

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМЕНІ М.Г. ХОЛОДНОГО**

ЦИМБАЛЮК ЗОЯ МИКОЛАЇВНА

УДК 581.33:582.916.21:575.85/.86

**ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ
ПОРЯДКУ *LAMIALES* S.L.: ФІЛОГЕНЕТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ
ТА НАПРЯМКИ ЕВОЛЮЦІЇ**

03.00.05 – ботаніка

Автореферат

дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2016

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі систематики та флористики судинних рослин Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України.

**Науковий
консультант:**

член-кореспондент НАН України,
доктор біологічних наук, професор
МОСЯКІН СЕРГІЙ ЛЕОНІДОВИЧ
Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України,
директор Інституту, завідувач відділу систематики та
флористики судинних рослин

Офіційні опоненти:

доктор біологічних наук, професор
МЕЛЬНИК ВІКТОР ІВАНОВИЧ
Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка
НАН України, завідувач відділу природної флори

доктор біологічних наук, професор
ВОЛГІН СЕРГІЙ ОЛЕКСАНДРОВИЧ
Східноєвропейський національний університет імені
Лесі Українки МОН України, завідувач кафедри ботаніки

доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник
ГАЙДАРЖИ МАРИНА МИКОЛАЇВНА
Київський національний університет імені
Тараса Шевченка, завідувач НДЛ інтродукованого та
природного фіторізноманіття ННЦ "Інститут біології"

Захист дисертації відбудеться 17 жовтня 2016 р. о 10.00 год. на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України за адресою: 01004, Київ, вул. Терещенківська, 2.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України за адресою: 01025, м. Київ, вул. Велика Житомирська, 28.

Автореферат розісланий ____ вересня 2016 р.

Учений секретар
спеціалізованої вченої ради,
доктор біол. наук

Виноградова О.М.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Сучасна систематика знаходиться у стані бурхливого розвитку завдяки широкому використанню молекулярно-філогенетичних методів. Новітні молекулярно-біологічні дані враховуються при побудові таксономічних та еволюційних схем на всіх рівнях, від макросистематики до виду та внутрішньовидових таксонів. Результати молекулярно-філогенетичних побудов дають підстави для перегляду еволюційної значущості традиційних морфологічних, у тому числі й паліноморфологічних, ознак. Окрім того, аналіз філогенетичних схем дає змогу виділити й в подальшому дослідити паліноморфологічні особливості ключових таксонів. Нині перед порівняльною еволюційною паліноморфологією розкриваються нові горизонти досліджень. З одного боку, порівняльна паліноморфологія дозволяє виявити морфологічні синапоморфії різних філогенетичних гілок, відрізнити їх від ознак зовнішньої подібності, конвергенції або паралелізмів, допомагаючи молекулярній систематиці у поясненні еволюційного змісту певних клад. З іншого боку, молекулярна філогенетика надає унікальну можливість перевірки гіпотез шляхом "накладання" паліноморфологічних ознак на реконструйоване філогенетичне дерево. Інтеграція даних молекулярної філогенетики та еволюційної паліноморфології є одним з пріоритетних напрямків сучасної еволюційної систематики рослин (Цимбалюк, Мосякін, 2013).

З огляду на вищезначене, для наших досліджень було обрано таксони, представники яких раніше відносилися до родини *Scrophulariaceae* s. l. Серед представників порядку *Lamiales* вони виявилися найцікавішими та найважливішими об'єктами в еволюційно-паліноморфологічному аспекті. Вже накопичено багато молекулярно-філогенетичних даних, які засвідчили, що родина *Scrophulariaceae* в її традиційному розумінні не може бути збережена (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Schaferhoff et al., 2010; Olmstead, 2012, 2016 та ін.). Роди, які раніше відносили до цієї родини, зараз розподілені по декількох родин, включаючи *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Paulowniaceae*, *Calceolariaceae*, *Plantaginaceae* та ін. Зокрема, до родини *Plantaginaceae* віднесені не лише багато родів з *Scrophulariaceae* (наприклад, *Veronica*, *Gratiola*, *Digitalis*, *Antirrhinum* та ін.), але й раніше визнані родини *Callitrichaceae*, *Globulariaceae*, *Hippuridaceae* та *Plantaginaceae* s. str. у повному обсязі.

Відомостей про паліноморфологічні особливості представників *Scrophulariaceae* s. l. з території України не існувало, що утруднювало їхню ідентифікацію у спорово-пилкових спектрах, зокрема з четвертинних відкладів. У таких спектрах пилкові зерна окремих родів *Scrophulariaceae* s. l. відмічають дуже рідко, що, серед іншого, є причиною їхньої недостатньої вивченості. Загальні відомості про морфологічні ознаки пилкових зерен *Scrophulariaceae* s. l. не дають змоги визначати представників цієї групи з необхідною точністю. Окремі дані про будову пилкових зерен суперечливі й потребують уточнення.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота пов'язана з науковою тематикою відділу систематики та флористики судинних рослин Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН

України "Антропогенні зміни рослинного покриву рівнинної частини України в голоцені (за палінологічними даними)" (2001–2005) (№ 0101U000106), "Історія рослинного покриву України від часів пізнього плейстоцену: комплексний аналіз та узагальнення палеоботанічних та актуоботанічних даних" (2006–2010) (№ 0106U000161), "Аналіз перспектив і впровадження філогеографічних досліджень на основі сучасних методів філогенетичної систематики та історичної біогеографії для збереження біорізноманіття судинних рослин України" (2007–2011) (№ 0107U000189), "Палеоботанічні та паліноморфологічні закономірності формування фіторізноманіття України у контексті його змін і збереження" (2011–2015) (№ 0111U002105), "Структурно-функціональні зміни та адаптація фітосистем України під впливом глобальних природних та антропогенних факторів: минуле, сучасність та прогнози на майбутнє" (2012–2016) (№ 0111U009946). Тему дисертації було затверджено на засіданні Вченої ради Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (протокол № 14 від 13.09.2011 р.).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – виявлення паліноморфологічних особливостей та закономірностей еволюції пилкових зерен у групі *Lamiales* s. l., узгодження паліноморфологічних даних з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень для вирішення завдань філогенетичної систематики.

Для досягнення мети були поставлені такі завдання:

- дослідити та проаналізувати паліноморфологічні особливості представників основних філогенетичних і таксономічних груп порядку *Lamiales* s. l. у порівнянні зі спорідненими групами;
- розробити детальні морфологічні характеристики пилкових зерен представників порядку, виділити палінотипи, паліногрупи та підгрупи;
- провести порівняльний паліноморфологічний аналіз триб та родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae* за традиційними системами та молекулярно-філогенетичними даними;
- провести порівняльний аналіз паліноморфологічних особливостей представників інших родин порядку *Lamiales* s. l.;
- проаналізувати філогенетичну і таксономічну значущість ознак пилкових зерен та зіставити паліноморфологічні дані з системами та філогенетичними схемами модельних родів зазначених родин;
- виявити можливі напрямки еволюції спородерми пилкових зерен в межах *Scrophulariaceae* s. l.;
- виготовити науково-довідкову колекцію еталонних препаратів пилкових зерен представників порядку *Lamiales*;
- створити атлас пилкових зерен *Lamiales*.

Об'єкт дослідження – пилкові зерна представників порядку *Lamiales* світової флори.

Предмет дослідження – морфологічні особливості пилкових зерен представників *Lamiales* та тенденції їхньої еволюції.

Методи дослідження – порівняльно-морфологічний, комплекс методів світлової та сканувальної електронної мікроскопії.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше паліноморфологічні дані зіставлені з розподілом родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae* на триби за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) та молекулярно-філогенетичними даними. Уперше для модельних родів родин *Plantaginaceae* (*Plantago*, *Veronica*, *Digitalis*, *Lagotis*, *Linaria*), *Scrophulariaceae* (*Scrophularia*, *Verbascum*), *Orobanchaceae* (*Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Orobanche*) отримані оригінальні паліноморфологічні дані зіставлені з системами і молекулярно-філогенетичними схемами. Вперше розроблені схеми можливих напрямків морфологічної еволюції апертурних типів пилкових зерен представників зазначених родин. Виявлені загальні еволюційні закономірності та тенденції еволюції пилкових зерен, зокрема:

- поліваріантність еволюційно-морфологічних рядів пилкових зерен на основі анцестрального різноманіття при швидкій еволюційній радіації базальних груп (основне різноманіття типів пилкових зерен здебільшого формується на початковій стадії еволюції групи);
- подальша спеціалізація у певних філогенетичних кладах (розвиток різноманітних груп у межах одного типу пилкових зерен), еволюційні паралелізми;
- перехід на новий еволюційний рівень у неспеціалізованих і спеціалізованих групах шляхом деспеціалізації (виникнення нових морфологічних типів пилкових зерен як еволюційна інновація).

Уперше виявлено різноманітність скульптури екзини та апертурних мембран (13 типів простої та 19 типів складної скульптури) на підставі опису пилкових зерен 327 видів з 107 родів, 14 родин порядку *Lamiales*. Уперше описано пилкові зерна представників 17 родів світової флори: *Cycnium*, *Escobedia*, *Lamourouxia*, *Lindenbergia*, *Mannagettaea*, *Melasma*, *Radamea*, *Tryphysaria*, *Xylocalyx*, *Ourisia*, *Uroskinera*, *Russelia*, *Ellisiophyllum*, *Campylanthus*, *Hemiphragma*, *Freylinia*, *Phygelius* та близько 200 видів досліджуваного порядку флори України.

Практичне значення одержаних результатів. Виготовлена та включена до паліотеки гербарію Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (*KW-P*) науково-довідкова колекція еталонних препаратів пилкових зерен представників порядку *Lamiales* s. l. Видано "Атлас пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae*" (Цимбалюк, Мосякін, 2013), підготовлено до видання "Атлас пилкових зерен представників *Orobanchaceae* та споріднених родин", які загалом включають описи пилкових зерен 107 родів, 327 видів та більше 2000 мікрофотографій під світловим та сканувальним електронним мікроскопами. Еталонні препарати, детальні описи та атласи пилкових зерен можуть використовуватися для ідентифікації видів у складі спорово-пилкових спектрів відкладів квартеру України та прилеглих територій, а також в аеробіології, криміналістиці, мелісопалінології тощо. Результати роботи можуть бути використані при підготовці таксономічних опрацювань та флористичних зведень, а також при викладанні ботанічних дисциплін у вищих навчальних закладах.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувача, який обґрунтував тему дисертації та розробив схему її виконання. Дослідження морфологічних особливостей пилкових зерен проведено здобувачем цілком самостійно. Всі основні висновки роботи належать дисертанту. Розроблено детальні характеристики пилкових зерен 327 видів, виготовлено 1400 еталонних препаратів та близько 2000 мікрофотографій, створено атласи пилкових зерен. У публікаціях, виданих у співавторстві, здобувач є головним чи одним з головних членів творчого колективу, причому паліноморфологічні дослідження для них повністю виконані здобувачем, права співавторів не порушені.

Апробація результатів дисертації. Результати досліджень за темою дисертації доповідалися та обговорювалися на наукових засіданнях відділу систематики та флористики судинних рослин Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (2005–2014), засіданнях Ученої ради (2011, 2012, 2014), Українського ботанічного товариства (Київ, 2012); конференції, присвяченій 200-річчю кафедри вищих рослин Московського державного університету імені М.В. Ломоносова "Ботаника и ботаническое образование: традиции и перспективы" (Москва, 2004); XI Всеросійській палінологічній конференції "Палинология: теория и практика" (Москва, 2005); конференції з морфології й систематики рослин, присвяченій 300-річчю з дня народження Карла Ліннея (Москва, 2007); XII Всеросійській палінологічній конференції "Палинология: стратиграфия и геоэкология" (Санкт-Петербург, 2008); на XII Московському симпозиумі по філогенії рослин, присвяченому 250-річчю з дня народження Георга-Франца Гофмана (Москва, 2010). Матеріали дослідження представлялися на 7 Європейській палеоботанічній та палінологічній конференції у Празі (Prague, Czech Republic, 2006); IV Міжнародному симпозиумі "Эволюция жизни на Земле" (Томск, 2010); Російських симпозиумах з растрової електронної мікроскопії й аналітичних методів дослідження твердих тіл (Черноголовка, 2007, 2009–2011, 2013); XIII з'їзді УБТ (Львів, 2011); XIII Російській палінологічній конференції "Проблемы современной палинологии" (Сыктывкар, 2011); 2-й міжнародній науковій конференції з морфології рослин (Львів, 2013); палінологічній школі-конференції (Москва, 2014); XXXV сесії Палеонтологічного товариства НАН України (Львів, 2014) та ін.

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 45 наукових робіт, у тому числі 1 монографія, 1 розділ у монографії, 37 статей (у тому числі 30 у міжнародних та вітчизняних фахових журналах, 7 в інших виданнях; 15 одноосібних) та 12 публікацій у матеріалах з'їздів, симпозиумів і конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Роботу викладено на 449 сторінках, з них 289 основного тексту. Дисертація складається з вступу, восьми розділів основної частини, висновків, списку використаних джерел, двох додатків, містить одну таблицю та 15 рисунків. Додаток А – "Список досліджених видів", Додаток Б – "Атлас пилкових зерен представників *Orobanchaceae* та споріднених родин", який включає 104 рисунки (загалом 1000 мікрофотографій, отриманих методами СМ і СЕМ). Список використаних джерел містить 546 найменувань, з них 126 кирилицею та 420 латиницею.

Подяки. Автор висловлює щирю подяку за консультації, поради, зауваження та постійну увагу науковому консультантові чл.–кор. НАН України С.Л. Мосякіну, а також співробітникам Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України чл.–кор. НАН України Я.П. Дідуху, чл.–кор. НАН України І.О. Дудці, д. б. н. О.М. Виноградовій, д. б. н. М.М. Федорончуку, д. б. н. С.М. Зиман, д. б. н. Д.В. Дубині, д. б. н. В.М. Мінарченко, д. б. н. В.В. Протопоповій, д. б. н. Н.О. Білявській, к. б. н. Л.Г. Безусько, к. б. н. Н.Г. Шиян та ін. Автор вдячна за співпрацю палінологам Росії, к. б. н. О.Е. Северовій (Московський державний університет імені М.В. Ломоносова) та к. б. н. В.Ф. Тарасевич (Ботанічний інститут імені В.Л. Комарова РАН). За сприяння у виконанні робіт на сканувальному електронному мікроскопі автор вдячна зав. лабораторії електронної мікроскопії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного к. б. н. Д.О. Клімчуку та н. с. В.І. Сапсаю. За сприяння та дозвіл відібрати зразки пилкових зерен автор вдячна кураторам гербаріїв Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (*KW*) к. б. н. Н.М. Шиян, Міссурійського ботанічного саду (*MO*) Джеймсу Соломону та кураторам інших гербаріїв (*LE*, *MW*), а також співробітникам Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України д. б. н. О.М. Виноградовій та д. б. н. О.К. Золотарьовій за відібрані ними рослинні зразки, які використані у дисертації.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ ДИСЕРТАЦІЇ

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Порівняльний аналіз розташування родин порядку *Lamiales* у системі А.Л. Тахтаджяна, інших сучасних системах та молекулярно-філогенетичних схемах. Серед новітніх класифікацій порядку *Lamiales* виділяється система А.Л. Тахтаджяна, остання версія якої (Takhtajan, 2009) значно доповнена у порівнянні з попередніми її варіантами (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997 та ін.). У ранішому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (1987) визнається надпорядок *Lamianae* з 4 порядками і 2 підпорядками. Цей надпорядок загалом відповідає обсягу порядку *Lamiales* у розумінні APG. У передостанньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997) також визнається надпорядок *Lamianae*, але вже з 5 порядками. У системі 1997 р. майже у тому ж складі залишився порядок *Scrophulariales* (родини *Thunbergiaceae* та *Mendonciaceae* автор переніс до родини *Acanthaceae* в ранзі підродини *Thunbergioideae*), у порядку *Lamiales* відбулися такі зміни: у родині *Verbenaceae* автор підвищив п'ять підродин до рангу родин: *Phrymaceae*, *Cyclocheilaceae*, *Symphoremataceae*, *Avicenniaceae* та *Vitaceae*. У найновішому варіанті системи (Takhtajan, 2009) визнається набагато ширший за обсягом (у порівнянні з попередніми варіантами системи) порядок *Lamiales*, що вміщує 29 родин. У варіанті 2009 р. здійснена спроба узгодити систему з наявними молекулярно-філогенетичними даними. Всі родини, що раніше вміщувалися у надпорядок *Lamianae*, автор об'єднав у єдиний порядок *Lamiales*, також визнав самостійність декількох родин, деякі роди переніс до інших родин, а родину *Vitaceae* знову об'єднав з *Verbenaceae*. Також були зроблені суттєві перебудови на рівні підродин, триб та родів у родині *Lamiaceae*, а найбільше – на рівні триб та родів у родині *Scrophulariaceae*.

У системі APG II (2003) порядок *Lamiales* включає 21 родину. У системі APG III (2009) до порядку *Lamiales* включено вже 23 родини (додатково визнані *Linderniaceae* та *Thomandersiaceae*). У системах APG II й APG III деякі родини об'єднано, зокрема до *Acanthaceae* включено родину *Avicenniaceae*, до *Lamiaceae* – *Symphoremataceae* та *Vitaceae*, до *Stilbaceae* – *Retziaceae*, до *Pedaliaceae* –

Trapellaceae. Найбільших змін зазнали родина *Scrophulariaceae* та споріднені родини. У новітніх системах (Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012) наводиться 25 родин. У APG IV (2016) порівняно з APG III відбулися незначні зміни, пов'язані з перенесенням окремих родів до родини *Gesneriaceae*, включенням родини *Rehmanniaceae* до *Orobanchaceae*, а *Mazaceae* до *Phrymaceae*.

Короткий нарис таксономічних, морфологічних та молекулярно-філогенетичних досліджень *Scrophulariaceae* s.l. та споріднених родин. У підрозділі наводиться аналіз публікацій, присвячених таксономії, морфології (у тому числі мікоморфології), анатомії, каріології тощо, а також результати молекулярно-філогенетичних досліджень у межах порядку *Lamiales*. Охарактеризовано обробки родів *Scrophulariaceae* s.l. у капітальних зведеннях "Флора СРСР" (1955), "Флора европейской части СССР" (1981), "Флора Української РСР" (1960), "Flora Europaea" (1972). Обробку родин *Scrophulariaceae*, *Callitrichaceae*, *Orobanchaceae*, *Plantaginaceae* та ін. для списку судинних рослин України проведено С.Л. Мосякіним та М.М. Федорончуком (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Були розроблені системи окремих родів родини *Scrophulariaceae* s.l.: *Veronica* (Еленевский, 1977, 1978, 1981; Асеева, 2002), *Pedicularis* (Беляева, 1986; Иванина, Попова, 1998; Попова и др., 2005), *Linaria* (Меницкий, 1998), *Verbascum* (Грищенко, 1972), *Plantago* та *Psyllium* (Rahn, 1996; Шипунов, 1997, 1998), *Euphrasia* (Гусарова, 2005; Gussarova, 2007) та ін. Проведені молекулярно-філогенетичні дослідження представників багатьох родин порядку: *Calceolariaceae* (Cosacov et al., 2009), *Plantaginaceae* (Albach et al., 2004, 2005, 2008; Albach, 2006, 2007, 2008; Baldwin et al., 2011; Bardy et al., 2011; Li et al., 2014), *Scrophulariaceae* (Olmstead et al., 2001; Kornhall et al., 2001; Kornhall, 2004; Kornhall, Bremer, 2004; Oxelman et al., 2005; Gándara, Sosa, 2013), *Linderniaceae* (Fischer et al., 2013), *Lamiaceae* (Moon et al., 2010; Yuan et al., 2010; Bendiksby et al., 2011), *Phrymaceae* (Nesom, 2011; Barker et al., 2012), *Orobanchaceae* (Rodrigues et al., 2011, 2013; Piednoël et al., 2012; Dong et al., 2013; McNeal et al., 2013; Cho et al., 2015), *Verbenaceae* (Lu-Irving, Olmstead, 2013; Olmstead, 2013), *Bignoniaceae* (Olmstead et al., 2009; Olmstead, 2013), *Lentibulariaceae* (Degtjareva et al., 2006; Wicke et al., 2013) та ін.

Багато досліджень присвячено морфологічним (Rudall, 1981; Andrzejewska-Golec, Swietosławski, 1987; Andrzejewska-Golec, 2000, 2003; Moro et al., 2001; Degtjareva et al., 2004; Shavvon, Mehrvarz, 2010; Mourad et al., 2015; Ahedor, Elisens, 2015), анатомічним (Rudall, 1980, 1981, 1986; Andrzejewska-Golec, Swietosławski, 1993; Juan et al., 1997, 2000; Кравцова, Котельникова, 2011), каріологічним (Steiner, 1995; Schneeweiss et al., 2004; Trávníček et al., 2004), біохімічним (Taskova et al., 2002, 2006; Rønsted et al., 2003) особливостям представників *Scrophulariaceae* s.l. та інших родин порядку *Lamiales* s.l. У деяких роботах здійснено порівняльний аналіз морфологічних (у тому числі мікоморфологічних) та молекулярно-філогенетичних результатів дослідження представників багатьох груп *Scrophulariaceae* s.l. та інших родин порядку (Ree, 2005; O'Leary et al., 2012; Pace et al., 2015 та ін.).

Паліноморфологічна вивченість представників порядку *Lamiales* s.l. У підрозділі представлено критичний аналіз літературних джерел

з паліноморфології представників родин порядку *Lamiales*. Пилкові зерна представників порядку під світловим мікроскопом вивчали різні автори (Заклинская, 1950; Erdtman, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Белкина, 1973; Куприянова, Алешина, 1978; Moore, Webb, 1983 та ін.). Подальші досягнення у дослідженнях паліноморфології представників *Lamiales* пов'язані з розвитком електронної мікроскопії, завдяки чому стало можливим детально охарактеризувати скульптуру екзини пилкових зерен та апертурних мембран. Були досліджені пилкові зерна представників окремих родів родин *Scrophulariaceae* (Argue, 1980–2000; Elisens, 1986; Bigazzi, Tardelli, 1990; Nilsson, Hong, 1993; Saeidi-Mehrvarz, Zarrei, 2006; Kheiri et al., 2006; Kaplan et al., 2007) та *Orobanchaceae* (Bolliger, Wick, 1990; Abu-Sbaih et al., 1994; Lu et al., 2007; Wang et al., 2003, 2009; Saeidi-Mehrvarz et al., 2013 та ін.). Здійснено комплексні паліноморфологічні дослідження деяких представників цих родин з використанням світлового, сканувального і трансмісійного електронного мікроскопів (Niezgoda, Tomb, 1975; Inceoğlu, 1984; Minkin, Eshbaugh, 1989; Karim, El-Oqlan, 1989).

Досліджено морфологічні особливості пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* s. str. (Clarke, Jones, 1977; Моносзон, 1985; Saad, 1986), *Globulariaceae* (Argue, 1993), *Callitrichaceae* (Martinsson, 1993; Cooper et al., 2000) та деяких інших родин порядку *Lamiales*.

У результаті аналізу літературних та оригінальних даних нами показано, що пилкові зерна представників порядку *Lamiales* характеризуються різними типами апертур та скульптури екзини, що дає змогу використовувати паліноморфологічні дані для з'ясування проблемних питань систематики цієї групи (Цимбалюк, 2011, 2012, 2014; Цимбалюк, Мосякін, 2012, 2013; Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015 та ін.). Однак пилкові зерна багатьох видів і родів цієї групи раніше не досліджувалися. Результати попередніх досліджень не охоплювали всі систематичні групи. Зокрема, паліноморфологічні дані лише зрідка прив'язувалися до систем родів і не переглядалися у відповідності до нового розподілу родин та родів у групі *Scrophulariaceae* s. l. за молекулярно-філогенетичними даними. Також виявилися відсутніми паліноморфологічні характеристики та мікрофотографії багатьох представників *Scrophulariaceae* s. l. та інших родин з території України, що утруднювало їхню ідентифікацію у спорово-пилкових спектрах з четвертинних відкладів. Таким чином, обмежені відомості про морфологію пилкових зерен не давали змоги визначати представників *Lamiales* з необхідною точністю.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріали та методи. Зразки пилкових зерен були відібрані в гербаріях Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (*KW*), Нікітського ботанічного саду – Національного наукового центру НААН України (*YALT*), Державного природознавчого музею НАН України (*LWS*), Міссурійського ботанічного саду (Сент-Луїс, Міссурі, США; *MO*), Ботанічного інституту імені В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Росія; *LE*), Московського державного університету імені М.В. Ломоносова (Москва, Росія; *MIW*). Для вивчення пилкових зерен під світловим мікроскопом (*Biolar*) використовувався

загальноприйнятий ацетолізний метод (Erdtman, 1952) та метод спиртової фіксації (Wodehouse, 1935) з подальшим застосуванням сафраніну (модифікація методу з використанням барвника метиленового зеленого). Вимірювали 20 пилкових зерен кожного зразка за збільшення $\times 700$. Мікрофотографії зроблені цифровими фотоапаратами Sony Cyber-shot DSC-W5 та Canon Power-shot A560 (за збільшення мікроскопа – $\times 700$).

Для дослідження пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Досліджено пилкові зерна 327 видів (більше 500 зразків) – представників 107 родів з 14 родин порядку *Lamiales*. При порівнянні паліноморфологічних особливостей представників родин порядку *Lamiales* враховано також усі наявні дані літератури щодо 300 родів і 15 родин.

Виготовлено більше 1400 препаратів пилкових зерен, які зберігаються в палінотеці Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України та більше 2000 мікрофотографій під світловим та сканувальним електронним мікроскопами.

У роботі при викладі фактичного матеріалу ми приймаємо систему порядку *Lamiales* за J.L. Reveal (2012), яка у багатьох родинях доведена до рівня підродин та триб, з певними уточненнями С.Л. Мосякіна (2013) на рівні родин. У межах триб роди розміщуються в алфавітній послідовності. В алфавітному порядку наводяться також види для тих родів, системи яких ще недостатньо розроблені. Для інших родів види подаються за найбільш прийнятними системами. Для скорочення обсягу тексту в авторефераті автори при таксонах не наводяться. В дисертації автори надродових таксонів наводяться відповідно до зведення J.L. Reveal (2012), з уточненнями та доповненнями за "Indices Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium" (<http://www.plantsystematics.org/reveal/pbio/fam/allspgnames.html>). Проте, при цитуванні конкретних джерел (у тому числі різних варіантів системи А.Л. Тахтаджяна), ми залишаємо авторство таксонів у оригінальному вигляді.

Основні паліноморфологічні терміни. При описі пилкових зерен використовувалась традиційна послідовність (Куприянова, Алешина, 1972, 1978). Для складання характеристик використовувалися загальноприйняті паліноморфологічні терміни (Куприянова, Алешина, 1972; Punt et al., 1994; Токарев, 2002; Мейер-Меликян и др., 2004), основні з них наводяться у дисертації.

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ *LAMIALES*

Морфологічні ознаки пилкових зерен. У підрозділі детально охарактеризовано морфологічні ознаки пилкових зерен досліджених видів порядку *Lamiales*: агрегатний стан, форма та обриси, розміри, особливості будови апертур, екзини, скульптури екзини. У пилкових зерен представників порядку *Lamiales* нами виділено 13 типів простої та 19 типів складної скульптури екзини.

За результатами аналізу типів скульптури екзини на рівні окремих родин виявилось, що найбільше різноманіття простих і складних типів скульптури екзини характерне для пилкових зерен *Plantaginaceae*, за якими вона відрізняється від родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*: гранулярний, великогорбкуватий, струменясто-

сітчастий, шипикуватий, шипикувато-струменястий, шипикувато-горбкуватий, шипикувато-ямчастий, шипикувато-дрібносітчастий. Варто відзначити, що сітчаста скульптура екзини відрізняється за розмірами та формою стінок і комірок, розташуванням сітки на поверхні. Шипикувата скульптура екзини характерна для пилкових зерен представників деяких родів родини *Lamiaceae*. У пилкових зерен видів родини *Scrophulariaceae* переважає сітчаста скульптура екзини, яка також відрізняється за елементами її будови (розмірами та формою стінок і комірок). Виявлено також струменясту скульптуру екзини, яка властива лише для пилкових зерен представників триби *Aptosimeae*.

У пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* переважає сітчасто-паличкова скульптура екзини, яка не виявляється в пилку родини *Scrophulariaceae* і лише зрідка трапляється у деяких представників *Plantaginaceae* (під *Veronica*). Сітчасто-зірчаста скульптура екзини властива лише для пилкових зерен *Orobanchaceae* і зрідка для пилку деяких представників *Plantaginaceae* (під *Callitriche*). Для родини *Orobanchaceae* характерні типи скульптури екзини, відсутні в інших родин: переплетено-дрібносітчастий, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватий, зернисто-горбкувато-перфорований, дрібнозернистий, дрібнозернисто-перфорований, зернисто-бородавчастий, бородавчасто-гемматний, гемматний. У пилку представників родин *Phrymaceae*, *Paulowniaceae*, *Calceolariaceae*, *Linderniaceae*, *Bignoniaceae*, *Mazaceae*, *Martyniaceae* та *Lamiaceae* переважає сітчаста скульптура екзини; у пилку *Verbenaceae* – гладенька; у *Lentibulariaceae* – гладенька та сітчаста; у *Pedaliaceae* – бородавчата.

Результати аналізу типів апертур показали, що для пилкових зерен представників родини *Plantaginaceae* виділяються такі основні типи: борозний, борозно-оровий, ругатний, поровий та безапертурний; родини *Scrophulariaceae* – борозний, борозно-оровий та злитоборозно-оровий; родини *Orobanchaceae* – борозний, злитоборозний, борозно-оровий, ругатний та безапертурний.

Палінотипи, паліногрупи та підгрупи пилкових зерен. Різноманіття типів апертур та скульптури екзини дали змогу виділити у порядку *Lamiales* сім палінотипів, 21 паліногрупу (на підставі оригінальних даних). У паліногрупах за скульптурою екзини виділено підгрупи (загалом 84). Варто відзначити, що у пилкових зерен представників деяких родів виявлено декілька типів апертур та скульптури екзини, тому вони розміщені у декількох паліногрупах.

Монади. Палінотип I. Пилкові зерна борозні

Паліногрупа 1. Пилкові зерна 3-борозні.

- 1) Скульптура екзини перфорована: *Rhynchocorys orientalis*.
- 2) Скульптура дрібнозернисто-перфорована: *Pedicularis sceptrum-carolinum*.
- 3) Скульптура зморшкувата: *Rhinanthus vassilczenkoi*, *R. serotinus*, *R. vernalis*, *R. apterus*, *R. cretaceus*, *Odontites verna*.
- 4) Скульптура зморшкувато-ямчаста: *Rhinanthus major*, *R. apterus*, *Odontites salina*, *Boschniakia rossica*.
- 5) Скульптура зморшкувато-горбкувата: *Melampyrum polonicum*, *M. nemorosum*.
- 6) Скульптура зморшкувато-сітчаста: *Castilleja applegatei*, *C. septentrionalis*, *Bellardia trixago*, *Cymbaria dahurica*.

- 7) Скульптура сітчаста: *Vitex agnus-castus*, *Collinsia grandiflora*.
- 8) Скульптура дрібносітчаста: *Phryma leptostachya*.
- 9) Скульптура струменяста: *Veronica prostrata*, *V. jacquinii*, *V. austriaca*, *V. teucrium*, *V. taurica*, *V. chamaedrys*, *V. multifida*, *V. urticifolia*, *V. scutellata*, *V. officinalis*, *V. anagalloides*, *V. anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*, *V. fruticans*, *V. serpyllifolia*, *V. alpina*, *V. filiformis*, *V. polita*, *V. persica*, *V. opaca*, *V. agrestis*, *V. arvensis*, *V. dillenii*, *V. verna*, *Hebe traversii*, *H. salicifolia*, *H. speciosa*.
- 10) Скульптура струменясто-сітчаста: *Veronica gentianoides*.
- 11) Скульптура шипикувато-струменяста: *Ellisiophyllum pinnatum*.
- 12) Скульптура шипикувата: *Veronica hederifolia*, *Clerodendrum bungei*.
- 13) Скульптура сітчасто-паличкова: *Veronica peregrina*, *Macrosyringion glutinosum*, *Lathraea squamaria*, *Bartsia alpina*, *Cymbocasma borysthenica*, *Boschniakia rossica*, *Cistanche tubulosa*, *C. salsa*, *Agalinis tenuifolia*, *Lamourouxia rhinanthifolia*, *Phtheirospermum chinense*, *Castilleja pallida*, *C. elegans*, *Cordylanthus maritimus*, *C. pilosus*, *Orthocarpus tolmiei*, *Melasma scabrum*, *M. rhinanthoides*, *Mannagettaea hummelii*, *Parentucellia latifolia*, *P. flaviflora*, *Bungea trifida*, *Cymbaria dahurica*, *Siphonostegia chinensis*, *Brandisia hancei*, *Tryphysaria eriantha*.
- 14) Скульптура сітчасто-зірчаста: *Xylocalyx carteriae*, *Melasma rhinanthoides*.
- 15) Скульптура переплетено-дрібносітчаста: *Rhinanthus minor*, *R. alpinus*, *R. songaricus*, *R. vernalis*, *R. cretaceus*, *Odontites vulgaris*, *O. serotina*, *O. verna*, *O. litoralis*, *O. luteus*, *Alonsoa unilabiata*, *Melampyrum sylvaticum*, *M. herbihii*, *M. saxosum*, *M. vulgatum*.
- 16) Скульптура переплетено-дрібносітчасто-горбкувата: *Melampyrum pratense*.
- 17) Скульптура зернисто-горбкувато-перфорована: *Tozzia carpatica*.
- 18) Скульптура дрібногорбкувата: *Melampyrum arvense*, *M. argyrocomum*, *M. pratense*, *M. cristatum*.
- 19) Скульптура великогорбкувата: *Veronica aphylla*.
- 20) Скульптура гранулярна: *Veronica triphyllos*, *V. praecox*.

Паліногрупа 2. Пилкові зерна 3-борозні (зрідка 4-борозні)

- 1) Скульптура струменяста: *Hebe pimerioides*.
- 2) Скульптура сітчасто-паличкова: *Cymbocasma borysthenica*, *Parentucellia flaviflora*, *Epifagus virginiana*.

Паліногрупа 3. Пилкові зерна 3-, 4-борозні

- 1) Скульптура сітчаста: *Campsis radicans*.

Паліногрупа 4. Пилкові зерна 6-, 7-, 8-борозні

- 1) Скульптура ямчаста і дрібносітчаста: *Diclis ovata*.
- 2) Скульптура сітчаста: *Hemimeris montana*, *H. sabulosa*.
- 3) Скульптура шипикувато-перфорована: *Incarvillea olgae*, *Niedzwedzkia semiretschenskia*.

Паліногрупа 5. Пилкові зерна 12–14-борозні

- 1) Скульптура бородавчаста: *Sesatum indicum*.

Паліногрупа 6. Пилкові зерна 3-злитоборозні

- 1) Скульптура паличкова: *Pedicularis verticillata*.
- 2) Скульптура дрібнозернисто-горбувата: *Pedicularis oederi*.

Паліногрупа 7. Пилкові зерна 2-злитоборозні

- 1) Скульптура дрібнозерниста: *Pedicularis exaltata*.
- 2) Скульптура дрібноямчата: *Pedicularis dasystachys*.
- 3) Скульптура дрібнозернисто-горбкувата: *Pedicularis hacquetii*, *P. sibthorpii*, *P. sylvatica*.
- 4) Скульптура дрібнозернисто-перфорована: *Pedicularis palustris*.
- 5) Скульптура дрібнозернисто-горбкувато-перфорована: *Pedicularis kaufmannii*.

Паліногрупа 8. Пилкові зерна спіральні-борозні

- 1) Скульптура зернисто-горбкувата: *Erythranthe guttata* (= *Mimulus guttatus*).

Паліотип II. Пилкові зерна борозно-орові

Паліногрупа 9. Пилкові зерна 3-борозно-орові

- 1) Скульптура гладенька: *Veronica barrelieri*, *V. steppacea*, *Digitalis ciliata*, *Erinus alpinus*, *Gratiola officinalis*, *Verbena officinalis*, *V. supina*, *V. urticifolia*, *V. canadensis*, *Aloysia virgata*, *Freylinia lanceolata*.
- 2) Скульптура зморшкувата: *Veronica gryniana*, *V. longifolia*, *V. spuria*, *V. incana*, *V. spicata*, *Digitalis ciliata*, *D. lutea*, *D. viridiflora*, *Russelia retrorsa*.
- 3) Скульптура ямчата: *Veronica barrelieri*, *V. steppacea*, *V. viscosula*, *V. maeotica*, *V. orchidea*, *V. longifolia*, *V. spuria*, *V. incana*, *V. spicata*, *Digitalis ciliata*, *Lagotis korolkovii*, *L. stolonifera*, *Penstemon digitalis*, *Colpias mollis*.
- 4) Скульптура зморшкувато-ямчата: *Veronica viscosula*, *V. maeotica*, *V. orchidea*, *Digitalis ciliata*, *D. viridiflora*, *D. purpurea*, *D. grandiflora*, *Ourisia chamaedrifolia*.
- 5) Скульптура шипикувато-ямчата: *Lagotis korolkovii*.
- 6) Скульптура шипикувато-дрібносітчаста: *Lagotis korolkovii*.
- 7) Скульптура шипикувата або шипикувато-горбкувата: *Globularia aphyllantes*.
- 8) Скульптура дрібносітчаста: *Chaenorhinum klokovii*, *C. minus*, *Kickxia caucasica*, *K. spuria*, *Veronica longifolia*, *V. spuria*, *V. incana*, *V. spicata*, *Digitalis purpurea*, *D. grandiflora*, *D. obscura*, *Lagotis korolkovii*, *L. stolonifera*, *Penstemon digitalis*, *Lindenbergia philippensis*, *L. sinaica*, *Hemiphragma heterophyllum*, *Phygellus capensis*, *Uroskinnera hirtiflora* var. *hirtiflora*, *Freylinia tropica*, *Russelia equisetiformis*.
- 9) Скульптура сітчаста: *Cymbalaria muralis*, *Misopates orontium*, усі види роду *Linaria*, *Chelone glabra*, *Scoparia annua*, *Scrophularia donetzica*, *S. rupestris*, *S. goldeana*, *S. cretacea*, *S. bicolor*, усі види роду *Verbascum* (включаючи *Celsia*), *Limosella aquatica*, *Sutera linifolia*, *S. rotundifolia*, *S. caerulea*, *Lindernia procumbens*, *Ourisia chamaedrifolia*, *Calceolaria leptantha*, *Paulownia tomentosa*, *Wightia speciosissima*.
- 10) Скульптура великосітчаста: *Phygellus aequalis*, *Gomphostigma virgatum*, *Ourisia integrifolia*, *Zaluzianskya capensis*.
- 11) Скульптура переплетено-сітчаста: *Verbascum orientale*.
- 12) Скульптура струменясто-сітчаста: *Digitalis laevigata*, *D. ferruginea*, *D. lanata*.
- 13) Скульптура сітчасто-паличкова: *Boschniakia rossica*, *Cistanche tubulosa*.

Паліногрупа 10. Пилкові зерна 3-борозно-орові (звідка 4-борозно-орові)

- 1) Скульптура гладенька: *Buddleja asiatica*.
- 2) Скульптура ямчата: *Veronica pseudoorchidea*, *Campylanthus salsoloides*.

- 3) Скульптура сітчаста: *Antirrhinum majus*, *Linaria maeotica*, *L. cretacea*, *Scrophularia scopolii*, *S. nodosa*, *S. umbrosa*.
- 4) Скульптура переплетено-сітчаста: *Scrophularia vernalis*.
- 5) Скульптура дрібносітчаста: *Wulfenia carinthiaca*, *Kickxia elatine*.
- 6) Скульптура великосітчаста: *Lagotis integrifolia*, *L. decumbens*.
- 7) Скульптура зморшкувата: *Veronica paczoskiana*.
- 8) Скульптура зморшкувато-ямчаста: *Digitalis lutea*.
- 9) Скульптура струменясто-сітчаста: *Digitalis nervosa*.

Паліногрупа 11. Пилкові зерна 4-борозно-орові

- 1) Скульптура гладенька, шершава або ямчаста: *Teedia lucida*, *Oftia africana*, *O. revoluta*, *Emorya suaveolens*.

Паліногрупа 12. Пилкові зерна 5-, 6-, 7-, 8-борозно-орові

- 1) Скульптура зморшкувата: *Nemesia strumosa*.
- 2) Скульптура зморшкувато-ямчаста: *Pinguicula villosa*, *P. alpina*, *Diascia capsularis*, *D. elongata*.
- 3) Скульптура сітчаста: *Pinguicula vulgaris*.
- 4) Скульптура зморшкувато-сітчаста: *Diascia capsularis*.

Паліногрупа 13. Пилкові зерна 3-борозно-2-орові

- 1) Скульптура сітчаста: *Myoporum oppositifolium*, *Eremophila elderi*.

Паліногрупа 14. Пилкові зерна 3-борозно-апертурні (ендоапертури у вигляді розривів)

- 1) Скульптура сітчаста: *Mazus japonicus*, *Dodartia orientalis*.

Палінотип III. Пилкові зерна злитоборозно-орові

Паліногрупа 15. Пилкові зерна 3-злитоборозно-орові

- 1) Скульптура струменяста: *Anthicharis implicata*, *A. linearis*, *Aptosimum indivisum*, *A. spinescens*, *Peliostomum leucorrhizum*, *P. virgatum*.

Палінотип IV. Пилкові зерна борозно-зливоорові

Паліногрупа 16. Пилкові зерна 11–18(19)–борозно-зливоорові

- 1) Скульптура гладенька: *Utricularia australis*, *U. minor*, *U. intermedia*, *U. vulgaris*.

Палінотип V. Пилкові зерна ругатні

Паліногрупа 17. Пилкові зерна (1), 2-, 3-, (4)-ругатні

- 1) Скульптура бородавчаста: *Orobanche sarmatica*.
- 2) Скульптура зернисто-бородавчаста: *Orobanche cernua*, *O. coerulescens*.
- 3) Скульптура сітчасто-зморшкувата: *Orobanche cumana*.
- 4) Скульптура сітчасто-паличкова: *Epifagus virginiana*, *Cistanche salsa*.

Паліногрупа 18. Пилкові зерна 4-ругатні

- 1) Скульптура сітчасто-паличкова: *Cuscuta adonense*, *Radamea montana*.

Паліногрупа 19. Пилкові зерна 4–6-ругатні

- 1) Скульптура шипикувата або шипикувато-горбкувата: *Hippuris vulgaris*.

Палінотип VI. Пилкові зерна порові

Паліногрупа 20. Пилкові зерна порові

- 1) Скульптура шипикувата: *Plantago cornuti*, *P. montana*, *P. ovata*.
- 2) Скульптура шипикувато-дрібногорбкувата: *Plantago major*, *P. intermedia*, *P. asiatica*, *P. depressa*, *P. crassifolia*, *P. coronopus*, *P. uniflora*, *P. arenaria*,

P. squarrosa, *P. sempervirens*, *P. altissima*, *P. lanceolata*, *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa*, *P. lagopus*, *P. albicans*, *P. notata*, *P. cretica*, *P. bellardii*.

3) Скульптура шипикувато-великогорбкувата: *Plantago maxima*, *P. media*, *P. urvillei*, *P. shwarzenbergiana*, *P. atrata* subsp. *carpatica*, *P. saxatilis*, *P. amplexicaulis*.

4) Скульптура шипикувато-згладженогорбкувата: *Plantago tenuiflora*, *P. neumannii*, *P. salsa*, *P. alpina*, *P. lanceolata*, *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa*.

5) Скульптура сітчаста: *Sibthorpia repens*.

Палінотип VII. Пилкові зерна безапертурні

Паліногрупа 21. Пилкові зерна безапертурні

1) Скульптура гладенька: *Callitriche hermaphroditica*.

2) Скульптура сітчасто-зірчаста: *Callitriche cophocarpa*, *C. stagnalis*, *C. palustris*.

3) Скульптура бородавчаста: *Orobanchе brassicae*, *O. sarmatica*, *Phelypaea coccinea*, *Ph. tournefortii*.

4) Скульптура зернисто-бородавчаста: *Orobanchе oxyloba*, *O. cernua*.

5) Скульптура зморшкувато-сітчаста: *Orobanchе cumana*.

6) Скульптура гемматна: *Orobanchе hederae*, *O. pubescens*, *O. versicolor*, *O. crenata*, *O. alba*, *O. reticulata*, *O. pallidiflora*, *O. lutea*, *O. caryophyllacea*, *O. vulgaris*, *O. major*, *O. flava*, *O. alsatica*, *O. libanotidis*, *O. gracilis*.

7) Скульптура великосітчаста: *Proboscidea louisianica*.

Тетради. Паліногрупа 21. Пилкові зерна безапертурні

1) Скульптура дрібносітчаста: *Catalpa ovata*.

2) Скульптура сітчаста: *Catalpa bignonioides*.

3) Скульптура великосітчаста: *Catalpa speciosa*.

Таким чином, результати аналізу палінотипів, паліногруп і підгруп пилкових зерен (за оригінальними даними) показали, що на рівні родин за типами апертур та скульптури екзини немає чіткої відмінності. На рівні триб чітко різняться пилкові зерна триб *Aptosimeae* (роди *Anthicharis*, *Aptosimum* та *Peliostomum*) і *Myoporeae* (роди *Myoporum* та *Eremophila*) родини *Scrophulariaceae*. На рівні родів є відмінності у пилкових зерен *Campsis* та *Catalpa* родини *Bignoniaceae*, *Callitriche* та *Hippuris* з *Plantaginaceae*, *Sesamum* з *Pedaliaceae*, *Proboscidea* з *Martyniaceae*, *Erythranthe* з *Phrymaceae*, *Mazus* і *Dodartia* з *Mazaceae*, *Utricularia* родини *Lentibulariaceae*. Вперше виділені нами палінотипи, паліногрупи та підгрупи пилкових зерен представників порядку *Lamiales* можуть використовуватися систематиками при підготовці таксономічних опрацювань окремих родів, триб та родин.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ LAMIALES

У розділі представлено оригінальні матеріали проведеного дослідження, а саме, подано характеристики будови пилкових зерен 132 видів з 55 родів, 12 родин порядку *Lamiales*, які складені на основі досліджень під СМ і СЕМ. Окрім того, зроблені нами описи пилкових зерен 195 видів з 52 родів родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae* наводяться в опублікованій монографії (Цимбалюк, Мосякін, 2013). У тексті після описів пилкових зерен цитуються досліджені зразки, де вказано місцезнаходження, дата збору, колектор та місце збереження гербарного зразка. Рисунки (мікрофотографії), наведені в Додатку Б, доповнюють представлені описи.

ВИКОРИСТАННЯ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК ДЛЯ ТАКСОНОМІЇ ТА РЕКОНСТРУКЦІЇ ФІЛОГЕНІЇ МОДЕЛЬНИХ РОДІВ

У розділі для кожного з модельних родів родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae* наводиться огляд систем та молекулярно-філогенетичних схем роду, характеристика пилкових зерен (за оригінальними даними), визначені діагностично значущі ознаки пилку; паліноморфологічні дані зіставлені з системами та молекулярно-філогенетичними схемами родів.

Родина *Plantaginaceae*. Під *Plantago*. Проаналізовано паліноморфологічні особливості представників 10 секцій з п'яти підродів роду *Plantago* (Rønsted et al., 2002). Пилкові зерна видів роду на підродовому рівні подібні за формою, розмірами, кількістю пор і особливостями скульптури екзини. Пилкові зерна підроду *Littorella*, який багатьма авторами (Цвелев, 1981, 2000; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009; Tank et al., 2006) розглядається як самостійний рід, вирізняються за елементами будови скульптури екзини, а також більшими розмірами і кількістю пор. Дослідження ультраструктурних особливостей пилкових зерен представників *Plantago* та *Littorella* (Цымбалюк, Тарасевич, 2011) засвідчили відмінності на родовому рівні, що не узгоджується з системою, побудованою на підставі молекулярно-філогенетичних досліджень (Rønsted et al., 2002). У новітніх системах група *Littorella* розглядається як самостійний рід (Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012), що підтверджується також отриманими нами паліноморфологічними даними.

Разом з тим, особливості будови пилкових зерен, очевидно, не дозволяють розглядати підрід *Psyllium* у ранзі окремого роду (Шипунов, 1998; Цвелев, 2000), оскільки пилкові зерна видів, що входять до його складу, виявляють подібність до пилку видів інших підродів (зокрема, підроди *Albicans* і *Plantago*). За паліноморфологічними особливостями виявлено гетероморфність підроду *Plantago*, у якого наявні всі виділені типи і підтипи скульптури екзини пилкових зерен, а обідок відсутній. Пилок представників підроду *Albicans* характеризується не лише різними типами і підтипами скульптури екзини, а й наявністю обідку. Підрід *Coronopus* виявився досить однорідним за ознаками пилкових зерен.

Таким чином, морфологічні особливості будови пилкових зерен є важливими діагностичними ознаками для систематики роду *Plantago*. Морфологічні ознаки пилкових зерен особливо вагомі на рівні секцій, підсекцій та деяких видів. Отримані дані в основному не суперечать новій системі (Rønsted et al., 2002), уточненій на підставі молекулярно-філогенетичних даних, а також частково узгоджуються з системами інших авторів (Цвелев, 1981; Шипунов, 1998). Типова секція *Plantago* і секція *Albicans* (Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002) виявилися неоднорідними за особливостями будови пилку і, очевидно, потребують критичного перегляду з таксономічної точки зору.

Родина *Plantaginaceae*. Під *Veronica*. За результатами паліно-морфологічного аналізу представників 12 секцій роду *Veronica* встановлено, що для пилкових зерен секції *Peregrinae* діагностичною ознакою є сітчасто-паличкова скульптура екзини; секції *Cochlidiospermum* – шипикувата, підсекції *Pellidosperma* (секція *Subracemosae*) – гранулярна, підсекції *Gentianoides* (секція *Veronicastrum*) – струменясто-сітчаста, секції *Aphyllae* – горбкувата. Пилкові зерна представників інших секцій подібні за

струменястою скульптурою екзини і відрізняються за елементами її будови: товщиною струмочків екзини, характером їхньої звивистості та орієнтацією на поверхні. Як додаткові суттєві ознаки для діагностики окремих видів можна використовувати розмір пилкових зерен та особливості будови борозен. Отримані дані свідчать про гетероморфність роду *Veronica* за скульптурою екзини. Гранулярна скульптура екзини пилкових зерен у видів підсекції *Pellidosperma* (секція *Subracemosae*), очевидно, може розглядатися як ознака секційного рангу, що не суперечить молекулярно-філогенетичним даним (Albach et al., 2004).

За паліноморфологічними даними у роді *Veronica* найбільше вирізняється секція *Pseudolysimachium*. Усі досліджені види цієї секції об'єднує одна найсуттєвіша ознака – 3-борозно-орові пилові зерна, що свідчить про близькість видів цієї групи і може розглядатися як ознака родового рівня. За типом апертур та скульптурою екзини пилові зерна видів секції *Pseudolysimachium* відрізняються від інших представників роду *Veronica*, для яких зазвичай характерні 3-борозні пилові зерна із струменястою, гранулярною, горбкуватою, сітчасто-паличковою або шипикуватою скульптурою екзини. Таким чином, морфологічні ознаки пилових зерен видів роду *Veronica* загалом відповідають більшості секцій та підсекцій, прийнятих у системах (Еленевский, 1977, 1978; Асеева, 2002) і частково узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Albach et al., 2004). Отримані дані підтверджують інформативність паліноморфологічних ознак для цілей систематики та реконструкції філогенії в роді *Veronica*.

Родина *Plantaginaceae*. Рід *Digitalis*. Проаналізовано морфологічні ознаки пилових зерен представників п'яти секцій роду *Digitalis*. Пилкові зерна видів секції *Frutescentes* (Werner, 1965; Heywood, 1972; Bräuchler et al., 2004), зокрема, *D. obscura*, вирізняються серед пилку інших досліджених видів за сітчастою скульптурою екзини та найменшими розмірами.

Пилкові зерна представників секції *Tubiflorae* (Werner, 1965; Heywood, 1972) виявляють подібність за зморшкуватою скульптурою екзини з переходом до зморшкувато-ямчастої. Водночас, між пиловими зернами видів цієї секції виявлені відмінності за іншими ознаками: для *D. lutea* характерна еліпсоїдальна форма, тоді як для *D. viridiflora* переважно сфероїдальна і зрідка сплющено-сфероїдальна та еліпсоїдальна, розриви борозен на місці ор та найбільші розміри, а також зрідка мають місце 4-борозно-орові пилові зерна. Молекулярно-філогенетичні дані (Bräuchler et al., 2004) вказують на поліфілетичність групи *Tubiflorae* у її традиційному обсязі. Проте, ми дослідили лише ті види, які за молекулярно-філогенетичною схемою споріднені з представниками секції *Macranthae*, а інші види, що раніше відносилися до секції *Tubiflorae* (наприклад, *D. parviflora* та *D. subalpina*), нами не вивчалися. З цієї причини ми не можемо паліноморфологічними даними підтвердити чи заперечити поліфілію цієї групи.

Пилкові зерна видів секції *Macranthae* (Werner, 1965; Heywood, 1972), зокрема, *D. ciliata* та *D. grandiflora*, різняться за скульптурою екзини. Так, пилові зерна *D. ciliata* характеризуються гладенькою, зморшкуватою з переходом до зморшкувато-ямчастої та ямчастої скульптурою екзини, тоді як пилові зерна *D. grandiflora* виявляють зморшкувату скульптуру екзини з переходом до

ямчастої та сітчастої. Пилкові зерна цих двох видів різняться також за елементами будови скульптури: у пилку *D. ciliata* нечітко виражені стінки сітки, тоді як у *D. grandiflora* вони чітко виражені. За однією з систем (Іванина, 1955) та молекулярно-філогенетичними даними (Bräuchler et al., 2004), секції *Tubiflorae* та *Macranthae* об'єднані в одну секцію *Grandiflorae* (= *Macranthae*). Особливості пилкових зерен свідчать про філогенетичну єдність і, відповідно, доцільність об'єднання цих секцій; з іншого боку, комплекс паліноморфологічних ознак вказує на певні відмінності на видовому рівні, що може свідчити про доцільність виділення підсекцій, які, проте, не будуть відповідати за обсягами групам "*Macranthae*" і "*Tubiflorae*" s. str.

Пилкові зерна видів типової секції *Digitalis* (Werner, 1965; Heywood, 1972; Bräuchler et al., 2004), за скульптурою екзини виявляють подібність до пилку представників секції *Macranthae*. Результати молекулярно-філогенетичного аналізу також вказують на близьку спорідненість монофілетичної секції *Digitalis* та кладу, яка містить представників секцій *Tubiflorae* та *Macranthae*, що розглядалися вище.

Пилкові зерна видів секції *Globiflorae* (Іванина, 1955; Werner, 1965; Heywood, 1972) – *D. lanata*, *D. laevigata*, *D. nervosa* і *D. ferruginea* – відрізняються від пилку попередніх секцій за струменясто-сітчастою скульптурою екзини. Молекулярно-філогенетичні дані (Bräuchler et al., 2004) свідчать про її монофілетичність. З цієї групи видів найбільше вирізняються пилкові зерна *D. lanata* за чітко вираженими струмочками і великими просвітами, тоді як пилок трьох інших видів має нечітко виражені струмочки і дрібніші просвіти. Таким чином, паліноморфологічні особливості підтверджують розподіл секції *Globiflorae* на підсекції *Hymenosepalae* (*D. laevigata*, *D. nervosa* і *D. ferruginea*) та *Blepharosepalae* (*D. lanata*) за системою К. Werner (1965).

Родина *Plantaginaceae*. Під *Linaria*. За результатами проведеного паліноморфологічного аналізу виявилось, що певні ознаки – розміри пилку та деякі деталі будови апертур – можна використовувати як додаткові для розмежування деяких секцій роду *Linaria* (Іванина, 1981). Представники секцій *Speciosae*, *Linaria* та *Diffusae* характеризуються пилковими зернами дрібних та середніх розмірів, тоді як види секцій *Versicolores* і *Arvenses* – лише дрібних. У пилку секції *Versicolores* (зокрема, *L. bipartita*) також найвужчі борозни. Таким чином, ці ознаки підтверджують виділення секції *Versicolores*. Паліноморфологічні дані здебільшого не суперечать розподілу роду на секції за системою Л.І. Іваніної (Іванина, 1981), лише в секції *Speciosae* вирізняється вид *L. genistifolia* за скульптурою екзини і за досить високим ступенем мінливості форми, обрисів та розмірів пилкових зерен. Паліноморфологічна одноманітність роду *Linaria*, очевидно, свідчить про єдність цієї групи видів.

Родина *Scrophulariaceae*. Під *Scrophularia*. Ми зіставили отримані паліноморфологічні дані з існуючими системами роду. За системами, прийнятими у працях С.Г. Горшкової (1955) та М.І. Котова (1960), досліджені нами види роду *Scrophularia* представляють дві секції, три підсекції та сім рядів. За системою, прийнятою у праці Л.І. Іваніної (1981) – дві секції. У секції *Anastomosanthos* (=

Scrophularia) (Горшкова, 1955; Котов, 1960; Іванина, 1981) за переплетено-сітчастою скульптурою екзини вирізняються пилкові зерна *S. vernalis*, що підтверджує слушність виділення цього виду до рангу підсекції *Vernales* та ряду *Chrysanthae* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). Інші три види: *S. nodosa*, *S. scopolii* та *S. umbrosa* віднесені до підсекції *Scorodonia*. Серед них вирізняється *S. nodosa*, пилкові зерна якого мають найбільші і чітко виражені ори, що не суперечить віднесенню цього виду до ряду *Nodosae* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). Пилкові зерна видів *S. scopolii* та *S. umbrosa* подібні за основними ознаками, дещо відрізняючись за товщиною стінок сітки екзини. Віднесення цих видів до окремих рядів (*Divaricatae* і *Alatae*) не підтверджується паліноморфологічними даними. Варто відзначити, що Л.І. Іваніна (1981) всі вищеназвані види об'єднує в одну секцію, що суперечить нашим даним.

Види секції *Tomiophyllum* належать до підсекції *Lucidae* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). У ній найбільше вирізняються пилкові зерна *S. bicolor*: вони мають дрібніші розміри, довгі борозни, які зливаються на полюсах, що не виявлено у пилку інших видів, а також найтовщі стінки сітки екзини. Такий комплекс паліноморфологічних ознак підтверджує включення виду *S. bicolor* до ряду *Caninae* за прийнятими системами (Горшкова, 1955; Котов, 1960). Види *S. rupestris*, *S. donetzica* та *S. goldeana* віднесені до ряду *Rupestres* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). Пилкові зерна видів з цієї групи характеризуються певними особливостями скульптури екзини: у пилку *S. rupestris* – найбільші комірки сітки, у *S. donetzica*, на відміну від *S. goldeana*, звивисті стінки. Визначені ознаки можна використати як додаткові при перегляді роду *Scrophularia*, однак загалом розрізнити ці види за пилковими зернами неможливо, бо інші ознаки перекриваються. У пилкових зерен *S. cretacea* дно комірок гранулярне, а також чіткіші ори порівняно з такими у попередніх видів, що не суперечить включенню *S. cretacea* до ряду *Cretaceae* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). Таким чином, паліноморфологічні дані узгоджуються з системами С.Г. Горшкової (1955) та М.І. Котова (1960), частково – з системою Л.І. Іваніної (1981). Значення особливостей морфології пилкових зерен очевидніше на рівні підсекцій і рядів.

Родина *Scrophulariaceae*. Рід *Verbascum*. Проаналізовано паліноморфологічні особливості представників роду *Verbascum* за системами, прийнятими у працях Л.І. Іваніної (Іванина, 1981) та Б.А. Федченко (1955). Пилкові зерна видів типової секції *Verbascum* загалом характеризуються великими комірками сітки, чіткими орами і ширшими борознами порівняно з такими секції *Lychnitis*. Між пилком досліджених видів секції *Verbascum* ми виявили певні відмінності: у *V. spectabile* найбільші комірки сітки, у *V. densiflorum* ори прикриті краями борозен, а також простежуються чіткі тяжі на борознах. Останні зрідка виявлено у пилкових зерен *V. thapsus*. За найтовщими стінками сітки найподібніші пилкові зерна *V. phlomoides*, *V. thapsus* та *V. ovalifolium*, за найтоншими – *V. blattaria* і *V. sinuatum*.

Для пилкових зерен видів секції *Lychnitis* властиві нечіткі ори, менші комірки сітки і вужчі борозни. Винятком є пилкові зерна видів *V. chaixii* та *V. lanatum* з чіткими орами за якими вони подібні до таких представників попередньої секції. Пилкові зерна *V. chaixii* також вирізняються чіткою

скульптурою борозних мембран. Серед інших видів секції *Lychnitis* найбільші розміри властиві для пилку *V. pinnatifidum*, а найтонші стінки сітки – *V. banaticum*.

За системою, прийнятою Б.А. Федченко (1955) види *V. densiflorum*, *V. thapsus* і *V. phlomoides* об'єднані в підсекцію *Heterandra*. Морфологічні особливості пилкових зерен не суперечать такому розподілу. Однак інші види – *V. ovalifolium*, *V. spectabile* та *V. blattaria* (секція *Verbascum*), а також *V. phoeniceum* та *V. pyramidatum* (секція *Lychnitis*: Іванина, 1981) – за системою Б.А. Федченко (1955) включені до секції *Singuliflora*. Такий розподіл не підтверджується паліноморфологічними даними. За системою Л.І. Іваніної (1981) *V. orientale* включений до окремої секції *Bothrospermae*. Наші дані свідчать, що пилкові зерна *V. orientale* чітко відрізняються від пилку інших представників роду *Verbascum* за формою, розмірами, тоншою екзиною, будовою ор та особливостями скульптури екзини і борозних мембран. Ці ознаки підтверджують віднесення *V. orientale* до окремої секції за системою Л.І. Іваніної (1981).

Родина *Orobanchaceae*. Рід *Rhinanthus*. За прийнятими системами (Васильченко, 1955; Іванина, 1981) досліджені нами види роду *Rhinanthus* відносяться до трьох секцій. Пилкові зерна видів секцій *Rhinanthus* (*R. minor*) і *Anoectolomus* (*R. alpinus*) (Іванина, 1981) характеризуються переплетено-сітчастою скульптурою екзини. І.Т. Васильченко (1955) об'єднав їх у секцію *Minores*, що і підтверджується нашими даними. Пилкові зерна видів секції *Cleistolomus*, зокрема, *R. songaricus* і, до деякої міри, *R. vernalis* та *R. cretaceus*, подібні за скульптурою екзини до пилку попередніх секцій. Серед пилкових зерен цих видів ми виявили деякі відмінності: пилкові зерна *R. songaricus* характеризуються еліпсоїдальною та овальною формою, тоді як *R. vernalis* і *R. cretaceus* – еліпсоїдальною, сфероїдальною та сплющено-сфероїдальною. У пилку *R. vernalis* найширші борозни. Пилковим зернам інших видів секції *Cleistolomus* (Васильченко, 1955), зокрема, *R. vassilczenkoi* та *R. serotinus* властива зморшкувата скульптура екзини. За цією ознакою вони подібні до пилкових зерен видів *R. apterus* і *R. major*. Останній вид за системою І.Т. Васильченка включений до секції *Hirsuti*, однак такий розподіл не знаходить підтвердження за паліноморфологічними даними.

Родина *Orobanchaceae*. Рід *Pedicularis*. За системою, прийнятою Л.І. Іваніною (Іванина, 1981), досліджені види флори України відносяться до трьох підродів та п'яти секцій. Пилкові зерна підроду *Sceptrum* секції *Sceptrum*, зокрема, *P. sceptrum-carolinum* 3-борозні з дрібнозернисто-перфорованою скульптурою екзини. Паліноморфологічні дані підтверджують віднесення цього виду до окремого підроду та секції. Пилкові зерна підроду *Verticillatae* секції *Verticillatae*, а саме *P. verticillata*, 3-зливо-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою екзини, що також підтверджує включення цього виду до окремого підроду та секції.

Типовий підрід *Pedicularis* виявився гетероморфним за типом апертур та скульптурою екзини. Пилкові зерна *P. oederi* (секція *Edentulae*) 3-злитоборозні з дрібнозернисто-горбкуватою скульптурою екзини. За типом апертур пилкові зерна *P. oederi* подібні до таких *P. verticillata* (секція *Verticillatae*), але чітко різняться за скульптурою екзини. Ознаки пилкових зерен виду *P. oederi* вказують на його чітку відокремленість не лише в секції *Edentulae*, а й у підроді *Pedicularis*.

Усі інші види цього підроду характеризуються 2-злитоборозними пилковими зернами з різними типами скульптури. Так, для пилкових зерен *P. exaltata* властива дрібнозерниста скульптура екзини, тоді як для таких *P. hacquetii* – дрібнозернисто-горбкувата. Пилок секції *Pedicularis* (*P. sylvatica* та *P. sibthorpii*) характеризується дрібнозернисто-горбкуватою скульптурою екзини. Однак, пилкові зерна *P. sylvatica* вирізняються найбільшими розмірами, найширшими борознами та еліпсоїдальною формою. Пилок *P. sibthorpii* виявляє подібність до пилку *P. hacquetii* (секція *Edentulae*). Пилкові зерна інших видів секції *Pedicularis* також відрізняються за особливостями скульптури екзини. Так, для пилкових зерен *P. kaufmannii* властива дрібнозернисто-горбкувато-перфорована скульптура, тоді як для пилку *P. dasystachys* – ямчаста. Пилкові зерна *P. palustris* характеризуються дрібнозернисто-перфорованою скульптурою, що підтверджує правомірність віднесення цього виду до окремої секції *Pharyngoton*.

Таким чином, отримані паліноморфологічні дані не повністю узгоджуються з системою, прийнятою Л.І. Іваніною (Іванина, 1981). Особливо це стосується підроду *Pedicularis*. Особливості будови пилкових зерен вказують на можливість виділення в підроді *Pedicularis* додаткових секцій.

Родина *Orobanchaceae*. Під *Melampyrum*. За системою М.М. Цвельова (Цвелев, 1981) досліджені нами види належать до трьох секцій: *Melampyrum*, *Spicata* та *Carinatae*. У секції *Melampyrum* за найменшими розмірами, найтоншою екзиною та особливостями скульптури екзини вирізняються пилкові зерна близькоспоріднених видів *M. polonicum* і *M. nemorosum*. Пилкові зерна *M. pratense* та *M. vulgatum* подібні за розмірами й товщиною екзини, але відрізняються за скульптурою екзини. Інші три види цієї секції (*M. sylvaticum*, *M. herbihii* та *M. saxosum*) подібні за розмірами пилкових зерен, товщиною та скульптурою екзини, але відмінні за скульптурою заглибин: у *M. sylvaticum* і *M. herbihii* вона зморшкувата, у *M. saxosum* – переплетено-дрібносітчаста. Отже, паліноморфологічні дані засвідчують, що секція *Melampyrum* виразно неоднорідна за особливостями пилку і, очевидно, потребує перегляду в таксономічному аспекті.

Пилкові зерна представників секції *Spicata* (зокрема, *M. arvense* та *M. argyrocomum*) подібні за формою, розмірами, товщиною та скульптурою екзини. Від пилку попередньої секції вони чітко відрізняються за формою і скульптурою всієї поверхні та заглибин. Таким чином, дані морфології пилкових зерен підтверджують віднесення цих видів до окремої секції *Spicata*. Пилкові зерна секції *Carinatae* (зокрема, *M. cristatum*) вирізняються найдовшими борознами серед пилку досліджених видів, різногорбкуватою скульптурою всієї поверхні, дрібнозернистою та різногорбкуватою скульптурою заглибин, що підтверджує правомірність віднесення *M. cristatum* до окремої секції *Carinatae*.

Таким чином, пилкові зерна представників роду *Melampyrum* мають комплекс ознак, який вирізняє його серед інших родів. Паліноморфологічні особливості підтверджують певну філогенетичну ізольованість роду *Melampyrum* стосовно інших, філогенетично просунутіших представників *Rhinantheae*.

Родина *Orobanchaceae*. Під *Orobanche*. За молекулярно-філогенетичними даними рід *Orobanche* поділяється на дві великі клади: *Phelipanche* (разом із

секціями *Trionychon*, *Myzorrhiza* і *Gymnocaulis*) і *Orobanche* (включаючи типову секцію *Orobanche* і рід *Diphelypaea* = *Phelypaea*) (Schneeweiss et al., 2004; Park et al., 2007). У кладі *Phelipanche* види секції *Trionychon* розпадаються на дві малі клади: *Arenariae* та *Phelipanche*, які до певної міри відповідають двом підсекціям – *Holoclada* і *Pleioclada* (Новопокровский, Цвелев, 1958). Наші дані свідчать про доцільність об'єднання цих підсекцій, оскільки пилкові зерна їхніх видів чітко не розрізняються за типом апертур і скульптурою екзини, а кількісні ознаки перекриваються. Однак, з іншого боку, комплекс паліноморфологічних ознак вказує на певні відмінності на видовому рівні.

М.М. Цвельов (1981) розглядає *O. nana* і *O. dalmatica* як підвиди *O. oxyloba*. Пилкові зерна цих видів подібні за 3-борозним типом апертур та сітчасто-паличковою скульптурою екзини, однак мають низку відмінностей за іншими ознаками. Проте, вирішуючи питання щодо видового або підвидового статусу, слід враховувати не лише паліноморфологічні особливості, а й комплекс інших ознак. Вид *O. brassicae* М.М. Цвельов (1981) відносить до *O. mutellii* в ранзі підвиду. Однак, наші паліноморфологічні дані скоріше свідчать на користь самостійності цих видів.

За молекулярно-філогенетичними даними (Schneeweiss et al., 2004), дві з базальних клад у групі *Phelipanche* утворюють *O. caesia*, *O. arenaria* та *O. purpurea*. Пилкові зерна видів *O. caesia* та *O. arenaria* виявляють подібність за 3-борозним та 3-борозно-оровим типом апертур і сітчасто-паличково-зернистою скульптурою екзини, однак відрізняються за розмірами та будовою борозен. Пилкові зерна виду *O. purpurea*, який займає досить ізольоване філогенетичне положення, відрізняються від пилку вищезазначених видів.

Пилкові зерна представників секцій *Myzorrhiza* і *Gymnocaulis* ми не досліджували, однак є дані щодо морфології пилку видів останньої секції (Minkin, Eshbaugh, 1989). Пилкові зерна видів цієї секції – *O. fasciculata* та *O. uniflora* – 3-борозні з сітчасто-паличково-зернистою скульптурою екзини, виявляють подібність до пилку інших представників клади *Phelipanche*. Таким чином, у цій кладі збереглися певні анцестральні ознаки пилкових зерен, тоді як у кладі *Orobanche* переважно спостерігаються просунутіші ознаки пилку.

Клада *Orobanche* у системі М.М. Цвельова (Цвелев, 1981) відповідає підроду *Orobanche*, що поділяється принаймні на дві секції. Пилкові зерна представників секції *Inflatae* характеризуються перехідними типами апертур – від ругатного до безапертурного – і мають різні типи скульптури екзини. М.М. Цвельов розглядає *O. cumanica* і *O. sarmatica* як підвиди *O. cernua*. Отримані нами дані показали, що пилкові зерна цих видів подібні за кількісними ознаками. Відмінності стосуються співвідношення того чи іншого типу апертур у пилкових зерен кожного виду, навіть у межах одного зразка. Так, у *O. cumanica* переважають ругатні пилкові зерна і в меншій кількості безапертурні. У *O. sarmatica* також домінують ругатні пилкові зерна, тоді як у *O. cernua* – безапертурні й у меншій кількості відзначені ругатні. Це може свідчити про те, що такий поліморфізм пилкових зерен певною мірою відображає етапи й тенденції еволюційного розвитку ознак пилку у цій групі. У пилкових зерен вищевказаних видів також виявлено відмінності за скульптурою

екзини. Очевидно, такі ознаки можуть бути додатковими свідченнями на користь видового статусу цих видів. У секції *Inflatae* пилкові зерна *O. coerulescens* дещо відрізняються від пилку у попередніх трьох видів. За молекулярно-філогенетичними даними види *O. coerulescens* і *O. cernua* належать до окремих клад, які проте відокремлюються приблизно на одному філогенетичному рівні, що підтверджується й паліноморфологічними особливостями цих видів.

Пилкові зерна видів секції *Orobanche* безапертурні з гемматною скульптурою екзини, за винятком *O. hederiae*, пилки якого має незначні відмінності й характеризується бородавчасто-гемматною та гемматною скульптурою екзини. За молекулярно-філогенетичними даними, в кладі *Orobanche* виділяються різні клади, що до певної міри відповідають окремим рядам у прийнятій системі (Новопокровський, Цвелев, 1958), проте пилкові зерна цих видів подібні за паліноморфологічними ознаками.

Таким чином, два підроди відрізняються за обливостями скульптури екзини та будови апертур пилкових зерен. Пилкові зерна представників підроду *Phelipanche* здебільшого 3-борозні, зрідка 2-борозні, 3-борозно-орові й безапертурні, тоді як у підроді *Orobanche* – 2-, 3-ругатні та безапертурні. В підроді *Phelipanche* безапертурні пилкові зерна трапляються зрідка, лише у видів *O. oxyloba* і *O. brassicae*, тоді як у підроді *Orobanche* майже всі види характеризуються безапертурними пилковими зернами. За цими ознаками два вказані підроди (або сегрегатні роди) досить чітко відрізняються, що узгоджується з молекулярно-філогенетичними даними, які продемонстрували значну філогенетичну відокремленість цих двох клад.

Отже, паліноморфологічні дані підтримують виділення окремих секцій *Inflatae* та *Orobanche*. У кладі *Orobanche* спостерігаються просунутіші ознаки пилкових зерен, ніж у кладі *Phelipanche*, де певні анцестральні ознаки збереглися навіть у її термінальних кладах. Еволюція типів апертур у роді *Orobanche* s.l. відбувалася, ймовірно, корельовано та паралельно з еволюцією типів скульптури екзини: від борозно-орового типу з сітчасто-паличковою скульптурою через редукцію ор до борозного типу з тією ж скульптурою, далі шляхом вкорочення борозен й утворення ругатного типу із зернисто-бородавчастою та бородавчастою скульптурою, аж до зменшення кількості руг і їхнього зникнення до формування безапертурного типу з гемматною скульптурою екзини.

ПОРІВНЯЛЬНИЙ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТРИБ У ГРУПІ SCROPHULARIACEAE s. l.

У розділі паліноморфологічні дані зіставлені з розподілом родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae* на триби за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) та на неформалізовані клади за молекулярно-філогенетичними даними.

Родина *Plantaginaceae*. За новітніми даними (Albach et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reveal, 2012) родина *Plantaginaceae* включає триби *Gratiroleae*, *Stemodieae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russellieae*, *Antirrhineae*, *Callitricheae*, *Sibthorpieae*, *Globularieae*, *Hemiphragmateae*, *Digitalideae*, *Veroniceae*, *Plantagineae*, загалом 117 родів та понад 1900 видів.

Встановлено, що між представниками проаналізованих нами триб, які за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) були включені до різних підродин *Scrophularioideae* та *Rhinanthoideae*, немає чітко виражених паліноморфологічних відмінностей на підродинному рівні. Отримані дані більше свідчать на користь об'єднання цих представників у родину *Plantaginaceae* s. l. Очевидно, що включення різними авторами деяких родів до підродини *Rhinanthoideae* було помилковим, оскільки типові представники *Rhinantheae* мають бути віднесені до родини *Orobanchaceae* у її сучасному зміненому обсязі. Найподібніші за типами апертур та скульптури екзини пилкові зерна представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* та *Antirrhineae*, які у різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) розглядаються у підродині *Scrophularioideae*. Пилкові зерна представників вищевказаних триб виявляють подібність до пилку деяких родів триб *Digitaleae* (під *Digitalis*) та *Veroniceae* (роди *Paederota*, *Neopicrorhiza*, *Pseudolysimachion*, *Wulfenia*, *Wulfeniopsis*, *Veronicastrum*, *Scrofella* та *Picrorhiza*), які за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна були включені (як виявилось, помилково) до підродини *Rhinanthoideae*. Варто відзначити, що у пилкових зерен деяких представників триб *Digitaleae* та *Veroniceae*, подібно до пилку видів триб *Gratioleae*, *Cheloneae*, *Russelieae* та *Antirrhineae*, простежуються округло-трикутні обриси та злиті борозни. Пилкові зерна інших родів, які А.Л. Тахтаджян відносив до підродини *Rhinanthoideae*, мають комплекс ознак, подібний до такого у пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* у новому зміненому обсязі. Паліноморфологічні дані дозволяють досить чітко розділити роди, що раніше зараховувалися до збірної та філогенетично штучної підродини *Rhinanthoideae*, на природніші групи, які виявилися філогенетично обґрунтованими і зараз віднесені до досить філогенетично віддалених родин: *Plantaginaceae* s. l. та *Orobanchaceae* (до останньої належить і група *Rhinanthoideae/Rhinantheae* у вузькому сенсі).

Пилкові зерна представників родів *Poskea* та *Globularia*, що традиційно розглядалися у родині *Globulariaceae*, та *Campylanthus* (раніше включали до *Digitaleae*), за типом апертур та скульптурою екзини подібні до пилку представників інших триб родини *Plantaginaceae* s. l. Зокрема, пилкові зерна представників *Poskea* та *Campylanthus* подібні до таких деяких родів триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* й *Antirrhineae* та окремих представників триби *Veroniceae* за скульптурою екзини. Пилкові зерна роду *Campylanthus* подібні до пилку деяких представників триб *Gratioleae* та *Antirrhineae* за злитими борознами, скульптурою екзини та наявністю кришечки. Пилкові зерна представників роду *Globularia*, з одного боку, подібні за типом апертур до пилку попередніх триб, а з іншого, за типом скульптури екзини – до пилкових зерен триби *Plantagineae*. Для пилкових зерен представників триби *Plantagineae*, зокрема, роду *Plantago* також властива кришечка. Отже, ці паліноморфологічні ознаки не суперечать перенесенню представників родини *Globulariaceae* до *Plantaginaceae* s. l. за молекулярно-філогенетичними даними.

Роди *Callitriche* та *Hippuris*, які за традиційними системами (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) належать до самостійних родин, відрізняються за паліноморфологічними особливостями на родовому рівні (будовою апертур,

скульптурою та структурою екзини), а також від інших триб родини *Plantaginaceae* s. l. Однак, за характером скульптури пилкові зерна *Hippuris* виявляють подібність до пилку деяких представників родів *Plantago* та *Veronica*, що, очевидно, пояснюється схожими особливостями запилення (анемофілія).

Роди *Sibthorpia* та *Ellisiophyllum* триби *Sibthorpieae* (донедавна їх філогенетичне положення було невідоме, зараз група вважається сестринською до *Globularieae*) різняться за особливостями будови апертур та скульптури екзини пилкових зерен, а також відрізняються від представників інших триб родини *Plantaginaceae*. Однак, пилкові зерна представників роду *Sibthorpia* характеризуються борозним і поровим типами апертур та виявляють подібність до пилкових зерен деяких представників триби *Plantagineae*.

Зіставлення паліноморфологічних даних з виділеними трибами за різними варіантами системи А.Л.Тахтаджяна та молекулярно-філогенетичними даними показало, що дані паліноморфології краще узгоджуються з результатами молекулярної філогенетики, а також частково, що стосується лише окремих триб, зокрема, *Antirrhineae*, *Hemiphragmeae*, *Digitaleae* та *Veroniceae*, частково *Cheloneae*, – з останньою версією системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009).

Родина *Scrophulariaceae*. За системами, що базуються переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reveal, 2012), родина *Scrophulariaceae* s. str. включає триби *Aptosimeae*, *Buddlejeae*, *Hemimerideae*, *Leucophylleae*, *Limoselleae* (= *Manuleeae*), *Myoporeae*, *Scrophularieae*, *Teedieae*, загалом 52 роди та понад 1600 видів. До цієї родини нині також вміщені роди, що раніше розглядалися у родинях *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* та *Oftiaceae* (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009).

За результатами порівняльного аналізу триб родини *Scrophulariaceae* (у сучасному розумінні) виявилось, що паліноморфологічні дані краще узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень, ніж з попередніми традиційними системами. Морфологічні особливості пилкових зерен не суперечать перенесенню представників родин *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* та *Oftiaceae* до родини *Scrophulariaceae*. Для представників *Buddlejaceae* властиві 3(4, 5)-борозно-орові пилкові зерна з гладенькою, шершавою та дрібносітчастою скульптурою екзини як і у видів триби *Teedieae* та роду *Oftia*. Представники родини *Myoporaceae* характеризуються 3-борозно-2-оровим типом апертур і виявляють подібність до таких триби *Leucophylleae* родини *Scrophulariaceae*. Отже, паліноморфологічні дані добре узгоджуються з розподілом *Scrophulariaceae* на триби за молекулярно-філогенетичними даними. На рівні триб за морфологічними ознаками пилкових зерен вирізняються *Myoporeae* та *Leucophylleae*, *Aptosimeae* та *Hemimerideae*.

Родина *Orobanchaceae*. До родини *Orobanchaceae* s. str. раніше відносили голопаразитних представників, проте завдяки молекулярно-філогенетичним дослідженням (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Schaferhoff et al., 2010; Olmstead, 2012; McNeal et al., 2013 та ін.) її обсяг значно змінився через включення цілої низки родів, для представників яких характерний геміпаразитизм і які раніше належали переважно до *Scrophulariaceae* s. l. Інколи

представників *Orobanchaceae* також відносили до *Scrophulariaceae* s. l. (Takhtajan, 1997, 2009 та ін.). До родини *Orobanchaceae* також включають непаразитний рід *Lindenbergia*, який А.Л. Тахтаджян (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) відніс до триби *Gratioleae* підродини *Scrophularioideae* родини *Scrophulariaceae*, а в новому варіанті системи (Takhtajan, 2009) переніс до триби *Stemodieae* у тій же підродині. До родини *Orobanchaceae* також віднесені роди, які спочатку розглядалися в родині *Verbenaceae* (Тахтаджян, 1987), а пізніше (Takhtajan, 1997, 2009) були виділені в окремі родини *Nesogenaceae* та *Cyclocheliaceae*. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013), родина *Orobanchaceae* поділяється на шість клад: *Lindenbergia*, *Cymbarieae*, *Orobancheae*, *Pedicularideae*, *Rhinantheae*, *Buchnereae*. У новому розумінні *Orobanchaceae* охоплює 65 родів та понад 1500 видів, що належать до 2 підродин, 9 триб та 2 підтриб (Olmstead, 2012; Reveal, 2012).

Результати порівняльного паліноморфологічного аналізу свідчать, що між представниками проаналізованих нами триб, які за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) були включені до різних підродин *Rhinanthoideae* та *Orobanchoidae*, немає чітких паліноморфологічних відмінностей на підродинному рівні. Наші дані свідчать на користь перенесення представників певних триб до родини *Orobanchaceae*. Найподібніші за типами апертур та скульптури екзини пилкові зерна триб *Cymbarieae*, *Rhinantheae*, *Pedicularideae*, які у різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) розглядаються у трибі *Rhinantheae* підродини *Rhinanthoideae*. Пилкові зерна представників цих триб подібні до пилку деяких видів з триб *Buchnereae* (зокрема, роди *Harveya*, *Hyobanche*, *Aeginetia*, *Christisonia*) та *Orobancheae*, які А.Л. Тахтаджян відніс до підродини *Orobanchoidae*. Пилкові зерна роду *Brandisia*, який раніше розглядався у трибі *Paulownieae* родини *Scrophulariaceae* (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997), виявляють подібність до пилку представників родини *Orobanchaceae*, до якої рід *Brandisia* нині долучений за молекулярно-філогенетичними даними. Паліноморфологічні особливості представників родин *Nesogenaceae* та *Cyclocheliaceae* (Takhtajan, 2009) свідчать на користь перенесення їх до родини *Orobanchaceae*, що не суперечить молекулярно-філогенетичним даним.

Пилкові зерна роду *Lindenbergia*, який є сестринською групою по відношенню до всіх гемі- та голопаразитних представників *Orobanchaceae*, відрізняються від пилку представників інших триб. Такий паліотип є характерним для представників *Scrophulariaceae* та деяких видів родини *Plantaginaceae*. Проте 3-борозно-орові пилкові зерна з сітчастою скульптурою екзини, як у роду *Lindenbergia*, виявлено у деяких представників *Orobanchaceae* (зокрема, роди *Orobanche*, *Boschniakia* та *Cistanche*). Отже, цей рід з паліноморфологічної точки зору, ймовірно, можна розглядати як "перехідну ланку" між *Orobanchaceae* та гіпотетичними предковими формами, спільними для *Orobanchaceae* та *Plantaginaceae* і *Scrophulariaceae*.

Таким чином, зіставлення паліноморфологічних даних з виділеними трибами за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна та молекулярно-

філогенетичними даними свідчить, що дані паліноморфології краще, але не повністю, узгоджуються з даними молекулярної філогенетики.

МОЖЛИВІ НАПРЯМКИ ЕВОЛЮЦІЇ СПОРОДЕРМИ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН

Родина *Plantaginaceae*. Основними еволюційно значущими ознаками пилкових зерен є типи апертур та скульптури екзини (Мейер-Меликян, 2000; Токарев, 2002, 2005; Айрапетян, 1995, 2011 та ін.), хоча подібність за цими ознаками може виникати паралельно в різних еволюційних лініях. У представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* та *Antirrhineae* родини *Plantaginaceae* виявлено два типи апертур пилкових зерен: борозний та борозно-оровий, причому переважає останній. Борозний тип характерний для пилкових зерен деяких представників триб *Gratioleae* (рід *Gratiola*) та *Cheloneae* (рід *Collinsia*) (рис. 1). Найбільше різноманіття типів скульптури екзини виявлено у пилкових зерен представників триби *Gratioleae*, які можна розподілити за таким морфологічним рядом: гладенький, перфорований, перфоровано-зморшкуватий, перфоровано-зморшкувато-бородавчастий, зморшкуватий, струменясто-сітчастий, дрібносітчастий, сітчастий, сітчасто-бородавчастий. Значна різноманітність типів скульптури екзини пилкових зерен цієї триби, очевидно, свідчить про те, що вони досить швидко могли сформуватися вже на ранніх етапах еволюції родини *Plantaginaceae* s. l.

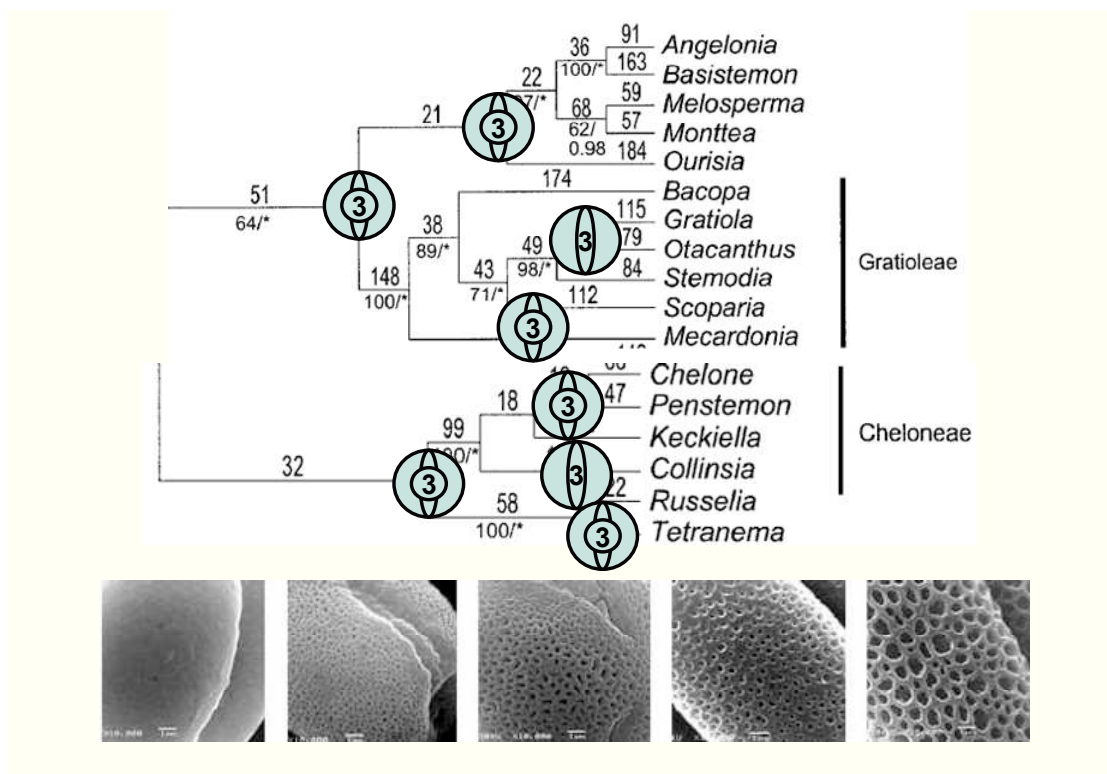


Рис. 1. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae* та *Russelieae*) (за Albach et al., 2005) та еволюційно-паліноморфологічні особливості клад.

Типи скульптури екзини пилкових зерен триби *Angelonieae* можна об'єднати у такий морфологічний ряд: перфорований, перфоровано-зморшкуватий, ямчато-зморшкуватий, перфоровано-зморшкувато-бородавчастий, дрібносітчасто-зморшку-

ватий, дрібносітчастий, сітчастий, великосітчастий. Морфологічний ряд типів скульптури екзини триби *Cheloneae* складають такі типи: ямчастий, зморшкуватий, сітчастий; у трибі *Russellieae*: зморшкуватий, дрібносітчастий; у трибі *Antirrhineae*: перфоровий, сітчастий, струменясто-сітчастий. Пилкові зерна представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russellieae* та *Antirrhineae*, що традиційно відносили до родини *Scrophulariaceae* s.l. (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009), загалом виявляють значну подібність за типами апертур та скульптури екзини.

Отже, можна припустити, що вихідним типом апертур пилкових зерен у предків цієї групи був борозно-оровий з нечітко вираженими орами й гладенькою, перфорованою та ямчастою скульптурою екзини. Просунутішими типами скульптури екзини можна вважати струменясто-сітчастий та великосітчастий. Як перехідні типи можна розглядати перфоровано-зморшкувато-бородавчастий та сітчасто-бородавчастий. Таким чином, пилкові зерна різних сучасних представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russellieae* та *Antirrhineae* характеризуються водночас як примітивними, так і просунутими ознаками, які своєрідно проявляються у різних видів. Подальший еволюційний розвиток апертур міг відбуватися за двома напрямками, а саме: борозно-оровим і борозним. Борозно-оровий напрямок характеризується гладенькою, зморшкуватою, ямчастою, зморшкувато-ямчастою, сітчастою скульптурою екзини, яка властива для пилкових зерен представників триб *Hemiphragmateae*, *Digitaleae* та *Veroniceae* (зокрема, роди *Paederota*, *Neopicrorhiza*, *Pseudolysimachion*, *Wulfenia*, *Wulfeniopsis*, *Veronicastrum*, *Scrofella*, *Picrorhiza* та *Lagotis*). Подальші еволюційні зміни борозно-орового типу апертур шляхом редукції ор могли призвести до утворення борозного типу, який характерний для пилкових зерен представників решти родів триби *Veroniceae* (роди *Detzneria*, *Besseyia*, *Synthyris*, *Chionohebe*, *Hebe*, *Parahebe*, *Veronica*, *Oligospermum* та *Paederotella*) та триби *Plantagineae* (під *Aragoa*). Наступним щаблем еволюційного розвитку борозно-орового напрямку є поява просунутіших типів скульптури екзини: струменястого, струменясто-сітчастого, сітчасто-паличкового, гранулярного, горбкуватого, шипикуватого та шипикувато-горбкуватого (рис. 2).

Подальші еволюційні зміни могли призвести до вкорочення борозен, як, наприклад, у пилкових зерен деяких видів родів *Veronica* (триба *Veroniceae*), *Aragoa* (*Plantagineae*), *Globularia* (*Globularieae*), *Sibthorpia* (*Sibthorpieae*), а згодом й до повного зникнення борозен і утворення просунутішого порового типу апертур у пилкових зерен представників родів *Plantago* та *Littorella* (триба *Plantagineae*). Для пилкових зерен останніх двох родів характерна просунута шипикувата і шипикувато-горбкувата скульптура екзини.

Порові апертури виникають також у пилкових зерен представників роду *Sibthorpia* (триба *Sibthorpieae*), однак скульптура екзини у них сітчаста, на відміну від роду *Plantago*, пилкові зерна якого мають просунутішу шипикувату та шипикувато-горбкувату скульптуру екзини. Очевидно, це пов'язано з різними способами запилення у цих рослин (Juan et al., 1999). Пилкові зерна роду *Ellisiophyllum* (триба *Sibthorpieae*) характеризуються перехідним струменясто-шипикуватим типом скульптури екзини.

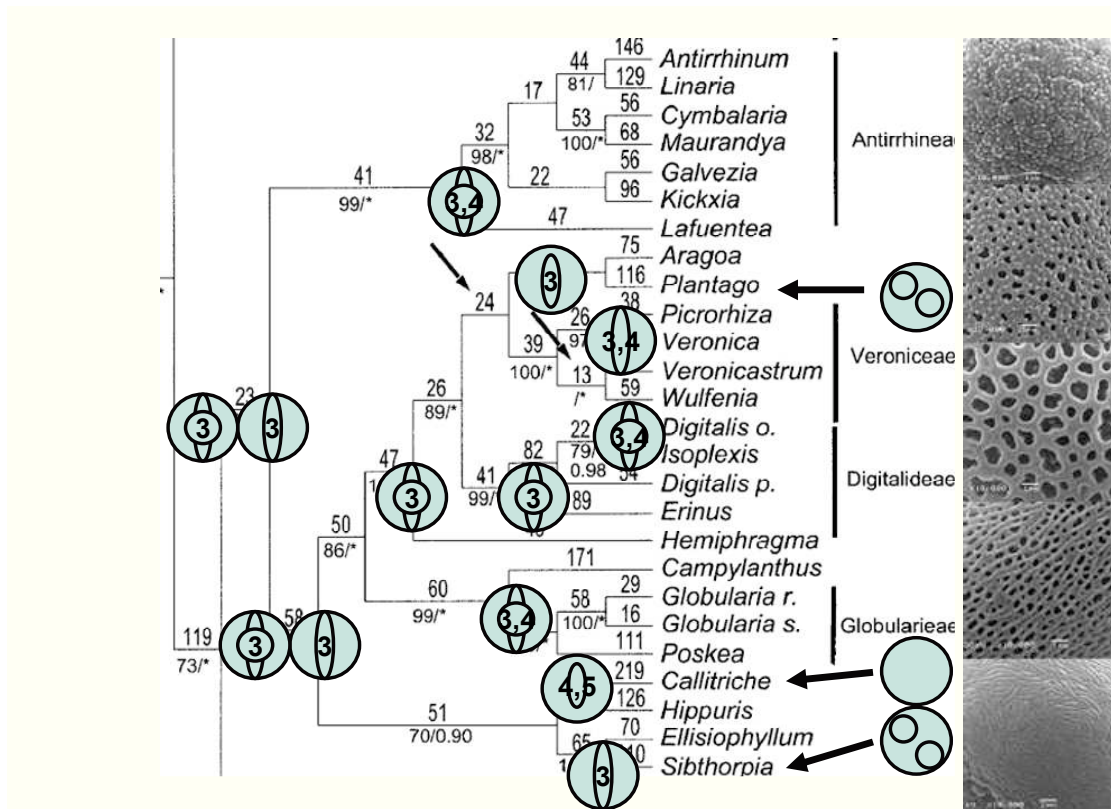


Рис. 2. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Antirrhineae*, *Globularieae*, *Callitricheae*, *Sibthorpieae*, *Hemiphragmateae*, *Digitaleae* та *Veroniceae*) (за Albach et al., 2005) та еволюційно-паліноморфологічні особливості клад.

Еволюційні зміни у борозному напрямку апертур шляхом вкорочення борозен могли призвести до утворення перехідного ругатного типу, як у пилкових зерен роду *Hippuris* (триба *Callitricheae*) з шипикуватою та шипикувато-горбкуватою скульптурою екзини, в подальшому – до утворення лептомного та безапертурного типів з сітчасто-паличковою та сітчасто-зірчастою скульптурою екзини, як у пилкових зерен видів роду *Callitriche* (триба *Callitricheae*). Для пилкових зерен *C. hermaphroditica* характерна гладенька скульптура екзини. Існування різних типів скульптури екзини у пилкових зерен видів роду *Callitriche*, очевидно, пов'язано з переходом до водного способу життя та відповідними пристосуваннями до різних способів запилення (анемофілія, епі- та гіпогідрофілія). В літературі описані морфологічні ознаки пилку, властиві для різних типів запилення, і наголошується, що водні рослини можуть характеризуватися безапертурними пилковими зернами (Lu et al., 2015).

Таким чином, у кожного із вказаних двох напрямків еволюції апертур пилкових зерен у родині *Plantaginaceae* є свої особливості. Для борозно-орового напрямку характерна редукція ор і утворення борозного типу апертур і, надалі, шляхом вкорочення борозен – утворення порового типу. У борозному напрямку вкорочення борозен могло призвести до утворення перехідних ругатного і лептомного типів та до найбільш спеціалізованого безапертурного типу (рис. 3). Варто зазначити, що в борозно-оровому і борозному напрямках паралельно могли виникати просунутіші шипикувато-ямчастий, шипикувато-сітчастий, шипикуватий,

горбкуватий, шипикувато-горбкуватий типи скульптури екзини. У безапертурних пилкових зерен виявлено сітчасто-паличкову та сітчасто-зірчасту скульптуру екзини. Примітивними у пилкових зерен родини *Plantaginaceae* можна вважати гладенький, перфорований, ямчастий, дрібносітчастий та сітчастий типи скульптури екзини.

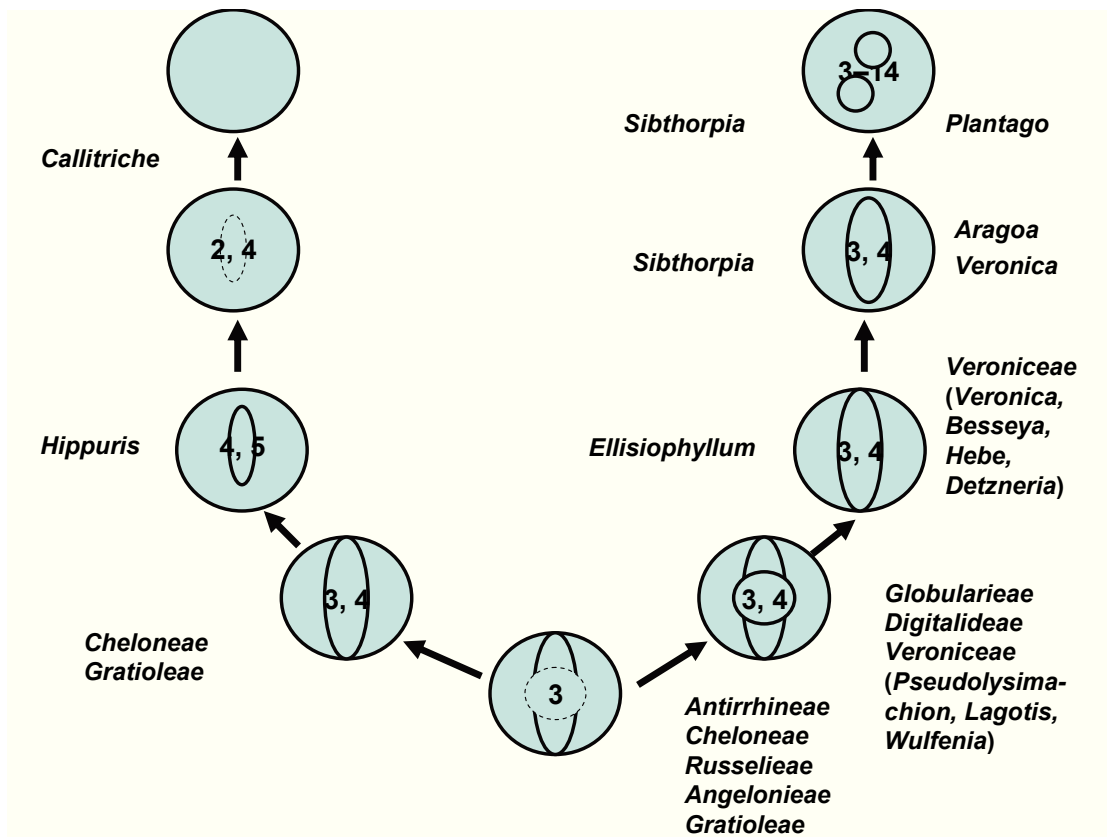


Рис. 3. Можливі напрямки морфологічної еволюції апертурних типів у родині *Plantaginaceae*.

Родина *Scrophulariaceae*. Вихідним (анцестральним) типом апертур пилкових зерен у предків родини *Scrophulariaceae* s. str. міг бути 3-борозно-оровий, який характерний для пилку багатьох представників усіх триб родини. У трибі *Hemimerideae* виявлено два типи апертур: борозно-оровий і борозний. Для пилкових зерен роду *Colpias* є характерним 3-борозно-оровий тип апертур з шершавою та ямчастою скульптурою екзини, що можна вважати примітивними ознаками. Подальші еволюційні зміни могли призвести до збільшення кількості борозен й утворення 5–8-борозно-орового типу, як у пилкових зерен представників родів *Diascia* та *Nemesia*. Для борозно-орових пилкових зерен характерна шершава, ямчаста, зморшкувата, зморшкувато-ямчаста, зморшкувато-дрібносітчаста скульптура екзини та гладенька, зморшкувата й зерниста скульптура борозних мембран. Пилкові зерна родів *Diascia* та *Nemesia* характеризуються примітивними і перехідними типами скульптури екзини.

Для представників решти родів триби *Hemimerideae* властивий борозний тип пилку. Для деяких видів роду *Alonsoa* характерний 3-борозний тип пилкових зерен, який міг утворитися шляхом редукції ор. Подальші еволюційні зміни могли призвести до збільшення кількості борозен і утворення 4-, 5-, 6-, 7-борозного типу у пилку представників родів *Diclis* та *Hemimeris* (рис. 4). Скульптура екзини ямчаста, зморшкувато-дрібносітчаста та дрібносітчаста; скульптура борозних

мембран гладенька, зерниста й зморшкувата. Пилковим зернам базальної триби *Hemimerideae* властиві різні типи скульптури екзини та борозних мембран, які простежуються й у пилкових зерен інших триб родини *Scrophulariaceae*.

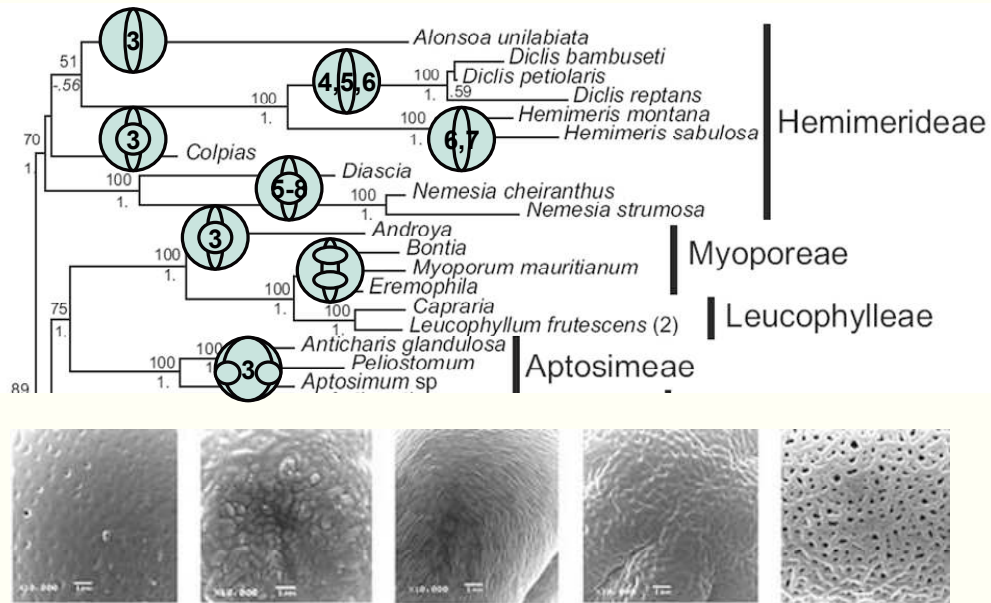


Рис. 4. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Hemimerideae*, *Leucophylleae*, *Myoporeae* та *Aptosimeae*) (за Oxelman et al., 2005) та еволюційно-паліноморфологічні особливості клад.

Подальша еволюція борозно-орового типу могла відбуватися у напрямку збільшення кількості ор і утворення 3-борозно-2-орового. Для пилкових зерен представників триб *Leucophylleae* та *Myoporeae* властива ямчаста, зморшкувата, зморшкувато-дрібноперфорована, дрібносітчаста та сітчаста скульптура екзини та гладенька й зерниста скульптура апертурних мембран. Вихідними типами скульптури екзини для пилку представників цих триб вірогідно є ямчастий, зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий та зморшкувато-дрібносітчастий.

Ймовірно, надалі еволюційні зміни 3-борозно-орового типу апертур могли призвести до утворення 3-злитого-борозно-орового, який характерний лише для пилкових зерен триби *Aptosimeae* (рис. 4). Їм властиві струменяста скульптура екзини, а також гладенька, зерниста та зернисто-горбкувата скульптура мембран. Можливо, вихідними типами скульптури екзини триби *Aptosimeae* були зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий та зморшкувато-дрібносітчастий, які також властиві пилку базальної триби *Hemimerideae*.

Подальші еволюційні зміни 3-борозно-орового типу апертур шляхом збільшення кількості борозен могли призвести до утворення 4-, 5-борозно-орових, як у пилкових зерен представників триб *Buddlejeae* (роди *Buddlejea*, *Emorya*) та *Teedieae* (роди *Oftia*, *Teedia*) (рис. 5). Скульптура борозних мембран переважно гладенька, зрідка зерниста, скульптура екзини гладенька, шершава, перфорована, ямчаста. Такі типи скульптури також є примітивними. Пилковим зернам представників цих триб властива й добре розвинена сітчаста та великосітчаста скульптура екзини (роди *Phygellus* триби *Teedieae* та *Gomphostigma* триби

Buddlejeae), яку мають також представники просунутіших триб *Scrophularieae* та *Limoselleae* (Mosyakin, Tsybalyuk, 2015).

У пилку представників триби *Scrophularieae* еволюційні зміни могли призвести до утворення борозен з чіткішими краями й кінцями, ори при цьому нечіткі або чіткі, округлі (рис. 5). Скульптура борозних мембран гладенька, скульптура екзини дрібносітчаста, сітчаста й великосітчаста.

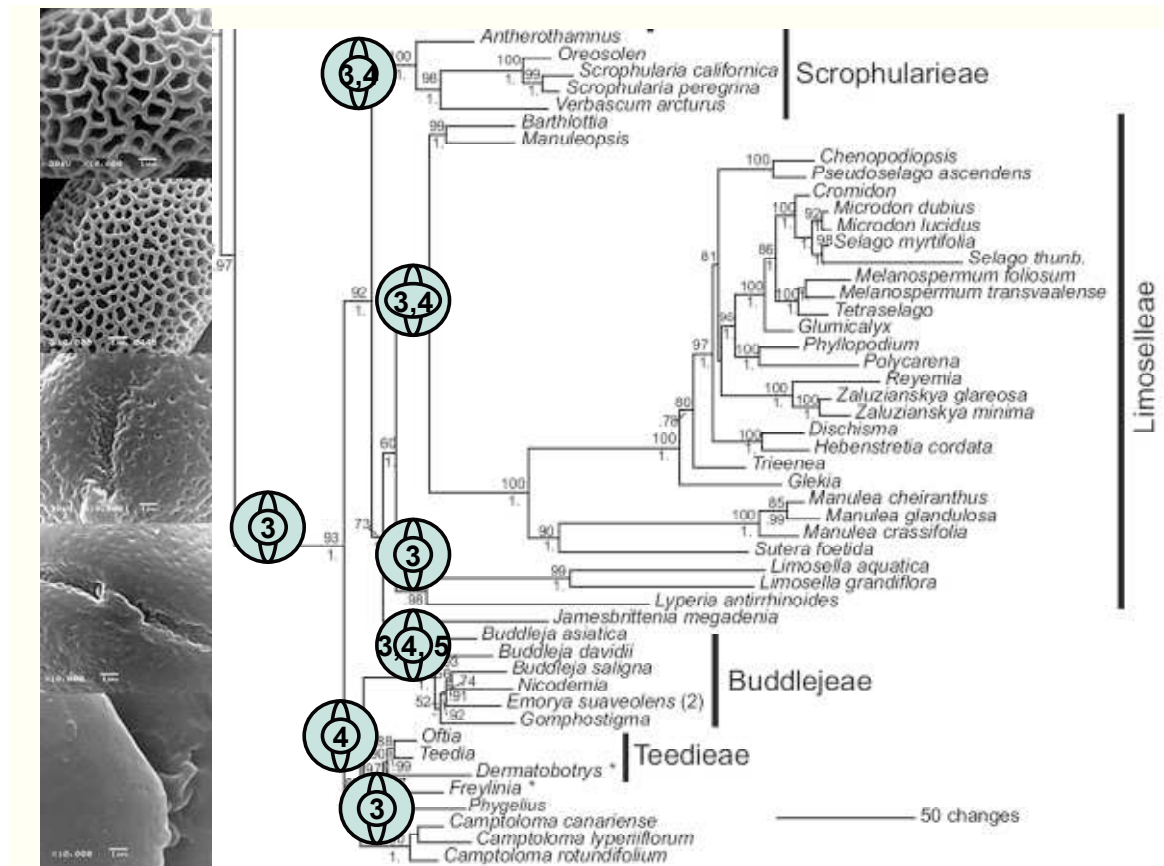


Рис. 5. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Teedieae*, *Buddlejeae*, *Scrophularieae* та *Limoselleae*) (за Oxelman et al., 2005) та еволюційно-паліноморфологічні особливості клад.

У пилкових зерен триби *Limoselleae* подальша спеціалізація апертур призвела до потовщення країв борозен, а у деяких випадках і країв ор, а також до утворення ор еліптичної або прямокутної форми. На відміну від *Scrophularieae*, у пилку *Limoselleae* виявлено перехід від гладенької до гранулярної або зернистої скульптури борозних мембран. Сітчаста й великосітчаста скульптура екзини разом з гранулярною або зернистою скульптурою апертурних мембран є просунутішими ознаками.

Отже, у родині *Scrophulariaceae* 3-борозно-орові пилкові зерна, ймовірно, дали початок таким еволюційно-морфологічним рядам типів апертур:

- 1) редукція ор і утворення 3-борозного типу (рід *Alonsoa* триби *Hemimerideae*);
- 2) збільшення кількості борозен і утворення 4-, 5-, 6-, 7-борозних типів (роди *Dielsia* та *Hemimeris* триби *Hemimerideae*);
- 3) збільшення кількості борозен і утворення 5-, 6-, 7-, 8-борозно-орових типів (роди *Diascia* та *Nemesia* триби *Hemimerideae*);

4) злиття борозен і утворення 3-зливо-борозно-орового типу (триба *Aptosimeae*);

5) збільшення кількості ор і утворення 3-борозно-2-орового типу (триби *Leucophylleae* та *Myoporeae*).

Таким чином, у пилкових зерен представників родини *Scrophulariaceae* еволюція морфології апертур могла відбуватися від борозно-орового до багато-борозно-орового типу (шляхом збільшення кількості борозен); збільшенням кількості ор і переходом до борозно-2-орового, злиттям борозен та утворенням зливо-борозно-орового типу, редукцією ор та утворенням борозного типу (рис. 6).

Типи скульптури екзени пилкових зерен родини *Scrophulariaceae* можна об'єднати в еволюційно-морфологічний ряд: гладенький, шершавий, перфорований, ямчастий, дрібносітчастий, зморшкуватий, зморшкувато-дрібноперфорований, зморшкувато-ямчастий, зморшкувато-сітчастий, струменястий, струменясто-сітчастий, сітчастий, великосітчастий.

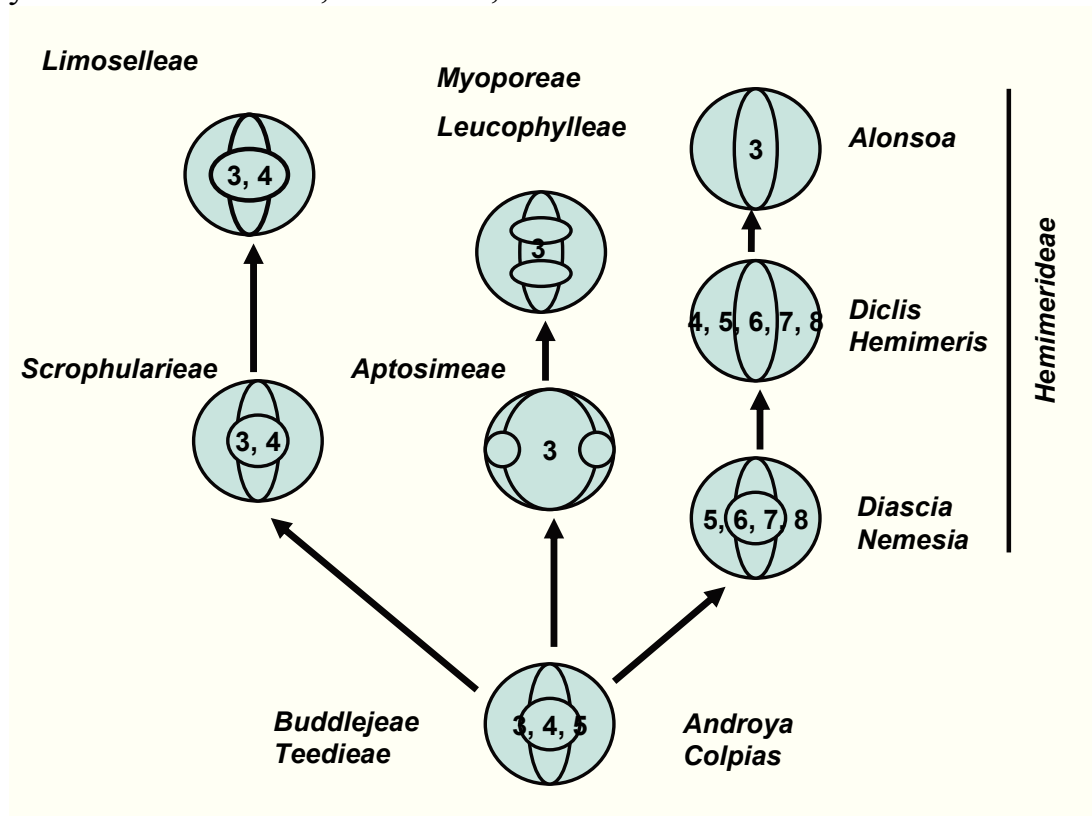


Рис. 6. Можливі напрямки морфологічної еволюції апертурних типів у родині *Scrophulariaceae*.

До примітивних типів скульптури екзени у родині *Scrophulariaceae* можна віднести гладенький, шершавий, перфорований, ямчастий та дрібносітчастий, а до просунутіших – сітчастий та великосітчастий. Перехідними типами можна вважати зморшкуватий, зморшкувато-дрібноперфорований, зморшкувато-ямчастий, зморшкувато-сітчастий, струменястий та струменясто-сітчастий.

Родина *Orobanchaceae*. У межах родини *Orobanchaceae* вихідним типом апертур пилкових зерен можливо був борозно-оровий, який характерний для пилку роду *Lindenbergia*. Борозни довгі з нечіткими, зрідка чіткими краями, ори нечітко виражені, борозні мембрани гладенькі, скульптура екзени сітчаста. У

подальшому шляхом редукції ор міг утворитися борозний тип, який властивий для пилкових зерен представників родів *Siphonostegia*, *Schwalbea*, *Monochasma*, *Cymbaria* (включаючи *Cymbochasma*) та *Bungea*, з сітчасто-паличковою скульптурою екзини (рис. 7). Сітчасто-паличково-зморшкуватий тип скульптури екзини, характерний для пилку роду *Cymbaria*, можна вважати перехідним між сітчастим та сітчасто-паличковим типами.

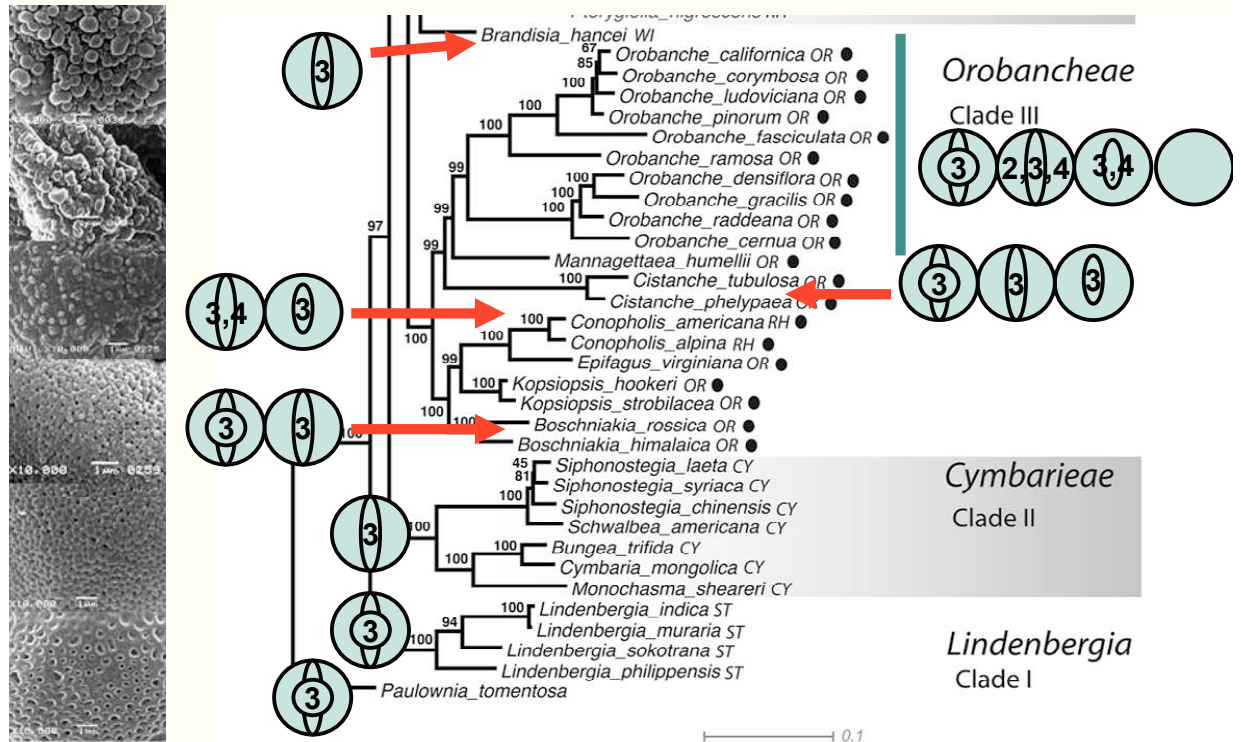


Рис. 7. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Lindenbergia*, *Cymbarieae*, *Orobanchaceae* (за McNeal et al., 2013) та еволюційно-паліноморфологічні особливості клад.

У кладі III, що включає голопаразитні представники родів *Boschniakia*, *Cistanche*, *Mannagettaea*, *Conopholis*, *Phelipeae*, *Epifagus* та *Orobanche*, еволюція типів апертур пилкових зерен, ймовірно, йшла в напрямку від борозно-орового, що притаманний для пилку деяких видів *Boschniakia*, *Cistanche* та *Orobanche*. Варто відзначити, що пилкові зерна представників класу *Orobanchaceae* характеризуються перехідними типами апертур та скульптури екзини, наприклад, зморшкувато-ямчастий (*Boschniakia*), сітчасто-паличково-ямчастий (*Conopholis*) і зернисто-зморшкуватий (*Epifagus*). У процесі еволюції шляхом редукції ор міг утворитися борозний тип апертур з сітчасто-паличковою скульптурою (роди *Boschniakia*, *Cistanche*, *Mannagettaea* та *Epifagus*). Подальші еволюційні зміни могли призвести до вкорочення борозен й утворення ругатного типу (роди *Cistanche*, *Mannagettaea*, *Epifagus*, *Orobanche*). При цьому в уже ругатних пилкових зерен спостерігається перехід через сітчасто-паличково-зморшкувату скульптуру екзини, що властива для пилку деяких представників роду *Orobanche* та зморшкувато-зернисту (під *Epifagus*) до зернисто-бородавчастої й бородавчастої (деякі види роду *Orobanche*) скульптури

екзини. Подальші зміни могли відбуватися у напрямку зменшення кількості руг до повного їхнього зникнення й утворення безапертурного типу з бородавчато-гемматною та гемматною скульптурою екзини, як у пилку представників родів *Orobanche* та *Phelypaea*. Наступна філогенетична лінія включає рід *Brandisia* з 3-борозними пилковими зернами та сітчасто-паличковою скульптурою екзини, що можна розглядати як вихідні ознаки для пилку інших клад (див. рис. 7).

У кладі IV (роди *Agalinis*, *Esterhazyia*, *Macranthera*, *Aureolaria*, *Seymeria*, *Lamourouxia*, *Castilleja*, *Orthocarpus*, *Cordylanthus*, *Triphysaria*, *Phtheirospermum* і *Pedicularis*) домінує 3-борозний тип пилкових зерен з сітчасто-паличковою скульптурою екзини. У пилку видів *Castilleja*, *Phtheirospermum* і *Pedicularis* поряд з сітчасто-паличковим виявлено інші типи скульптури екзини: у *Phtheirospermum* – гранулярний, у *Castilleja* – зморшкуватий, зморшкувано-сітчастий, сітчасто-паличково-зморшкуватий, сітчастий та бородавчастий, у *Pedicularis* – дрібнозернистий, дрібнозернисто-перфорований, дрібнозернисто-горбкуватий, дрібнозернисто-горбкувато-перфорований, дрібноперфорований, дрібноямчастий, бородавчастий та дрібносітчастий. У роді *Pedicularis* еволюційні зміни могли призвести до утворення злитоборозного типу апертур. Еволюція морфології апертур пилкових зерен у кладі IV, імовірно, могла відбуватися від борозного до злитоборозного типу; скульптури екзини – від сітчасто-паличкового до зморшкувано-сітчасто-паличкового, сітчастого та бородавчастого типів (рис. 8).

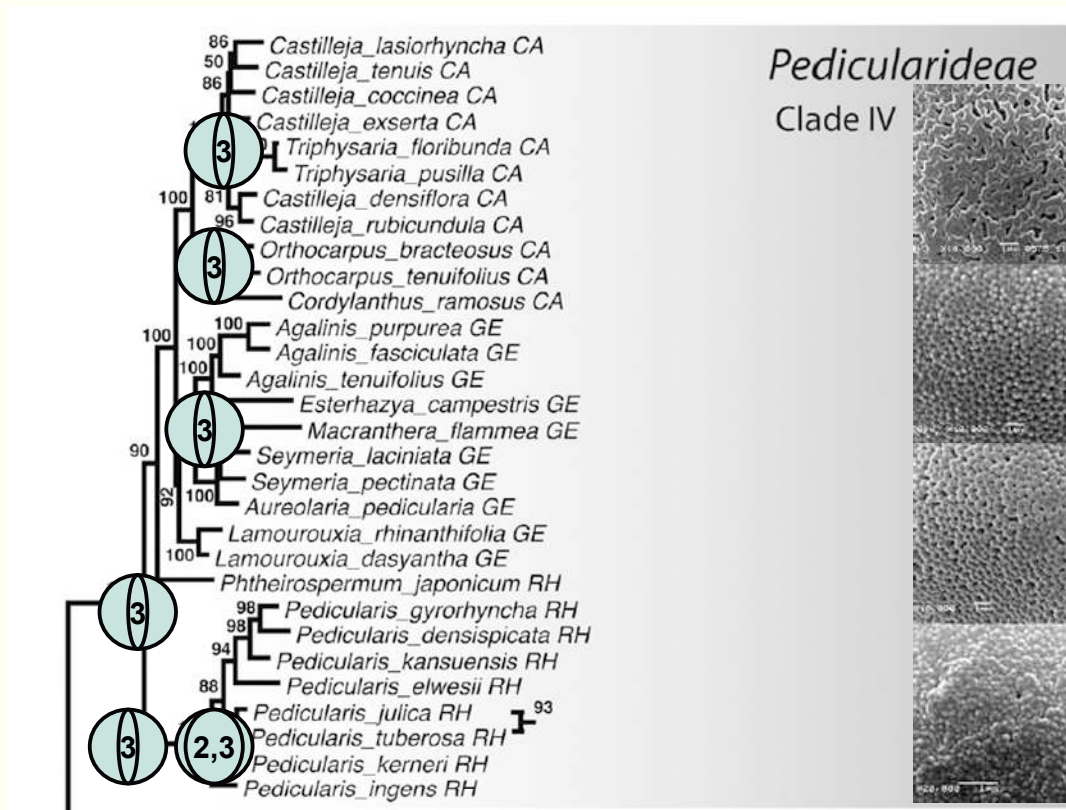


Рис. 8. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Pedicularideae*) (за McNeal et al., 2013) та еволюційно-паліноморфологічні особливості клад.

У представників класу V, що включає роди *Bartsia*, *Bellardia*, *Melampyrum*, *Parentucellia*, *Odontites*, *Euphrasia*, *Tozzia*, *Rhynchocoris*, *Lathraea*, *Rhinanthus* та *Pterydiella*, також домінує 3-борозний тип пилкових зерен, зрідка трапляється 4-борозний, переважає сітчасто-паличкова скульптура екзани (рис. 9). Для пилку видів родів *Bellardia*, *Parentucellia*, *Euphrasia* та *Odontites* окрім сітчасто-паличкової характерною є перехідна сітчасто-паличково-зморшкувата скульптура екзани. У пилкових зерен видів родів *Rhinanthus* та *Odontites* відбувається перехід до просунутішої переплетено-сітчастої та сітчастої скульптури, у видів роду *Tozzia* – до гранулярно-перфорованої скульптури екзани. Пилковим зернам роду *Rhynchocorys* властивий перфорований тип скульптури екзани, роду *Melampyrum* – різні типи скульптури, серед яких переплетено-дрібносітчастий, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватий, зморшкувато-горбкуватий, зернистий, зернисто-горбкуватий, різногорбкуватий, бородавчастий, дрібнобородавчастий, великобородавчастий, дрібноперфорований. У пилкових зерен представників роду *Melampyrum* відбувається перехід від переплетено-дрібносітчастого до горбкуватого та бородавчастого типів скульптури екзани.

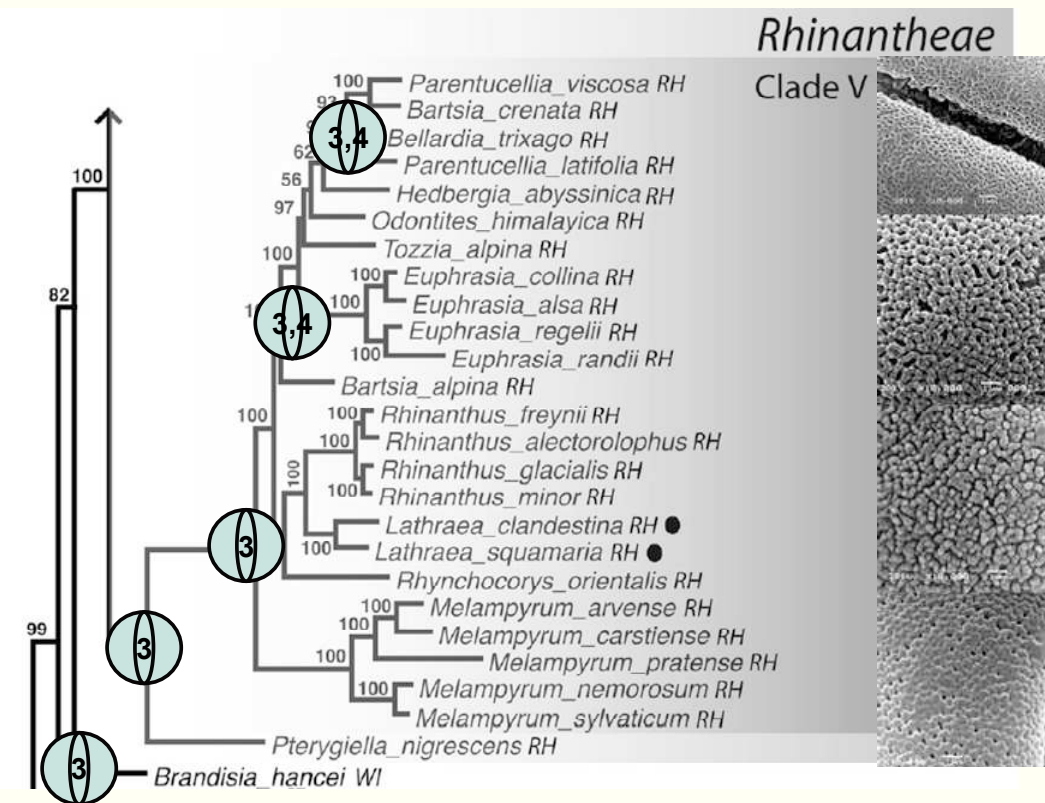


Рис. 9. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (класу *Rhinanthaeae*) (за McNeal et al., 2013) та еволюційно-паліноморфологічні особливості класу.

У представників класу VI, що охоплює роди *Melasma*, *Escobedia*, *Alectra*, *Hyobanche*, *Aeginetia*, *Xylocalyx*, *Sopubia*, *Striga*, *Buchnera*, *Radamaea*, *Nesogenes* та *Cuscutum*, домінує 3-борозний тип апертур з сітчасто-паличковою скульптурою екзани. Еволюційні зміни у пилкових зерен цієї класу могли відбуватися у напрямку збільшення кількості борозен й утворення 4-, 5-борозного типу апертур з ямчастою та ямчасто-зморшкуватою скульптурою екзани у пилку *Striga* і

Buchnera. Подальші еволюційні зміни, ймовірно, призвели до вкорочення борозен й утворення 4-ругатного типу апертур у пилкових зерен видів родів *Cycnium* та *Radamaea* (рис. 10). У кладі VI (*Buchnereae*), що включає голопаразитні представники, еволюційні зміни типів апертур пилкових зерен могли відбуватися паралельно до таких у кладі III (*Orobanchaeae*).

Таким чином, у пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* еволюція типів апертур, ймовірно, йшла в напрямку від борозно-орового типу, в подальшому шляхом редукції ор до утворення борозного, злиттям борозен та утворення зливо-борозного типу. Подальші еволюційні зміни борозного типу могли призвести до збільшення кількості борозен, поступового їхнього вкорочення та утворення ругатного типу. Подальші еволюційні зміни могли призвести до зменшення кількості руг, згодом повного їхнього зникнення і утворення безапертурного типу (рис. 11). Вихідним типом скульптури екзини у пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* можна припустити сітчастий, подібний до такого у пилкових зерен непаразитних рослин. У подальшому міг утворитися сітчасто-паличковий тип скульптури екзини, який характерний для пилкових зерен представників усіх клад родини *Orobanchaceae*. Просунутішими типами скульптури екзини є бородавчастий, бородавчато-гематний, гемматний, сітчастий, переплетено-сітчастий та сітчасто-зірчастий.

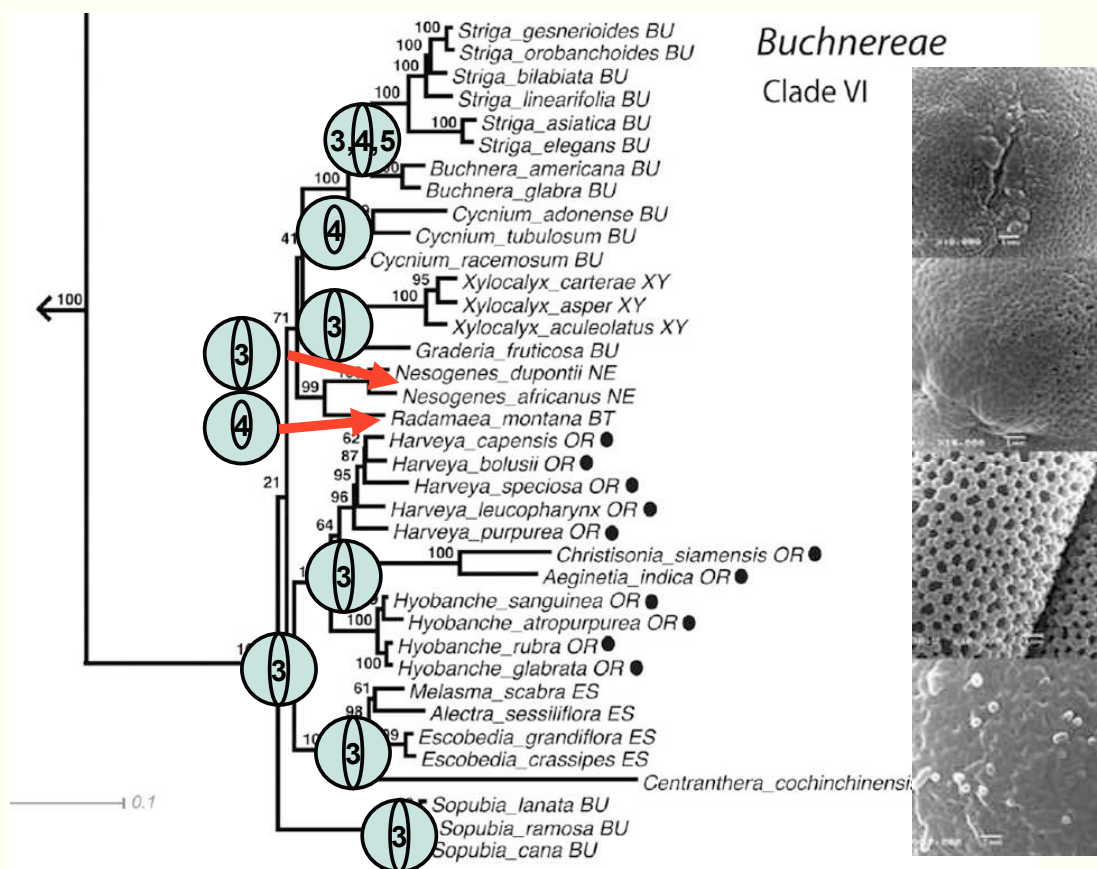


Рис. 10. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Buchnereae*) (за McNeal et al., 2013) та еволюційно-паліноморфологічні особливості клад.

J.P. Minkin та W.H. Eshbaugh (1989) запропонували еволюційні тренди скульптури екзини: у непаразитних рослин пилкові зерна мають сітчасту скульптуру екзини, тоді як паразитні – сітчасто-паличкову з переходом до паличкової. Подібні тренди скульптури екзини запропонували й M. Bolliger та L. Wick (1990). Вони також розглядають сітчасто-паличково-зморшкуватий тип як перехідний від сітчастого до сітчасто-паличкового, або навпаки. Автори відзначають, що дрібносітчастий тип скульптури дуже близький до сітчасто-паличкового і міг утворитися шляхом злиття редукованих голівок паличок (Bolliger, Wick, 1990). L. Lu зі співав. (Lu et al., 2007) підтвердили висновки попередніх авторів і продемонстрували перехід від сітчасто-паличкового типу скульптури екзини через перехідний сітчасто-паличково-зморшкуватий до сітчастого. Вони показали, що сітчасто-паличковий тип скульптури екзини є примітивним, а просунутіші типи скульптури ямчастий, гранулярний, зморшкуватий, сітчастий, сітчасто-зморшкуватий і бородавчастий.

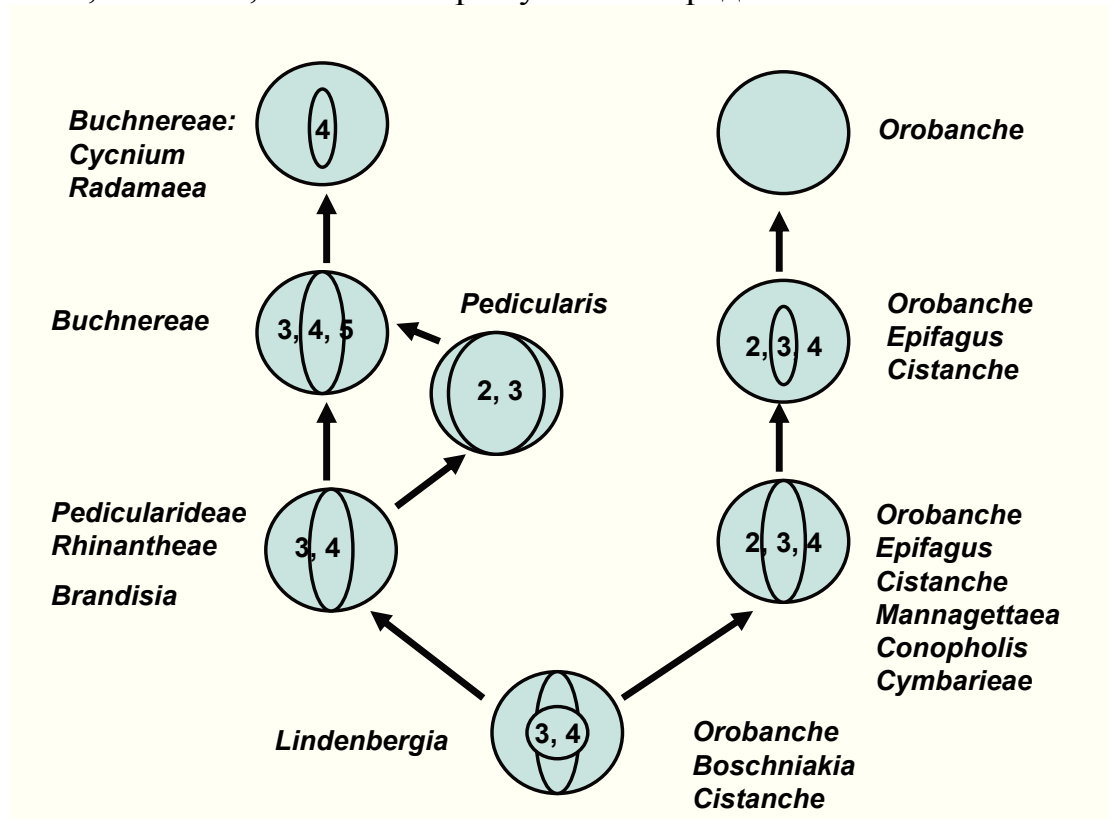


Рис. 11. Можливі напрямки морфологічної еволюції апертурних типів у родині *Orobanchaceae*.

Виявлені нами еволюційні тенденції скульптури екзини пилових зерен у родині *Orobanchaceae* (перехід від сітчастої скульптури до сітчасто-паличкової й до просунутішої сітчастої та переплетено-сітчастої) досить добре узгоджуються з припущеннями попередніх авторів (Bolliger, Wick, 1990; Lu et al., 2007).

ПОРІВНЯЛЬНИЙ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ РОДИН ПОРЯДКУ *LAMIALES*

У розділі для 20 родин порядку *Lamiales* світової флори проведений порівняльний паліноморфологічний аналіз представників на підставі літературних та оригінальних даних. За результатами порівняльного аналізу родин порядку *Lamiales* світової флори встановлено, що на рівні родин за комплексом

паліноморфологічних ознак вирізняються родини *Acanthaceae*, *Byblidaceae*, *Gesneriaceae*, *Lentibulariaceae*, *Verbenaceae* та *Paulowniaceae*. Пилкові зерна інших родин мають ознаки, що перекриваються. Зокрема, це родини *Bignoniaceae*, *Lamiaceae*, *Linderniaceae*, *Phrymaceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*. Для представників родин *Calceolariaceae*, *Linderniaceae*, *Rehmanniaceae*, *Schlegeliaceae*, *Stilbaceae*, *Tetrachondraceae*, *Thomandersiaceae* необхідні додаткові паліноморфологічні дослідження. Паліноморфологічні дані не суперечать перенесенню представників родин *Symphoremataceae* та *Viticaceae* до родини *Lamiaceae* за молекулярно-філогенетичними даними (APG II, 2003; APG III, 2009). Однак, перенесення родини *Retziaceae* до *Stilbaceae*, а родини *Avicenniaceae* до *Acanthaceae* (APG II, 2003; APG III, 2009) не знаходить чіткого підтвердження за паліноморфологічними даними, тому необхідними є додаткові дослідження. Особливості пилкових зерен також не суперечать перенесенню родини *Mazaceae* до *Phrymaceae* за молекулярно-філогенетичними даними (Beardsley, Olmstead, 2002; APG IV, 2016). Дані морфології пилкових зерен підтверджують перенесення представників родин *Nesogenaceae* та *Cyclocheilaceae* до родини *Orobanchaceae* (McNeal et al., 2013).

Ми проаналізували морфологічні особливості пилкових зерен представників родин, що представлені у флорі України, за прагматичною класифікацією покритонасінних (Мосякін, 2013). На рівні родин відрізняються пилкові зерна представників *Plantaginaceae* s. str., *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae*, *Globulariaceae*, *Phrymaceae*, *Paulowniaceae*, *Orobanchaceae*, *Verbenaceae* та *Pedaliaceae*.

Результати порівняльного паліноморфологічного аналізу свідчать, що такі ознаки, як тип апертур та тип скульптури екзини перекриваються у пилкових зерен представників родини *Scrophulariaceae* (триба *Scrophularieae*) і пилкових зерен родини *Plantaginaceae* s. l. (триба *Antirrhineae*). Однак, детальніший аналіз виявив відмінності за елементами будови скульптури екзини та апертур, а також за розмірами, формою та обрисами.

Встановлено, що на родовому рівні відрізняються пилкові зерна родів *Gratiola*, *Antirrhinum*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria*, *Kickxia*, *Misopates*, *Linaria*, *Digitalis*, *Veronica* (*Pseudolysimachium*) (родина *Plantaginaceae*); родів *Scrophularia*, *Verbascum*, *Limosella* (родина *Scrophulariaceae*). Пилкові зерна видів роду *Lindernia* (родина *Linderniaceae*) виявляють подібність до деяких представників родини *Plantaginaceae* s. l.

На родовому рівні відрізняються пилкові зерна видів родів *Melampyrum*, *Orobanche*, *Pedicularis*, *Bartsia*, *Cymbocasma*, *Lathraea*, *Macrosyringion*, *Tozzia* (родина *Orobanchaceae*). Пилкові зерна видів роду *Odontites* виявилися подібними до пилку деяких видів роду *Rhinanthus*. Також на родовому рівні відрізняються пилкові зерна родів *Campsis* та *Catalpa* (родина *Bignoniaceae*), родів *Pinguicula* та *Utricularia* (родина *Lentibulariaceae*). За результатами детального аналізу особливостей будови пилкових зерен представників окремих родів виявлено діагностичні ознаки для цілей спорово-пилкового аналізу при визначенні пилку до родового, а при добрій його збереженості й до видового рівнів.

ВИСНОВКИ

На основі комплексних досліджень з використанням світлової та сканувальної електронної мікроскопії виявлені паліноморфологічні особливості представників порядку *Lamiales* (incl. *Scrophulariales*). Проаналізовано філогенетичну і таксономічну значущість ознак будови пилкових зерен, вперше проведено порівняльний паліноморфологічний аналіз триб та клад у родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae* за традиційними системами та за філогенетичними схемами, побудованими на основі молекулярно-філогенетичних даних. Уперше виявлено можливі напрямки еволюції апертур та скульптури екзини пилкових зерен та еволюційні паралелізми паліноморфологічних ознак у *Scrophulariaceae* s. l.

Основні результати роботи подані у таких висновках:

1. Встановлено, що у більшості випадків результати детальних паліноморфологічних досліджень узгоджуються з сучасними молекулярно-філогенетичними схемами. Певні розбіжності, що спостерігаються, стосуються переважно спеціалізованих філогенетичних груп, особливо тих, де відбувається зміна способів запилення (перехід від ентомофілії до анемофілії, від неспеціалізованої до спеціалізованої ентомофілії тощо). Такі еволюційно-морфологічні зміни виявлені у деяких віддалено споріднених груп, що може свідчити про широкий розвиток паралелізмів в еволюції пилку *Lamiales* s. l. та про прояви анцестрального різноманіття.
2. На підставі дослідження паліноморфологічних особливостей 327 видів (більше 500 зразків) світової флори з 107 родів та 14 родин порядку *Lamiales* (з особливою увагою на таксони, які раніше включали до *Scrophulariaceae* s. l.), з використанням світлової та сканувальної електронної мікроскопії встановлено 13 типів простої та 19 типів складної скульптури екзини. За типом апертур виділено сім палінотипів, 21 паліногрупу. У кожній паліногрупі за скульптурою екзини виділено підгрупи (загалом 84). Уперше описано пилкові зерна представників 17 родів світової флори та близько 200 видів флори України.
3. З'ясовано, що у роді *Plantago* морфологічні ознаки пилкових зерен діагностичні здебільшого на рівнях секцій та підсекцій, співставні з молекулярно-філогенетичною схемою роду і частково узгоджуються з традиційними системами. Секції *Plantago* і *Albicans* неоднорідні за особливостями пилку і потребують критичного таксономічного перегляду. Паліноморфологічні дані засвідчили значні відмінності між *Plantago* та *Littorella*, що суперечить включенню *Littorella* до *Plantago*.
4. Встановлено, що морфологічні особливості пилкових зерен видів роду *Veronica* загалом відповідають більшості секцій та підсекцій, які підтверджені молекулярно-філогенетичними даними. Встановлено діагностичні паліноморфологічні ознаки секцій *Peregrinae*, *Cochlidiospermum*, *Subracemosae*, *Veronicastrum*, *Aphyllae*. Пилкові зерна видів секції *Pseudolysimachium* мають 3-борозно-оровий тип апертур і відрізняються від пилкових зерен інших видів

роду *Veronica*, для яких характерний 3-борозний тип, що може розглядатися як ознака родового рівня.

5. Виявлені паліноморфологічні діагностичні ознаки у кладах та секціях роду *Digitalis* (секції *Frutescentes*, *Tubiflorae*, *Macranthae*, *Digitalis*, *Globiflorae*), підтверджена монофілетичність більшості секцій. З'ясовано, що у роді *Linaria* паліноморфологічні дані не узгоджуються з традиційним секційним поділом роду. Додатковими паліноморфологічними ознаками для розмежування секцій роду *Linaria* є розміри та деталі будови апертур.
6. Встановлено, що паліноморфологічні ознаки у роді *Scrophularia* чітко узгоджуються з традиційними системами роду та доведено їх успішне використання для виділення підсекцій і рядів. Паліноморфологічні особливості представників роду *Verbascum* узгоджуються з системами роду лише частково, рід потребує таксономічного перегляду. За скульптурою екзини та борозних мембран, формою і розміром пилкових зерен, вид *V. orientale* (= *Celsia orientalis*) чітко відрізняється від інших представників *Verbascum*, що підтверджує його віднесення принаймні до окремої секції.
7. З'ясовано, що паліноморфологічні дані не повністю узгоджуються з системою роду *Pedicularis*; у підроді *Pedicularis* можливе виділення додаткових секцій. Рід *Pedicularis* характеризується комплексом паліноморфологічних ознак (форма, розміри, тип апертур, скульптура екзини), що вирізняє його серед інших родів *Orobanchaceae*. Паліноморфологічні дані підтверджують певну філогенетичну ізольованість роду *Melampyrum* стосовно інших, філогенетично просунутіших представників *Orobanchaceae*. Діагностичними ознаками видового та секційного рівнів у роді *Melampyrum* є форма, обриси, розміри пилкових зерен, товщина екзини, будова борозен і скульптура екзини.
8. Паліноморфологічні дані підтверджують розподіл роду *Orobanche* на клади *Phelipanche* та *Orobanche*, яким може бути надано ранг підродів або окремих родів. У кладі *Orobanche* спостерігаються просунутіші ознаки пилку, ніж у кладі *Phelipanche*, де певні анцестральні ознаки збереглися навіть у термінальних підкладах. Еволюція типів апертур у *Orobanche* s. l. відбувалася, ймовірно, корельовано й паралельно з еволюцією типів скульптури: від борозно-орового типу з сітчасто-паличковою скульптурою через редукцію ор до борозного з тією ж скульптурою, в подальшому шляхом вкорочення борозен і утворення ругатного типу з зернисто-бородавчастою й бородавчастою скульптурою, до зменшення кількості руг та їх зникнення і утворення безапертурного типу з гемматною скульптурою екзини.
9. Встановлено, що роди *Poskea* та *Globularia* (які традиційно розглядалися у родині *Globulariaceae*) та рід *Campylanthus* (раніше триба *Digitaleae*) подібні за типом апертур та скульптурою екзини пилку до інших триб родини *Plantaginaceae* s. l., що не суперечить перенесенню *Globulariaceae* до *Plantaginaceae* s. l. за молекулярно-філогенетичними даними.
10. Порівняльно-паліноморфологічне вивчення родів *Hippuris* і *Callitriche* не виявило чіткої морфологічної подібності між ними. Пилкові зерна відрізняються за будовою апертур, скульптурою та структурою екзини.

Особливості пилкових зерен свідчать про близькість представників *Plantaginaceae* s. str. і *Hippuridaceae*, що, очевидно, пояснюється схожими особливостями запилення (анемофілія). Включення *Hippuridaceae* і *Callitrichaceae* до *Plantaginaceae* s. l. підтверджується молекулярно-філогенетичними даними, але на рівні паліноморфології виявити їх спорідненість не вдається, що пояснюється спеціалізацією та прискореною морфологічною еволюцією пилку *Callitrichaceae*.

11. На підставі порівняльного аналізу триб родини *Scrophulariaceae* встановлено, що паліноморфологічні дані краще узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень, ніж з традиційними системами. Паліноморфологічні особливості підтверджують включення родин *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* та *Oftiaceae* до *Scrophulariaceae*. Під *Brandisia* (включався до *Scrophulariaceae*) за ознаками пилку виявляє подібність до представників *Orobanchaceae*, що узгоджується з молекулярно-філогенетичними даними.
12. У межах родини *Plantaginaceae* домінують два напрямки в еволюції пилкових зерен: борозний та борозно-оровий. Для борозно-орового напрямку характерна редукція ор і утворення борозного типу, в подальшому шляхом вкорочення борозен – утворення порового типу. У борозному напрямку вкорочення борозен могло призвести до утворення перехідного ругатного типу і в подальшому – до більш еволюційно спеціалізованого безапертурного типу. У борозно-оровому і борозному напрямках могли паралельно виникати просунутіші типи скульптури екзини: шипикувато-ямчастий, шипикувато-сітчастий, шипикуватий, горбкуватий та шипикувато-горбкуватий.
13. У родині *Scrophulariaceae* еволюція типів апертур, ймовірно, відбувалася від 3-борозно-орового до 3-борозно-2-орового (шляхом збільшення кількості ор), в подальшому, злиттям борозен – до утворення злито-3-борозно-орового, збільшенням кількості борозен і утворенням багатоборозно-орового, в подальшому, шляхом редукції ор – до утворення борозного типу. На основі дослідження філогенетично базальних груп (триби *Hemimerideae*, *Aptosimeae*, *Myoporeae*) встановлено, що анцестральними у *Scrophulariaceae* є гладенький, перфорований, ямчастий та дрібносітчастий типи скульптури екзини, а просунутішими – сітчастий, великосітчастий та переплетено-сітчастий.
14. У родині *Orobanchaceae* еволюція типів апертур могла відбуватися в напрямку від борозно-орового до борозного (через редукцію ор), в подальшому, шляхом злиття борозен до утворення злитоборозного типу. Подальші еволюційні зміни борозного типу могли призвести до збільшення кількості борозен і утворення багатоборозного типу, а в подальшому шляхом вкорочення борозен до утворення ругатного і знову до зменшення кількості руг, повного їх зникнення та утворення безапертурного типу. Вихідним типом скульптури у родині *Orobanchaceae* є сітчастий (подібний до такого у непаразитних рослин), у подальшому міг утворитися сітчасто-паличковий тип скульптури екзини, який характерний для пилкових зерен представників усіх клад *Orobanchaceae*. Просунутіші типи скульптури екзини виділені у термінальних кладах.

15. За результатами порівняльного аналізу усіх родин порядку *Lamiales* виявилося, що за комплексом палиноморфологічних ознак діагностуються родини *Acanthaceae*, *Byblidaceae*, *Gesneriaceae*, *Lentibulariaceae*, *Verbenaceae*, *Paulowniaceae*. Пилкові зерна представників інших родин (зокрема, *Bignoniaceae*, *Lamiaceae*, *Linderniaceae*, *Phrymaceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*) мають ознаки, що перекриваються. Для родин *Calceolariaceae*, *Linderniaceae*, *Rehmanniaceae*, *Schlegeliaceae*, *Stilbaceae*, *Tetrachondraceae*, *Thomandersiaceae* необхідні додаткові палиноморфологічні дослідження.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Монографія:

Цимбалюк З.М. Атлас пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae* / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін. – К.: ТОВ "Наш формат". – 2013. – 276 с.

Розділ в монографії:

Безусько Л.Г. Паліотека Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України / Л.Г. Безусько, **З.М. Цимбалюк** / Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum / Редактор-укладач к.б.н. Н.М. Шиян // Київ, "Альтерпрес". – 2011. – С. 138–141. (здобувачем виконано аналіз і узагальнення літератури та оформлення матеріалів для публікації по палиноморфології).

Статті у фахових виданнях:

Цимбалюк З.М. Морфологічні особливості пилкових зерен представників роду *Plantago* L. s. l. (*Plantaginaceae* Juss. s. str.) флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2006. – Т. 63, № 6. – С. 794–804.

Цимбалюк З.М. Морфологія пилку роду *Plantago* L. s. l. (*Plantaginaceae* Juss. s. str.) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін, Л.Г. Безусько // Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія. – 2006. – Т. 54. – С. 24–30.

Безусько Л.Г. Перспективи використання пилку роду *Plantago* L. (*Plantaginaceae* Juss.) при визначенні антропогенних змін рослинного покриву України в голоцені / Л.Г. Безусько, А.Г. Безусько, **З.М. Цимбалюк**, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 1. – С. 3–12.

Данилик І.М. *Utricularia australis* R. Br. (*Lentibulariaceae*) – новий вид для флори Прикарпаття / І.М. Данилик, В.А. Соломаха, Т.Д. Соломаха, **З.М. Цимбалюк** // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 2. – С. 242–246.

Цимбалюк З.М. Порівняльно-морфологічна характеристика пилкових зерен видів *Pinguicula* L. та *Utricularia* L. флори України / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін, Л.Г. Безусько // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т. 65, № 4. – С. 520–534.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів секції *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch роду *Veronica* L. флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т. 65, № 6. – С. 823–835.

Цимбалюк З.М. Паліноморфологія видів родів *Kickxia*, *Antirrhinum*, *Misopates*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria* флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 2. – С. 191–201.

Цимбалюк З.М. Паліноморфологія роду *Linaria* Mill. флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 3. – С. 326–339.

Цимбалюк З.М. Особливості пилкових зерен представників родин *Hippuridaceae* і *Callitrichaceae* / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 4. – С. 529–540.

Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности секций *Aphyllae*, *Scutellatae*, *Veronica*, *Beccabunga*, *Chamaedrys* рода *Veronica* L. / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин, Е.Э. Северова // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 2009. – Т. 114. – Вып. 1. – С. 73–81.

Перегрим О.М. Паліноморфологічна характеристика роду *Euphrasia* L. флори України / О.М. Перегрим, **З.М. Цимбалюк** // Науковий вісник Чернівецького ун-ту: Збірник наукових праць. – Вип. 455: Біологія. – Чернівці: Чернів. нац. ун-т, 2009. – С. 107–110.

Цимбалюк З.М. Паліноморфологічні особливості роду *Digitalis* L. (*Scrophulariaceae* s. l.) / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 1. – С. 79–92.

Цимбалюк З.М. Паліноморфологія видів роду *Scrophularia* L. (*Scrophulariaceae* s. str.) флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 2. – С. 261–272.

Цимбалюк З.М. Паліноморфологія роду *Verbascum* L. (*Scrophulariaceae* s. str.) флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 4. – С. 69–81.

Цымбалюк З.Н. Сравнительно-морфологическая характеристика пыльцы родов *Plantago* и *Littorella* (*Plantaginaceae*) в связи с систематикой / З.Н. Цымбалюк, В.Ф. Тарасевич // Ботан. журн. – 2011. – Т. 96, № 2. – С. 215–229.

Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности секций *Veronicastrum* W.D.J. Koch, *Serpyllifoliae* G. Don, *Peregrinae* (A. Jelen.) Assejeva, *Subracemosae* (Benth.) Assejeva, *Alsinebe* Griseb., *Pocilla* Dumort., *Cochlidiospermum* (Reichenb.) G. Don рода *Veronica* L. / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин, Е.Э. Северова // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 2011. – Т. 116. – Вып. 2. – С. 34–43.

Цимбалюк З.М. Порівняльне паліноморфологічне дослідження деяких родів *Orobanchaceae* флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2011. – Т. 68, № 1. – С. 45–57.

Цимбалюк З.М. Паліноморфологія роду *Lagotis* Gaertn. у зв'язку з його таксономічним положенням / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2011. – Т. 68, № 5. – С. 45–57.

Peregrym O.M. Pollen morphology of Ukrainian species of the genus *Pedicularis* L. (*Orobanchaceae* Vent.) / О.М. Peregrym, **Z.M. Tsymbalyuk**, S.L. Mosyakin // Biodiv. Res. Conserv. – 2011. – Vol. 24. – P. 5–12.

Цымбалюк З.Н. Палиноморфология видов родов *Scrophularia*, *Verbascum* и *Celsia* (*Scrophulariaceae*) / З.Н. Цымбалюк, Е.Э. Северова // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 2012. – Т. 117. – Вып. 3. – С. 33–43.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологічні особливості представників родини *Verbenaceae* J. St.-Hil. флори Східної Європи / З.М. Цимбалюк, Г.В. Семироз // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т. 69, № 2. – С. 232–242.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів роду *Melampyrum* L. (*Orobanchaceae*) флори України / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т. 69, № 6. – С. 818–831.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів *Orobanche* L. subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev (*Orobanchaceae*) флори України / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 5. – С. 600–609.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів *Orobanche* L. підроду *Orobanche* (*Orobanchaceae*) флори України / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 6. – С. 723–731.

Цымбалюк З.Н. Сравнительное палиноморфологическое исследование представителей трибы *Antirrhineae* Dumort. (*Veronicaceae* Durande) / З.Н. Цымбалюк // Modern Phytomorphology. – 2013. – Vol. 3. – P. 189–194.

Цимбалюк З.М. Еволюційно-палиноморфологічний аналіз деяких триб родини *Plantaginaceae* / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2014. – Т. 71, № 4. – С. 442–448.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологічні особливості деяких представників родини *Bignoniaceae* Juss. / З.М. Цимбалюк // Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія. – 2014. – Т. 158. – С. 28–33.

Цимбалюк З.М. Філогенетичне положення роду *Paulownia*: порівняльний аналіз палиноморфологічних свідчень / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2014. – Т. 71, № 6. – С. 660–664.

Mosyakin S.L. Pollen morphology of the southern African tribe *Teedieae*, an early-branching lineage of crown *Scrophulariaceae* / S.L. Mosyakin, **Z.M. Tsymbalyuk** // Willdenowia. – 2015. – 45(1). – P. 65–75.

Mosyakin S.L. Pollen morphology of the tribes *Aptosimeae* and *Myoporeae* supports the phylogenetic pattern in early-branching *Scrophulariaceae* revealed by molecular studies / S.L. Mosyakin, **Z.M. Tsymbalyuk** // Willdenowia. – 2015. – 45(2). – P. 209–222.

Статті в інших виданнях:

Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности рода *Rhinanthus* L. / З.Н. Цымбалюк // Эволюция жизни на Земле: Мат-лы IV Междунар. симпозиума, 10–12 ноября 2010 г. / Отв. ред. В.М. Подобина. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 117–120.

Цымбалюк З.Н. Палиноморфология представителей трибы *Rhinanthaeae* Wettst. флоры Украины / З.Н. Цымбалюк // Проблемы современной палинологии: Мат-лы XIII Рос. палинол. конф. – Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011. – Т. 1. – С. 68–73.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологічна характеристика видів роду *Pinguicula* L. флори України / З.М. Цимбалюк // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: Мат-ли II Міжнарод. наук. конф. (9–12 жовтня 2012 р., м. Умань, Чекаська обл.). – Київ: ПАЛИВОДА А.В., 2012. – С. 183–185.

Цымбалюк З.Н. Особенности морфологии пыльцевых зерен рода *Plantago* L. / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // Новости палеонтологии и стратиграфии: Вып. 10–11: Приложение к журналу "Геология и геофизика". – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. – С. 69–72.

Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности представителей *Digitalis* L. в свете молекулярной филогении рода / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // XII Моск. совещ. по филогении растений, посвящ. 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана (Москва, 2–7 февраля 2010 г.) / ред. А.К. Тимонин и др. – М.: Т-во науч. изд. КМК., 2010. – С. 321–324.

Цымбалюк З.Н. Палиноморфология родов *Pinguicula* L. и *Utricularia* L. для целей спорово-пыльцевого анализа / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин, Л.Г. Безусько // Сборник научных трудов XII Всероссийской Палинол. конф. (29 сентября – 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург). – СПб.: ВНИГРИ, 2008. – Т. I. – С. 147–152.

Мосякин С.Л. Особенности пыльцевых зерен секции *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch рода *Veronica* L. / С.Л. Мосякин, **З.Н. Цимбалюк** // Палинология: стратиграфия и геоэкология: Сборн. научн. трудов XII Всерос. палинол. конф. (29 сентября – 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург). – СПб.: ВНИГРИ, 2008. – Том I. – С. 92–98.

Матеріали наукових конференцій:

Цымбалюк З.Н. Палиноморфология семейства *Plantaginaceae* Juss. флоры Украины для целей спорово-пыльцевого анализа / З.Н. Цымбалюк, Л.Г. Безусько, А.Г. Безусько // XI Всерос. палинол. конф. "Палинология: теория и практика". – М.: ПИН РАН. – 2005. – С. 269–270.

Tsymbalyuk Z.M. Palynomorphological peculiarities of representatives of *Plantaginaceae* s. str.: a phylogenetic perspective / Z.M. Tsymbalyuk, S.L. Mosyakin // 7th European Palaeobotany-Palynology Conference, Prague, Czech Republic (6–11 September 2006). – Abstracts. – Prague, 2006. – P. 144–145.

Цымбалюк З.Н. Сравнительная палиноморфологическая характеристика *Plantago* и *Veronica* / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // Мат-лы конф. по морфол. и системат. раст., посвящ. 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 16–19 мая 2007 г.). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. – С. 244–246.

Цимбалюк З.М. Палиноморфологія представників роду *Veronica* L. / З.М. Цимбалюк // Мат-ли XIII з'їзду УБТ (19–23 вересня 2011 р., м. Львів). – Львів, 2011. – С. 91.

Цымбалюк З.Н. Новые подходы к определению пыльцы представителей семейства *Scrophulariaceae* Juss. / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // Еволюція органічного світу та етапи геологічного розвитку Землі: Мат-ли XXXV сесії Палеонтологічного тов-ва НАН України (Львів, 19–22 травня 2014 р.). – К., 2014 – С. 136–138.

Цымбалюк З.Н. Палиноморфология представителей семейства *Scrophulariaceae* Juss. / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // Методы палеоэкологических исследований: Тез. докладов палинол. школы-конф. с междунар. участием / Ред. А.А. Величко, Н.С. Болиховская, Е.Ю. Новенко, С.С. Фаустов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2014. – С. 92–93.

АНОТАЦІЯ

Цимбалюк З.М. Паліноморфологічні особливості представників порядку *Lamiales* s. l.: філогенетичне значення та напрямки еволюції. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 – ботаніка. – Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Київ, 2016.

Дисертація присвячена паліноморфологічному вивченню представників порядку *Lamiales* s. l. (327 видів (більше 500 зразків), 107 родів, 14 родин). При обговоренні результатів дослідження окрім оригінальних паліноморфологічних даних також враховані літературні дані щодо представників 300 родів, 15 родин цього порядку. На підставі проведених паліноморфологічних досліджень виявлено різноманітність скульптури екзини (13 типів простої та 19 типів складної скульптури). За типом апертур виділено сім палінотипів і 21 паліногрупу (на підставі оригінальних даних). У кожній паліногрупі за скульптурою екзини виділено підгрупи (загалом 84). Вперше описано пилкові зерна представників 17 родів світової флори (для цих родів паліноморфологічні дані раніше були відсутні) та близько 200 видів флори України.

Отримані паліноморфологічні дані зіставлені з сучасними системами і філогенетичними схемами модельних родів родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*. Встановлено, що окремі таксономічні групи та філогенетичні гілки родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae* (рангу триб, родів або груп споріднених родів) характеризуються певними паліноморфологічними тенденціями або комплексами ознак. Паліноморфологічно обґрунтовано доцільність перенесення представників родин *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* та *Oftiaceae* до родини *Scrophulariaceae*, деяких таксонів, що раніше включали до підродин *Scrophularioideae*, *Rhinanthoideae* та родини *Globulariaceae* – до родини *Plantaginaceae*, більшості представників підродини *Rhinanthoideae* – до родини *Orobanchaceae* за молекулярно-філогенетичними даними.

На підставі порівняльного паліноморфологічного аналізу представників порядку *Lamiales* виявлено відмінність за комплексами ознак на родинному та родовому рівнях. Розроблені схеми можливих напрямків морфологічної еволюції типів апертур та скульптури екзини пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*.

Ключові слова: *Lamiales*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, пилкові зерна, паліноморфологія, скульптура, систематика, філогенія, еволюційні тенденції.

АННОТАЦИЯ

Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности представителей порядка *Lamiales* s. l.: филогенетическое значение и направления эволюции. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.05 – ботаника. – Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев, 2016.

В диссертации изложены результаты палиноморфологического изучения представителей порядка *Lamiales* s. l. При помощи светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна 327 видов (более 500 образцов) из 107 родов 14 семейств по материалам гербариев Института ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины (*KW*), Никитского ботанического сада – Национального научного центра НААН Украины (*YALT*), Государственного природоведческого музея НАН Украины (*LWS*), Миссурийского ботанического сада (Сент-Луис, Миссури, США; *MO*), Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия; *LE*), Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Москва, Россия; *MW*). При обсуждении учтены литературные палиноморфологические данные по 300 родам 15 семейств порядка *Lamiales* s. l.

Впервые изучены пыльцевые зерна представителей 17 родов мировой флоры: *Cycnium*, *Escobedia*, *Lamoureauxia*, *Lindenbergia*, *Mannagettaea*, *Melasma*, *Radamea*, *Tryphysaria*, *Xylocalyx*, *Ourisia*, *Uroskinnera*, *Russelia*, *Ellisiophyllum*, *Campylanthus*, *Hemiphragma*, *Freylinia*, *Phygellus*, а также около 200 видов флоры Украины. На основании результатов исследования выявлено разнообразие типов скульптуры экзины (13 типов простой и 19 типов сложной скульптуры). В порядке *Lamiales* по типу апертур нами выделено семь палинотипов, 21 палиногруппу (на основании оригинальных данных). В каждой подгруппе по характеру скульптуры экзины выделено подгруппы (84). Палиноморфологические данные сопоставлены с современными системами и молекулярно-филогенетическими схемами модельных родов семейств *Plantaginaceae* (*Plantago*, *Veronica*, *Digitalis*, *Lagotis*, *Linaria*), *Scrophulariaceae* (*Scrophularia*, *Verbascum*) и *Orobanchaceae* (*Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Orobanche*).

Установлено, что отдельные таксономические группы и филогенетические клады семейств *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* (ранга триб, родов или групп близкородственных родов) характеризуются определенными палиноморфологическими тенденциями или комплексами признаков. Палиноморфологически подтверждено перенесение представителей семейств *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* и *Oftiaceae* в семейство *Scrophulariaceae*, многих таксонов, ранее относимых к подсемействам *Scrophularioideae*, *Rhinanthoideae* и семейства *Globulariaceae* – к семейству *Plantaginaceae*, большинства представителей, ранее относимых к *Rhinanthoideae* – к семейству *Orobanchaceae* согласно молекулярно-филогенетическим данным.

Установлено, что в большинстве случаев палиноморфологические данные подтверждают молекулярно-филогенетические схемы, однако есть и некоторые

расхождения и отличия. Они касаются преимущественно специализированных филогенетических групп, где происходит смена способов опыления. Сходные эволюционно-морфологические изменения выявлены у более отдаленных групп. Это может свидетельствовать о широком развитии эволюционных параллелизмов в эволюции пыльцы *Lamiales* s. l. и явлении анцестрального разнообразия.

Впервые разработаны схемы возможных направлений морфологической эволюции типов апертур и скульптуры экзины пыльцевых зерен представителей семейств *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Выявлены возможные исходные типы, пути возникновения отдельных типов апертур, а также их эволюционные взаимоотношения. Установлено, что для пыльцевых зерен представителей семейства *Plantaginaceae* характерны типы апертур: бороздный, бороздно-оровый, ругатный, поровый и безапертурный; *Scrophulariaceae* – бороздный, бороздно-оровый и слитнобороздно-оровый; *Orobanchaceae* – бороздный, слитнобороздный, бороздно-оровый, ругатный и безапертурный. Установлены примитивные, переходные и продвинутые типы скульптуры пыльцевых зерен представителей вышеуказанных семейств.

На основании сравнительного палиноморфологического анализа представителей 23 семейств порядка *Lamiales* мировой флоры выявлены отличия по комплексу признаков на уровне семейств и родов. На уровне семейств по комплексу палиноморфологических признаков отличаются семейства *Acanthaceae*, *Byblidaceae*, *Gesneriaceae*, *Lentibulariaceae*, *Verbenaceae*, *Paulowniaceae*. Пыльцевые зерна представителей семейств *Bignoniaceae*, *Lamiaceae*, *Linderniaceae*, *Phrymaceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae* характеризуются признаками, которые перекрываются. Для представителей семейств *Calceolariaceae*, *Linderniaceae*, *Rehmanniaceae*, *Schlegeliaceae*, *Stilbaceae*, *Tetrachondraceae*, *Thomandersiaceae* необходимы дополнительные палиноморфологические исследования. Палиноморфологические данные не противоречат перенесению представителей ранее признаваемых семейств *Symphoremataceae* и *Vitaceae* в семейство *Lamiaceae* согласно молекулярно-филогенетическим данным. Включение семейства *Retziaceae* в *Stilbaceae*, а семейства *Avicenniaceae* в *Acanthaceae* не находит четкого подтверждения по палиноморфологическим признакам, необходимы дополнительные исследования. Особенности пыльцевых зерен также не противоречат включению семейства *Mazaceae* в состав *Phrymaceae* согласно молекулярно-филогенетическим данным. Палиноморфологические данные подтверждают включение представителей ранее признаваемых семейств *Nesogenaceae* и *Cyclocheilaceae* в семейство *Orobanchaceae*.

"Атлас" и представленные в работе подробные описания пыльцевых зерен, а также микрофотографии, можно использовать для целей пыльцевого анализа в палеопалинологии, криминалистике, мелиссопалинологии, аэробологии.

Ключевые слова: *Lamiales*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, пыльцевые зерна, палиноморфология, скульптура, систематика, филогения, эволюционные тенденции.

SUMMARY

Tsybalyuk Z.M. Palynomorphological peculiarities of representatives of the order *Lamiales* s. l.: phylogenetic significance and main trends of evolution. – Manuscript.

Dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences, speciality 03.00.05 – botany. – M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2016.

The thesis is devoted to the original palynomorphological study of 327 species (over 500 samples) belonging to 107 genera of 14 families, as well as critical assessment of available literary palynomorphological data on 300 genera of 15 families of the order *Lamiales* s.l. (with special reference to groups earlier placed in *Scrophulariales* s. l.). For the first time description of many types of pollen grains was carried out using a scanning electron microscope (SEM), which made it possible to detect various patterns of sculpture of exine and aperture membranes (13 types of simple sculpture, 19 types of complex sculpture). For the first time in order *Lamiales*, seven pollen types and 21 pollen groups (based on original data) were distinguished. Within these 21 pollen groups, additional subgroups are distinguished based on exine sculpture (totally 84 subgroups). Pollen grains of representatives of 17 genera of the world flora were studied and described for the first time (no species of these genera were palynologically studied before), as well as a number of species represented in the flora of Ukraine.

The palynomorphological data obtained were for the first time compared with current systems and phylogenetic schemes for the families *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, and some other families of the order. It was established that some taxonomic groups and phylogenetic branches (clades) of families *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae* (tribes, genera, or groups of related genera) are characterized by specific palynomorphological trends or sets of features. Palynomorphological data confirm the placement of formerly recognized families *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* and *Oftiaceae* in the family *Scrophulariaceae*, some taxa formerly placed in *Scrophularioideae*, *Rhinanthoideae* and *Globulariaceae* – in the family *Plantaginaceae*, and almost all taxa earlier placed in subfamily *Rhinanthoideae* – in *Orobanchaceae*. These and other conclusions based on pollen morphology usually are in good agreement with molecular phylogenetic data. Based on a comparative analysis of palynomorphological peculiarities of representatives of *Lamiales*, diagnostic differences were detected at the family and tribal levels.

For the first time, schemes of possible directions and trends of evolution were developed for morphological types of apertures and exine sculpture patterns in the families *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, and *Orobanchaceae*.

Key words: *Lamiales*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, pollen grains, palynomorphology, sculpture, taxonomy, phylogeny, evolutionary trends.