.

Досліджений зразок: USA, Nevada, Spring area on the W. side of Teel's Marsh. 09.07.1980, M.J. Williams, A. Tiehm, 80—191—2 (МО).

Висновки

В результаті паліноморфологічних досліджень представників роду *Polysnetum* для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу встановлено, що діагностичною ознакою досліджених пилкових зерен на рівні родів *Polysnetum* та *Nitrophila* є текстура екзини. Розташування шипиків на поверхні мезопоріуму пилкових зерен роду *Polysnetum* є досить варіабельним. Пилок цих родів відзначається своєрідним комплексом морфологічних ознак (форма і обрис, діаметр зерна та пор, відстань між порами, кількість пор, особливості екзини), що відрізняє його від пилку інших представників *Chenopodiaceae* і підтверджує філогенетично ізольоване положення триби *Polysneteeae* у межах філогенетичної гілки *Chenopodiaceae*+*Amaranthaceae*. Отримані паліноморфологічні характеристики представників роду *Polysnetum* можуть бути використані для цілей спорово-пилкового аналізу при ідентифікації викопного пилку.

Автор висловлює щирю подяку д-ру біол. наук С.Л. Мосякіну за перевірку визначення гербарних зразків та поради при підготовці статті.

1. Курпянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — 1. — 170 с.
2. Монозон М.Х. Описание пыльцы видов семейства маревых, произрастающих на территории СССР (для целей пыльцевого анализа) // Тр. Геогр. ин-та АН СССР: Мат-лы по геоморфол. и палеогеогр. СССР. — 1952. — 52, вып. 7. — С. 127—196.

3. Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2003. — 32 с.
4. Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2003. — 525 с.
5. Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Огляд палеоботанічних свідчень про походження та розселення *Chenopodiaceae* Vent. // Укр. ботан. журн. — 2004. — 61, № 3. — С. 80—87.
6. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Об-во научн. изд. КМК, 2002. — 51 с.
7. Borsch T. Evolutionary significance of pollen characters in the *Amaranthaceae-Chenopodiaceae* alliance // XVI International Botanical Congress (St. Louis, USA, August 1—7, 1999): Abstracts. — St. Louis, 1999. — P. 89.
8. Erdtman G. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
9. Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C_4 -photosynthesis // Int. J. Plant Sci. — 2003. — 164. — P. 959—986.
10. Kühn U. (with additions by V. Bittrich, R. Carolin, H. Freitag, I.C. Hedge, P. Uotila, & P.G. Wilson) *Chenopodiaceae* // The families and genera of vascular plants / Ed. by K. Kubitzki. — New York: Springer-Verlag, 1993. — 2. — P. 253—281.
11. Moquin-Tandon A. Ordo *Amarantaceae* // A. De Candolle. Prodrromus systematics naturalis Regni Vegetabilis. — 13, P. 2. — Paris, 1849. — P. 231—424.
12. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 346 p.
13. Nowicke J.W., Skvarla J.J. Pollen morphology: The potential influence in higher order systematics // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1980. — 66. — P. 633—700.
14. Wodehouse R.P. Pollen grains. — New York: McGraw-Hill, 1935. — 574 p.

Рекомендує до друку
В.В. Протопопова

Надійшла 16.12.2004

З.Н. Цымбалюк

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

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН РОДА *POLYCNEMUM* L. (*CHENOPODIACEAE* VENT.)

Приводятся результаты палиноморфологических исследований представителей родов *Polycnemum* и *Nitrophila* (*Chenopodiaceae* Vent.). Палиноморфологические особенности свидетельствуют об их филогенетической близости. Морфологические признаки пыльцевых зерен родов *Polycnemum* и *Nitrophila* (форма и очертание, диаметр зерна и пор, расстояние между порами, число пор, особенности экзины) выделяют их в сравнении с пыльцевыми зёрнами других групп *Chenopodiaceae*. Пыльца представителей рода *Polycnemum* флоры Украины перспективна для целей пыльцевого анализа.

Z.M. Tsybalyuk

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

MORPHOLOGICAL PECULIARITIES POLLEN GRAINS OF THE GENUS *POLYCNEMUM* L. (*CHENOPODIACEAE* VENT.)

Results of palynomorphological studies of the genera *Polycnemum* and *Nitrophila* (*Chenopodiaceae* Vent.) are presented. Pollen grains of these genera characterized by peculiar morphological characters (shape and outline, pollen grain and pore diameter, distance between pores, number of pores, exine peculiarities) that clearly distinguish them from pollen grains of other representatives *Chenopodiaceae*. Pollen of *Polycnemum* in the flora of Ukraine is promising for pollen analysis.