

**ПАЛІНОМОРФОЛОГІЯ ВИДІВ *OROBANCHE* L. SUBGEN. *PHELIPANCHE* (POMEL) TZVELEV  
(*OROBANCHACEAE*) ФЛОРИ УКРАЇНИ**

*К л ю ч о в і с л о в а:* пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Phelipanche*, *Orobanche*, *Orobanchaceae*

Рід *Orobanche* L. належить до родини *Orobanchaceae* Vent. (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009; Reveal, 2012). Раніше до цієї родини (*Orobanchaceae* s. str.) включали лише голопаразитних представників, проте нині її обсяг значно змінився за рахунок включення цілої низки родів, для представників яких характерний геміпаразитизм і які раніше відносили здебільшого до *Scrophulariaceae* Juss. Інколи *Orobanchaceae* також включали до складу *Scrophulariaceae* s.l. (див. Takhtajan, 1997, 2009 та ін.).

У світовій флорі рід *Orobanche* у його традиційному, досить широкому розумінні, налічує близько 150 видів (Новопокровський, Цвелев, 1958; Mabberley, 1997), поширених переважно у субтропічних і помірно-теплих областях Північної півкулі, хоча деякі види тепер трапляються як занесені або натуралізовані далеко за межами свого природного ареалу. У флорі колишнього СРСР представлено близько 80 видів, з яких в європейській частині СРСР — 30 (Цвелев, 1981). Для флори України наводиться від 21 виду, за виключенням 9 видів *Phelipanche* Pomel (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), до 32 (Определитель..., 1987). Це багаторічні або однорічні трави-паразити (Цвелев, 1981). Для видів роду (та споріднених родів, яких відносили до *Orobanchaceae* s. str.) характерний саме голопаразитизм, на відміну від видів більш філогенетично віддалених родів, що їх тепер відносять до *Orobanchaceae* s. l., для яких властивий здебільшого геміпаразитизм. У цьому контексті родина *Orobanchaceae* в її нинішньому розширеному обсязі є надзвичайно цікавою модельною групою, представники якої демонструють поступовий перехід до голопаразитного живлення і пов'язані з цією еволюційною морфофізіологічною та екологічною трансформацією морфологічні перехідні ознаки. Проте еволюційна морфологія пилку в цій групі простежена недостатньо. Зокрема, не

© З.М. ЦИМБАЛЮК, С.Л. МОСЯКІН, 2013

виявлені морфологічні тенденції, характерні для різних клад голопаразитної групи *Orobanchaceae*.

За результатами молекулярно-філогенетичних даних (Bennet, Mathews, 2006), одну з клад (III) у родині *Orobanchaceae* формують представники родів *Boschniakia* C.A. Mey. (sensu lato), *Conopholis* Wallr., *Epifagus* Nutt. та *Orobanche*. Всередині цієї класифікації субклада (підклада), що вміщує рід *Orobanche*, є сестринською по відношенню до субклади *Epifagus* — *Conopholis* — *Boschniakia* s. l. (incl. *Kopsiopsis* (Beck) Beck). Новітні молекулярно-філогенетичні дані (McNeal et al., 2013) вказують на доцільність визнання окремого роду *Kopsiopsis*, який, імовірно, займає сестринське положення стосовно класифікації *Epifagus*+*Conopholis*. Окрім того, досить близькими (або й сестринськими) до *Orobanche* (incl. *Phelipanche*) є роди *Cistanche* Hoffmanns. & Link та *Mannagettaea* Harry Sm., хоча точне філогенетичне положення представників цієї групи лишається проблематичним, оскільки філогенетичні реконструкції за різними нуклеотидними послідовностями дещо різняться (див. McNeal et al., 2013).

Молекулярно-філогенетичні дослідження австрійських та американських учених (Schneeweiss et al., 2004; Park et al., 2007; McNeal et al., 2013) показали, що рід *Orobanche* розподіляється на дві великі філогенетичні гілки: *Phelipanche* і *Orobanche*, причому рід *Phelypaea* L. sensu restr. (= *Diphelypaea* Nicolson) є або сестринським по відношенню до *Orobanche* s. str., або філогенетично вкорінений в останньому. Отже, в такому випадку (тобто за умови визнання роду *Phelypaea*) рід *Orobanche* у його традиційному розумінні не є монофілетичним.

Ми усвідомлюємо, що в майбутньому дві філогенетичні лінії *Orobanche* s. l., найімовірніше, будуть визнані як окремі роди *Orobanche* s. str. та *Phelipanche* (ці роди і нині визнаються багатьма авторами). Проте не виключено, що ці дві групи (і деякі інші, як, наприклад, *Phelypaea*) можуть бути

поєднані в один рід. Тому в цій статті ми умовно розглядаємо групу *Phelipanche* як підрід.

І.В. Новопокровський і М.М. Цвелєв (Новопокровський, Цвелєв, 1958), проводячи обробку роду *Orobanchе* флори колишнього СРСР, як базову використали систему G. Beck von Mannagetta (Beck, 1890, 1930) і віднесли розглянуті ними види до двох секцій: sect. *Trionychon* Wallr. ex Duby і sect. *Osproleon* Wallr. Кожна з цих секцій вміщує по дві підсекції: subsect. *Holoclada* Novopokr., subsect. *Pleioclada* Novopokr. та subsect. *Inflatae* Beck і subsect. *Angustatae* Beck відповідно. Дві останні підсекції містять по сім рядів.

У флорі європейської частини колишнього СРСР М.М. Цвелєв (Цвелєв, 1981) підвищив ранг секцій до підродів: subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev (= sect. *Trionychon*) і subgen. *Orobanchе* (= sect. *Osproleon*). У підроді *Phelipanche* він об'єднав види, що раніше розглядалися в двох відповідних підсекціях. У підроді *Orobanchе* автор підвищив ранг раніше визнаних підсекцій до секцій: sect. *Inflatae* (Beck) Tzvelev і sect. *Orobanchе* (= subsect. *Angustatae*).

За системою Е.С. Терьохіна та ін. (Терехин і др., 1993), підроди *Phelipanche* і *Orobanchе* розглядаються як самостійні роди *Phelipanche* (Pomel) Soják і *Orobanchе*, що належать до триби *Orobanchae* Teryokh. та підтриб *Phelipanchinae* Teryokh. і *Orobanchinae* Teryokh. відповідно.

Ми вважаємо, що система цієї групи може бути розроблена детальніше згодом, після отримання надійніших молекулярно-філогенетичних результатів і їхнього співвіднесення з морфологічними даними, в тому числі мікоморфологічними, серед яких, на нашу думку, важливе місце посідають дані палиноморфології.

Відомості про пилкові зерна представників роду *Orobanchе* нечисленні. Л.А. Альошина (Алешина, 1978) досліджувала пилкові зерна *O. vulgaris* Poir. під світловим мікроскопом. Пилкові зерна *O. fasciculata* Nutt. та *O. uniflora* L. вивчені під світловим і сканувальним електронним мікроскопами (Minkin, Eshbaugh, 1989). Найдетальніше дослідження пилкових зерен *Orobanchе* охоплює 25 видів, із них 13 таких, що трапляються на території України (Abu-Sbailh et al., 1994).

Метою нашої роботи було вивчення й уточнення особливостей пилкових зерен роду *Orobanchе*, підроду *Phelipanche*, оцінка їхньої таксономічної

значущості і з'ясування можливостей використання палиноморфологічних ознак для розв'язання деяких питань систематики та еволюційної палиноморфології.

### Матеріал і методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КИ). Для вивчення під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). Для дослідження морфології пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилували шаром золота за стандартною методикою. Складаючи характеристики пилкових зерен, використовували загальноприйнятту термінологію (Куприянова, Алешина, 1972; Punt et al., 1994; Токарев, 2002). Досліджено пилкові зерна 10 видів підроду *Phelipanche* роду *Orobanchе*.

### Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо характеристики пилкових зерен вивчених видів.

#### *Orobanchе* subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev

##### *Orobanchе ramosa* L. (рис. 1, 1–4; рис. 2, 1, 2)

**СМ.** Пилкові зерна (п. з.) 3-борозні, зрідка 2-борозні і 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатеві, округло-3-лопатеві, зрідка округло-2-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. Полярна вісь (п. в.) 18,6–26,6 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) 19,9–26,6 мкм. Борозни 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями і притупленими кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті. Ори нечіткі. Ширина мезокольпіумів (ш. мк.) 11,9–14,6 мкм, діаметр апокольпіумів (д. ак.) 2,7–4,0 мкм. Екзина 0,7–2,0 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі. Скульптура нечітка.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличково-зерниста, головки округлі або видовжені, майже прилягають одна до одної, зрідка на їхній поверхні розташовані зерна. Скульптура борозних мембран подібна до такої всієї поверхні.

**Досліджений зразок:** Херсонская обл., Алешковские пески. [нерозбірливо] песчаная arena. 10 VIII 1937. М. Котов (КИ).

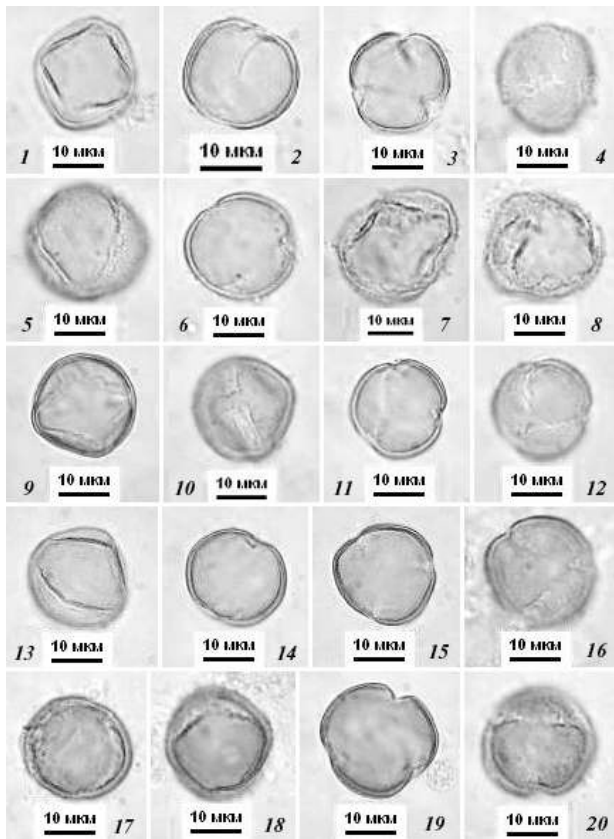


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Orobanche*, підроду *Phelipanche* (СМ): 1–4 – *O. ramosa*, 5–8 – *O. oxyloba*, 9–12 – *O. nana*, 13–16 – *O. dalmatica*, 17–20 – *O. aegyptica*; 1, 2, 5, 7–10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 6, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

Fig. 1. Pollen grains of *Orobanche*, subgenus *Phelipanche* (LM): 1–4 – *O. ramosa*, 5–8 – *O. oxyloba*, 9–12 – *O. nana*, 13–16 – *O. dalmatica*, 17–20 – *O. aegyptica*; 1, 2, 5, 7–10, 13, 14, 17, 18 – equatorial view; 3, 4, 6, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – polar view

***Orobanche oxyloba* (Reut.) Beck** (рис. 1, 5–8; рис. 2, 3–6)

**СМ.** П. з. 3-борозні і безапертурні, зрідка 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса слабо-3-лопатевої, округло-3-лопатевої, округлі, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 22,6–33,2 мкм, е. д. 18,6–29,3 мкм. Борозни середньої довжини, 1,3–2,4 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями і більш-менш загостреними або притупленими кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті. Ори нечіткі, прикриті краями борозен. Ш. мк. 15,9–19,9 мкм, д. ак. 6,6–7,9 мкм. Екзина 0,7–1,3 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі. Скульптура непомітна в 3-борозних та 3-бо-

розно-орових пилкових зерен або чітка, різногорбкувата у безапертурних.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличкова з переходом до зернисто-бородавчастої. Головки округлі або видовжені, розташовані щільно. Зерна дрібні, бородавки різного розміру. Скульптура борозних мембран гладенька або зерниста.

**Досліджені зразки:** 1. Крым. Ялтинский заповедник, Ливадийское л-во [лесничество]. Каменистые обнажения, форм. ковыля камнелюбивого. 11 VI 1975. Я.П. Дидух (КИ). 2. Крым, Никитский бот. сад. На склоне у питомников, при въезде. 26 V 1968. М. Котов (КИ).

***Orobanche nana* (Reut.) Noë ex Beck** (рис. 1, 9–12; рис. 2, 9, 12)

**СМ.** П. з. 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові (поодинокі 4-борозні), сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатевої, округло-3-лопатевої, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 18,6–25,3 мкм, е. д. 18,6–23,9 мкм. Борозни довгі, 2,7–3,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями і більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті. Ори нечіткі. Ш. мк. 13,3–17,3 мкм, д. ак. 2,7–5,3 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже рівний стовпчиковому шару. Скульптура непомітна.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличкова з переходом до гранулярної. Головки переважно видовжені, зрідка округлі, розташовані більш-менш щільно. Гранули різного розміру, розташовані щільно. Борозні закриті.

**Досліджені зразки:** 1. Крымская обл., Керченский р-н, с. Чигини (Золотое), ковыльные степи. 20–22 VI 1978. Я.П. Дидух (КИ). 2. Крым, Гурзуф, на понижениях. 17 X 1931. М. Котов (КИ). 3. Кавказ, Сутхи. 10 V 1906. Е. Бордзиловский (КИ).

***Orobanche dalmatica* (Beck) Tzvelev** (рис. 1, 13–16; рис. 2, 7, 8)

**СМ.** П. з. 3-борозні, зрідка 2-борозні, еліпсоїдальні, сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-3-лопатевої, зрідка округло-2-лопатевої, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 21,3–26,6 мкм, е. д. (19,9)21,3–25,3 мкм. Борозни середньої довжини, 2,7–4,0 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями і нечіткими, притупленими кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті. Ш. мк. 14,6–18,6 мкм,

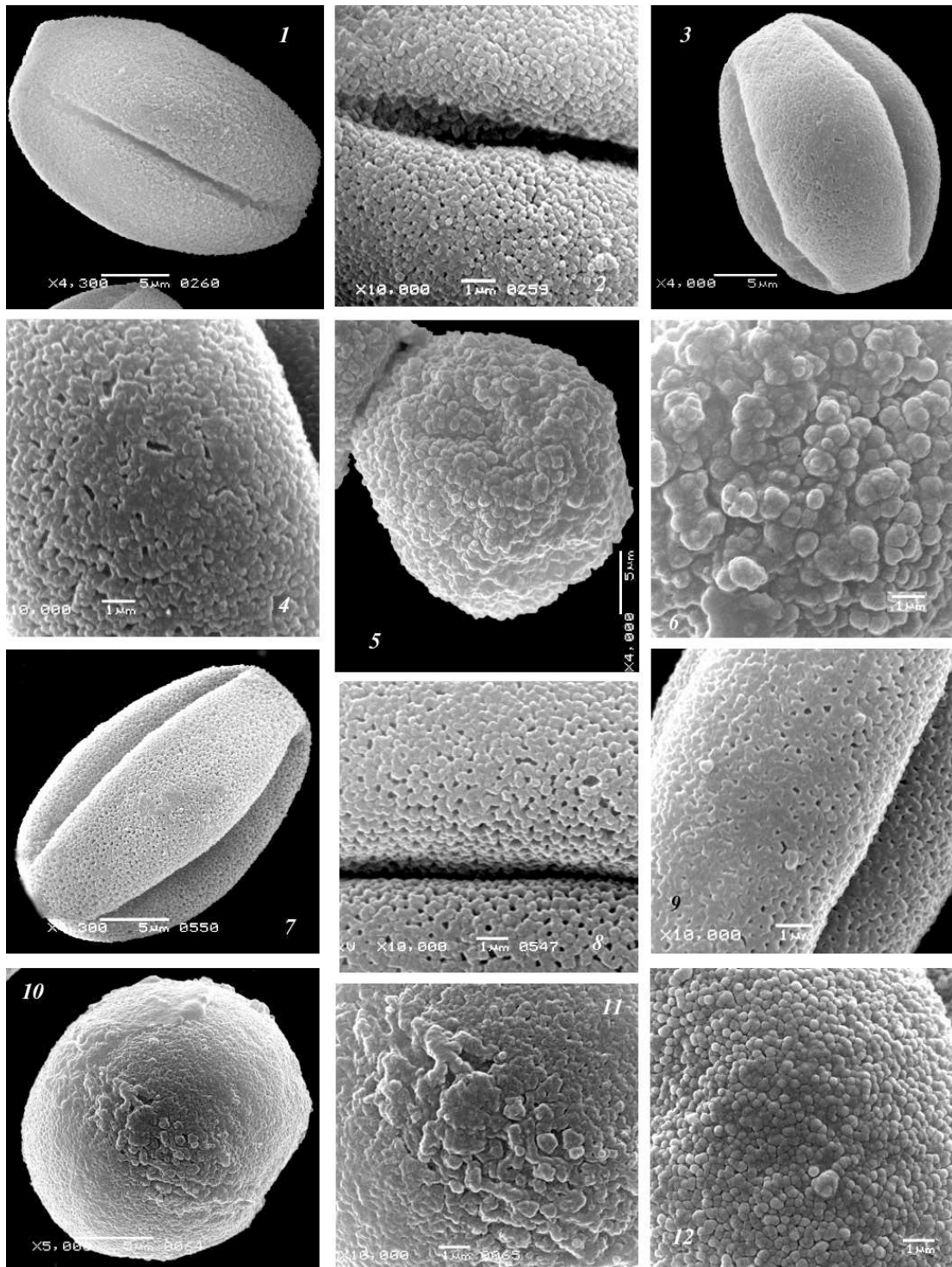


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Orobanche*, підроду *Phelipanche* (СЕМ): 1, 2 – *O. ramosa*, 3–6 – *O. oxyloba*, 7, 8 – *O. dalmatica*, 9, 12 – *O. nana*, 10, 11 – *O. aegyptica*; 1, 3, 5, 7, 10 – вигляд з екватора; скульптура: 2 – сітчасто-паличково-зерниста; 4, 8, 9, 11 – сітчасто-паличкова; 6 – зернисто-бородавчата; 12 – гранулярна

Fig. 2. Pollen grains of *Orobanche*, subgenus *Phelipanche* (SEM): 1, 2 – *O. ramosa*, 3–6 – *O. oxyloba*, 7, 8 – *O. dalmatica*, 9, 12 – *O. nana*, 10, 11 – *O. aegyptica*; 1, 3, 5, 7, 10 – equatorial view; sculpture: 2 – retipilate-scabrate; 4, 8, 9, 11 – retipilate; 6 – scabrate-verrucate; 12 – granulate



д. ак. 5,3—7,9 мкм. Екзина 1,1—1,3 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже рівний стовпчиковому шару. Скульптура нечітка.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличкова, головки переважно округлі, розташовані рідко. Борозни закриті.

**Досліджені зразки:** 1. Крым. Ялтинский заповедник, Алуштинское л-во [лесничество]. Каменистые обнажения в поясе сосны крымской. 10 VI 1975. Я. Дидух (КВ). 2. Западное Закавказье, Геленджикский р-н, Михайловский перевал, на полянах в можжевелевом лесу. 27 V 1958. М. Котов, Т. Омельчук (КВ).

***Orobanche aegyptiaca* Pers.** (рис. 1, 17—20; рис. 2, 10, 11)

**СМ.** П. з. 3-борозні (поодинокі 4-борозні), сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса слабо-3-лопатевої, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 19,9—23,9 мкм, е. д. 21,3—25,3 мкм. Борозни довгі, 2,7—4,0 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями і більш-менш загостреними або притупленими кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті. Ш. мк. 14,6—18,6 мкм, д. ак. 4,0—6,6 мкм. Екзина 1,1—2,0 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже рівний стовпчиковому шару. Скульптура нечітка.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличкова, головки округлі, розташовані щільно. Скульптура борозних мембран горбкувато-зерниста.

**Досліджений зразок:** Крым. Садовник. Иванов. (КВ).

***Orobanche arenaria* Borkh.** (рис. 3, 1—4; рис. 4, 1, 2)

**СМ.** П. з. 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатевої, з екватора еліптичні. П. в. 22,6—26,6 мкм, е. д. 23,9—27,9 мкм. Борозни довгі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями і більш-менш заокругленими кінцями, борозні мембрани гладенькі і дрібнозернисті. Ори нечіткі. Ш. мк. 15,9—19,9 мкм, д. ак. 2,7—6,6 мкм. Екзина 1,1—1,6 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стівпчики нечіткі або непомітні. Скульптура нечітка.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличково-зерниста, головки округлі або видовжені, майже прилягають одна до одної, зрідка на їхній поверхні розташовані зерна. Скульптура борозних мембран горбкувато-зерниста.

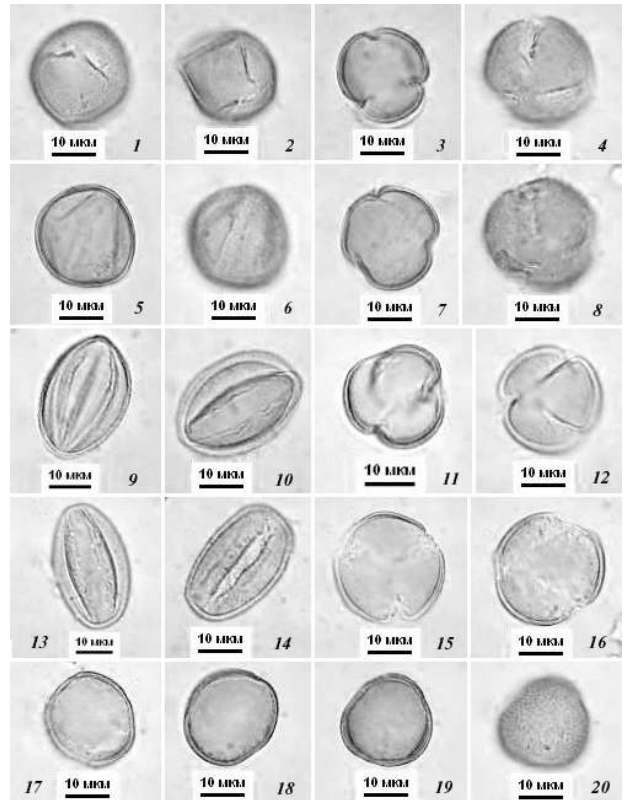


Рис. 3. Пилкові зерна роду *Orobanche*, підроду *Phelipanche* (СМ): 1—4—*O. arenaria*, 5—8—*O. caesia*, 9—12—*O. purpurea*, 13—16—*O. mutelii*, 17—20—*O. brassicae*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18— вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20— вигляд з полюса

Fig. 3. Pollen grains of *Orobanche*, subgenus *Phelipanche* (LM): 1—4—*O. arenaria*, 5—8—*O. caesia*, 9—12—*O. purpurea*, 13—16—*O. mutelii*, 17—20—*O. brassicae*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18— equatorial view; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20— polar view

**Досліджені зразки:** 1. Київщина. м. Біла Церква. Уроч. Палієва гора, по схилу на *Artemisia* sp., чимало. 22 VI 1923. [О.] Вісюліна (КВ). 2. Днепропетровская обл., Криворожский р-н, с. [нерозбірливо] Гейковка, выступ гранитов у леса. 27 VI 1953. М. Котов (КВ).

***Orobanche caesia* Rchb.** (рис. 3, 5—8; рис. 4, 3, 6)

**СМ.** П. з. 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатевої, слабо-3-лопатевої, з екватора еліптичні або округлі. П. в. (25,3)26,6—34,6(37,2) мкм, е. д. (19,9)21,3—29,3(30,6) мкм. Борозни короткі, 2,7—5,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими або чіткими краями і нечіткими, розмитими кінцями, борозні мембрани гладенькі або дрібнозернисті. Ори нечіт-

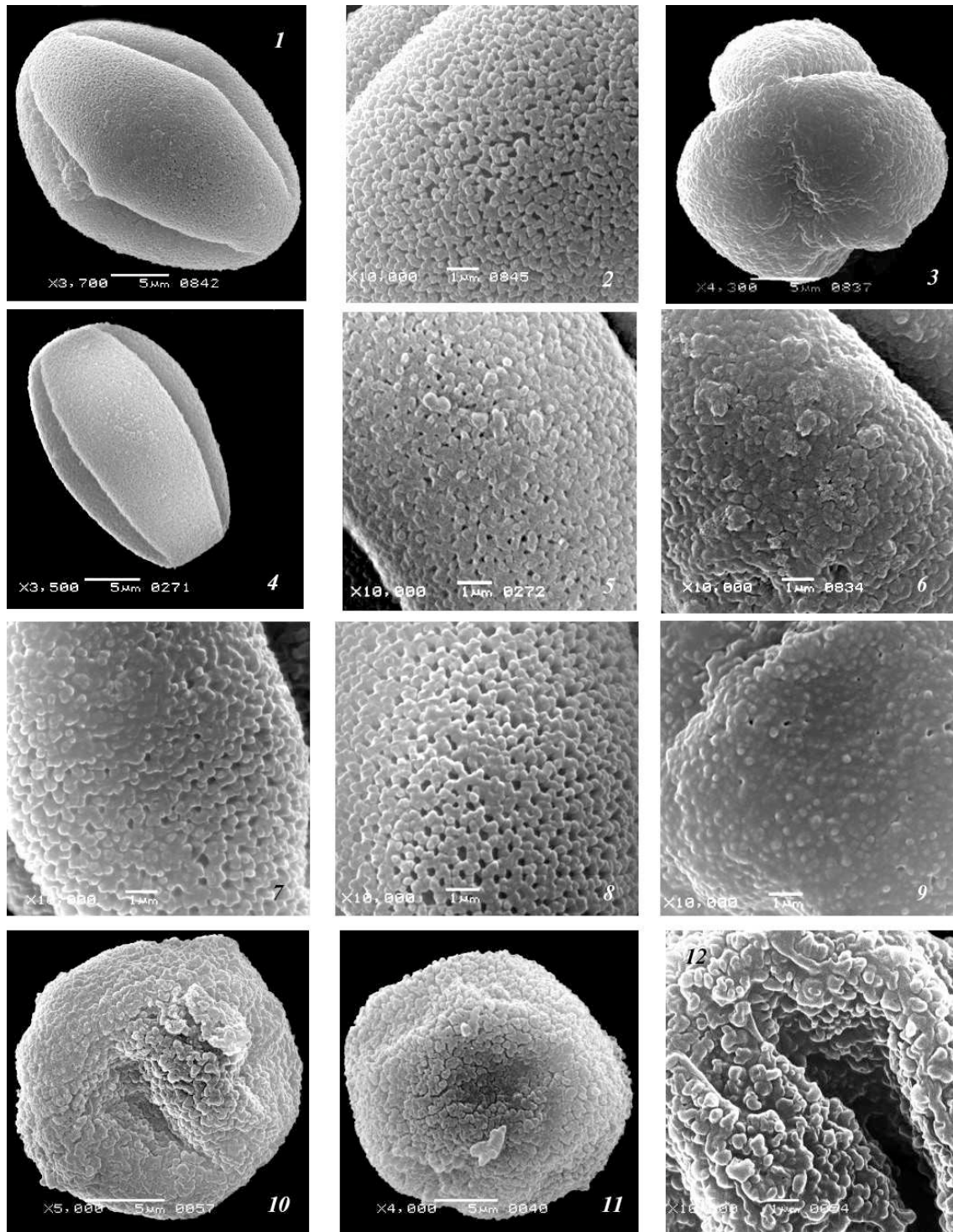


Рис. 4. Пилкові зерна роду *Orobanche*, підроду *Phelipanche* (СЕМ): 1, 2 – *O. arenaria*, 3, 6 – *O. caesia*, 4, 5 – *O. purpurea*, 7–9 – *O. mutellii*, 10–12 – *O. brassicae*; 1, 4, 10, 11 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса; скульптура: 2, 5, 6 – сітчасто-паличково-зерниста; 7, 8 – сітчасто-паличкова; 9 – гранулярно-ямчаста; 12 – бородавчаста

Fig. 4. Pollen grains of *Orobanche*, subgenus *Phelipanche* (SEM): 1, 2 – *O. arenaria*, 3, 6 – *O. caesia*, 4, 5 – *O. purpurea*, 7–9 – *O. mutellii*, 10–12 – *O. brassicae*; 1, 4, 10, 11 – equatorial view; 3 – polar view; sculpture: 2, 5, 6 – retipilate-scabrate; 7, 8 – retipilate; 9 – granulate-foveolate; 12 – verrucate

кі. Ш. мк. 14,6—17,3 мкм. Екзина 1,1—1,3 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже рівний стовпчиковому шару, стовпчики тонкі. Скульптура нечітка.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличково-зерниста, головки округлі, майже прилягають одна до одної, зрідка на їхній поверхні розташовані зерна. Скульптура борозних мембран зерниста.

**Досліджені зразки:** 1. Донецкая обл., Амбросеевка — Беляровка, на мелових схилах Білого яра. 20 II 1973. М. Котов і др. (КВ). 2. Сталинская [Донецкая] обл., Буденівський р-н, окр. с. Сапсонино, Хомутовська степь. На *Artemisia austriaca*. 8 VI 1939. М. Котов, Е. Карнаух (КВ).

***Orobanche purpurea* Jacq.** (рис. 3, 9—12; рис. 4, 4, 5)

**СМ.** П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатевої, з екватора еліптичні. П. в. 26,6—34,6 мкм, е. д. 18,6—27,9 мкм. Борозни довгі, 2,0—2,7 мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями і загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі та дрібнозернисті. Ш. мк. 15,9—18,6 мкм, д. ак. 4,0—5,3 мкм. Екзина 1,3—2,4 мкм завтовшки. Покрив майже рівний стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличково-зерниста, головки округлі або видовжені, майже прилягають одна до одної, зрідка на їхній поверхні розташовані зерна. Скульптура борозних мембран зерниста.

**Досліджений зразок:** УРСР, Херсонська обл., Каланчакський р-н, посілок Каїрка. 14 VI 1954. М. Котов (КВ).

***Orobanche mutelii* F. Schultz var. *angustiflora* Beck**  
(рис. 3, 13—16; рис. 4, 7—9)

**СМ.** П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатевої, з екватора еліптичні. П. в. 26,6—37,2 мкм, е. д. 17,3—23,9 мкм. Борозни довгі, 2,0—2,7 (3,3) мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями і більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі та дрібнозернисті. Ш. мк. 9,3—18,6 мкм, д. ак. 5,3—9,3 мкм. Екзина 0,7—1,6 мкм завтовшки. Покрив майже рівний стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

**СЕМ.** Скульптура сітчасто-паличкова з переходом до гранулярно-ямчастої, головки округлі або видовжені, майже прилягають одна до одної, гра-

нули дрібні, розташовані рідко. Скульптура борозних мембран подібна до такої всієї поверхні.

**Досліджений зразок:** Davis. 42749. Turkey. С 9 Mardin: Gizre to Messana, at S foot of Cudi Dağ, 500 m — 700 m. Fields with *Ervum* 42750. Flowers lavender. 10 May 1966. (КВ).

***Orobanche brassicae* (Novopokr.) Novopokr.** (рис. 3, 17—20; рис. 4, 10—12)

**СМ.** П. з. 3-борозні, зрідка безапертурні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-3лопатевої, округлі, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 19,9—27,9 мкм, е. д. 19,9—25,3 мкм. Борозни короткі, у вигляді щілин, з нерівними, нечіткими краями. Ш. мк. 13,3—17,3 мкм. Екзина 1,3—1,6 мкм завтовшки. Покрив майже рівний стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, зерниста.

**СЕМ.** Скульптура бородавчаста, бородавки різного розміру і форми.

**Досліджений зразок:** Донецкая губ., Мариупольський округ, с. Коньково. Берег р. [нерозбірливо]. Огород. На капусті. 15 VIII 1923. [Е.] Лавренко (КВ).

Отримані дані показали, що пилкові зерна досліджених видів підроду *Phelipanche* характеризуються різними типами апертур: переважає 3-борозний, зрідка 2-борозний, 3-борозно-оровий та безапертурний і поодинокі 4-борозний. Форма еліпсоїдальна, сфероїдальна, сплющено-сфероїдальна. Пилкові зерна здебільшого середніх розмірів: полярна вісь становить 18,6—37,2 мкм, екваторіальний діаметр — 17,3—29,3(30,6) мкм. Найбільші розміри виявлено у пилкових зерен *O. caesia* і *O. mutelii*. Борозни довгі, середньої довжини і короткі, 1,3—5,3 мкм завширшки. Найвужчі борозни характерні для пилкових зерен *O. oxyloba* (1,3—2,4 мкм), найширші — для *O. caesia* і *O. arenaria* (2,7—5,3 мкм). Борозни з нерівними, зрідка рівними, нечіткими, іноді з чіткими краями, з притупленими, загостреними або зрідка заокругленими кінцями, борозні мембрани гладенькі або дрібнозернисті. Ори в пилкових зерен усіх досліджених видів нечіткі.

Екзина 0,7—2,4 мкм завтовшки. У борозних та борозно-орових пилкових зерен шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже рівний стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. У безапертурних пилкових зерен диференціація екзини на шари непомітна.

Ми виділили шість типів скульптури поверхні пилкових зерен: сітчасто-паличкова (*O. dalmatica*, *O. nana*, *O. oxyloba*, *O. aegyptiaca*, *O. mutelii*), сітчасто-паличково-зерниста (*O. ramosa*, *O. arenaria*, *O. caesia*, *O. purpurea*), гранулярна (*O. nana*), гранулярно-ямчаста (*O. mutelii*), зернисто-бородавчата (*O. oxyloba*) і бородавчата (*O. brassicae*). Слід зазначити, що пилкові зерна деяких видів характеризуються перехідними типами скульптури. На підставі типу апертур та характеру скульптури ми розподілили пилкові зерна на такі групи:

**Група 1.** Пилкові зерна 3-борозні, зрідка 2-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (*O. dalmatica*, *O. aegyptiaca*).

**Група 2.** Пилкові зерна 3-борозні з сітчасто-паличково-зернистою скульптурою (*O. purpurea*).

**Група 3.** Пилкові зерна 3-борозні з сітчасто-паличковою і гранулярно-ямчастою скульптурою (*O. mutelii*).

Серед пилкових зерен цих видів ми виявили низку відмінностей за іншими ознаками. Так, пилкові зерна *O. purpurea* та *O. mutelii* більших розмірів порівняно з такими інших двох видів, також пилкові зерна *O. purpurea* мають найтовщу екзину. Між пилковими зернами *O. dalmatica* й *O. aegyptiaca* встановлено відмінності за формою: в *O. dalmatica* переважає еліпсоїдальна, тимчасом як в *O. aegyptiaca* — сплющено-сфероїдальна.

**Група 4.** Пилкові зерна 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові з сітчасто-паличково-зернистою скульптурою (*O. arenaria*, *O. caesia*, *O. ramosa*).

3-поміж пилкових зерен цих видів *O. ramosa* мають найвужчі борозни і зрідка дві борозни. Пилкові зерна *O. caesia* характеризуються найбільшими розмірами і коротшими борознами порівняно з такими *O. arenaria* і *O. ramosa*.

**Група 5.** Пилкові зерна 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові з сітчасто-паличковою і гранулярною скульптурою (*O. nana*).

**Група 6.** Пилкові зерна 3-борозні і безапертурні, зрідка 3-борозно-орові з сітчасто-паличковою та зернисто-бородавчатою скульптурою (*O. oxyloba*).

**Група 7.** Пилкові зерна 3-борозні, зрідка безапертурні з бородавчатою скульптурою (*O. brassicae*).

Як уже зазначалося, найдетальніші дослідження пилкових зерен представників роду *Orobanchae*, підроду *Phelipanche* були проведені Н.А. Abu-Sbaih et al. (1994). Загалом наші дані узгоджуються з результатами, отриманими цими авторами, а також доповнюють їх. Наприклад, дослідники відзначають

для пилкових зерен *O. nana* лише 3-борозний тип апертур та бородавчату скульптуру і відносять їх до окремої групи. Наші дослідження показали, що в цього виду також трапляються пилкові зерна з 3-борозно-оровим типом апертур та сітчасто-паличковою скульптурою. Такі морфологічні ознаки мають перехідний характер і зближують *O. nana* з *O. oxyloba*, що не суперечить молекулярно-філогенетичним даним щодо спорідненості цих видів (Schneeweiss et al., 2004). Для пилкових зерен *O. oxyloba* автори наводять лише 3-борозні пилкові зерна з сітчастою скульптурою, тимчасом як наші дані показали, що в цього виду трапляються і безапертурні пилкові зерна із зернисто-бородавчатою скульптурою. У пилкових зерен *O. mutelii* дослідники відзначають чітку еліпсоїдальну форму та великі розміри, що збігається і з нашими результатами, але наводять лише сітчасту скульптуру, тимчасом як наші дані показали, що в *O. mutelii* трапляються пилкові зерна із гранулярно-зернистою скульптурою.

Автори також відзначають наявність борозно-ороподібних (тобто з досить нечіткими орами) пилкових зерен, проте як базовий подають лише 3-борозний тип, і в таблиці не вказують, в яких саме видів виявлено борозно-ороподібні пилкові зерна. Такі розбіжності можна пояснити недостатньою кількістю опрацьованих зразків, або, можливо, неправильним визначенням зразків чи варіабельністю пилкових зерен, що мають перехідні типи апертур та скульптури.

Ми зіставили отримані паліноморфологічні дані з системою роду *Orobanchae*, прийнятою М.М. Цвельовим (Цвельов, 1981), а також із результатами молекулярної філогенії (Schneeweiss et al., 2004; Park et al., 2007). Загалом паліноморфологічні дані підтверджують віднесення досліджених видів до підроду *Phelipanche*. Однак особливості морфології пилкових зерен не повністю узгоджуються з таксономічним статусом деяких видів. Зокрема, М.М. Цвельов (Цвельов, 1981) розглядає *O. nana* і *O. dalmatica* як підвиди *O. oxyloba*. Як показали наші дослідження, пилкові зерна цих видів подібні за 3-борозним типом апертур та сітчасто-паличковою скульптурою, однак мають низку відмінностей і належать до різних груп, що свідчить про їхню можливу видову відокремленість. Проте, вирішуючи питання стосовно видового або підвидового статусу, слід враховувати не лише паліноморфологічні особливості, а й комплекс інших ознак. Вид *O. brassicae* М.М. Цвельов відносить до *O. mutelii* в



ранзі підвиду. Однак наші дані з паліноморфології свідчать скоріш на користь самостійності цих видів, які також належать до різних паліногруп.

За молекулярно-філогенетичними даними, дві з базальних клад у групі *Phelipanche* утворюють *O. caesia* + *O. arenaria* та *O. purpurea*. Як ми бачимо, клада *O. caesia* + *O. arenaria* виділена в четверту паліногрупу (до якої за основними паліноморфологічними ознаками віднесений і більш філогенетично віддалений вид *O. ramosa*, що, проте, має певні паліноморфологічні відмінності). Друга паліногрупа містить лише один вид — *O. purpurea*, який займає досить ізольоване філогенетичне положення. Всі інші паліногрупи містять види філогенетично просунутої «верхівкової» клади, яка за ознаками пилку є доволі гетероморфною.

Детальніше порівняння молекулярно-філогенетичних і паліноморфологічних даних по роду *Orobanchaceae* s. l. (включно з його двома під родами) та аналіз тенденцій еволюції пилку в цій групі будуть вміщені в наступній статті.

## Висновки

Встановлено, що пилкові зерна досліджених представників підроду *Phelipanche* переважно 3-борозні, зрідка 2-борозні, 3-борозно-орові й безаптурні, поодинокі 4-борозні; еліпсоїдальні, сфероїдальні, сплюснено-сфероїдальні за формою; здебільшого середніх розмірів. Виділено шість типів скульптури поверхні: сітчасто-паличковий, сітчасто-паличково-зернистий, гранулярний, гранулярно-ямчастий, зернисто-бородавчастий і бородавчастий. З'ясовано, що діагностичними ознаками видового рівня є тип апатур, особливості скульптури, форма, розміри пилкових зерен, товщина екзینی і будова борозен. Паліноморфологічні дані підтверджують правомірність віднесення вивчених видів принаймні до окремого підроду. Показано, що систематика підроду *Phelipanche* на рівнях видів і підвидів потребує подальшого перегляду й уточнення з урахуванням комплексу даних, у тому числі свідчень молекулярної філогенетики та мікрморфології.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Алешина Л.А. Сем. *Orobanchaceae* Vent. — Заразиховые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae — Zygophyllaceae*. — Л.: Наука, 1978. — Т. 2. — С. 55.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
- Новопокровский И.В., Цвелев Н.Н. // Сем. Заразиховые — *Orobanchaceae* Lindl. // Флора СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1958. — Т. 23. — С. 19—115.
- Определитель высших растений Украины / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — 548 с.
- Тактаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
- Терехин Э.С., Шибалкина Г.В., Серафимович Н.Б., Кравцова Т.И. Определитель заразиховых флоры СССР (с атласом плодов и семян). — СПб.: Наука, 1993. — 127 с.
- Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. — 51 с.
- Цвелев Н.Н. Сем. *Orobanchaceae* Vent. — Заразиховые // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — С. 317—336.
- Abu-Sbaih H.A., Keith-Lucas D.M., Jury S.L. Pollen morphology of the genus *Orobanche* L. (*Orobanchaceae*) // Bot. J. Linnean Soc. — 1994. — 116. — P. 305—313.
- Beck von Mannagetta G.R. Monographie der Gattung *Orobanche* // Bibl. Botanica. — 1890. — Bd. 4, Heft 19. — 275 S.
- [Beck von Mannagetta G.R.] Beck-Mannagetta G. *Orobanchaceae* // A. Engler (ed.). Das Pflanzenreich. — Leipzig: Verlag Wilhelm Engelmann, 1930. — IV. 261 (Heft 96). — 348 S.
- Bennett J.R., Mathews S. Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A<sup>1</sup> // Amer. J. Bot. — 2006. — 93(7). — P. 1039—1051.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
- Mabberley D.J. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. [ed. 2]. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. — 858 p.
- McNeal J.R., Bennett J.R., Wolfe A.D., Mathews S. Phylogeny and origins of holoparasitism in *Orobanchaceae* // Amer. J. Bot. — 2013. — 100. — P. 971—983.
- Minkin J.P., Eshbaugh W.H. Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* // Grana. — 1989. — 28. — P. 1—18.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 345 p.
- Park J.-M., Manen J.-F., Schneeweiss G.M. Horizontal gene transfer of a plastid gene in the non-photosynthetic flowering plants *Orobanche* and *Phelipanche* (*Orobanchaceae*) // Mol. Phylog. Evol. — 2007. — 43. — P. 974—985.
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S. et al. Glossary of pollen and spore terminology. — Utrecht: LPP Foundation, 1994. — 71 p.
- Reveal J.L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants // Phytoneuron. — 2012. — 2012-37. — P. 1—221.
- Schneeweiss G.M., Codwell A., Park J.-Mi et al. Phylogeny of holoparasitic *Orobanche* (*Orobanchaceae*) inferred from nuclear ITS sequences // Mol. Phylog. Evol. — 2004. — 30. — P. 465—478.
- Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
- Takhtajan A. Flowering Plants. — Berlin etc.: Springer Verlag, 2009. — 871 p.

Рекомендує до друку  
Р.І. Бурда

Надійшла 27.02.2013 р.

З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин

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

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ *OROBANCHE* L. SUB-  
GEN. *PHELIPANCHE* (POMEL) TZVELEV (*OROBANCHACEAE*)  
ФЛОРЫ УКРАИНЫ

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 10 видов подрода *Phelipanche*, рода *Orobanche* L. Пыльцевые зерна преимущественно 3-бороздные, реже 2-бороздные, 3-бороздно-орывые, безапертурные и единичные 4-бороздные; эллипсоидальной, сфероидальной и сплюсненно-сфероидальной форм, средних размеров. Выделено шесть типов скульптуры поверхности: сетчато-палочковый, сетчато-палочково-зернистый, гранулярный, гранулярно-ямчатый, зернисто-бородавчатый и бородавчатый. На основании таких признаков, как тип апертур и особенности скульптуры, пыльцевые зерна представителей подрода *Phelipanche* отнесены к семи группам. Наиболее важными видоспецифичными признаками являются тип апертур, характер скульптуры, форма, размеры пыльцевых зерен, толщина экзины и строение борозд. Полученные палиноморфологические данные сопоставлены с системой рода, принятой Н.Н. Цвелевым (1981), и с результатами молекулярно-филогенетических исследований. Особенности пыльцевых зерен подтверждают правомерность отнесения изученных видов к подроду *Phelipanche*, но таксономический статус некоторых видов или подвидов нуждается в уточнении.

*К л ю ч е в ы е с л о в а:* пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, *Phelipanche*, *Orobanche*, *Orobanchaceae*.

Z.M. Tsybalyuk, S.L. Mosyakin

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

PALYNOMORPHOLOGY OF SPECIES OF THE *OROBANCHE* L. SUBGENUS *PHELIPANCHE* (POMEL) TZVELEV (*OROBANCHACEAE*) IN THE FLORA OF UKRAINE

Pollen morphology of 10 species of the subgenus *Phelipanche* (genus *Orobanche* L.) was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of the studied species are 3-colpate, rarely 2-colpate, 3-colporate, and inaperturate; prolate, spheroidal and oblate-spheroidal, medium-sized. Six types of sculpture are identified: retipilate, retipilate-scabrate, granulate, granulate-foveolate, scabrate-verrucate, and verrucate. The palynomorphological data were analyzed on the background of the system of *Orobanche* (according to Tzvelev, 1981) and current molecular phylogenetic data. The type of aperture, pattern of exine surface, shape, size, exine thickness, and colpi structure are the most important species features. Peculiarities of pollen grains confirm the placement of the studied species in the subgenus *Phelipanche*, but the taxonomic status of some species or subspecies remains problematic.

*К e y w o r d s:* pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, *Phelipanche*, *Orobanche*, *Orobanchaceae*.