

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

На правах рукопису

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

Дисертація на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Науковий консультант:
Мосякін Сергій Леонідович
член-кореспондент НАН України,
доктор біол. наук, професор

Київ – 2016

ЗМІСТ

ЗМІСТ.....	2
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ.....	5
ВСТУП.....	6
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	13
1.1. Порівняльний аналіз розташування родин порядку <i>Lamiales</i> s. l. у системі А.Л. Тахтаджяна, інших сучасних системах та молекулярно-філогенетичних схемах.....	13
1.2. Короткий нарис таксономічних, морфологічних та молекулярно-філогенетичних досліджень <i>Scrophulariaceae</i> s. l. та споріднених родин.....	19
1.3. Паліноморфологічна вивченість представників порядку <i>Lamiales</i>	23
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	41
2.1. Матеріали та методи	41
2.2. Основні паліноморфологічні терміни.....	43
РОЗДІЛ 3. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ <i>LAMIALES</i>	46
3.1. Морфологічні ознаки пилкових зерен.....	46
3.2. Палінотипи, паліногрупи та підгрупи пилкових зерен.....	50
РОЗДІЛ 4. ХАРАКТЕРИСТИКИ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ <i>LAMIALES</i>	58
4.1. Родина <i>Calceolariaceae</i> (D. Don) Olmstead.....	58
4.2. Родина <i>Linderniaceae</i> Borsch.....	59
4.3. Родина <i>Lamiaceae</i> Martynov.....	59
4.4. Родина <i>Mazaceae</i> Reveal.....	60
4.5. Родина <i>Phrymaceae</i> Schauer.....	62
4.6. Родина <i>Paulowniaceae</i> Nakai.....	63
4.7. Родина <i>Orobanchaceae</i> Vent.....	64
4.8. Родина <i>Verbenaceae</i> J. St.-Hil.....	115
4.9. Родина <i>Pedaliaceae</i> R. Br.....	118
4.10. Родина <i>Martyniaceae</i> Horan.....	118

4.11. Родина <i>Bignoniaceae</i> Juss.....	119
4.12. Родина <i>Lentibulariaceae</i> Rich.....	121
РОЗДІЛ 5. ВИКОРИСТАННЯ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК ДЛЯ ТАКСОНОМІЇ ТА РЕКОНСТРУКЦІЇ ФІЛОГЕНІЇ МОДЕЛЬНИХ РОДІВ.....	126
5.1. Родина <i>Plantaginaceae</i> . Під <i>Plantago</i>	126
5.2. Родина <i>Plantaginaceae</i> . Під <i>Veronica</i>	135
5.2.1. Під <i>Veronica</i> . Секція <i>Pseudolysimachium</i>	142
5.3. Родина <i>Plantaginaceae</i> . Під <i>Lagotis</i>	146
5.4. Родина <i>Plantaginaceae</i> . Під <i>Digitalis</i>	150
5.5. Родина <i>Plantaginaceae</i> . Під <i>Linaria</i>	156
5.6. Родина <i>Plantaginaceae</i> . Роди <i>Hippuris</i> і <i>Callitriche</i>	160
5.7. Родина <i>Scrophulariaceae</i> . Під <i>Scrophularia</i>	166
5.8. Родина <i>Scrophulariaceae</i> . Під <i>Verbascum</i>	170
5.9. Родина <i>Orobanchaceae</i> . Під <i>Rhinanthus</i>	176
5.10. Родина <i>Orobanchaceae</i> . Під <i>Pedicularis</i>	179
5.11. Родина <i>Orobanchaceae</i> . Під <i>Melampyrum</i>	184
5.12. Родина <i>Orobanchaceae</i> . Під <i>Orobanche</i>	187
РОЗДІЛ 6. ПОРІВНЯЛЬНИЙ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТРИБ У ГРУПІ <i>SCROPHULARIACEAE</i> s. l.....	198
6.1. Родина <i>Plantaginaceae</i>	198
6.2. Родина <i>Scrophulariaceae</i>	210
6.3. Родина <i>Orobanchaceae</i>	218
РОЗДІЛ 7. МОЖЛИВІ НАПРЯМКИ ЕВОЛЮЦІЇ СПОРОДЕРМИ ПІЛКОВИХ ЗЕРЕН	228
7.1. Родина <i>Plantaginaceae</i>	228
7.2. Родина <i>Scrophulariaceae</i>	234
7.3. Родина <i>Orobanchaceae</i>	241
РОЗДІЛ 8. ПОРІВНЯЛЬНИЙ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ РОДИН ПОРЯДКУ <i>LAMIALES</i>	251
ВИСНОВКИ.....	285

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	290
ДОДАТКИ.....	346
ДОДАТОК А. СПИСОК ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ.....	346
ДОДАТОК Б. АТЛАС ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ <i>OROVANCHACEAE</i> ТА СПОРІДНЕНИХ РОДИН.....	358

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

Д. ап. – діаметр апокольпіумів

Е. д. – екваторіальний діаметр

Мкм – мікрон

П. з. – пилкові зерна

П. в. – полярна вісь

СМ – світловий мікроскоп

СЕМ – сканувальний електронний мікроскоп

Ш. мк. – ширина мезокольпіумів

ВСТУП

Актуальність теми. Сучасна філогенетична систематика знаходиться у стані бурхливого розвитку завдяки широкому використанню молекулярно-філогенетичних методів (Мосякін, 2013). Новітні молекулярно-філогенетичні дані враховуються при побудові таксономічних та еволюційних схем на всіх рівнях, від макросистематики покритонасінних, до рівнів виду та внутрішньовидових таксонів. Застосування новітніх молекулярно-філогенетичних результатів дає підстави для перегляду еволюційної значущості традиційних морфологічних, у тому числі й паліноморфологічних, ознак. Окрім того, аналіз сучасних філогенетичних схем дає змогу виділити й в подальшому дослідити паліноморфологічні особливості ключових таксонів. На сучасному етапі розвитку філогенетичної систематики 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. У цьому відношенні паліноморфологія може значно допомогти молекулярній систематиці у поясненні еволюційного змісту певних клад. З іншого боку, сучасна 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 висвітлені загальні міркування, які стосуються сучасної філогенетичної систематики, для наших досліджень обрано таксони, представники яких раніше відносилися до родини *Scrophulariaceae* s.l. Вони виявилися найцікавішими та найважливішими об'єктами в еволюційно-паліноморфологічному аспекті. Для них існують сучасні молекулярно-філогенетичні дані та проводяться дослідження ботаніків на міжнародному рівні, які показали, 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 та ін.). Роди, які раніше відносили до цієї родини, зараз розподілені по декількох родин, включаючи *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Paulowniaceae*, *Calceolariaceae*, *Plantaginaceae* та ін. Зокрема, до *Plantaginaceae* віднесені не лише багато родів з *Scrophulariaceae* (наприклад, *Veronica*, *Gratiola*, *Digitalis*, *Antirrhinum* та ін.), але й раніше визнані самостійні родини *Callitrichaceae*, *Globulariaceae*, *Hippuridaceae* та *Plantaginaceae* у повному обсязі.

Відомості про паліноморфологічні особливості представників *Scrophulariaceae* s.l. з території України відсутні, що утруднює їхню ідентифікацію у спорово-пилкових спектрах, зокрема з четвертинних відкладів. У спорово-пилкових спектрах пилкові зерна окремих родів *Scrophulariaceae* s.l. відмічають дуже рідко, що, серед іншого, викликано їхньою недостатньою вивченістю. 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 (1987, Takhtajan, 1997, 2009) та молекулярно-філогенетичними даними. Вперше для модельних родів родин *Plantaginaceae* (*Plantago*, *Veronica*, *Digitalis*, *Lagotis*, *Linaria*), *Scrophulariaceae* (*Scrophularia*, *Verbascum*), *Orobanchaceae* (*Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Orobanche*) отримані оригінальні паліноморфологічні дані зіставлені з сучасними 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).

Вперше 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*. Вперше описано пилкові зерна представників 17 родів світової флори: *Cycnium*, *Escobedia*, *Lamourouxia*, *Lindenbergia*, *Mannagettaea*, *Melasma*, *Radamea*, *Tryphysaria*, *Xylocalyx*, *Ourisia*, *Uroskinnera*, *Russelia*, *Ellisiophyllum*, *Campylanthus*, *Hemiphragma*, *Freylinia*, *Phygellus* та близько 200 видів досліджуваного порядку флори України.

Практичне значення одержаних результатів. Виготовлена та включена до палінотеки 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 бути використані для ідентифікації видів у складі спорово-пилкових спектрів відкладів квартиру України та прилеглих територій, а також в аеробіології, криміналістиці, мелісопалінології тощо. Матеріали та 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, котрий обґрунтував тему дисертації та розробив схему її виконання. Дослідження морфологічних особливостей пилкових зерен проведені здобувачем цілком самостійно. Всі основні висновки роботи належать дисертанту. Розроблено детальні характеристики пилкових зерен 327 видів та виготовлено 1400 еталонних препаратів, близько 2000 мікрофотографій та 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 ім. 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 симпозіумі по філогенії рослин, присвяченому 250-річчю з дня народження Георга-Франца Гофмана (Москва, 2010). Матеріали дослідження були представлені на 7-й Європейській палеоботанічній та палінологічній конференції у Празі (Prague, Czech Republic, 2006); Міжнародній науково-практичній конференції "Современная экология – наука XXI века" (Рязань, 2008); конференції "Первые Международные Беккеровские чтения" (Волгоград, 2010); IV Міжнародному симпозіумі "Эволюция жизни на Земле" (Томск, 2010); Російських симпозіумах по растровій електронній мікроскопії й аналітичних методах дослідження твердих тіл (Черноголовка, 2007, 2009–2011, 2013); XIII з'їзді УБТ (Львів, 2011); XIII Російській палінологічній конференції "Проблемы современной палинологии" (Сыктывкар, 2011); 6 конференції "ЕМММ-2011" (Moscow, 2011); II Всеросійській науково-практичній конференції з міжнародною участю "Актуальные проблемы биологии" (Чебоксары, 2012); 1 і 2 міжнародній науковій конференції з морфології рослин (Львів, 2012, 2013 рр.); 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) та 12 публікацій у матеріалах з'їздів, симпозіумів 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, 15 рисунків. Додаток А – "Список досліджених видів", Додаток Б – "Атлас пилкових зерен представників *Orobanchaceae* та споріднених родин", який включає 104 рисунки (загалом 1000 мікрофотографій під СМ і СЕМ). Список використаних джерел містить 546 найменувань, з них 126 кирилицею та 420 латиницею.

Подяки. Автор висловлює щирі подяки 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. 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, 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 матеріали, які використані у дисертації, а також усім колегам відділу систематики та флористики судинних рослин за допомогу.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Порівняльний аналіз розташування родин порядку *Lamiales* s.l. у системі А.Л. Тахтаджяна, інших сучасних системах та молекулярно-філогенетичних схемах

Протягом XIX-XX століттях було створено декілька широко відомих філогенетичних систем квіткових рослин, з яких у XX столітті найбільш популярними та відомими були системи R.F. Thorne (1976, 1978, 1983, 2000), R. Dahlgren (1980, 1983), A. Cronquist (1981, 1988, 1993), А.Л. Тахтаджяна (1966, 1987; Takhtajan, 1997, 2009). Системи, в основі яких знаходилися представники так званого "магноліоїдного комплексу", в основному наслідували традиції систем С.Е. Bessey (1915) та Н. Hallier (1912). На теренах країн колишнього СРСР найбільш відомою та широко вживаною була (а подекуди й залишається) система А.Л. Тахтаджяна у декількох її варіантах (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009 та ін.).

Проте, нещодавно були запропоновані декілька нових систем, класифікаційних схем або їхніх варіантів. Передусім слід назвати систему Групи з філогенії покритонасінних (Angiosperm Phylogeny Group) (APG, 1999; APG II, 2003; APG III, 2009; APG IV, 2016). Ця система дедалі ширше використовується у наукових, навчальних та довідкових публікаціях (Judd et al., 1999, 2007; Heywood et al., 2007; Mabberley, 2008; Тимонин и др., 2009).

Однак, як зазначає С.Л. Мосякін (2013), система APG (як і будь-яка інша) не є істиною в останній інстанції, особливо щодо обсягів та визнання чи невизнання тих чи інших родин та порядків. Вона є лише одним із багатьох можливих варіантів класифікації різноманіття квіткових рослин, дає змогу досить добре систематизувати величезне різноманіття покритонасінних і краще "розкласти його по полицях", аніж багато раніше запропонованих традиційних систем (Мосякін, 2013). Проте значним недоліком є те, що через надто широке розуміння порядків

та родин система APG істотно утруднює або й майже унеможлиблює виявлення та демонстрацію тих очевидних морфологічних ознак, котрі об'єднують чи розділяють таксони різних рангів. Особливо це відчувається на високих рівнях таксономічної ієрархії (порядки, підкласи тощо). Саме тому деякі інші нещодавно запропоновані системи покритонасінних досить помітно (або й радикально) відрізняються від системи APG, хоча також враховують молекулярно-філогенетичні дані (Мосякін, 2013).

Серед інших нових систем покритонасінних слід згадати системи R.F. Thorne, J.L. Reveal (2007), A.B. Doweld (2001), Z.-Y. Wu et al. (2002), О.Б. Шипунова (2003; електронний варіант: Shipunov, 2013), P.F. Stevens (електронний варіант: Stevens, 2012 – onwards), J.L. Reveal (2012). Короткі характеристики цих систем вміщені у статті С.Л. Мосякіна (2013) та популярному російському підручнику (Тимонин и др., 2009). Порівняння декількох сучасних систем подається у статті J.L. Reveal (2012).

Серед новітніх систем 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 варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (1987) визнається надпорядок *Lamianae* з 4 порядками і 2 підпорядками. Цей надпорядок загалом (за деякими винятками) відповідає обсягу порядку *Lamiales* у розумінні APG.

Порядок 1. **Scrophulariales (Bignoniales)**: родини *Buddlejaceae* Wilhelm, *Scrophulariaceae* A.L. de Jussieu, *Globulariaceae* A.P. de Candolle, *Retziaceae* Bartling, *Stilbaceae* Kunth, *Bignoniaceae* A.L. de Jussieu, *Pedaliaceae* R. Brown, *Trapellaceae* Honda et Sakisake, *Martyniaceae* Stapf, *Gesneriaceae* Dumortier, *Plantaginaceae* A.L. de Jussieu, *Lentibulariaceae* L.C. Richard, *Myoporaceae* R. Brown, *Spielmanniaceae* J.G. Agardh, *Acanthaceae* A.L. de Jussieu, *Thunbergiaceae* Bremekamp, *Mendonciaceae* Bremekamp.

Порядок 2. **Hippuridales**: родина *Hippuridaceae* Link

Порядок 3. **Lamiales**

Підпорядок 1. **Lamiineae**: родини *Verbenaceae* Jaume St.-Hilaire, *Lamiaceae* Lindley

Підпорядок 2. **Callitrichineae**: родина *Callitrichaceae* Link

Порядок 4. **Hydrostachyales**: родина *Hydrostachyaceae* Engler

У передостанньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997) визнається надпорядок *Lamianae*, але вже з 5 порядками.

Порядок 1. **Scrophulariales**: родини *Buddlejaceae* K. Wilhelm, *Retziaceae* Bartling, *Stilbaceae* Kunth, *Scrophulariaceae* A.L. de Jussieu, *Oftiaceae* Takhtajan & Reveal, *Globulariaceae* A.P. de Candolle, *Gesneriaceae* Dumortier, *Plantaginaceae* A.L. de Jussieu, *Bignoniaceae* A.L. de Jussieu, *Pedaliaceae* R. Brown, *Martyniaceae* Stapf, *Trapellaceae* Honda et Sakisake, *Myoporaceae* R. Brown, *Acanthaceae* A.L. de Jussieu, *Lentibulariaceae* Richard

Порядок 2. **Lamiales**: родини *Verbenaceae* Jaume St.-Hilaire, *Phrymaceae* Schauer, *Cyclocheilaceae* Marais, *Symphoremataceae* Moldenke ex Reveal et Hoogland, *Avicenniaceae* Endlicher, *Viticaceae* A.L. de Jussieu, *Lamiaceae* Lindley

Порядок 3. **Callitrichales**: родина *Callitrichaceae* Link

Порядок 4. **Hydrostachyales**: родина *Hydrostachyaceae* Engler

Порядок 5. **Hippuridales**: родина *Hippuridaceae* Link

У системі 1997 р. майже у тому ж складі залишився порядок *Scrophulariales* (дві родини, *Thunbergiaceae* та *Mendonciaceae*, автор переніс до *Acanthaceae* в ранзі підродини *Thunbergioideae*), у порядку *Lamiales* відбулися зміни: у родині *Verbenaceae* автор підвищив п'ять підродин до рангу родин: *Phrymaceae*, *Cyclocheilaceae*, *Symphoremataceae*, *Avicenniaceae*, *Viticaceae*.

У найновішому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) визнається набагато ширший за обсягом (у порівнянні з попередніми варіантами системи) порядок *Lamiales*, що вміщує 29 родин.

Порядок 1. **Lamiales**: *Buddlejaceae* K. Wilhelm, *Polypremaeae* L. Watson ex Doweld et Reveal, *Tetrachondraceae* Wettstein, *Calceolariaceae* Olmstead, *Stilbaceae* Kunth (включаючи *Retziaceae* Bartling), *Scrophulariaceae* A.L. de Jussieu,

Bignoniaceae A.L. de Jussieu, *Gesneriaceae* Richard et A.L. de Jussieu ex A.P. de Candolle, *Plocospermataceae* Hutchinson, *Carlemanniaceae* Airy Shaw, *Globulariaceae* A.P. de Candolle, *Plantaginaceae* A.L. de Jussieu, *Callitrichaceae* Berchtold et J. Presl, *Hippuridaceae* Vest, *Pedaliaceae* R. Brown, *Martyniaceae* Stapf, *Trapellaceae* Honda et Sakisake, *Myoporaceae* R. Brown, *Oftiaceae* Takhtajan et Reveal, *Acanthaceae* A.L. de Jussieu, *Avicenniaceae* Endlicher, *Byblidaceae* Domin, *Lentibulariaceae* Richard, *Verbenaceae* J. Saint-Hilaire, *Phrymaceae* Schauer, *Cyclocheilaceae* Marais, *Nesogenaceae* Marais, *Symphoremataceae* Wight, *Lamiaceae* Martynov

У системі 2009 р. А.Л. Тахтаджян (Takhtajan 2009) намагався до певної міри узгодити свою систему з наявними молекулярно-філогенетичними даними. Всі родини, що раніше вміщувалися ним до надпорядку *Lamianae*, автор тепер об'єднав у єдиному порядку *Lamiales*. Він також визнав самостійність декількох додаткових родин, переніс деякі роди до інших родин (зокрема, це стосується родин *Stilbaceae*, *Retziaceae*, *Buddlejaceae*), родину *Vitaceae* знову об'єднав з *Verbenaceae*. Також зроблені 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.

Порядок **Lamiales**: родини *Acanthaceae* Juss. (включаючи *Avicenniaceae* Endl.), *Bignoniaceae* Juss., *Byblidaceae* (Engl. & Gilg) Domin, *Calceolariaceae* (G. Don) Olmstead, *Carlemanniaceae* Airy Shaw, *Gesneriaceae* Rich. & Juss. ex DC., *Lamiaceae* Martynov (включаючи *Labiatae* Juss., *Symphoremataceae* (Meisn.) Mold. ex Reveal & Hoogland, *Vitaceae* Juss.), *Lentibulariaceae* Rich., *Martyniaceae* Horan., *Oleaceae* Hoffmanns. & Link, *Orobanchaceae* Vent., *Paulowniaceae* Nakai, *Pedaliaceae* R. Br. (включаючи *Trapellaceae* Honda & Sakis.), *Phrymaceae* Schauer, *Plantaginaceae* Juss. (включаючи *Antirrhinaceae* Pers., *Globulariaceae* DC., *Hippuridaceae* Vest, *Veronicaceae* Cassel), *Plocospermataceae* Hutch., *Schlegeliaceae* (A.H. Gentry) Reveal, *Scrophulariaceae* Juss. (включаючи *Buddlejaceae* K. Wilh.,

Myoporaceae R. Br., *Oftiaceae* Takht. & Reveal, *Verbasceae* Raf.), *Stilbaceae* Kunth (включаючи *Retziaceae* Bart.), *Tetrachondraceae* Wettst., *Verbenaceae* J. St.-Hil.

У системі APG III (2009) до порядку *Lamiales* включено 23 родини: усі перелічені вище та дві додатково визнані, *Linderniaceae* Borsch, K. Müll. & Eb. Fisch та *Thomandersiaceae* Sreem.

У системі APG II й APG III деякі родини об'єднані, зокрема до *Acanthaceae* включена родина *Avicenniaceae*, до *Lamiaceae* – *Symphoremataceae* та *Vitaceae*; до родини *Stilbaceae* – *Retziaceae*, до родини *Pedaliaceae* – *Trapellaceae*.

У системах (Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012) наводиться 25 родин, розглядаються ще дві самостійні родини *Mazaceae* Reveal та *Rehmanniaceae* Reveal.

У новій системі APG IV (2016) відбулися незначні зміни, що пов'язані з перенесенням окремих родів до родини *Gesneriaceae*, включенням родини *Rehmanniaceae* до *Orobanchaceae*, родини *Mazaceae* до *Phrymaceae*.

У своїй роботі при викладі фактичного матеріалу ми приймаємо систему порядку *Lamiales* С.Л. Мосякіна (2013; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Lamiales Bromhead, 1838 (*Bignoniales* Juss. ex Bercht. & J.Presl, 1820; *Callitrichales* Link, 1829; *Globulariales* Dumort., 1829; *Hippuridales* Link, 1829; *Lentibulariales* Rich. ex Bercht. & J.Presl, 1820; *Plantaginales* Juss. ex Bercht. & J.Presl, 1820; *Scrophulariales* Lindl., 1833; *Verbenales* Juss. ex Bercht. & J.Presl, 1820 etc.)

Підпорядок Gesneriineae Link, 1829

Tetrachondraceae Wettst., 1924

Calceolariaceae Olmstead, 2001

Gesneriaceae Rich. & Juss., 1816, *nom. cons.*

Підпорядок Lamiineae Bessey, 1895

Plantaginaceae Juss., 1789, *nom. cons.* (incl. *Antirrhinaceae* Pers., 1807;

Aragoaceae D. Don, 1835; *Callitrichaceae* Link, 1821, *nom. cons.*;

Ellisiophyllaceae Honda, 1930; *Erinaceae* Pfeiff., 1874; *Globulariaceae* DC.

1805, *nom. cons.*; *Hippuridaceae* Vest, 1818, *nom. cons.*; *Littorellaceae* Gray,

1822; *Veronicaceae* Cassel, 1817, *nom. cons.*)

Trapellaceae Honda & Sakis. 1930

Scrophulariaceae Juss., 1789, *nom. cons.* (incl. *Buddlejaceae* K.Wilh., 1910, *nom. cons.*; *Caprariaceae* Martinov, 1820; *Limosellaceae* J. Agardh, 1858; *Myoporaceae* R. Br., 1810, *nom. cons.*; *Oftiaceae* Takht. & Reveal, 1993; *Polypremaceae* Takht. ex Reveal, 2011; *Selaginaceae* Choisy, 1823, *nom. cons.* etc.)

Stilbaceae Kunth, 1831, *nom. cons.*

Linderniaceae Borsch, K.Müll. & Eb.Fisch., 2005

Byblidaceae Domin, 1922, *nom. cons.*

Lamiaceae Martinov, 1820, *nom. cons.*, *nom. alt.* = **Labiatae** Juss., 1789, *nom. cons.* (incl. *Symphoremataceae* Wight, 1849; *Vitaceae* Juss., 1789 etc.)

Mazaceae Reveal, 2011

Phrymaceae Schauer, 1847, *nom. cons.*

Paulowniaceae Nakai, 1949

Rehmanniaceae Reveal, 2011

Orobanchaceae Vent., 1799, *nom. cons.* (incl. *Pedicularidaceae* Juss., 1789; *Rhinanthaceae* Vent., 1799 etc.)

Thomandersiaceae Sreem., 1977

Verbenaceae J.St.-Hil., 1805, *nom. cons.*

Pedaliaceae R.Br., 1810, *nom. cons.*

Martyniaceae Horan., 1847, *nom. cons.*

Schlegeliaceae Reveal, 1996

Acanthaceae Juss., 1789, *nom. cons.* (incl. *Avicenniaceae* Miq., 1845, *nom. cons.*; *Justiciaceae* Raf., 1838; *Nelsoniaceae* Sreem., 1977; *Thunbergiaceae* Lilja, 1870 etc.)

Bignoniaceae Juss., 1789, *nom. cons.*

Lentibulariaceae Rich. 1808, *nom. cons.*

Таким чином, вищевикладене свідчить, що найбільших змін зазнала родина *Scrophulariaceae* і близькоспоріднені родини. Для представників цієї родини на сьогодні проведені молекулярно-філогенетичні дослідження. Завдяки

результатам, отриманим багатьма авторами та науковими колективами (Albach, 2006, 2008; Albach, Chase, 2001, 2004; Albach et al., 2004a, b, c; Albach et al., 2005; Bennett, Mathews, 2006; Bräuchler et al., 2004; Hoggard et al., 2003; Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Olmstead, 2012; Oxelman et al., 2005; Rønsted et al., 2002; Schneeweiss et al. 2004; Schäferhoff, 2010; Tank et al. 2006; та ін.) стало необхідним переглянути обсяг родини *Scrophulariaceae* в її традиційному розумінні. Роди, що раніше відносили до цієї родини, зараз розподілені по декількох самотійних родин, зокрема, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Paulowniaceae*, *Calceolariaceae* і *Plantaginaceae*. До останньої відносять частину родів з *Scrophulariaceae* s. l. (наприклад, *Veronica*, *Gratiola*, *Digitalis*, *Antirrhinum* та ін.) та роди з інших родин (здебільшого у повному складі): *Callitrichaceae*, *Globulariaceae*, *Hippuridaceae*.

1.2. Короткий нарис таксономічних, морфологічних та молекулярно-філогенетичних досліджень *Scrophulariaceae* s. l. та споріднених родин

Значний внесок у вивчення таксонів родини *Scrophulariaceae* s. l. зробили різні дослідники. Здійснено обробки багатьох родів *Scrophulariaceae* для капітальних зведень “Флора СССР” (1955), “Флора европейской части СССР” (1981), “Флора Української РСР” (1960), “Flora Europaea” (1972).

Л.І. Іваніна (Іванина, 1981) здійснила обробки багатьох родів *Scrophulariaceae* для “Флоры европейской части СССР”. М.М. Цвельов (Цвелев, 1975, 1978, 1981, 2000, 2006) – для деяких родів *Scrophulariaceae* та родин *Callitrichaceae* Link, *Orobanchaceae* Vent., *Plantaginaceae* Juss., *Lentibulariaceae* Rich.

Є.Д. Карнаух (1960) та М.І. Котов (1960) здійснили обробки багатьох родів *Scrophulariaceae* для “Флори Української РСР”, а також детально досліджували окремі роди цієї родини, зокрема *Veronica* L. (Карнаух, 1960), *Scrophularia* L., *Verbascum* L., *Celsia* L. (Котов, 1960).

Обробка представників родин *Scrophulariaceae*, *Callitrichaceae*, *Orobanchaceae*, *Plantaginaceae* та ін. для списку судинних рослин України проведена С.Л. Мосякіним та М.М. Федорончуком (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Вагомий внесок у вивчення представників родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae* зробили (Henrickson, Flyr, 1985; Foley, 2001; Weber, 2004; Fischer, 2004 та ін.).

Системи окремих родів родини *Scrophulariaceae* s.l. розробляли багато дослідників. А.Г. Єленевський (Еленевский, 1977, 1978, 1981) та Л.А. Асеева (Асеева, 2002) розробляли систему роду *Veronica*. Системі роду *Pedicularis* L. присвячені роботи (Беляєва, 1986; Іванина, 1981; Іванина, Попова, 1998; Попова и др., 2005; Косачев, 2016), роду *Linaria* (Меницкий, 1998). Н.В. Гриценко (1972) розробляла систему роду *Verbascum* L. Системи родів *Plantago* L. та *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*) розробляли (Rahn, 1996; Шипунов, 1997, 1998а, б), роду *Euphrasia* L. – (Гусарова, 2005; Gussarova, 2007).

Є.С. Терьохіним зі співавторами (Терехин, 1977, Терехин и др., 1993) проведено обробку родини *Orobanchaceae*, П.А. Косачьовим (Косачев, 2010) – родин *Scrophulariaceae* та *Pediculariaceae*.

Молекулярно-філогенетичні дослідження представників *Lamiales* проведені багатьма дослідниками (APG II, 2003; APG III, 2009; Rahmanzadeh, 2005; Tank et al. 2006; Schäferhoff et al., 2010; Olmstead, 2012; Refulio-Rodriguez, Olmstead, 2014). Молекулярно-філогенетичні дослідження представників окремих родин та родів проведені низкою авторів, зокрема *Calceolariaceae* (Cosacov et al., 2009), *Plantaginaceae* (Garnock-Jones, 1993; Reeves, Olmstead, 1998; Albach, Chase, 2001, 2004; Albach et al., 2004 a, b, c; Albach et al., 2005a, b, 2008; Albach, 2006, 2007, 2008; Meudt, Simpson, 2007; Albach, Meudt, 2010, Albach, Briggs, 2012; Bello et al., 2002; Rønsted et al., 2002; Hoggard et al., 2003; Bräuchler et al., 2004; Hufford, McMahon, 2004; Oyama, Baum, 2004; Vargas et al., 2004; Bakker et al., 2006; Garnock-Jones et al., 2007; Estes, Small, 2007, 2008; Dunbar-Co et al., 2008; Herl et al., 2008; Ghebrehiwet et al., 2000; Baldwin et al., 2011; Bardy et al., 2011; Li Guo-Dong et al., 2014; Choi et al., 2016), *Scrophulariaceae* (Olmstead, Reeves, 1995;

Olmstead et al., 2001; Kornhall et al., 2001; Kornhall, 2004; Kornhall, Bremer, 2004; Wagstaff et al., 2002; Archibald et al., 2005; Oxelman et al., 2005; Kay et al., 2008; Çelebi et al., 2009; Gándara, Sosa, 2013, 2014), *Linderniaceae* (Fischer et al., 2013), *Lamiaceae* (Olmstead, 1989; Wagstaff, 1992; Wagstaff, Olmstead, 1997; Cantino et al., 1997, 1999; Lindqvist, Albert, 2002; Lindqvist et al., 2003; Jamzad et al., 2003; Bunsawat et al., 2004; Bräuchler et al., 2005, 2006; Abbas Azimi et al., 2006; Barber et al., 2002, 2007; Moon et al., 2010; Yuan Yao-Wu et al., 2010; Bendiksby et al., 2011a, b), *Phrymaceae* (Beardsley et al., 2003, 2004; Beardsley, Olmstead, 2002; Beardsley, Barker, 2005; Nesom, 2011; Barker et al., 2012), *Orobanchaceae* (Young et al., 1999; Schneeweiss et al., 2004; Randle, Wolfe, 2005; Ree, 2005; Bennett, Mathews, 2006; Park et al., 2007; Yang, Wang, 2007; Gussarova et al., 2008; Tank et al., 2009; Těšitel et al., 2010; Morawetz, Wolfe, 2009, Morawetz et al., 2010; Rodrigues et al., 2011, 2013; Piednoël et al., 2012; Dong et al., 2013; McNeal et al., 2013; Tkach et al., 2014; Cho et al., 2015; Yu et al., 2015; Pinto-Carrasco et al., 2016; Tóth et al., 2016), *Verbenaceae* (Wagstaff, Olmstead, 1997; Marx et al., 2010; Nesom, 2010; Lu-Irving, Olmstead, 2013; Olmstead, 2013), *Bignoniaceae* (Spangler, Olmstead, 1999; Chen Shaotian et al., 2005; Li, 2008; Olmstead et al., 2009; Olmstead, 2013), *Lentibulariaceae* (Jobson et al., 2003, Cieslak et al., 2005; Müller et al., 2004, 2005; Degtjareva et al., 2006; Wicke et al., 2013) та ін.

Морфологічні (Elias, Gelband, 1976; Kuijt et al., 1978; Rudall, 1981a, Andrzejewska-Golec, Swietosławski, 1987; Andrzejewska-Golec, 2000, 2003; Moro et al., 2001 Degtjareva et al., 2004; Çelebi et al., 2009; Chung et al., 2010; Prasad, Sunojkumar, 2015), анатомічні (Rudall, 1980a, 1981b, 1986; Andrzejewska-Golec, Swietosławski, 1993), каріологічні (Steiner, 1995, 2006, 2009; Rico et al., 2008), біохімічні (Taskova et al., 2002, 2006; Rønsted et al., 2003) особливості представників *Scrophulariaceae* s.l. та інших родин *Lamiales* s.l. вивчали різні дослідники. Анатомічні дослідження плодів 21 роду родини *Scrophulariaceae* проводили Т.І. Кравцова та Н.С. Котельнікова (Кравцова, Котельнікова, 2011). Проведено морфологічні й анатомічні дослідження плодів роду *Veronica* південно-західної Іспанії (Juan et al., 1997). Вивчено морфологічні й анатомічні

особливості плодів та насінин представників родини *Scrophulariaceae* південно-західної Іспанії (Juan et al., 2000).

Досліджено поверхню насінин 31 виду роду *Plantago* та 10 видів родів *Antirrhinum*, *Digitalis*, *Linaria* і *Veronica* родини *Plantaginaceae* (Shehata, Loutfy, 2006). Проведено морфологічні та анатомічні дослідження насінин представників триби *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) (Elisens, Tomb, 1983; Elisens, 1985) та підтриби *Gratiolineae* (Ahedor, Elisens, 2015). Вивчено поверхню насінин роду *Cistanche* родини *Orobanchaceae* флори Ірану (Shavvon, Mehrvarz, 2010). Досліджено особливості поверхні насінин 38 видів з чотирьох родів тієї самої родини флори Пакистану (Ather et al., 2013). Вивчено анатомічні та морфологічні особливості плодів та насінин представників роду *Pedicularis* (Liu et al., 2013; Перегрим, 2013). Проведено морфологічні дослідження насінин представників родів *Agalinis*, *Aureolaria*, *Brachystigma*, *Tomanthera* (*Scrophulariaceae*) (Canne, 1979, 1980), родів *Orthocarpus* (*Scrophulariaceae*-subtribe *Castillejinae*) (Chuang, Heckard, 1983), *Veronica* (Martínez-Ortega, Rico, 2001; Muñoz-Centeno et al., 2006) та *Orobanche* (Plaza et al., 2004; Halamski, 2011; Piwowarczyk et al., 2014).

Каріологічні дослідження представників *Scrophulariaceae* Північної Америки проведені (Chuang, Heckard, 1992), роду *Orobanche* (Schneeweiss et al., 2004), роду *Pseudolysimachium* Чехії та Словаччини (Trávníček et al., 2004), роду *Sibthorpia* (Hedberg, 1975).

Досліджено морфологічні та анатомічні особливості квітки 17 видів з 12 родів родини *Scrophulariaceae* s.l. (Mourad et al., 2015). Вивчено морфологію квітки триби *Veroniceae* (Kampany et al., 1993; Kampany et al., 1994; Kampany, Dengler, 1997), родів *Aragoa* та *Antirrhinum* (*Plantaginaceae*) (Bello et al., 2004; Davies et al., 2006), роду *Agalinis* (Kampany, Canne-Hilliker, 1987) та представників інших родин (Mayr, Weber, 2006). Досліджено типи запилення у представників родини *Scrophulariaceae* s.l. (Steiner, 1990; Steiner, Whitehead, 1990, 1991, 2002; Chuang, Heckard, 1992 b; Kampany, 1995; Renner, Schaefer, 2010), родів *Mimulus* (Schemske, Bradshaw, 1999), *Pedicularis* (Huang, Fenster, 2007) та інших

представників порядку *Lamiales* s.l. (Buchmann, 1987; Wester, Claßen-Bockhoff, 2007, 2011; Westerkamp, Claßen-Bockhoff, 2007).

Таким чином, аналіз публікацій показав, що в останні роки систематика порядку *Lamiales* набуває бурхливо розвитку у зв'язку з використанням молекулярно-філогенетичних даних. Тому все більш актуальним стає переосмислення традиційних морфологічних ознак і повернення до перегляду філогенетичних систем. 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 *Lamiales* (Datwyler, Wolfe, 2004; Ree, 2005; O'Leary et al., 2012; Pace et al., 2015; Liu, Yu, 2015; Chen et al., 2016 та ін.).

1.3. Паліноморфологічна вивченість представників порядку *Lamiales*

Морфологічні особливості пилкових зерен окремих представників родини *Scrophulariaceae* s. l. за допомогою світлового мікроскопа вивчали різні автори. Однією із перших робіт, що містить описи пилку окремих представників родини *Scrophulariaceae* є класична праця R.P. Wodehouse (1935). Поряд з описами пилкових зерен окремих видів автор також наводить коротку паліноморфологічну характеристику всієї родини загалом.

Перші публікації, що стосуються в тій чи іншій мірі морфології пилкових зерен окремих представників родини *Scrophulariaceae*, зведені у книзі G. Erdtman (1952). Автор дослідив пилкові зерна 100 видів, що належать до 53 родів цієї родини. Він дав коротку загальну характеристику пилкових зерен родини *Scrophulariaceae* та відзначив подібність пилкових зерен до таких окремих представників *Bignoniaceae*, *Globulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Solanaceae* та ін. О.Д. Заклінська (1950) також наводить коротку загальну характеристику пилкових зерен родини *Scrophulariaceae* загалом та опис одного виду *Veronica incana*.

К. Faegri, J. Iversen (1964) у спеціальній паліноморфологічній розробці для спорово-пилкового аналізу подають короткі відомості про пилкові зерна окремих представників восьми родів родини *Scrophulariaceae*.

P.D. Moore, J.A. Webb (1983) у праці, що присвячена морфології пилкових зерен сучасних рослин для їхнього визначення у викопному стані, наводять короткі характеристики пилкових зерен окремих видів десяти родів, що належать до родини *Scrophulariaceae*.

У праці Л.А. Купріянової та Л.А. Альшиної (1978) охарактеризовано пилкові зерна 16 видів родини *Scrophulariaceae* флори європейської частини колишнього Радянського Союзу. У роботі наведено детальніші описи пилкових зерен, ілюстровані мікрофотографіями.

Досліджено морфологічні особливості пилкових зерен представників окремих родів родини. Зокрема, Р.С. Федорова (1970) вивчила пилкові зерна деяких видів роду *Euphrasia*. К.В. Белкіна (1972, 1973) дослідила пилкові зерна 20 видів роду *Pedicularis* флори Якутії. Пилкові зерна досліджених видів вона віднесла до трьох типів та чотирьох підтипів. Критеріями для виділення були такі ознаки як кількість та характер борозен, наявність або відсутність псевдолептоми та розмір пилкових зерен.

Подальший розвиток у паліноморфології представників родини *Scrophulariaceae* пов'язаний з розвитком електронної мікроскопії. Завдяки дослідженням під сканувальним електронним мікроскопом стало можливим детально охарактеризувати скульптуру поверхні пилкових зерен та апертурних мембран. Морфологію пилкових зерен окремих представників родини *Scrophulariaceae* з використанням світлової і сканувальної електронної мікроскопії вивчали різні дослідники.

W.J. Elisens (1986) проведено порівняльне дослідження морфології пилкових зерен 30 видів з 12 родів триби *Antirrhineae* флори Америки. Було встановлено, що пилкові зерна досліджених видів 3-борозно-орові з перфорованою, дрібносітчастою та сітчастою скульптурою. На підставі таких ознак як форма пилкових зерен, скульптура екзени та форма апертур було

виділено три палінотипи. До I палінотипу увійшли пилкові зерна родів *Mohavea* та *Linaria*, до II палінотипу – пилкові зерна решти родів. Останній палінотип був розділений на три підтипи за будовою та розташуванням комірок і характером злиття борозен. Автором зроблено припущення, що злиття борозен у пилкових зерен деяких видів, перфорована й сітчаста скульптура поверхні можуть розглядатися як вихідні ознаки. Також з'ясовано деякі питання систематики триби *Antirrhineae* (Elisens, 1986).

M. Bigazzi, M. Tardelli (1990) дослідили особливості пилкових зерен 74 видів з 9 родів триби *Antirrhineae* флори Америки. Пилкові зерна досліджених видів 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою, зрідка струменясто-сітчастою. За особливостями будови борозних мембран було виділено три типи пилкових зерен, за формою – три підтипи.

D. Hong (1984) вивчав особливості пилкових зерен 49 видів з 19 родів триби *Veroniceae*, з них були досліджені пилкові зерна 13 видів, що представлені у флорі України. Встановлено, що пилкові зерна 3-борозні та 3-борозно-орові з сітчастою (дрібносітчастою, великосітчастою), струменясто-сітчастою (слабо вираженою струменясто-сітчастою), зморшкуватою та шипикуватою скульптурою. За типом апертур, розміром, формою, будовою борозен, характером скульптури виділено вісім палінотипів. У праці подаються ключі для визначення груп і родів триби *Veroniceae* за ознаками пилкових зерен. Також розглядаються можливості використання паліноморфологічних ознак для систематики даної триби.

M. Bolliger, L. Wick (1990) дослідили пилкові зерна 29 видів роду *Odontites* Ludw. та 12 видів з 7 родів триби *Rhinantheae*. За скульптурою поверхні виділено три основних типи: сітчастий, сітчасто-зморшкуватий та сітчасто-паличковий. В середині типів виділено вісім підтипів за особливостями скульптури, розміром, формою та обрисами пилкових зерен. Показано, що паліноморфологічні дані корелюють з макроморфологічними ознаками.

L. Lu зі співавторами (Lu et al., 2007) вивчили морфологію пилкових зерен 36 видів з 14 родів триби *Rhinantheae*. Встановлено п'ять основних типів за скульптурою поверхні екзини. В середині типів виділено підтипи за характером

скульптури, розміром, формою, обрисами, будовою борозен та борозних мембран. Складено ключі для визначення родів за ознаками пилкових зерен. Обговорено значення особливостей пилкових зерен на родовому та видовому рівнях. Показано можливі напрямки еволюції пилкових зерен у цій групі.

О.Е. Сєверовою (1999а, б) досліджені пилкові зерна 53 видів, що належать до 13 родів родини *Scrophulariaceae*. За характером скульптури пилкові зерна розподілено на сім типів. Вивчено морфологічні особливості представників деяких родів родини *Scrophulariaceae* флори Пакистану (Asmat et al., 2011a, b).

Досліджені пилкові зерна представників окремих родів родини *Scrophulariaceae* s.l. Морфологію пилкових зерен восьми видів роду *Aragoa* Kunth. вивчали (Nilsson, Hong, 1993). Отримані дані показали, що пилкові зерна представників цього роду 3-борозні з шипикувато-горбкуватою скульптурою. Було встановлено, що пилкові зерна представників роду *Aragoa* відрізняються від таких представників триб *Digitaleae*, *Sibthorpieae* та *Veroniceae*. Автори запропонували включити рід *Aragoa* до окремої триби.

Т.Н. Беляєвою (1986) досліджено паліноморфологічні особливості 36 південно-сибірських видів роду *Pedicularis*. Пилкові зерна досліджених видів вона розподілила на чотири типи: *Sceptrum*, *Sudeticae*, *Amoenae-Abrotanifoliae*, *Longiflorae*.

У праці Т.Н. Попової, В.Н. Косенко та Л.І. Іваніної (2005) наводяться описи пилкових зерен чотирьох видів підроду *Sceptrum* роду *Pedicularis*. Невелика кількість досліджених зразків не дала змоги авторам зробити певні висновки щодо спорідненості видів роду на підставі паліноморфологічних даних.

Детальні дослідження пилкових зерен 32 китайських видів роду *Pedicularis* проведені (Wang et al., 2003, 2009). Автори виділили три типи пилкових зерен за будовою апертур та сім підтипів за скульптурою поверхні.

Нещодавно досліджені пилкові зерна дев'яти видів роду *Pedicularis* флори Ірану (Saeidi-Mehrvarz et al., 2013). Автори виділили два палінотипи за типом апертур і чотири підтипи за характером скульптури. Досліджено пилкові зерна чотирьох видів роду *Pedicularis* (Bano et al., 2012).

Вивчено пилкові зерна представників двох секцій роду *Veronica* L. (Martínez-Ortega et al., 2000; Muñoz-Centeno et al., 2007). Отримані дані зіставлені з системою роду. S. Saeidi-Mehrvarz, M. Zarrei (2006) дослідили пилкові зерна 17 видів, що представляють п'ять секцій роду *Veronica* флори Ірану. Виділено три типи скульптури поверхні: зморшкувато-перфорований, дрібносітчастий та зернистий. Отримані дані показали, що деякі близькі види подібні за характером скульптури. Також досліджені пилкові зерна чотирьох видів роду *Veronica* флори Туреччини (Kaplan et al., 2007).

Досліджено морфологічні особливості семи видів роду *Verbascum* флори Ірану (Kheiri et al., 2006) та флори Туреччини (Pehlivan et al., 2008). Нещодавно вивчено морфологію пилкових зерен шести видів роду *Cistanche* (Shavvon, Mehrvarz, 2010) та шести видів роду *Euphrasia* (Saeidi-Mehrvarz, 2012) флори Ірану.

Н.А. Abu-Sbaih зі співавторами (Abu-Sbaih et al., 1994) вивчили паліноморфологічні особливості 25 видів роду *Orobanch* флори Ізраїлю. Пилкові зерна були розподілені на шість груп за типом апертур та характером скульптури. Складено ключ для визначення паліногруп. Отримані дані зіставлені з системою роду *Orobanch*. Нещодавно досліджено морфологічні особливості пилкових зерен 40 видів триби *Orobancheae* флори Туреччини (Zare et al., 2014). Виділено три типи пилкових зерен за будовою апертур та скульптурою екзини. Паліноморфологічні дані зіставлені з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень. Досліджено пилкові зерна 25 видів роду *Orobanch* флори Польщі (Piwowarczyk et al., 2015). Пилкові зерна розподілені на дві групи. Отримані дані зіставлені з системою роду *Orobanch*.

Особливої уваги заслуговує вивчення морфології пилкових зерен представників окремих триб та родів *Scrophulariaceae* для вирішення деяких питань систематики проведені американським дослідником С.Л. Argue. Зокрема, автором досліджені пилкові зерна представників родів *Mimulus* (Argue, 1980, 1981), *Berendtiella* та *Hemichaena* (Argue, 1983), *Monttea* та *Melosperma* (Argue,

1985), *Lagotis* (Argue, 1995), *Sutera* та *Lyperia* (Argue, 2000), а також триби *Gratioleae* (Argue, 1986, 1989), *Selagineae* та *Manuleae* (Argue, 1993).

Так, досліджено пилкові зерна 117 видів з 12 секцій роду *Mimulus* під світловим та сканувальним електронним мікроскопами. Результати дослідження показали, що рід *Mimulus* гетероморфний за паліноморфологічними ознаками. Пилкові зерна мають різні типи апертур: 3-борозний, 5–7-борозний, 3-борозно-оровий, спірально-борозний та різні типи скульптури. На підставі таких ознак як тип апертур, скульптура екзини, розмір пилкових зерен, наявність надпокровних елементів та кришечки виділено п'ять типів та вісім підтипів пилкових зерен. Отримані дані зіставлені з системою роду *Mimulus* (Argue, 1980, 1981).

Досліджені пилкові зерна чотирьох видів роду *Berendtiella* та одного виду *Hemichaena* триби *Mimuleae* (Argue, 1983). Встановлено, що пилкові зерна представників досліджених родів мають 3-борозно-оровий тип апертур з дрібносітчастою та сітчастою скульптурою. Автор відмітив, що пилкові зерна цих видів подібні до таких, що належать до II типу, встановленого для пилкових зерен роду *Mimulus*.

Вивчено пилкові зерна монотипного роду *Melosperma* та три види роду *Monttea* (Argue, 1985). Встановлено, що пилкові зерна 3-борозні з розривами борозен біля екватора (борозно-орові?), характеризуються перфоровано-зморшкуватою та дрібносітчастою скульптурою.

Досліджено пилкові зерна 11 видів, з п'яти родів триби *Gratioleae*: *Artanema*, *Amphianthus*, *Curanga*, *Glossostigma* та *Peplidium*. Пилкові зерна характеризуються 3-, 4-, 6-борозними типами апертур. Скульптура поверхні дрібносітчаста, сітчаста, зерниста, шипикувата й перфорована (Argue, 1986).

Друга праця присвячена морфології пилкових зерен шести родів, 20 видів триби *Gratioleae*: *Deinostema*, *Geochorda*, *Gratiola*, *Ildefonsia*, *Sophranthe* та *Tragiola* (Argue, 1989). У результаті дослідження встановлено, що пилкові зерна характеризуються 3-, 4-борозно-оровим типом апертур, у представників роду *Gratiola* зрідка трапляються й 3-борозні пилкові зерна. Скульптура поверхні

перфорована, перфоровано-зморшкувата, перфоровано-зморшкувато-бородавчата, струменясто-сітчаста.

C.L. Argue (1993) проведені паліноморфологічні дослідження 182 видів з 22 родів триб *Selagineae* й *Manuleae* та 11 видів з двох родів родини *Globulariaceae*. Пилкові зерна родини *Globulariaceae*, зокрема роду *Globularia* 3-борозно-орові з дрібноперфорованою та шипикуватою скульптурою, роду *Poskea* – 3-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою. Встановлено, що пилкові зерна триб *Selagineae* й *Manuleae* 3-борозно-орові з дрібносітчастою та сітчастою скульптурою. Відзначено подібність пилкових зерен представників цих триб за типами апертур та скульптури та відмінність їх від таких родини *Globulariaceae*.

Комплексні паліноморфологічні дослідження окремих представників *Scrophulariaceae* з використанням світлового, сканувального й трансмісійного електронного мікроскопів проведені деякими авторами.

Ch.J. Niezgoda, A.S. Tomb (1975) вивчали пилкові зерна 13 видів триби *Leucophylleae* (роди *Eremogeton*, *Faxonanthus*, *Leucophyllum*) та одного виду триби *Gratioleae* (роду *Capraria*), з них у пилкових зерен окремих видів вони дослідили характер стратифікації екзини та структуру її шарів. Пилкові зерна характеризуються 3-борозно-2-оровим типом апертур з сітчастою скульптурою. Автори відзначили, що на видовому рівні пилкові зерна відрізняються за елементами будови сітки. Ch.J. Niezgoda, A.S. Tomb (1975) дослідили пилкові зерна 15 видів з чотирьох родів родини *Myoporaceae*. Пилкові зерна 3-борозно-2-орові з сітчастою скульптурою. Автори встановили, що пилкові зерна триби *Leucophylleae* є нетиповими для родини *Scrophulariaceae* оскільки вони більш подібні до таких *Myoporaceae*. На підставі отриманих даних запропоновано перенести представників триби *Leucophylleae* до родини *Myoporaceae* у ранзі підродини. Автори також показали, що пилкові зерна роду *Oftia* є нетиповими для таких родини *Myoporaceae*.

Ö. Inceoğlu (1984) вивчав пилкові зерна 21 виду з 11 родів триби *Rhinantheae*, родини *Scrophulariaceae* флори Туреччини. Проведено порівняльний аналіз особливостей пилкових зерен на родовому та видовому рівнях.

Стаття J.P. Minkin, W.H. Eshbaugh (1989) містить результати паліноморфологічного дослідження 57 видів з родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*. За характером скульптури виділено п'ять палінотипів: 1) чітко виражена сітчасто-паличкова (23 види); 2) нечітка сітчасто-паличкова (9 видів); 3) ямчаста (2 види); 4) сітчаста (14 видів); нетипова скульптура (7 видів). Проведено порівняльний аналіз пилкових зерен у цих групах. Отримані дані показали подібність пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* до таких підродини *Rhinanthoideae*, родини *Scrophulariaceae*: вони 3-борозні, сфероїдальні за формою, характеризуються сітчасто-паличковою скульптурою. Натомість пилкові зерна представників *Antirrhinoideae* мають 3-борозно-оровий тип апертур та переважно сітчасту скульптуру. Також встановлено, що пилкові зерна роду *Digitalis* подібні до таких деяких представників *Antirrhinoideae*. Було зроблено припущення, що 3-борозно-оровий тип апертур, що характерний для пилкових зерен не паразитних рослин, примітивний, а просунутий 3-борозний у рослин-паразитів.

F.M. Karim, A.A. El-Oqlan (1989) вивчали паліноморфологію 18 видів з 13 родів *Scrophulariaceae* під світловим, сканувальним і трансмісійним електронними мікроскопами. Виділено п'ять типів скульптури екзини: сітчастий, струменястий, струменясто-перфорований, гранулярний та зморшкуватий. Встановлено, що пилкові зерна на видовому і родовому рівнях відрізняються за будовою стовпчиків, особливостями ендекзини й товщиною інтини. Отримані дані зіставлені з системою родини *Scrophulariaceae*.

Морфологічні особливості пилкових зерен деяких представників родини *Plantaginaceae* Juss. досліджені під світловим мікроскопом (Erdtman, 1943, 1952; Заклинская, 1950; Faegri, Iversen, 1964; Dietrich, 1969, 1971; Алешина, 1978; Moore, Webb, 1983 та ін.).

I.J. Basset, C.W. Crompton (1968) вивчали морфологію пилку 28 північноамериканських видів цього роду. У праці наводяться описи пилкових зерен під світловим мікроскопом. Отримані дані мають значення для цілей спорово-пилкового аналізу.

М.Х. Моносзон (1985) дослідила пилок 15 видів роду *Plantago* флори колишнього СРСР. Пилкові зерна окремих видів авторка вивчала під сканувальним електронним мікроскопом. Результати дослідження з успіхом використовуються для цілей спорово-пилкового аналізу.

G.C.S. Clarke, M.R. Jones (1977) вивчали морфологію пилкових зерен десяти видів роду *Plantago* під світловим і сканувальним електронним мікроскопами. За будовою обідка, кришечки та елементами будови скульптури екзини автори виділили сім палінотипів та склали ключі для їхнього визначення.

Дослідження пилкових зерен 13 видів роду *Plantago* флори Єгипту під світловим, сканувальним і трансмісійним електронними мікроскопами, проведені (Saad, 1986). За будовою апертур автором було встановлено дві групи пилкових зерен, а за наявністю й відсутністю обідка та кришечки – чотири палінотипи. Вивчено пилкові зерна 11 видів родини *Plantaginaceae* флори Йордану (Al-Quran, 2004).

Короткі відомості про пилкові зерна родини *Globulariaceae* DC., зокрема трьох видів роду *Globularia* є у праці G. Erdtman (1952). Л.І. Альошиною (1972) під світловим мікроскопом досліджені пилкові зерна *G. aphyllantes*. Найдетальніше вивчення пилкових зерен десяти видів роду *Globularia* та одного виду роду *Poskea* проведено (Argue, 1993).

Морфологію пилкових зерен родини *Hippuridaceae*, зокрема, *H. vulgaris* раніше вивчали із використанням світлового мікроскопа (Erdtman, 1943, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Куприянова, 1972; Moore, Webb, 1983 та ін.), електронно-мікроскопічні дослідження практично не проводилися.

Описи й мікрофотографії пилкових зерен деяких видів родини *Callitrichaceae*, під світловим мікроскопом є у працях різних авторів (Erdtman, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Алешина, 1978; Moore, Webb, 1983 та ін.). Найґрунтовнішими є дві праці, присвячені результатам дослідження пилкових зерен роду *Callitriche* з використанням сканувального й трансмісійного електронних мікроскопів. В одній представлені результати дослідження пилкових зерен шести видів цього роду (Martinsson, 1993), друга значна праця (Cooper et al.,

2000) містить дані з морфології та ультраструктури екзини пилкових зерен 13 видів роду *Callitriche*.

J. Keenan (1969) дослідив пилкові зерна 37 видів роду *Buddleia*, родини *Buddleiaceae* під світловим мікроскопом. Встановлено, що пилкові зерна мають 3–5-борозно-оровий тип апертур з сітчастою скульптурою.

W. Punt, P.W. Leenhouts (1967) вивчили морфологію пилкових зерен представників 21 роду родини *Loganiaceae* s. l. під світловим мікроскопом, серед них таких, що за новітніми системами вміщені до родини *Scrophulariaceae*. Встановлено, що пилкові зерна представників родів *Nicodemia*, *Buddleja*, *Chilianthus* 3-, (4)-борозно-орові з гладенькою, перфорованою й дрібносітчастою скульптурою. Пилкові зерна роду *Gomphostigma* 3-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою, роду *Emorya* 4-борозно-орові з гладенькою та перфорованою скульптурою. Пилкові зерна роду *Plocosperma* 3-борозно-орові, з довгими борознами, дрібносітчастою скульптурою. Пилкові зерна роду *Nuxia* 3-борозно-орові з гладенькою, перфорованою та сітчастою скульптурою. Пилкові зерна роду *Retzia* 3-борозно-орові з нечіткими орами, гранулярними мембранами борозен і сітчастою скульптурою поверхні.

Були проведені паліноморфологічні дослідження представників родини *Verbenaceae*. Так, є обмежені відомості щодо морфології пилкових зерен роду *Verbena* (Faegri, Iversen, 1964). G. Erdtman (1952) подає коротку характеристику пилкових зерен *V. stricta*. У праці (Moore, Webb, 1983) наводиться опис та мікрофотографії пилкових зерен *V. officinalis*. А.Л. Купріянова (Купріянова, Алешина, 1978) детальніше вивчила морфологічні особливості пилкових зерен *Vitex agnus-castus*.

За допомогою комплексу методів світлової та сканувальної електронної мікроскопії були досліджені чотири види роду *Verbena* та одного виду з роду *Vitex* групою іранських вчених (Abbas Azimi et al., 2006). Досліджено паліноморфологічні особливості дев'яти видів з трьох родів родини *Verbenaceae* флори Пакистану (Munsif et al., 2007).

Найдетальніше дослідження пилкових зерен родини *Verbenaceae* проведено В. Raj (1983а, 1987). За допомогою комплексу методів світлової, сканувальної й трансмісійної електронної мікроскопії вивчено паліноморфологічні особливості 228 видів, що належать до 68 родів родини *Verbenaceae*, з них у пилкових зерен 11 видів досліджено стратифікацію та ультраструктуру екзини.

В. Raj (1984) вивчені пилкові зерна 21 виду з трьох родів родини *Symphoremaceae*. Пилкові зерна представників цієї родини 3-борозні зі зморшкуватою, зморшкувато-ямчастою, дрібносітчастою й подвійно-сітчастою скульптурою екзини. У пилкових зерен деяких представників роду *Symphorema* виявлено кришечку. Зроблено висновок, що пилкові зерна *Symphoremaceae* відрізняються від таких *Verbenaceae*. Подібний комплекс паліноморфологічних ознак, відзначає автор, характерний для деяких представників *Viticoideae* та *Caryopteroideae* родини *Verbenaceae*.

В. Raj (1985) досліджені пилкові зерна десяти видів з трьох родів родин *Nesogenaceae* та *Cyclocheilaceae*. Пилкові зерна 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою екзини. Такий комплекс ознак відрізняє пилкові зерна представників цих родин від таких родини *Verbenaceae*.

В. Raj, Е. Grafström (1985) дослідили пилкові зерна 51 виду з 10 родів родини *Chloanthaceae*. Було встановлено, що пилкові зерна 3-борозні та 6-борозні з гладенькою, перфорованою, зморшкуватою, дрібносітчастою, бородавчастою й шипикуватою скульптурою екзини. Для пилкових зерен представників деяких родів, зокрема, *Lachnostachys*, *Mallophora*, *Pityrodia* характерна кришечка. За типом апертур, структурою й скульптурою екзини, формою та елементами будови апертур виділено десять паліотипів. Зроблено висновок про подібність пилкових зерен представників родів *Spartothamnella* (родина *Chloanthaceae*), *Teucridium* (родина *Verbenaceae*) і *Teucrium* (*Labiatae*).

Т.В. Chadwell, С.І. Wagstaff (1992) дослідили пилкові зерна роду *Phryma*. Було встановлено, що пилкові зерна 3-борозні з перфорованою й дрібносітчастою скульптурою. Також автори вивчили морфологію пилкових зерен 12 видів з семи родів близькоспоріднених родин. Показано, що пилкові зерна роду *Phryma*

відрізняються від таких представників підродини *Verbenoideae*, родини *Verbenaceae*.

В. Raj (1983b) досліджені пилкові зерна десяти видів з п'яти родів родини *Stilbaceae*. Встановлено, що пилкові зерна 3-борозно-орові зі зморшкуватою, перфорованою, струменясто-сітчастою й сітчасто-паличковою скульптурою екзини. Автор виділив сім палінотипів за скульптурою екзини та апертурних мембран. Він відзначив, що подібний тип апертур і типи скульптури характерні для багатьох представників *Lamiales*, але у такому комплексі лише для пилкових зерен *Stilbaceae*.

Дослідження пилкових зерен родини *Lamiaceae* проведено М.С. Abu-Asab, Р.Д. Cantino (1989, 1992, 1993a, b, 1994) з використанням світлового та сканувального електронного мікроскопів. Автори вивчили паліноморфологічні особливості 356 видів, що належать до 79 родів цієї родини. Встановлено, що пилкові зерна характеризуються різними типами апертур: 3-, 4-, 6-борозним та різними типами скульптури: шипикуватою, бородавчастою, надпокривно-сітчастою, надпокривно-зморшкуватою, сітчастою, гранулярною, надпокривно-сітчасто-шипикуватою. Отримані дані використані у таксономії підродини *Lamioideae*.

А.Є. Пожидаєв (1989, 1990) дослідив пилкові зерна 320 видів, що належать до 162 родів родини *Lamiaceae* з використанням світлового й сканувального електронного мікроскопів. Автором виділено три основних типи екзини пилкових зерен *Lamiaceae*: *Stachys*, *Amethystea* і *Lamium*. Також показано різноманіття типів скульптури пилкових зерен, що укладаються у чіткий морфологічний ряд. Автором розроблені додаткові паліноморфологічні терміни для опису підтипів. У результаті вивчення дослідником був зроблений висновок, що ознаки пилкових зерен родини *Lamiaceae* не знаходять чітких систематичних залежностей та їх неможливо класифікувати на основі систематичного підходу. Автор також відзначає, що ознаки пилкових зерен можна використати для вирішення деяких питань систематики.

S.J. Wagstaff (1992) вивчив морфологію пилкових зерен представників 19 родів триби *Mentheae*, родини *Lamiaceae*. Встановлено, що пилкові зерна 6-борозні з перфорованою, дрібносітчастою й сітчастою скульптурою екзини. Отримані паліноморфологічні дані зіставлені з системою триби *Mentheae*.

Н.-К. Moon, S.-P. Hong (2003) дослідили пилкові зерна 15 видів роду *Lycopus*, триби *Mentheae*, родини *Lamiaceae*. Пилкові зерна 6-борозні з двічі-сітчастою скульптурою. Встановлено, що рід *Lycopus* однорідний за паліноморфологічними даними.

Вивчено морфологію пилкових зерен 11 видів роду *Mentha* родини *Lamiaceae* (Celenk et al., 2008a). Встановлено, що пилкові зерна всіх досліджених видів 6-борозні, у секції *Pulegium* пилкові зерна мають двічі-сітчасту скульптуру екзини, тимчасом як у секції *Menthae* – сітчасту.

Досліджено морфологічні особливості пилкових зерен 40 видів роду *Nepeta* (Celenk et al., 2008b). Встановлено, що пилкові зерна 6-борозні (зрідка 4-борозні). Виділено два типи пилкових зерен за скульптурою екзини: дрібносітчаста та двічі-сітчаста. У кожному типі виділено два і п'ять підтипів відповідно. Отримані дані зіставлені з системою роду.

М.М. Harley (1992) дослідив пилкові зерна 51 виду з 12 родів підтриби *Ociminae*, родини *Lamiaceae*. Встановлено, що пилкові зерна 6-борозні з двічі-сітчастою скульптурою. Було виділено вісім палінотипів за будовою стінок і комірок, розташуванням сітки, формою, обрисами й розмірами пилкових зерен.

Детальне дослідження пилкових зерен 16 видів роду *Caryopteris* родини *Lamiaceae* проведено групою дослідників (Abu-Asab et al., 1993). Встановлено, що цей рід є гетероморфним за ознаками пилкових зерен. Вони 3-, 6-борозні та 3-порові з шипикуватою, бородавчастою, дрібносітчастою й двічі-сітчастою скульптурою. На підставі цих ознак виділено три палінотипи. Отримані паліноморфологічні дані зіставлені з системою роду.

Т.В. Крестовська та І.М. Васільєва (Крестовская, Васильева, 1997) вивчили морфологію пилкових зерен 44 видів роду *Stachys* та 5 видів роду *Betonica* родини *Lamiaceae*. Встановлено, що пилкові зерна роду *Stachys* мають 3-(4)-борозний

тип апертур з одинарно- або двічі-сітчастою скульптурою екзини. За характером скульптури автори виділили три групи та дві підгрупи. Пилкові зерна роду *Betonica* 3-борозні, виявляють подібність до таких роду *Stachys*. Зроблено висновок, що особливості пилкових зерен на видовому та родовому рівні виявились не досить надійними для вирішення завдань систематики.

Досліджено пилкові зерна п'яти видів роду *Salvia* (Kahraman et al., 2009, 2010; Dereboyu et al., 2010). Встановлено, що пилкові зерна мають 6-борозний тип апертур з двічі-сітчастою та двічі-сітчасто-перфорованою скульптурою екзини.

Нещодавно досліджено пилкові зерна шести видів з чотирьох родів підродини *Stachyoideae*, родини *Lamiaceae* (Al-Watban et al., 2015). Пилкові зерна характеризуються 3-, 6-борозним типом апертур з перфорованою, сітчастою та двічі-сітчасто-перфорованою скульптурою екзини.

Досліджено морфологічні особливості пилкових зерен 22 видів роду *Origanum* флори Туреччини (Hanife Akyalçin, 2003). Встановлено два типи скульптури екзини пилкових зерен та виділено три палінотипи за комплексом ознак.

R.W. Scotland (1992, 1993) вивчив морфологічні особливості пилкових зерен представників 36 родів родини *Acanthaceae*. Варто відзначити, що досліджені пилкові зерна більшості родів, що належать до підродини *Acanthoideae*, триби *Ruellieae*, а також одного роду триби *Whitfieldieae*. Пилкові зерна мають типи апертур: 2-, 3-, 4-борозно-оровий, 3-зливо-борозно-оровий, 2-, 3-порово-оровий, 3-4-поровий, багатопоровий. Пилкові зерна характеризуються різними типами скульптури: перфорований, дрібносітчастий, сітчастий, великосітчастий, подвійно-сітчастий, перфоровано-шипикуватий, сітчасто-шипикуватий, шипикуватий та горбкуватий.

E. Figueiredo, M. Keith-Lucas (1996) дослідили пилкові зерна 11 видів роду *Brachystephanus*, родини *Acanthaceae*. Пилкові зерна 2-, 3-, 4-порові, з гладенькою, перфорованою, гранулярною та шипуватою скульптурою екзини.

Виділено п'ять палінотипів, складено ключі для визначення видів за пилковими зернами.

T. Melhelm, C. Mauro (1973) дослідили пилові зерна восьми видів з трьох родів родини *Gesneriaceae*. Встановлено, що пилові зерна характеризуються 3-борозним і 3-борозно-оровим типом апертур.

N.H. Williams (1978) вивчив морфологію пилових зерен 200 видів родини *Gesneriaceae*, підродини *Gesnerioideae*. Встановлено, що пилові зерна 3-борозні й 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою екзини. Відмінності виявлено за елементами будови сітки екзини. Показано, що паліноморфологічні дані можна використовувати для вирішення завдань систематики цієї підродини. Проведено порівняльний аналіз пилових зерен на рівні триб, родів і видів підродини *Gesnerioideae*. Встановлено, що найрізноманітнішою за будовою пилових зерен є триба *Episcieae*.

K.J. Fritze, N.H. Williams (1988) дослідили пилові зерна 67 видів з п'яти родів родини *Gesneriaceae*, підродини *Gesnerioideae*. Встановлено, що пилові зерна характеризуються 3-борозним та 3-борозно-оровим типами апертур з перфорованою та сітчастою скульптурою екзини. Відмінності виявлено у будові апертур та елементах скульптури екзини. Встановлено, що вихідним типом пилових зерен можна припустити 3-борозний з дрібносітчастою скульптурою.

Були досліджені пилові зерна представників родини *Bignoniaceae*. В.В. Григор'єва, П.І. Токарев (2005) вивчили пилові зерна 22 видів роду *Tabebuia* під світловим й сканувальним електронним мікроскопами. J. Vuurman (1977) вивчив морфологію пилових зерен представників 83 родів. Автором встановлено, що родина *Bignoniaceae* досить різноманітна за будовою пилових зерен. За результатами досліджень він виділив сім палінотипів: тетради, безапертурні, 3-борозні, злито-борозні, багатоборозні/багатопорові, багатозлито-борозні, порові або з викривленими борознами. У 3-борозному типі автор виділив 11 підтипів за будовою борозних мембран та елементами будови скульптури екзини. Автором складені морфологічні ряди апертурних типів: 1) монади – тетради; 2) 3-борозні – 3-борозні з кришечкою; 3) 3-борозні – злитоборозні –

багатоборозні – багатопорові; 3) борозні – злитоборозні. Скульптура поверхні: гладенька, перфорована, різносітчаста. Отримані паліноморфологічні дані зіставлені з систематичним розподілом родини *Bignoniaceae* (Buurman, 1977).

A.H. Gentry, A.S. Tomb (1979) дослідили пилкові зерна 151 виду з 80 родів родини *Bignoniaceae* під світловим та сканувальним електронним мікроскопами. Виділено 16 типів пилкових зерен за типом апертур та скульптурою поверхні: 3-борозні (4–6-борозні), гладенька та дрібноперфорована скульптура; 3-борозні тетради чи поліади, гладенька; 3(4)-борозні, тонко-сітчаста; ареолятні/багато-зливо-борозні, ареолятні тетради; безапертурні, середньо-сітчаста; безапертурні, грубо-сітчаста; зливо-борозні, грубо-сітчаста; 3-борозні, грубо-сітчаста; багатопорові, тонко-сітчаста; багатопорові, грубо-сітчаста; спірально-апертурні, багатоборозні; безапертурні, шипикувата; багатопорові, складна скульптура; 3-порові. Отримані паліноморфологічні дані зіставлені з розподілом родини *Bignoniaceae* на триби. Зроблено висновок, що особливості пилкових зерен можна використовувати для вирішення завдань систематики у цій родині. Дані морфології мають значення на родовому та внутрішньородовому рівні. Представники окремих родів (наприклад, *Tanaecium*) характеризуються різними типами апертур. Було зроблено припущення, що вихідним типом пилкових зерен є 3-борозний з тонко-сітчастою скульптурою (Gentry, Tomb, 1979).

I.K. Ferguson, T. Santisuk (1973) дослідили пилкові зерна 23 видів з восьми родів родини *Bignoniaceae* під світловим та сканувальним електронним мікроскопами. Встановлено, що пилкові зерна 3-борозні, зливо-борозні, 3-борозно-орові та багатопорові з різними підтипами сітчастої скульптури екзини. Наводяться загальні паліноморфологічні характеристики кожного роду, а також ознаки пилкових зерен для розрізнення таксонів на внутрішньородовому рівні.

M.M. Harley, H.I. Banks (1994) дослідили пилкові зерна роду *Fernandoa* родини *Bignoniaceae* під світловим, сканувальним і трансмісійним електронними мікроскопами. Встановлено, що пилкові зерна 3-борозні з сітчастою скульптурою екзини, мають характерні два або три розриви на борознах.

Chen Zhiyan (1983) дослідив пилкові зерна шести видів роду *Paulownia*. Автором було встановлено, що пилкові зерна 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою екзини.

Морфологічні особливості пилкових зерен десяти видів з чотирьох родів родини *Martyniaceae* вивчили (Bretting, Nilsson, 1988). Авторами виділено три палінотипи: сітчастий (*Martinia*), ареолятний (*Proboscidea* та *Ibicella*) і кільцеподібний (*Craniolaria*). Автори показали, що пилкові зерна родини *Martyniaceae* чітко відрізняються від таких *Pedaliaceae*, які мають 5–13-борозний тип апертур. Пилкові зерна представників *Martyniaceae*, зокрема *Proboscidea* та *Ibicella* виявляють подібність до таких *Bignoniaceae* (зокрема, родів *Delostoma*, *Mansoa*, *Catalpa*). Вивчено морфологічні особливості пилкових зерен шести видів з трьох родів родини *Pedaliaceae* (Kordofani, Hakim, 2013). Досліджено пилкові зерна монотипної родини *Trapellaceae* Honda & Sakis. (Kataoka, Miyoshi, 2002).

Короткі відомості про морфологію пилкових зерен окремих представників родини *Lentibulariaceae*, зокрема роду *Utricularia*, є у працях деяких авторів (Заклинская, 1950; Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983). Детальніше пилкові зерна цього роду досліджував (Huynh, 1968). За будовою апертур автор виділив п'ять паліногруп. G. Thanikaimoni (1966) вивчав пилкові зерна роду *Utricularia* флори Індії. Досліджені пилкові зерна він розподілив на три групи. Морфологію пилку окремих представників родів *Utricularia* та *Pinguicula* досліджували Л.А. Купріянова та Л.А. Альошина (Купріянова, Алешина, 1978). У всіх цих публікаціях наводяться результати дослідження пилкових зерен під світловим мікроскопом та їхні рисунки або окремі мікрофотографії.

Морфологію та ультраструктуру екзини пилкових зерен роду *Utricularia* за допомогою світлового, сканувального й трансмісійного електронних мікроскопів досліджували (Lobreau-Callen et al., 1999). За будовою апертур вони виділили дев'ять палінотипів, за структурою екзини – шість. Короткий опис пилку *Pinguicula ehlerse* під сканувальним електронним мікроскопом містить праця (Halbritter, 2000-onwards).

У результаті аналізу літературних та оригінальних даних нами показано, що пилкові зерна представників порядку *Lamiales* мають різні типи апертур та скульптури екзини, що дає змогу використовувати паліноморфологічні дані для з'ясування проблемних питань систематики цієї групи на різних рівнях (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 всіх систематичних груп. 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 утруднює їхню ідентифікацію у спорово-пилкових спектрах з відкладів квартиру. Обмежені відомості про морфологію пилкових зерен не дають змоги визначати представників *Lamiales* з необхідною точністю.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. 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; MW). Для вивчення пилкових зерен під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) використаний загальноприйнятий ацетолізний метод (Erdtman, 1952) та метод спиртової фіксації (Wodehouse, 1935) з подальшим застосуванням сафраніну (модифікація методу з використанням метиленової зелені). Вимірювали 20 пилкових зерен кожного зразка при збільшенні $\times 700$. Мікрофотографії зроблені цифровими фотоапаратами Sony Cyber-shot DSC-W5 та Canon Power-shot A560 (збільшення мікроскопа – $\times 700$).

Для дослідження пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-35C, JSM-6060LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. При описі пилкових зерен використано загальноприйняту термінологію (Куприянова, Алешина, 1972; Punt et al., 1994; Токарев, 2002). Досліджено пилкові зерна 327 видів (більше 500 зразків) – представників 107 родів з 14 родин порядку *Lamiales*. При порівнянні паліноморфологічних особливостей представників родин порядку *Lamiales* враховані також усі наявні літературні дані щодо 300 родів і 15 родин.

Calceolariaceae: *Calceolaria*;

Plantaginaceae: *Gratiola*, *Scoparia*, *Ourisia*, *Chelone*, *Collinsia*, *Penstemon*, *Uroskinnera*, *Russelia*, *Antirrhinum*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria*, *Kickxia*, *Misopates*,

Linaria, Callitriche, Hippuris, Ellisiophyllum, Sibthorpia, Globularia, Campylanthus, Hemiphragma, Digitalis, Erinus, Hebe, Lagotis, Veronica, Wulfenia, Plantago;

Scrophulariaceae: *Alonsoa, Colpias, Diascia, Diclis, Hemimeris, Nemesia, Anthicharis, Aptosimum, Peliostomum, Eremophila, Myoporum, Scrophularia, Verbascum, Celsia, Limosella, Sutera, Zaluzianskya, Freylinia, Oftia, Phygellus, Teedia, Buddlejia, Emorya, Gomphostigma;*

Linderniaceae: *Lindernia;*

Lamiaceae: *Clerodendrum, Vitex;*

Mazaceae: *Dodartia, Mazuz;*

Phrymaceae: *Erythanthus;*

Paulowniaceae: *Paulownia, Wightia;*

Orobanchaceae: *Agalinis, Bartsia, Bellardia, Boschniakia, Brandisia, Bungea, Castilleja, Cistanche, Cordylanthus, Cycnium, Cymbaria, Cymbochasma, Epifagus, Escobedia, Lamourouxia, Lathraea, Lindenbergia, Macrosyringion, Mannagettaea, Melampyrum, Melasma, Odontites, Orobanche (включаючи Phelipanche), Orthocarpus, Parentucellia, Pedicularis, Phelypaea (=Diphelypaea), Phtheirospermum, Radamea, Rhinanthus, Rhynchocorys, Siphonostegia, Tozzia, Tryphysaria, Xylocalyx;*

Verbenaceae: *Aloysia, Verbena;*

Pedaliaceae: *Sesamum;*

Martyniaceae: *Proboscidea;*

Bignoniaceae: *Campsis, Catalpa, Incarvillea, Niedzwedzkia;*

Lentibulariaceae: *Pinguicula, Utricularia.*

Виготовлено більше 1400 препаратів, що зберігаються в паліотечі Інституту ботаніки ім. 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 родинках 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 сучасними системами. В основному тексті дисертації ми наводимо авторів надродових таксонів переважно 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.

В опублікованій монографії "Атлас пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae*" (Цимбалюк, Мосякін, 2013), Додатку А – "Список досліджених видів" та у розділі 4 наводяться автори при таксонах, тому вони відсутні в інших розділах дисертації. Відповідні відомості також доступні в міжнародних базах даних (зокрема, IPNI <http://www.ipni.org>).

При описі пилкових зерен використовувалась традиційна послідовність (Куприянова, Алешина, 1972, 1978). Наводяться дані світлової та сканувальної електронної мікроскопії та цитації досліджених зразків. Для складання характеристик використовували загальноприйняті палиноморфологічні терміни (Куприянова, Алешина, 1972; Мейер-Меликян и др., 2004), основні з них наводяться у дисертації. Всі мікрофотографії подані у відповідності до описів пилкових зерен.

2.2. Основні палиноморфологічні терміни

Апертура – потоншена ділянка оболонки пилкових зерен, що за скульптурою та ультраструктурою переважно відрізняється від всієї поверхні. Потоншення охоплює один або декілька шарів оболонки. Форма апертури у різних ділянках оболонки може бути різною. Апертура забезпечує доступ води і поживних речовин всередину пилкового зерна, виконує функцію гармомегата і слугує місцем виходу пилкової трубки при проростанні. Тип апертури визначається її формою та положенням.

Апокольпійум – полярна область пилкового зерна, відмежована кінцями борозен.

Борозна – апертура витягнутої форми, у якої довжина більш ніж у два рази перевищує ширину. Борозни іноді зливаються на полюсах, утворюючи злитно-борозні пилкові зерна.

Інтина – внутрішня частина оболонки пилкового зерна. Нестійка, легко порушується під дією кислот та лугів, як і цитоплазма.

Лептома – потоншена ділянка екзини, що має нечіткі обриси і виконує функцію апертури. Бувають видовженої або округлої форми, розташовані на дистальній або проксимальній сторонах, зрідка на інших ділянках пилкового зерна.

Мезокольпій – екваторіальна область пилкового зерна, відмежована апертурами.

Мембрана апертури – частина оболонки пилкового зерна, що формує дно апертури, часто скульптурована.

Кришечка – центральне потовщення порової чи борозної мембрани.

Обідок – область екзини навколо апертури, що відрізняється за товщиною або скульптурними елементами.

Ора – ендоепертура, округла або овальна, витягнута екваторіально або меридіонально. Краї ендоепертури - ори виходять за межі екзоапертури – борозни або пори.

Перфорація – наскрізний отвір в ектекзині, з діаметром менше 1,0 мкм.

Підстильний шар – внутрішній шар ектекзини, що підстиляє стовпчики.

Покрив – зовнішній шар ектекзини, утворений злитими головками стовпчиків, скульптурований шипиками, горбочками та іншими елементами.

Полярна вісь – лінія, що з'єднує проксимальний та дистальний полюси пилкового зерна.

Пора – округла чи майже округла апертура, у якої відношення довжини до ширини менше двох.

Розміри пилкових зерен визначаються довжиною більшої вісі пилкового зерна: дуже дрібні пилкові зерна (менше 10,0 мкм), дрібні (10,0–20,0 мкм), середні (20,0–50,0 мкм), великі (50,0–100,0 мкм), дуже великі (100,0–200,0 мкм) і гігантські (більше 200,0 мкм).

Руги – короткі борозенки, глобально розташовані на поверхні пилкового зерна.

Скульптура поверхні – надпокривні елементи різної форми і розмірів.

Стовпчиковий шар – шар ектекзини, що складається з структурних елементів, що нагадують стовпчики. Останні прямі або звиваються у верхній частині.

Екваторіальний діаметр – лінія, що розташована в екваторіальній площині перпендикулярно до полярної вісі і пересікається з нею.

Екзина – зовнішній шар оболонки пилкового зерна, стійкий до дії кислот і лугів, складається з спорополеніну.

Ектекзина – зовнішній шар екзини, забарвлюється основним фуксином і характеризується високою електронною густиною при дослідженні на трансмісійному електронному мікроскопі.

Ендекзина – внутрішній шар екзини, не забарвлюється основним фуксином і характеризується низькою електронною густиною при дослідженні на трансмісійному електронному мікроскопі.

РОЗДІЛ 3

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ *LAMIALES*

3.1. Морфологічні ознаки пилкових зерен

Агрегатний стан. За агрегатним станом пилкові зерна досліджених видів порядку *Lamiales* у вигляді монад (представники майже всіх родин), у вигляді тетрад (деякі роди родини *Bignoniaceae*).

Форма та обриси. За формою пилкові зерна еліпсоїдальні, сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні, за обрисами з полюса 2-лопатеві, слабо-2-лопатеві (деякі види роду *Pedicularis*), слабо-3(4)-лопатеві, округло-3-лопатеві, округло-трикутні, 3-, 4-лопатеві, 5–19-лопатеві (види родів *Diascia*, *Diclis*, *Hemimeris*, *Nemesia*, *Utricularia*, *Pinguicula*, *Sesamum*, *Incarvillea*, *Niedzwedzkia* та ін.), з екватора еліптичні, широкоеліптичні, округлі.

Розміри. Для пилкових зерен характерні дрібні, середні та великі розміри. Найменші виявлено у пилкових зерен *Scoparia annua*, *Uroskinnera hirtiflora* var. *hirtiflora* та *Calceolaria leptantha*, найбільші – у *Catalpa ovata*, *C. bignonioides*, *Proboscidea louisianica*.

Апертури. Пилкові зерна представників *Lamiales* характеризуються значним різноманіттям типів апертур.

Прості типи апертур. Борозний тип.

1) **3-, 4-борозний** тип характерний для пилкових зерен представників родів *Veronica*, *Hebe*, *Rhinanthus*, *Odontites*, *Lathraea*, *Tozzia*, *Bartsia*, *Cymbochasma*, *Melampyrum*, *Orobanche*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Campsis radicans*, *Alonsoa*, *Diclis* та ін.

2) **6-, 7-, 8-борозний** тип виявлено у пилкових зерен родів *Diclis* та *Hemimeris*.

3) **Спірально-борозний** тип мають пилкові зерна *Erythranthe guttata* (= *Mimulus guttatus*).

4) **Злито-борозний** характерний для видів роду *Pedicularis*.

Ругатний тип.

1) (1-), 2-, 3-, (4)-ругатний тип мають пилкові зерна окремих видів родів *Orobanche* та *Epifagus*.

2) 4-, 6-ругатний тип характерний для пилкових зерен роду *Hippuris*.

Поровий тип. Поровий тип апертур мають пилкові зерна представників родів *Plantago*, *Littorella*, *Sibthorpia*.

Безапертурний тип. Безапертурний тип мають пилкові зерна представників родів *Callitriche*, *Orobanche*, *Catalpa ovata*, *C. bignonioides* та *Proboscidea louisianica*.

Складні типи апертур.

I. Борозно-оровий тип.

1) 3-, 4-борозно-оровий тип переважає у пилкових зерен представників більшості родів. Зокрема, характерний для пилкових зерен родів *Veronica* (секції *Pseudolysimachium*), *Lagotis*, *Wulfenia*, *Digitalis*, *Erinus*, *Globularia*, *Chelone*, *Gratiola*, *Scrophularia*, *Verbascum*, *Celsia*, *Limosella*, *Dodartia*, *Colpias*, *Freylinia*, *Phygellus*, *Oftia*, *Teedia*, триби *Antirrhineae* та ін.

2) 5-, 6-, 7-борозно-оровий тип характерний для пилкових зерен представників роду *Pinguicula*, *Diascia*, *Nemesia*.

II. Злитоборозно-оровий тип мають пилкові зерна родів *Anthicharis*, *Aptosimum*, *Peliostomum*.

III. Борозно-зливооровий тип. Для пилкових зерен роду *Utricularia* характерний 11–18(19)–борозно-зливооровий тип.

Борозни довгі, короткі, вузькі, широкі, з нечіткими, чіткими, нерівними, рівними, хвилястими краями, інколи краї борозен потовщені. Кінці борозен загострені, тупі чи заокруглені, зрідка розширюються до притуплених кінців, інколи зливаються на полюсах. Ори нечіткі, чіткі, видовжені за екватором, уздовж борозен, прямокутні, еліптичні, квадратні, округлі, закриті чітким замком або незначно прикриті краями борозен. Зрідка на борознах спостерігаються поперечні розриви на місці ор, що заходять на міжапертурні ділянки.

Екзина. У пилкових зерен представників більшості досліджених родів екзина складається з ектекзини та ендекзини. Ектекзина покривно-стовпчикова,

складається з покриву, стовпчиків та підстильного шару. У пилових зерен *Callitriche* ектекзина безпокровна, стовпчики чіткі, розташовані рідко, знизу тонкі, з розширеними головками. Підстильний шар зливається з ендекзиною. У пилових зерен *C. hermaphroditica* екзина відсутня, оскільки їх спородерма представлена лише інтиною.

При вивченні пилових зерен під СМ спостерігається тонкий або товстий покрив, що дорівнює стовпчиковому шару або у певних співвідношеннях для кожного виду тонший чи ширший за нього, стовпчики чіткі або нечіткі, тонкі або товсті, розташовані густо чи рідко, рівномірно або нерівномірно. Підстильний шар і ендекзину під СМ розділити практично неможливо, оскільки вони зливаються в один рівномірно потовщений утвір. У пилових зерен *Hippuris vulgaris*, *Gratiola officinalis*, *Uroskinnera hirtiflora* var. *hirtiflora*, *Calceolaria leptantha*, деяких видів роду *Orobanche* та деяких представників триби *Aptosimeae* диференціація на шари непомітна.

Скульптура. У пилових зерен представників порядку *Lamiales* представлені різні типи простої (13 типів) та складної (19 типів) скульптури екзини. У деяких типах виділено підтипи.

Прості типи скульптури: гладенька, перфорована, ямчаста (дрібноямчаста), зморшкувата, сітчаста (дрібносітчаста, великосітчаста, різносітчаста), струменяста, горбкувата (великогорбкувата, дрібногорбкувата), зерниста (дрібнозерниста), паличкова, гранулярна, бородавчаста, шипикувата, гемматна.

Складні типи скульптури: зморшкувато-перфорована, зморшкувато-ямчаста, струменясто-сітчаста, шипикувато-струменяста, зморшкувато-горбкувата, зморшкувато-сітчаста, сітчасто-паличкова, сітчасто-паличково-зерниста, переплетено-сітчаста (переплетено-дрібносітчаста), переплетено-дрібносітчасто-горбкувата, дрібнозернисто-перфорована, дрібнозернисто-горбкувато-перфорована, зернисто-горбкувато-перфорована, зернисто-горбкувата (дрібнозернисто-горбкувата), зернисто-бородавчаста, шипикувато-перфорована, шипикувато-ямчаста, шипикувато-горбкувата (шипикувато-дрібногорбкувата, шипикувато-великогорбкувата), сітчасто-зірчаста.

Аналіз типів скульптури на рівні окремих родин показав, що найбільше різноманіття як простих так і складних типів скульптури екзини характерні для родини *Plantaginaceae*. У пилкових зерен цієї родини також представлені типи скульптури екзини 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 елементами її будови: 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 представників родини *Scrophulariaceae* переважає сітчаста скульптура екзини. Варто відзначити, що сітчаста скульптура екзини також відрізняється за елементами її будови: розмірами та формою стінок і комірок. Виявлено також струменясту скульптуру екзини, яка характерна лише для пилку представників триби *Aptosimeae*.

У пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* переважає сітчасто-паличкова скульптура екзини, яка не представлена в пилкових зерен родини *Scrophulariaceae* і лише зрідка трапляється у пилкових зерен деяких представників родини *Plantaginaceae* (зокрема, роду *Veronica*). Сітчасто-зірчаста скульптура екзини виявлена лише у пилкових зерен родини *Orobanchaceae* і зрідка у пилку деяких представників родини *Plantaginaceae* (зокрема, роду *Callitriche*). Для пилкових зерен родини *Orobanchaceae* характерні типи скульптури, які не представлені в інших родин: переплетено-дрібносітчастий, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватий, зернисто-горбкувато-перфорований, дрібнозернистий, дрібнозернисто-перфорований, бородавчастий, зернисто-бородавчастий, гемматний, бородавчасто-гемматний.

У пилкових зерен представників родин *Phrymaceae*, *Paulowniaceae*, *Calceolariaceae*, *Linderniaceae*, *Bignoniaceae*, *Mazaceae*, *Martyniaceae*, *Lamiaceae* переважає сітчаста скульптура екзини. Для пилкових зерен родини *Verbenaceae* характерна гладенька скульптура екзини, для пилку родини *Lentibulariaceae* –

гладенька та сітчаста; для пилкових зерен представників родини *Pedaliaceae* – бородавчаста.

Аналіз типів апертур на рівні окремих родин показав, що для пилкових зерен представників родини *Plantaginaceae* характерні такі основні типи: борозний, борозно-оровий, ругатний, поровий та безапертурний. Для пилкових зерен родини *Scrophulariaceae* – борозний, борозно-оровий та злитоборозно-оровий. Для пилку родини *Orobanchaceae* – борозний, злитоборозний, борозно-оровий, ругатний та безапертурний.

3.2. Палінотипи, паліногрупи та підгрупи пилкових зерен

За типом апертур пилкових зерен у порядку *Lamiales* виділено сім палінотипів, 21 паліногрупу. У кожній паліногрупі за скульптурою екзини виділено підгрупи (загалом 84). Варто відзначити, що у пилкових зерен представників деяких родів виявлено декілька типів апертур та скульптури, тому вони розміщені у декількох паліногрупах. Нижче наводимо список палінотипів, паліногруп та підгруп в межах порядку *Lamiales*, які виділені на підставі оригінальних даних.

Палінотип I. Пилкові зерна борозні.

Палінотип II. Пилкові зерна борозно-орові.

Палінотип III. Пилкові зерна злитоборозно-орові.

Палінотип IV. Пилкові зерна борозно-зливоорові.

Палінотип V. Пилкові зерна ругатні.

Палінотип VI. Пилкові зерна порові.

Палінотип VII. Пилкові зерна безапертурні.

Монади

Палінотип I

Пилкові зерна борозні

Паліногрупа 1. Пилкові зерна 3-борозні.

1) Скульптура перфорована. Вид: *Rhynchospora orientalis*.

- 2) Скульптура дрібнозернисто-перфорована. Вид: *Pedicularis sceptrum-carolinum*.
- 3) Скульптура зморшкувата. Види: *Rhinanthus vassilczenkoi*, *R. serotinus*, *R. vernalis*, *R. apterus*, *R. cretaceus*, *Odontites verna*.
- 4) Скульптура зморшкувато-ямчаста. Види: *Rhinanthus major*, *R. apterus*, *Odontites salina*, *Boschniakia rossica*.
- 5) Скульптура зморшкувато-горбкувата. Види: *Melampyrum polonicum*, *M. nemorosum*.
- 6) Скульптура зморшкувато-сітчаста. Види: *Castilleja applegatei*, *C. septentrionalis*, *Bellardia trixago*, *Cymbaria dahurica*.
- 7) Скульптура сітчаста. Вид: *Vitex agnus-castus*, *Collinsia grandiflora*.
- 8) Скульптура дрібносітчаста. Вид: *Phryma leptostachya*.
- 9) Скульптура струменяста. Види: *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. Види: *Veronica gentianoides*.
- 11) Скульптура шипикувато-струменяста. Види: *Ellisiophyllum pinnatum*.
- 12) Скульптура шипикувата. Види: *Veronica hederifolia*, *Clerodendrum bungei*.
- 13) Скульптура сітчасто-паличкова. Види: *Veronica peregrina*, *Macrosyringion glutinosum*, *Lathraea squamaria*, *Bartsia alpina*, *Cymbodasma borysthena*, *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*, *Triphysaria eriantha*, *Phtheirospermum chinense*, *Tryphysaria eriantha*.
- 14) Скульптура сітчасто-зірчаста. Вид: *Xylocalyx carteriae*, *Melasma rhinanthoides*.
- 15) Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Види: *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. Вид: *Melampyrum pratense*.

17) Скульптура зернисто-горбкувато-перфорована. Вид: *Tozzia carpatica*.

18) Скульптура дрібногорбкувата. Види: *Melampyrum arvense*, *M. argyrocomum*, *M. pratense*, *M. cristatum*.

19) Скульптура великогорбкувата. Види: *Veronica aphylla*.

20) Скульптура гранулярна. Види: *Veronica triphyllos*, *V. praecox*.

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

1) Скульптура струменяста. Вид: *Hebe pimerioides*.

2) Скульптура сітчасто-паличкова. Види: *Cymbocasma borysthenica*, *Parentucellia flaviflora*, *Epifagus virginiana*.

Паліногрупа 3. Пилкові зерна 3-, 4-борозні

1) Скульптура сітчаста. Вид: *Campsis radicans*.

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

1) Скульптура ямчаста й дрібносітчаста. Вид: *Diclis ovata*.

2) Скульптура сітчаста. Види: *Hemimeris montana*, *H. sabulosa*.

3) Скульптура шипикувато-перфорована. Вид: *Incarvillea olgae*, *Niedzwedzkia semiretschenskia*.

Паліногрупа 5. Пилкові зерна 12–14-борозні

1) Скульптура бородавчаста. Вид: *Sesamum indicum*.

Паліногрупа 6. Пилкові зерна 3-злитоборозні

1) Скульптура паличкова. Вид: *Pedicularis verticillata*.

2) Скульптура дрібнозернисто-горбувата. Вид: *Pedicularis oederi*.

Паліногрупа 7. Пилкові зерна 2-злитоборозні

1) Скульптура дрібнозерниста. Вид: *Pedicularis exaltata*.

2) Скульптура дрібноямчаста. Вид: *Pedicularis dasystachys*.

3) Скульптура дрібнозернисто-горбкувата. Вид: *Pedicularis hacquetii*, *P. sibthorpii*, *P. sylvatica*.

4) Скульптура дрібнозернисто-перфорована. Вид: *Pedicularis palustris*.

5) Скульптура дрібнозернисто-горбкувато-перфорована. Вид: *Pedicularis kaufmannii*.

Паліногрупа 8. Пилкові зерна спірально-борозні

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

Палінотип II

Пилкові зерна борозно-орові

Паліногрупа 9. Пилкові зерна 3-борозно-орові

1) Скульптура гладенька. Види: *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. Види: *Veronica gryniana*, *V. longifolia*, *V. spuria*, *V. incana*, *V. spicata*, *Digitalis ciliata*, *D. lutea*, *D. viridiflora*, *Russelia retrorsa*.

3) Скульптура ямчаста. Види: *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-ямчаста. Види: *Veronica viscosula*, *V. maeotica*, *V. orchidea*, *Digitalis ciliata*, *D. viridiflora*, *D. purpurea*, *D. grandiflora*, *Ourisia chamaedrifolia*.

5) Скульптура шипикувато-ямчаста. Вид: *Lagotis korolkovii*.

6) Скульптура шипикувато-дрібносітчаста. Вид: *Lagotis korolkovii*.

7) Скульптура шипикувата або шипикувато-горбкувата. Види: *Globularia aphyllantes*.

8) Скульптура дрібносітчаста: Види: *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: Види: *Cymbalaria muralis*, *Misopates orontium*, усі види роду *Linaria*, *Chelone glabra*, *Scoparia annua*, *Scrophularia donetzica*, *S. rupestris*, *S. goldeana*, *S. cretacea*, *S. bicolor* та всі види роду *Verbascum* (включаючи *Celsia*), *Limosella aquatica*, *Sutera linifolia*, *S. rotunolifolia*, *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. Вид: *Verbascum orientale*.

12) Скульптура струменясто-сітчаста. Види: *Digitalis laevigata*, *D. ferruginea*, *D. lanata*.

13) Скульптура сітчасто-паличкова. Види: *Boschniakia rossica*, *Cistanche tubulosa*.

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

1) Скульптура гладенька. Вид: *Buddleja asiatica*.

2) Скульптура ямчаста. Вид: *Veronica pseudoorchidea*, *Campylanthus salsoloides*.

3) Скульптура сітчаста: Види: *Antirrhinum majus*, *Linaria maeotica*, *L. cretacea*, *Scrophularia scopolii*, *S. nodosa*, *S. umbrosa*.

4) Скульптура переплетено-сітчаста. Види: *Scrophularia vernalis*.

5) Скульптура дрібносітчаста: Види: *Wulfenia carinthiaca*, *Kickxia elatine*.

6) Скульптура великосітчаста: Види: *Lagotis integrifolia*, *L. decumbens*.

7) Скульптура зморшкувата. Вид: *Veronica paczoskiana*.

8) Скульптура зморшкувато-ямчаста. Види: *Digitalis lutea*.

9) Скульптура струменясто-сітчаста. Види: *Digitalis nervosa*.

Паліногрупа 11. Пилкові зерна 4-борозно-орові

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

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

1) Скульптура зморшкувата. Вид: *Nemesia strumosa*.

2) Скульптура зморшкувато-ямчаста. Види: *Pinguicula villosa*, *P. alpina*, *Diascia capsularis*, *D. elongata*.

3) Скульптура сітчаста. Вид: *Pinguicula vulgaris*.

4) Скульптура зморшкувато-сітчаста. Вид: *Diascia capsularis*.

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

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

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

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

Паліотип III

Пилкові зерна злитоборозно-орові

Паліногрупа 15. Пилкові зерна 3-злитоборозно-орові

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

Паліотип IV

Пилкові зерна борозно-зливоорові

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

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

Паліотип V

Пилкові зерна ругатні

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

1) Скульптура бородавчаста. Вид: *Orobancha sarmatica*.

2) Скульптура зернисто-бородавчаста. Вид: *Orobancha cernua*, *O. coerulescens*.

3) Скульптура сітчасто-зморшкувата. Вид: *Orobancha cumana*.

4) Скульптура сітчасто-паличкова. Вид: *Epifagus virginiana*, *Cistanche salsa*.

Паліногрупа 18. Пилкові зерна 4-ругатні

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

Паліногрупа 19. Пилкові зерна 4–6-ругатні

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

Паліотип VI

Паліногрупа 20. Пилкові зерна порові

- 1) Скульптура шипикувата. Види: *Plantago cornuti*, *P. montana*, *P. ovata*.
- 2) Скульптура шипикувато-дрібногорбкувата. Види: *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. Види: *Plantago maxima*, *P. media*, *P. urvillei*, *P. shwarzenbergiana*, *P. atrata* subsp. *carpatica*, *P. saxatilis*, *P. amplexicaulis*.
- 4) Скульптура шипикувато-згладженогорбкувата. Види: *Plantago tenuiflora*, *P. neumannii*, *P. salsa*, *P. alpina*, *P. lanceolata*, *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa*.
- 5) Скульптура сітчаста. Вид: *Sibthorpia repens*.

Паліотип VII

Паліогрупа 21. Пилкові зерна безапертурні

- 1) Скульптура гладенька. Вид: *Callitriche hermaphroditica*.
- 2) Скульптура сітчасто-зірчаста. Види: *Callitriche cophocarpa*, *C. stagnalis*, *C. palustris*.
- 3) Скульптура бородавчаста. Види: *Orobanche brassicae*, *O. sarmatica*, *Phelypaea coccinea*.
- 4) Скульптура зернисто-бородавчаста. Види: *Orobanche oxyloba*, *O. cernua*.
- 5) Скульптура зморшкувато-сітчаста. Вид: *Orobanche cumana*.
- 6) Скульптура гемматна. Види: *Orobanche hederiae*, *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. Вид: *Proboscidea louisianica*.

Тетради

Паліогрупа 21. Пилкові зерна безапертурні

- 1) Скульптура дрібносітчаста. Вид: *Catalpa ovata*.
- 2) Скульптура сітчаста. Вид: *Catalpa bignonioides*.
- 3) Скульптура великосітчаста. Вид: *Catalpa speciosa*.

Таким чином, аналіз паліотипів, паліогруп і підгруп пилкових зерен (за оригінальними даними) показав, що на рівні родин за типом апертур та

скульптури екзини не спостерігається чіткої відмінності. На рівні триб різняться пилкові зерна триби *Aptosimeae*: роди *Anthicharis*, *Aptosimum*, *Peliostomum*; триби *Myoporeae*: роди *Myoporum* та *Eremophila*. Ці триби належать до родини *Scrophulariaceae*. Є відміни пилкових зерен на родовому рівні – роди *Campsis*, *Catalpa* родини *Bignoniaceae*, роди *Callitriche* та *Hippuris* родини *Plantaginaceae*, рід *Sesamum* родини *Pedaliaceae*, рід *Proboscidea* родини *Martyniaceae*, рід *Erythranthe* родини *Phrymaceae*, роди *Mazus* і *Dodartia* родини *Mazaceae*, рід *Utricularia* родини *Lentibulariaceae*.

Таким чином, виділені нами палінотипи, паліногрупи та підгрупи пилкових зерен представників порядку *Lamiales* можуть бути використані систематиками при підготовці таксономічних опрацювань окремих родів, триб та родин.

РОЗДІЛ 4

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ
LAMIALES

У розділі представлені оригінальні матеріали проведеного дослідження, а саме, подано характеристики будови пилкових зерен 132 видів з 55 родів, 12 родин порядку *Lamiales* які складені 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 наводяться досліджені зразки, де вказано їх місцезнаходження, дата збору, колектор та місце збереження гербарного зразка. Рисунки, наведені в Додатку Б, доповнюють представлені описи.

4.1. Родина *Calceolariaceae* Olmstead**Рід *Calceolaria* L.*****C. leptantha* Pennel** (рис. 1, 1–4; рис. 2, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора – еліптичні, зрідка округлі. П. в. 11,9–13,3 мкм, е. д. 10,6–11,9 мкм. Борозни короткі, 1,3–2,0 (2,4) мкм завширшки, з нечіткими й нерівними краями, дещо звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, зрідка чіткі, видовжені уздовж борозен 1,3–2,7 мкм завдовжки, 1,3–2,4 мкм завширшки. Ш. мк. 6,6–9,3 мкм, д. ак. 2,7–5,3 мкм. Екзина 0,5–1,3 мкм завтовшки. Диференціація на шари непомітна. Скульптура нечітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки великі й дрібні, різної форми: округлі, видовжені, округло-кутасті. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен комірки дрібніші й скульптура майже гладенька. Борозні мембрани гладенькі, зрідка зернисті.

Досліджений зразок: Departamento Cuzco Provincia Urubamba Localidad exacta antes de Peñas Altitud 3400 mts. habitat entre arbustos. Det. C. Vargas C. Marzo. 23 de 1946. No 5970 (KW).

4.2. Родина *Linderniaceae* Borsch, K. Müll. & Eb. Fisch

Рід *Lindernia* All.

L. procumbens (Krock.) Borb. (рис. 3, 1–4; рис. 4, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо 3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 18,6–22,6 мкм, е. д. 15,9–21,3 мкм. Борозни довгі, 2,4–2,7 мкм завширшки, з більш-менш рівними, чіткими краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, зрідка зернисті на орах. Ори нечіткі, прикриті краями борозен, 2,4–2,7 мкм завширшки, 2,7–4,0 мкм завдовжки. Ш. мк. 9,3–13,3 мкм, д. ак. 2,0–2,7 мкм. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки різні за розміром та формою. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Болгария. На песке у р. Марицы. 24 VIII 1958. М. Котов (KW). 2. Hungaria centralis. In inundatis fluvii Chrysii mortui (Holt-Körös) prope pagum Veszto. Borbas (KW).

4.3. Родина *Lamiaceae* Martinov

Рід *Clerodendrum* L.

C. bungei Steud. (рис. 5, 1–4; рис. 6, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора – широкоеліптичні, зрідка округлі. П. в. 46,6–67,8 мкм, е. д. 45,2–55,9 мкм. Борозни короткі, 4,0–7,9 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до

загострених або притуплених кінців, борозні мембрани зернисті або горбкуваті. Ш. мк. 29,3–46,5 мкм, д. ак. 15,9–23,9 мкм. Екзина 2,4–3,3 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура шипикувата, шипики розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура шипикувата, шипики з гострою верхівкою, розташовані рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Зеленый мыс. 25 X 28. В. Кохрейдзе (KW).

Рід *Vitex* L.

***V. agnus-castus* L.** (рис. 7, 1–4; рис. 8, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора – еліптичні, зрідка округлі. П. в. 25,3–31,9 (33,2) мкм, е. д. 22,6–29,3 мкм. Борозни довгі, 2,4–5,3 мкм завширшки, з чіткими, більш-менш рівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани зернисті, зрідка гладенькі. Ш. мк. 15,9–19,9 мкм, д. ак. 4,0–5,3 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки, на апокольпіумах потовщується до 2,4–2,7 мкм. Покрив тонкий, стовпчиковий шар у півтори рази товстіший за покрив, стовпчики нечіткі.

СЕМ. Скульптура ямчаста або сітчаста. Комірки дрібні, округлі. Борозні мембрани гладенькі і гранулярні.

Досліджені зразки: 1. Крым, Гурзуф, у горы Аю-Даг, вблизи моря. 31 VII 1955. Котов и др. (KW). 2. м. Ужгород. Ботанічний сад ЧДУ. 30 VII 1954. А.І. Барбарич, С.В. Гончаров, М.Я. Кукало (KW).

4.4. Родина *Mazaceae* Reveal

Рід *Dodartia* L.

***D. orientalis* L.** (рис. 9, 1–4; рис. 10, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 18,6–

22,6 мкм, е. д. 15,9–21,3 мкм. Борозни довгі, 2,4–2,7 мкм завширшки, з більш-менш рівними, чіткими краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, зрідка зернисті на орах. Ори нечіткі, прикриті краями борозен, зрідка у вигляді розривів, 2,4–2,7 мкм завширшки, 2,7–4,0 мкм завдовжки. Ш. мк. 9,3–13,3 мкм, д. ак. 2,0–2,7 мкм. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки різні за розміром, біля борозен дрібніші й поверхня майже гладенька або ямчаста. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Сарат. губ. Царицынск. у. В степи на глинистой почве. 4 июля 1900. Р. Вирен (KW). 2. Львівська обл., м. Львів, західні околиці, 300 м на захід від приміського залізничного вокзалу, на залізничному насипу із щебеню. 11.10.1999. О.Т. Кузярін (KW). 3. Арм. ССР, Вединский р-н, поселок Арарат, на солончаках. 24 V 1957. Э. Габриелян, В. Аветисян (KW).

Рід *Mazus Lour.*

M. japonicus (Thun.) Kuntze (рис. 11, 1–4; рис. 12, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-трилопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 27,9–35,9 мкм, е. д. 23,9–29,3 мкм. Борозни довгі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з більш-менш рівними, чіткими краями, звужуються до загострених кінців, інколи зливаються на одному з полюсів, борозні мембрани гладенькі, ендоепертури у вигляді розривів на відстані 4,0–10,6 мкм. Ш. мк. 18,6–22,6 мкм, д. ак. 2,0–4,0 мкм. Екзина (1,3) 2,0–2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Комірки переважно дрібні, різні за формою: округлі, округло-кутасті, овальні; стінки тонкі. Сітка нерівномірно виражена на поверхні, біля борозен комірки дрібніші. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: About trash heaps, University of Massachusetts campus, Amherst. October 26, 1979. Coll. H.E. Ahles. No 87749 (KW).

4.5. Родина *Phrymaceae* Schauer

Рід *Erythanthè* Spash

E. guttata (Fisch. ex DC.) G.L. Nesom (= *M. guttatus* L.) (рис. 13, 1–4; рис. 14, 1–4)

СМ. П. з. спірально-борозні, сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі або овальні, з екватора еліптичні. П. в. 26,6–33,2 мкм, е. д. 34,6–41,2 мкм. Борозни спіральні, тонкі, 0,4–1,3 мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, розташовані нерівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура перфоровано-шипикувата. Борозні мембрани горбкуваті.

Досліджений зразок: Śląsk Dolny Rakowice Wielkie gm. Lwówek Śląski, woj. dolnośląskie. Na brzegu rzeki Bóbr, na SE odwsi. Silesia Inferior. Rakowice Wielkie apud Lwówek Śląski, palat. dolnośląskie. Ad ripam fluminis Bóbr, a vico in meridiem et orientem. 28.06.2007. Leg. Edward Kozioł. No 074935 (KW).

Рід *Phryma* L.

P. leptostachya L. (рис. 15, 1–4; рис. 16, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні, зрідка округлі. П. в. 26,6–38,6 мкм, е. д. 27,9–35,9 мкм. Борозни довгі, 1,3–2,0 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі, зрідка борозни частково закриті кришечкою, 5,3 мкм завширшки, 9,3–11,9 мкм завдовжки. Ш. мк. 18,6–27,9 мкм, д. ак. 4,0–7,9 мкм. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару або у півтори рази менший за нього, стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Комірки округлі та видовжені. Борозні мембрани гладенькі, інколи борозни закриті кришечкою з зернисто-горбкуватою скульптурою.

Досліджений зразок: Приморская обл. В лиственных лесах по окр. Хабаровска. 9 VII 1910. Н. Десулави (KW).

4.6. Родина *Paulowniaceae* Nakai

Рід *Paulownia* Sieb. et Zucc.

***P. tomentosa* (Thunb.) Steud.** (рис. 17, 1–4; рис. 18, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-3-лопатеві, округло-трикутні, з екватора округлі. П. в. 18,6–21,3 мкм, е. д. 19,9–22,6 мкм. Борозни 2,0–4,0 мкм завширшки, з нечіткими краями, дещо звужуються до загострених кінців, борозні та орові мембрани гладенькі. Ори чіткі, округлі, 5,3–6,6 мкм завдовжки, 4,0–6,6 мкм завширшки. Ш. мк. 13,3–14,6 мкм, д. ап. 2,4–3,3 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Покрив тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, короткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Борозні мембрани дрібно-гранулярні.

Досліджений зразок: м. Київ, по вул. Богдана Хмельницького, біля Національного науково-природничого музею. Травень 2011. З.М. Цимбалюк.

Рід *Wightia* Wall.

***W. speciosissima* (D. Don) Merr.** (рис. 19, 1–4; рис. 20, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-3-лопатеві, округло-трикутні, з екватора округлі. П. в. 22,6–23,9 мкм, е. д. 21,3–23,9 мкм. Борозни 3,3–5,3 мкм завширшки, з нечіткими більш-менш рівними краями і заокругленими кінцями, борозні та орові мембрани гладенькі. Ори чіткі, еліптичні, 4,0–7,9 мкм завдовжки, 4,0–5,3 мкм завширшки. Ш. мк. 14,6–18,6 мкм, д. ап. 5,3–7,9 мкм.

Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, короткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Борозні мембрани гладенькі та дрібно-гранулярні.

Досліджений зразок: *W. gigantea* Wall. Herb. Ind. Or. Hook. fil. V. Thomson. Hab. Sikkim. Regin subtrop. alt. 3-6000 ped. Coll. J.D.H. (KW: Turczaninow memorial herbarium).

4.7. Родина *Orobanchaceae* Vent.

Рід *Agalinis* Raf.

***A. tenuifolia* (Vahl) Raf.** (рис. 21, 1–3; рис. 26, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 29,3–39,9 мкм, е. д. 30,6–38,6 мкм. Борозни довгі, 2,7–4,0 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужуються до більш-менш загострених, зрідка притуплених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 21,3–27,9 мкм, д. ак. 5,3–7,9 мкм. Екзина 1,3–2,4 завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок дрібні, згладжені, розташовані щільно. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Plant of Arkansas. Coll. by Delzie Demaree Hempstead County. Low marl ridges. Common. Elevation fl. 380. 10.12.1964. P.O. Blevins. No 009470 (KW).

Рід *Bartsia* L.

***B. alpina* L.** (рис. 21, 4–6; рис. 26, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 33,2–35,9 мкм, е. д. 29,3–34,6 мкм. Борозни довгі, 2,7–4,0 мкм завширшки, з нечіткими краями, дещо звужуються до притуплених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. (21,3) 25,3–27,9 мкм, д. ак. 6,6–9,3 мкм. Екзина 1,1–1,3 (1,6) мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок дрібні, округлі. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Закарпатская обл., Раховский округ, Близница св склон, скалы, высота 1880 м н. у. м. 14.VII.1948. Е.М. Брадис, А.А. Запотова (KW). 2. Хребет Черногора, г. Піп Іван, альпійський пояс, скелі. 26.VII.1953. В. Комендар (KW).

Рід *Bellardia* All.

***B. trixago* (L.) All. (= *Bartsia trixago* L.)** (рис. 22, 1–3; рис. 26, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, 3-лопатеві, округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні. П. в. 30,6–35,9 мкм, е. д. 31,9–38,6 мкм. Борозни довгі, 4,0–6,6 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 26,6–31,9 мкм, д. ак. 4,0–7,9 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики нечіткі або чіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова та сітчасто-зморшківата. Головки паличок округлі, зливаючись по декілька утворюють видовжені стінки. Скульптура борозних мембран подібна до такої всієї поверхні.

Досліджений зразок: Кавказ, Дагестанск. обл. По травянистым открытым склонам и лесным полянам между г. Дербентом и с. Джаман 300-1000'. 15 мая 1901. О. Алексеенко (KW).

Під *Boschniakia* C.A. Mey.

***B. rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.** (рис. 22, 4–6; рис. 26, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, округло-3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 22,6–29,3 мкм, е. д. 17,3–26,6 мкм. Борозни середньої довжини, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями й більш-менш загостреними кінцями, зрідка нечіткими, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, зрідка закриті краями борозен. Ш. мк. 13,3–15,9 мкм, д. ак. 5,3–7,9 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-ямчата та сітчасто-паличкова. Головки згладжені, розташовані густо. Борозні мембрани зернисті.

Досліджені зразки: 1. 29 III 1948. Det. I. Novopokrovsky (*LE*). 2. Полярний Урал. Гора Рай-из. Высокогорная пятнистая тундра. 5 VIII 1951. В.С. Говорухин (*MW*).

Під *Brandisia* Hook. f. & Thomson

***B. hancei* Hook. f.** (рис. 23, 1–3; рис. 26, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 33,2–43,9 мкм, е. д. 29,3–38,6 мкм. Борозни середньої довжини, 4,0–5,3 (6,6) мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями, з нечіткими, інколи загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі й зернисті. Ш. мк. 22,6–25,3 (26,6) мкм, д. ак. 6,6–10,6 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки, зрідка потовщується на апокольпіумах до 2,4–2,7 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок округлі, розташовані густо. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: [написаний китайською] 30104. 1997-11-17. Liu Zhengyu/Chongoing 'Prov.' (MO).

Рід *Bungea* C.A. Mey.

***B. trifida* (Vahl) C.A. Mey.** (рис. 23, 4–6; рис. 27, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-трикутні або слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 38,6–47,9 мкм, е. д. 34,6–43,9 мкм. Борозни довгі, 2,4–3,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених або нечітких кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 26,6–34,6 мкм, д. ак. 6,6–13,3 мкм. Екзина 1,3–3,3 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок дрібні, округлі, розташовані рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджені зразки: 1. Арм. ССР, Вединский р-н, правый борт р. Веди, с.с. Азизкенд х Дайназ, фригана. 27 V 1960. А. Тахтаджян, Э. Габриэлян, Л.И. Мулкиджанян (KW). 2. Turkey. В 10 Kars: Pamuk Dağ, 20 km from Iğdir to Doğubayazıt. 1600 m. Pastures. Perennial. Flower flava. 30 May 1966. Davis. No 43867 (KW).

Рід *Castilleja* Mutis ex L. f.

***C. applegatei* Fern.** (рис. 24, 1–3; рис. 27, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 31,9–43,9 мкм, е. д. 23,9–35,9 мкм. Борозни середньої довжини, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до притуплених кінців, борозні мембрани рідко зернисті. Ш. мк. 21,3–26,6 мкм, д. ак. 6,6–13,3 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Покрив майже

дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані нерівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувата й зморшкувато-сітчаста. Стінки звивисті, комірки різної форми. Борозни мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Humboldt co. Rocky granitic point and slope a little north of Blue Lake; Pine Forest Mts., 75 miles northwest of Winnemucca. Elevation about 8300 feet. 6 July 1959. A. Gronquist. No 8624 (KW).

***C. elegans* Malte** (рис. 24, 4–6; рис. 27, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 33,2–46,5 мкм, е. д. 29,3–37,2 мкм. Борозни середньої довжини, 2,4–5,3 мкм завширшки, з більш-менш чіткими, нерівними краями, звужуються до притуплених, зрідка загострених кінців, борозни мембрани рідко зернисті або гладенькі. Ш. мк. 19,9–26,6 мкм, д. ак. 7,9–13,3 мкм. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики нечіткі, тонкі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок згладжені, розташовані густо. Борозни мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Магаданская обл., Чукотский нац. окр. Билибинский р-н, окр. полярной станции Раучуа, на обрывах правого берега р. Раучуа, между байджарахами среди разнотравья, обильно. 1 VIII 1975. Т. Королева, Е. Рябина (KW).

***C. pallida* (L.) Spreng.** (рис. 25, 1–3; рис. 27, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві або слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 34,6–41,2 мкм, е. д. 30,6–39,9 мкм. Борозни середньої довжини, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до притуплених кінців, борозни мембрани рідко зернисті.

Ш. мк. 23,9–26,6 мкм, д. ак. 9,3–13,3 мкм. Екзина 2,4 мкм завтовшки, потовщується на апокольпіумах до 2,7–2,9 мкм. Покрив у півтори рази тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок згладжені, розташовані густо. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Читинская обл., между реками Нерчей и Куенгой, "Сухой Байгул", травянистые склоны. 13 VI 1911. Г. Поплавская, В. Сукачев (KW).

***C. septentrionalis* Lindley** (рис. 25, 4–6; рис. 27, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, округло 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 30,6–42,6 мкм, е. д. 23,9–35,9 мкм. Борозни середньої довжини, 2,4–2,7 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до притуплених кінців, борозні мембрани рідко зернисті або гладенькі. Ш. мк. 19,9–26,6 мкм, д. ак. 6,6–13,3 мкм. Екзина 1,6–2,4 мкм завтовшки, потовщується на апокольпіумах до 2,9–3,3 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-сітчаста. Стінки звивисті, комірки різної форми. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Amqui, comte de Matapédia. 4 Juiet 1958. A. Belzile, C. Gervais (KW).

Рід *Cysnium* E. Mey. ex Benth.

***C. adonense* ssp. *camporum* (Engl.) O.I. Hansen** (рис. 28, 1, 2; рис. 30, 1–4)

СМ. П. з. 4-ругатні, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-4-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 25,3–33,2 мкм, е. д. 27,9–33,2 мкм. Руги чіткі,

короткі, 1,3–2,7 мкм завширшки, 10,6–17,2 (18,6) мкм з нерівними краями, притупленими кінцями, з гладенькими мембранами. Ш. мк. 15,9–21,3 мкм. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок округлі, або округло-трикутні, розташовані густо або рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Station d'études des gorilles et chimpanzés. Savanna. Gabon Lopé Reserve, 0°15'S, 11°40'E. LJTW=Lee White. 14/7/93. L. White. T. Lejo'y. No 0917 (MO). Station d'études des gorilles et chimpanzés. Savanna. Gabon Lopé Reserve, 0°15'S, 11°40'E. LJTW=Lee White. 21/7/93. L. White. No 0922 (MO).

Під *Cistanche Hoffmagg. et Link*

***C. tubulosa* (Schenk) R. Wight** (рис. 28, 3, 4; рис. 30, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові та 3-ругатні, еліпсоїдальні, або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 27,9–35,9 мкм, е. д. 22,6–30,6 мкм. Борозни довгі або середньої довжини, 2,4–5,3 мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями й більш-менш загостреними або притупленими кінцями, зрідка заокругленими, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 15,9–18,6 мкм, д. ак. 5,3–9,3 мкм. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура непомітна, зрідка дрібнозерниста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова, головки округлі, розташовані густо. Борозні мембрани гранулярні.

Досліджений зразок: Ex Herbario Universitatis Kahirensis. Plantae Aegyptiacae. Cairo-Suez Road. 1. 4. 1964. Leg. Salama (KW).

***C. salsa* C.A. Mey.** (рис. 28, 5, 6; рис. 30, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, 3-ругатні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-3-лопатеві, з екватора

округлі або еліптичні. П. в. 27,9–33,2 мкм, е. д. 22,6–33,2 мкм. Борозни короткі, 1,3–2,7 мкм завширшки, з нечіткими краями й кінцями, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 15,9–19,9 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару або тонший за нижні шари, стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова, головки округлі, розташовані густо. Борозні мембрани гранулярні.

Досліджений зразок: G. Woronow. *Plantae caucasicae*. [нерозбірливо] Близ с. Ляки. 2 IV 1912. Аригинович ?(KW).

Під *Cordylanthus* Nutt. ex Benth.

***C. maritimus* Nutt. ex Benth.** (рис. 29, 1–3; рис. 30, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 27,9–33,2 мкм, е. д. 27,9–33,2 мкм. Борозни середньої довжини, 2,7–5,3 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужуються до притуплених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 19,9–22,6 мкм, д. ак. 9,3–11,9 мкм. Екзина 1,3–2,0 завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок згладжені, розташовані густо або рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Utah Co., Utah, USA. R-359892. Goshen Bay, salt marsh, with *Salicornia* & *Allenrolfea*. Goshen, T 10 S, R 1 E, S 7. 23 August 1994. S. Clemans, K. Thorne, S. Welsh, S. Mosyakin. No 25781 (KW).

***C. pilosus* Gray.** (рис. 29, 4–6; рис. 30, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора округлі або широкоеліптичні. П. в. 19,9–22,6 мкм, е. д. 18,6–22,6 мкм. Борозни довгі, 2,0–2,7

мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі або зернисті. Ш. мк. 13,3–15,9 мкм, д. ак. 2,7–4,0 мкм. Екзина 1,3–2,0 завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок згладжені, розташовані густо або рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Flora of California, U.S.A. SANTA Clara County 35572. Stevens Creek, open hill slopes. August 25, 1935. Coll. L.S. Rose (KW).

Рід *Cymbaria* L.

***C. dahurica* L.** (рис. 31, 1, 2; рис. 32, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні. П. в. 37,2–47,9 мкм, е. д. 33,2–42,6 мкм. Борозни середньої довжини, 4,0–6,6 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями й притупленими кінцями, зрідка загостреними, борозні мембрани гладенькі й зернисті. Ш. мк. 26,6–33,2 мкм, д. ак. 10,6–19,9 мкм. Екзина 1,6–2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура переважно нечітка, зрідка чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова або зморшкувато-сітчаста. Головки паличок дрібні, округлі, розташовані рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Хакасская авт. обл., Алтайский р-н, окр. с. Очуры. Южный каменистый склон, мелко-дерновинная степь. 30 VI 1969. А. Королева (KW).

Рід *Cymbachasma* (Endl.) Klokov & Zoz

***C. borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov & Zoz** (рис. 31, 3, 4; рис. 32, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 4-борозні, сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса округлі, зрідка слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 29,3–33,2 мкм, е. д. 30,6–35,9 мкм. Борозни середньої довжини, 2,7–5,3 мкм

завширшки, з нечіткими, нерівними краями та нечіткими притупленими кінцями, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 22,6–26,6 мкм, д. ак. 6,6–9,3 мкм. Екзина 0,7–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики майже непомітні. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок округлі й трикутні, зливаються по декілька. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. УССР, Херсонская обл., Каховський р-н, между селами Львово-Козацкое, склоны большой балки западной экспозиции степной участок петрофильного х-ра, на известняках. 24 IV 1972. Б.В. Заверуха. № 058169 (KW). 2. Миколаївська обл., м. Снігурівка, вапнякові схили на р. Інгулець. 20 IV 1972. Л. Крицька. № 040211 (KW).

Рід *Epifagus* Nutt.

***E. virginiana* (L.) Bart.** (рис. 31, 5, 6; рис. 32, 9–12)

СМ. П. з. 3- (4-)-борозні, зрідка 3-ругатні або безапертурні, еліпсоїдальні або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-, (4-)-лопатеві, слабо-3, (4-)-лопатеві, округло-3, (4-)-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 18,6–26,6 мкм, е. д. 17,3–22,6 мкм. Борозни середньої довжини або короткі (руги), 2,0–2,4 мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями та більш-менш загостреними або притупленими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 13,3–18,6 мкм, д. ак. 5,3–7,9 мкм. Екзина 0,7–1,3 (1,6) мкм завтовшки. Диференціація на шари непомітна. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова, головки округлі, розташовані рідко або густо. Борозні мембрани гранулярні.

Досліджений зразок: Beech woods, Bardwell Ferry Road, Conway. September 28, 1979. Coll. H.E. Ahles. No 87630 (KW).

Рід *Escobedia* Ruíz & Pavón.

***E. grandiflora* (L. f.) Kuntze** (рис. 32, 13–16; рис. 33, 1–4;)

СМ. П. з. (2-)3-борозні, (2-)3-, 4-ругатні, безапертурні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса

округло-(2-), 3-, 4-кутні або округло-кутасті, з екватора еліптичні або округло-кутасті. П. в. 34,6–57,1 мкм, е. д. 34,6–53,2 мкм. Борозни середньої довжини або короткі (руги), 4,0–7,9 мкм завширшки, або у вигляді щілин, з нерівними, нечіткими краями та притупленими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 31,9–39,9 мкм, д. ак. 18,6–21,3 мкм. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, розташовані щільно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова, ямчасто-зморшкувата та ямчасто-зморшкувато-зерниста. Головки зливаються, поступово переходять у зморшки. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Sucumbios. Reserva Ecológica Cayambe Coca. Valcan Reventador. Montane Forest on between Rio Quijos and refugio. 00°05'S, 077°37'W, 1500 m. 22 November 1997. John L. Clark. No 4462 (MO). 2. Ecuador. Pichincha, Route Tandayapa-Nanegalito. 00°00'S, 78°40'W, 1800 m. 24 Jan. 1996. F. Billiet, B. Jadin. No 6692 (MO).

Рід *Lamourouxia* Kunth.

***L. rhinanthifolia* H. B. K.** (рис. 33, 5, 6; рис. 36, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-трикутні або слабо-3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 37,2–49,2 (51,9) мкм, е. д. 34,6–46,5 мкм. Борозни довгі, 2,7–7,9 мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями, звужуються до більш-менш загострених або притуплених кінців, борозні мембрани рідко зернисті. Ш. мк. 29,3–34,6 мкм, д. ак. 9,3–15,9 мкм. Екзина 2,0–2,4 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики чіткі, товсті, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки розташовані густо. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Cerro Pericón, 5 km al N de San Pedro Nopala, distrito de Coixtlahuaca. Ladera pedregosa con matorral rosetótilo de Agave, Furcraea, Dasyllirion, Nolina, Hechtia y Senecio. alt. 2000 m. Suelo obscuro derivado de roca

ígne. Hierba de 1 m con flores naranja, abundante. 6 de julio de 1986. Coll. A. García M., D. Frame, P. Tenorio y A. Salinas. No 2341 (MO).

Рід *Lathraea* L.

***L. squamaria* L.** (рис. 34, 1, 2; рис. 36, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 30,6–38,6 мкм, е. д. 30,6–37,2 мкм. Борозни середньої довжини, 2,4–4,0 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до нечітких кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 23,9–29,3 мкм, д. ак. 6,6–10,6 мкм. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Стівпчики непомітні. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова та сітчасто-зморшкувата. Головки паличок дрібні, округлі. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: г. Харьков, Лесо-парк, лесок к линии трамвая 2.V.1938. Н. Осадча (KW).

Рід *Lindenbergia* Lehm.

***L. philippensis* (Cham.) Benth.** (рис. 35, 1–4; рис. 36, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 13,3–17,3 мкм, е. д. 14,6–18,6 мкм. Борозни довгі, 1,3–2,7 мкм завширшки, з нечіткими, інколи чіткими, більш-менш рівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, 2,4–2,7 мкм завширшки, 2,4–2,7 мкм завдовжки. Ш. мк. 9,3–10,6 мкм, д. ак. 2,7–4,0 (5,3) мкм. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стівпчиковому шару, стівпчики нечіткі або чіткі, тонкі. Скульптура нечітка або чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Комірки округлі та видовжені. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Philippines; Mountain Province; Bontoc Municipality; Bontoc territory; Caluttit; 17°05' N 120°58' E; 1000 m elev. 17 November 1982. C.C. Bodner. No 131 (MO).

L. sinaica Benth. (рис. 35, 5, 6; рис. 36, 21–24)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, еліпсоїдальні або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 14,6–18,6 мкм, е. д. 13,3–17,3 мкм. Борозни довгі, 2,0–2,4 мкм завширшки, з нечіткими, інколи чіткими, більш-менш рівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі, 2,7 мкм завширшки, 2,4–2,7 мкм завдовжки. Ш. мк. 7,9–10,6 мкм, д. ак. 4,0 мкм. Екзина 0,7–1,1 мкм завтовшки, не диференційована на шари. Скульптура непомітна, зрідка нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Комірки округлі та видовжені. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: About 150 km. SW of Assab, along road to Kombolcha. Alt.: 400 m. Dry, rocky slope. 18 I 1966. W. de Wilde. No 9771 (MO).

Під *Macrosyringion Rothm.*

M. glutinosum (Bieb.) Rothm. (=O. glutinosa (Bieb.) Benth.) (рис. 34, 3, 4; рис. 36, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі, зрідка 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 34,6–47,9 мкм, е. д. 34,6–41,2 мкм. Борозни довгі, 4,0–5,3 мкм завширшки, з нерівними краями й більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 26,6–34,6 мкм, д. ак. 2,7–6,6 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Покрив утричі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок округлі. Борозні мембрани горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Болгария. М. Golo Bărdo: in declivibus orientalibus prope casum. Ostrica, 1100 m s. m., solo calcario. 6 IX 1954. Н. Коцев, N. Vihodcevsky (KW). 2. Болгария. Бъла черкова. Зап. Родопы. Известняки. 09 VIII 1918. И. Страннский (KW).

Рід *Mannagettaea* H. Smith

***M. hummelii* H. Smith** (рис. 34, 3, 4; рис. 34, 5, 6)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі, зрідка 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 22,6–33,2 мкм, е. д. 19,9–26,6 мкм. Борозни довгі й короткі, 1,3–2,4 мкм завширшки, з нечіткими краями, інколи із більш-менш загостреними кінцями або з нечіткими, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 26,6–34,6 мкм, д. ак. 2,7–6,6 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Покрив тонший або майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова або сітчасто-паличково-зерниста. Головки паличок округлі, розташовані густо. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Respublica autonoma Tuva, montes Sangilen, vallis fl. Naryn 3 km infra aurifodinam in radicibus *Caraganae jubatae* (Pall.) Poir. 1974 VIII 3. Leg. V. Grubov et V. Chanmintschun (KW).

Рід *Melampyrum* L.

Примітка. Види розташовані за системою, прийнятою М.М. Цвельовим (Цвелев, 1981).

Секція 1. *Melampyrum*

***M. sylvaticum* L.** (рис. 37, 1–4; рис. 43, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 21,3–23,9 мкм, е. д. 19,9–21,3 мкм. Борозни довгі, 0,4–0,7 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями й загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6–17,3 мкм, д. ак. 4,0–6,6 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені

западини. Екзина 2,0–2,4 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, різної товщини, переважно товсті, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірки дуже дрібні, стінки нечітко виражені, біля борозен і навколо западин вони піднімаються й утворюють дрібні горбочки. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Жаб'євський р-н, під'єм на г. Чивчин, на поляне елового леса. 12 VII 1957. Е. Миндерова (KW). 2. Закарпатська обл., Тячівський р-н, с. Лопухів, у ялиновому лісі. 24 VII 1956. І.І. Трухан (KW).

***M. herbihii* Wol.** (рис. 37, 5, 6; рис. 38, 1, 2; рис. 43, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. (19,9) 21,3–23,9 мкм, е. д. 18,6–22,6 мкм. Борозни довгі, 0,4–1,3 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями та загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 15,9–17,3 мкм, д. ак. 6,6–7,9 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 2,0–2,4 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані щільно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірки дуже дрібні, стінки нечітко виражені, біля борозен і навколо западин вони піднімаються й утворюють дрібні горбочки. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Свалявська округа. На полонині Боршава [Боржава], біля вершини [нерозбірливо], в субальпійській смузі. 01.07.1947. Ф. Гринь (KW). 2. Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Богдан-Луш,

Білотисятське л-во, ур. "Балуатул", лісова поляна. 9 VII 1952. В. Комендар (KW).
3. Сектор Рахова: Рахов, гора Менчул. 7 VII 1946. М. Попов (KW).

***M. saxosum* Baumg.** (рис. 38, 3–6; рис. 43, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 21,3–25,3 мкм, е. д. 19,9–23,9 (26,6) мкм. Борозни довгі, вузькі, 0,4–0,7 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями та більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6–19,9 мкм, д. ак. 5,3–9,3 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 2,4–2,7 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті або різної товщини, розташовані щільно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірочки дуже дрібні, стінки тонкі, чітко виражені, навколо западин вони ледь піднімаються й утворюють нечіткі горбочки. На западинах скульптура переплетено-дрібносітчаста. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Рахівська округа, на півн. схилі г. Піп Іван, h=1700 м. 7 VII 1948. Ф. Гринь (KW). 2. Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, с. Бистриця, ур. Явірчик. 13 VIII 1970. С. Морозюк (KW).

***M. pratense* L.** (рис. 39, 1–3; рис. 43, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисах з полюса округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 18,6–23,9 мкм, е. д. 15,9–18,6 (19,9) мкм. Борозни довгі, 0,4–0,7 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями та загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 13,3–19,9 мкм, д. ак. 4,0–6,6 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,4–2,7 мкм. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі або нечіткі, товсті, розташовані щільно. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчасто-горбкувата та горбкувата. Горбочки дрібні, на западинах спостерігається зернистість. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Рівненська обл., Червоноармійський р-н, окр. с. Сестратин, суборь. 2 VII 1957. М. Котов, Т. Омельчук (KW). 2. Закарпатська обл., Великоберезненський р-н, с. Верховиця Бистра, Кінчин-Розстанець. 4 VII 1956. В. Чопик (KW). 3. Ровенская обл., Клевань, дубово-грабовый лес. 21 VI 1957. М. Котов, Т. Омельчук (KW). 4. Сумская обл., Шалыгино, Лесничество, уроч. Купивое, дубовый лес. 2 VI 1967. М. Котов, О. Мринский, О. Осетрова (KW).

M. vulgatum Pers. (рис. 39, 4–6; рис. 43, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 21,3–23,9 (25,3) мкм, е. д. 19,9–23,9 мкм. Борозни довгі, 0,4–1,6 (2,4) мкм завширшки, з нечіткими краями та більш-менш загостреними, зрідка нечіткими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 15,9–18,6 мкм, д. ак. 5,3–7,9 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані нерівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста; комірки дрібні, стінки нечітко виражені. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Хребет Чорногора, Менчул, луки. 17 VI 1952. В. Комендар (KW).

M. polonicum (Beauverd) Soó (рис. 40, 1–3; рис. 44, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 17,3–19,9 мкм, е. д. 14,6–17,3 мкм. Борозни довгі, 0,4–1,6 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями та

загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 11,9–14,6 мкм, д. ак. 4,0–5,3 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики нечіткі, тонкі. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-горбкувата; горбочки чіткі, округлі. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Тернопольская обл., Кременецкий р-н, окр. с. Новоселки. Поляна в светлом дубовом лесу. 8 VI 1974. Б.В. Заверуха (KW). 2. Хмельницька обл., Чемеровецький р-н, околиці с. Романівка. Товтра Велика Бугаїха, грабово-дубовий ліс. На камінні. 02.09.2002. (17943). О.О. Кагало, Н.В. Скібіцька. № 088585 (KW).

***M. nemorosum* L.** (рис. 40, 4–6; рис. 44, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 17,3–18,6 мкм, е. д. 15,9–17,3 мкм. Борозни довгі, 0,4–1,3 мкм завширшки, з рівними, чіткими краями та більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 11,9–13,3 мкм, д. ак. 4,0–5,3 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,0 мкм. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-горбкувата; горбочки нечіткі, більш-менш округлі. На западинах скульптура зморшкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Стара Гута, Старо-Гутське л-во, кв. 126. Дубово-сосновий ліс. 12 VI 1997. С.М. Панченко. № 020325 (KW). 2. Чернівецька обл., Глибоцький р-н, с. Валя-Кузьмін, галявина біля дубово-букового лісу, вис. 530 м н. р. м. ур-ще "База відпочинку". 24 VI 1968. Чопик, Дубовик, М'якушко, Орнст (KW).

Секція *Spicata* (Wettst.) Soó

***M. arvense* L.** (рис. 41, 1–3; рис. 44, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні. П. в. 21,3–22,6 мкм, е. д. 19,9–23,9 мкм. Борозни довгі, 0,4–1,3 (2,0) мкм завширшки, з чіткими, рівними, дещо потовщеними краями та загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6–18,6 мкм, д. ак. 6,6–7,9 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини з потовщеними краями, 10,6–13,3 мкм у діаметрі. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,4 мкм. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рідко та нерівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах непомітна.

СЕМ. Скульптура горбкувата, на апокольпіумах зернисто-горбкувата; горбочки згладжені, з нечіткими краями, навколо западин горбочки чіткі, розташовані рівномірно в ряд. На западинах скульптура зерниста, розташована щільно та рівномірно. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Здолбуново. 11 VIII 1958. Б.В. Заверуха. № 002461 (2 зразки) (KW). 2. Хмельницька обл., Кам.-Под. [Кам'янець-Подільський] р-н, с. Ст. Ушиця, р. Калюс. 18.07.1978. Б.В. Заверуха (KW).

***M. argyrocomum* (Fisch. ex Ledeb.) Kos.-Pol.** (рис. 41, 4–6; рис. 44, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні. П. в. 18,6–23,9 мкм, е. д. 19,9–22,6 мкм. Борозни довгі, 0,4–1,3 (2,0) мкм завширшки, з чіткими, рівними, дещо потовщеними краями та загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6–17,3 мкм, д. ак. 5,3–10,6 мкм. На мезокольпіумах чітко виражені западини з потовщеними краями, 10,6–13,3 мкм у діаметрі. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 2,7 мкм. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рідко. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка.

СЕМ. Скульптура горбкувата, на апокольпіумах зернисто-горбкувата; горбочки згладжені, з нечіткими краями, навколо западин горбочки чіткі, утворюють рівномірні ряди. На западинах скульптура зерниста, розташована щільно та рівномірно. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Крымская обл., Белогорск, на мелу. 21 VII 1956. М. Котов (KW). 2. Миколаївська обл., Первомайський р-н, окол. с. Куріпчине. Зарості чагарників, трав'янистий ярус байрачного лісу. 22.07.1988. Л.І. Крицька, В.В. Новосад. № 013600 (KW).

Секція 3. *Carinatae* (Beauverd) Tzvelev

***M. cristatum* L.** (рис. 42, 1–6; рис. 44, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні чи овальні за формою, в обрисах з полюса округлі або округло-трикутні, зрідка 3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 18,6–21,3 мкм, е. д. 15,9–18,6 мкм. Борозни довгі, 0,4–0,7 мкм завширшки, з чіткими, рівними, дещо потовщеними краями та загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 13,3–15,9 мкм, д. ак. 2,7–4,0 мкм. На мезокольпіумах нечітко виражені западини. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки, біля западин потовщується до 1,6 мкм. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібногорбкувата, на западинах нечітка.

СЕМ. Скульптура всієї поверхні різногорбкувата, на западинах дрібнозерниста й різногорбкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Черновицкая обл. и р-н. Окр. с. Камена, уроч. Подокруг. 30 VI 1960. Артемчук, Погребняк, М'якушко (KW).

Рід *Melasma* P. Bergius

***M. rhinanthoides* (Cham. & Schultdl.) Benth.** (рис. 45, 1–4; рис. 49, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-трикутні, з екватора еліптичні. П. в. 27,9–35,9 мкм, е. д. 29,3–35,9 мкм. Борозни короткі, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями,

звужуються до притуплених кінців, борозні мембрани рідко зернисті. Ш. мк. 22,6–27,9 мкм, д. ак. 9,3–15,9 мкм. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики чіткі, товсті, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова та сітчасто-зірчаста. Головки паличок округлі, різної висоти, розташовані густо, зрідка впорядковані у чіткі структури у вигляді зірочок. Борозні мембрани рідко зернисті.

Досліджений зразок: Paraguay Guaira. Normally very wet ground; because of excessive drought almost dry. 19/2/1973. T.M. Pedersen. No 12297 (MO).

***M. scabrum* Berg.** (рис. 45, 5, 6; рис. 49, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-трикутні або 3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 42,6–47,9 мкм, е. д. 22,6–31,9 мкм. Борозни довгі, 2,7–4,0 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених або притуплених кінців, борозні мембрани рідко зернисті. Ш. мк. 26,6–31,9 (33,2) мкм, д. ак. 2,7–5,3 мкм. Екзина 2,0–2,4 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок округлі, розташовані рідко. Борозні мембрани рідко зернисті.

Досліджений зразок: Plants of South Africa. Cape Province. Zwartberg Pass. December 1905. H. Bolus (MO).

Рід *Odontites* Ludw.

***O. litoralis* (Fries) Fries** (рис. 46, 1–3; рис. 49, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 27,9–39,9 мкм, е. д. (22,6) 23,9–30,6 мкм. Борозни довгі, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 22,6–26,6 мкм, д. ак. 6,6–9,3 мкм.

Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні або нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Стінки чітко виражені, комірки дрібні. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Лифляндск. губ., остров Эзель. По лугам и выгонам бл. Арнсбурга. Июль 1898. Ф. Бузе (KW). 2. Suecia: Bahusia, in pratis prope "Fjällbacka". VII 1910. E. Almquist (KW).

***O. luteus* (L.) Clairv. (= *Orphantha lutea* (L.) A. Kern. ex Wettst.)** (рис. 46, 4–6; рис. 49, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, зрідка еліпсоїдальні, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або трикутні, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 22,6–23,9 мкм, е. д. (21,3) 22,6–25,3 мкм. Борозни довгі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями та загостреними кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті або гладенькі. Ш. мк. 17,3–19,9 мкм, д. ак. 5,3–6,6 (7,9) мкм. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Комірки дрібні, стінки чітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Ворошиловградська обл., Слав'янський р-н, с. Богородичное, Крейдяні схили. 1.09.1978. Л. Крицька (KW). 2. Воронежская обл., Россошанский р-н, с. Дерезовка, на меловых обнажениях. 3.IX.1965. Смолко (KW).

***O. salina* (Kotov) Kotov** (рис. 47, 1–3; рис. 50, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 26,6–34,6 мкм, е. д. 23,9–31,9 мкм. Борозни короткі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями та

розмитими кінцями, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 19,9–22,6 мкм, д. ак. 6,6–10,6 мкм. Екзина 1,3 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-ямчаста. Стінки чітко виражені. Борозні мембрани горбкуваті.

Досліджений зразок: Запорожская обл., Федотова коса. 25.VI.1979. Н.М. Федорончук, В. Коломийчук. № 004560 (KW).

***O. serotina* Dumort.** (рис. 47, 4–6; рис. 50, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, переважно еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 25,3–33,2 мкм, е. д. 23,9–26,6 мкм. Борозни довгі, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нечіткими краями, звужуються до нечітких кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 18,6–21,3 мкм, д. ак. 5,3–6,6 мкм. Екзина 1,3–1,6 (2,0) мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Комірки дрібні, стінки чітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Луганская обл., Меловской р-н, заповідник "Стрелецкая степь". У дороги. 17.VIII.1959. О. Дубовик (KW).

***O. verna* (Bell.) Dumort.** (рис. 48, 1–3; рис. 50, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. (21,3) 23,9–26,6 мкм, е. д. 23,9–27,9 мкм. Борозни довгі, 2,7–4,0 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. (18,6) 19,9–22,6 мкм, д. ак. 4,0–7,9 мкм. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка, дрібнозерниста.

СЕМ. Скульптура зморшкувата й переплетено-дрібносітчаста. Стінки чітко виражені, комірки дрібні. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Станиславская обл., между Ворохтий и Говерлой вблизи дороги, на лугах на высоте 1250 м. 17.VII.1957. М. Котов, Т. Омельчук (KW).

***O. vulgaris* Moench** (рис. 48, 4–6; рис. 50, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 22,6–27,9 мкм, е. д. 25,3–27,9 мкм. Борозни довгі, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 17,3–21,3 мкм, д. ак. 4,0–6,6 мкм. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка, дрібнозерниста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Комірки дрібні, стінки чітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Торф'яниста лука, окол. с. Лісогубівка, Конотопський р-н, Сумська обл. 13.VIII.1996. С.М. Панченко. № 072206 (KW). 2. Черкаська обл., Уманський р-н, околиці с. Сушківка. Гранітні відслоєння по лівому берегу р. Ятрань. 25.VIII.2002. А.А. Куземко (KW).

Рід *Orobanche* L.

Примітка. Види розташовані за системою, прийнятою М.М. Цвельовим (Цвелев, 1981).

***Orobanche* subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev**

***O. ramosa* L.** (рис. 51, 1, 2; рис. 65, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 2-борозні та 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, округло-3-лопатеві, зрідка округло-2-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 18,6–26,6 мкм, е. д. 19,9–26,6 мкм. Борозни 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями й притупленими кінцями, борозні мембрани дрібно-зернисті. Ори нечіткі. Ш. мк. 11,9–14,6 мкм, д. ак. 2,7–4,0 мкм. Екзина 0,7–2,0 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі. Скульптура нечітка.

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

Досліджений зразок: 1. Херсонская обл., Алешковские пески. [нерозбірливо] песчаная арена. 10 VIII 1937. М. Котов (KW). 2. с. Козацька, Звенигородського пов. на Київщ. На корінні *Humulus lupulus* L. 10 IX 1923. N. Pidopliczka (KW).

***O. oxyloba* (Reut.) G. Beck** (рис. 51, 3–6; рис. 65, 5–8)

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

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова з переходом до зернисто-бородавчастої. Головки округлі або видовжені, розташовані густо. Зерна дрібні, бородавки різного розміру. Борозні мембрани гладенькі або зернисті.

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

***O. nana* (Reut.) Noë ex G. Beck** (рис. 52, 1–3; рис. 65, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові, поодинокі 4-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, округло-3-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі.

П. в. 18,6–25,3 мкм, е. д. 18,6–23,9 мкм. Борозни довгі, 2,7–3,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями та більш-менш загостреними кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті. Ори нечіткі. Ш. мк. 13,3–17,3 мкм, д. ак. 2,7–5,3 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Скульптура непомітна.

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

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

***O. dalmatica* (G. Beck) Tzvelev** (рис. 52, 4–6; рис. 65, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 2-борозні, еліпсоїдальні, сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-3-лопатеві, зрідка округло-2-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 21,3–26,6 мкм, е. д. (19,9) 21,3–25,3 мкм. Борозни середньої довжини, 2,7–4,0 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями та нечіткими, притупленими кінцями, борозні мембрани дрібнозернисті. Ш. мк. 14,6–18,6 мкм, д. ак. 5,3–7,9 мкм. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Скульптура нечітка.

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

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

O. aegyptiaca Pers. (рис. 53, 1–3; рис. 65, 17–20)

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

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова, головки округлі, розташовані густо. Борозні мембрани горбкувато-зернисті.

Досліджений зразок: Крым. Садовник. Иванов. (KW).

O. arenaria Borkh. (рис. 53, 4–6; рис. 66, 1–4)

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

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличково-зерниста, головки округлі або видовжені, майже прилягають одна до одної, зрідка на їх поверхні розташовані зерна. Борозні мембрани горбкувато-зернисті.

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

O. caesia Rchb. (рис. 54, 1–3; рис. 66, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, слабо-3-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. (25,3) 26,6–34,6 (37,2) мкм, е. д. (19,9) 21,3–29,3 (30,6) мкм. Борозни короткі, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими або чіткими краями та нечіткими, розмитими кінцями, борозні мембрани гладенькі або дрібнозернисті. Орі нечіткі. Ш. мк. 14,6–17,3 мкм. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики тонкі. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличково-зерниста, головки округлі, майже прилягають одна до одної, зрідка на їх поверхні розташовані зерна. Борозні мембрани зернисті.

Досліджені зразки: 1. Донецкая обл., Амбросеевка – Белояровка, на меловых склонах Белого яра. 20 II 1973. М. Котов и др. (KW). 2. Сталинская [Донецкая] обл., Буденовский р-н, окр. с. Сапсоново, Хомутовская степь. На *Artemisia austriaca*. 8 VI 1939. М. Котов, Е. Карнаух (KW).

***O. purpurea* Jacq.** (рис. 54, 4–6; рис. 66, 9–12)

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

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличково-зерниста, головки округлі або видовжені, майже прилягають одна до одної, зрідка на їх поверхні розташовані зерна. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: УРСР, Херсонська обл., Каланчакський р-н, посёлок Каірка. 14 VI 1954. М. Котов (KW).

***O. mutelii* F. Schultz** (рис. 55, 1, 2, 4; рис. 66, 13–16)

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

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова з переходом до гранулярно-ямчастої, головки округлі або видовжені, розташовані густо, гранули дрібні, розташовані рідко. Скульптура борозних мембран подібна до такої всієї поверхні.

Досліджений зразок: Turkey. С 9 Mardin: Gizre to Messana, at S foot of Cudi Dağ, 500 m – 700 m. Fields with *Ervum* 42750. Flowers lavender. 10 May 1966. Davis. No 42749 (KW).

***O. brassicae* (Novopokr.) Novopokr.** (рис. 55, 3, 5, 6; рис. 66, 17–20)

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

СЕМ. Скульптура бородавчата, бородавки різного розміру та форми.

Досліджений зразок: Донецкая губ., Мариупольский округ, с. Коньково. Берег р. [нерозбірливо]. Огород. На капусте. 15 VIII 1923. Лавренко (KW).

Orobanche* subgen. *Orobanche

Секція 1. *Inflatae* (G. Beck) Tzvelev

***O. coerulescens* Steph.** (рис. 56, 1, 2, 4; рис. 67, 1–4)

СМ. П. з. 3-ругатні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 21,3–26,6 (29,3) мкм, е. д. 17,3–25,3 мкм. Борозенки (руги) короткі, з нерівними краями, 1,3–2,0 мкм завширшки, їх мембрани гладенькі. Ш. мк. 11,9–15,9 мкм. Екзина 0,3–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена, не диференційована на шари. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура зернисто-бородавчаста. Зерна чітко виражені, бородавки з чіткими краями, зливаються по декілька.

Досліджені зразки: 1. Запорожская обл., остров Хортица на р. Днепре, пески. 24 VI 1927. М. Котов (KW). 2. Одеська обл., Болградський р-н, с. Криничне. Схили вздовж оз. Ялпуг. 13 VI 1971. Л. Крицька (KW).

***O. cernua* Loefl.** (рис. 56, 3, 5, 6; рис. 67, 5–8)

СМ. П. з. безапертурні, зрідка 3-ругатні, еліпсоїдальні, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 19,9–25,3 мкм, е. д. 18,6–22,6 мкм. Руги вузькі. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Скульптура чітка, горбкувата.

СЕМ. Скульптура зернисто-бородавчаста. Зерна нечітко виражені, бородавки з нечіткими краями, зливаються по декілька.

Досліджений зразок: 1. Крым, Ялтинский заповедник, Гурзуфское л-во "Красный камень", каменистые обнажения. 13 VI 1975. Я. Дидух (KW). 2. Крымская обл., южный берег, окр. Симеиза у г. Коньки, на осыпях. 7 VI 1973. М. Котов та ін. (KW).

***O. cumana* Wallr.** (рис. 57, 1, 2, 4; рис. 67, 9–12)

СМ. П. з. 2-, 3- ругатні (поодинокі 1-, 4-ругатні), зрідка безапертурні, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 18,6–23,9 мкм, е. д. 19,9–25,3 мкм. Руги 1,3–2,7 мкм завширшки, з нерівними краями та притупленими кінцями, їх мембрани гладенькі або дрібнозернисті.

Ш. мк. 13,3–17,3 мкм, д. ак. 9,3 мкм. Екзина 0,7–1,1 мкм завтовшки, не диференційована на шари. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура сітчасто-зморшкувата з переходом до бородавчастої.

Досліджені зразки: 1. Донецька обл., Новоазовський р-н, з-к "Хомутівський степ". 16.07.1969. В.С. Ткаченко. № 026663 (KW). 2. Кременчуцький повіт Підварки, Пісковий вал. На городі під соняшниками. 3 VIII 1918. D. Zerov (KW). 3. Могилівська окр. Поле коло Ізраїловського райгоспу. На соняшнику. 4 VIII 1929. К.С. Янковський (KW).

O. sarmatica Kotov (рис. 57, 3, 5, 6; рис. 67, 13–16)

СМ. П. з. 3-ругатні, зрідка безапертурні, еліпсоїдальні, сфероїдальні й сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 19,9–26,6 мкм, е. д. 19,9–25,3 мкм. Борозенки (руги) різної довжини, 1,3–2,0 мкм завширшки, з нерівними краями та нечіткими, загостреними чи притупленими кінцями, їх мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6–17,3 мкм. Екзина 0,7–1,3 мкм завтовшки, не диференційована на шари. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура зернисто-бородавчаста та бородавчаста. Бородавки згладжені, з нечіткими краями.

Досліджений зразок: 1. Крым, Тарханкутский п-ов, окр. Оленевки, ур. Джангуль. 30 V 1975. В. Протопопова, Н. Лоскот, О. Дубовик (KW). 2. Сталинская обл., г. Славянск, пески на берегу соленых озер. 14 VI 1959. М. Котов (KW).

Секція 2. *Orobanche*

O. hederæ Duby (рис. 58, 1–3; рис. 67, 17–20)

СМ. П. з. безапертурні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті або овальні. П. в. 19,9–29,3 мкм, е. д. 18,6–27,9 мкм. Екзина 0,3–0,6 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, горбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура бородавчата й бородавчасто-гемматна. Бородавки округлі або видовжені з чіткими або розмитими краями, інколи зливаються по декілька.

Досліджений зразок: 1. Крым, Алушка, парк. 9 VI 1913. М. Котов (KW). 2. Крым, Никитский бот. сад. Паразитирует на *Hedera taurica*. 28 VII 1955. М. Котов та ін. (KW).

***O. pubescens* D'Urv (=O. versicolor F. Schultz)** (рис. 58, 4–6; рис. 67, 21–24)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, овальні або округлі. П. в. 21,3–29,3 мкм, е. д. 18,6–23,9 мкм. Екзина 0,3–1,3 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, горбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджений зразок: Кримська обл., окол. Севастополя, мис Херсонес, на скелях. 3 VI 1955. А.І. Барбарич, Д.М. Доброчаєва, М.Я. Кукало (KW).

***O. crenata* Forsk.** (рис. 59, 1–3; рис. 68, 1–4)

СМ. П. з. безапертурні, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, овальні або округлі. П. в. 22,6–26,6 мкм, е. д. 18,6–25,3 мкм. Екзина 0,3–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, горбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджений зразок: Крымская обл., Ялтинский р-н, Крымский Гос. Заповедник, Грушова поляна, в сосновом лесу. 16 VII 1956. М. Котов (KW).

***O. alba* Steph.** (рис. 59, 4–6; рис. 68, 5–8)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округлі, округло-кутасті, трикутні або овальні. П. в. 21,3–31,9 мкм, е. д. 19,9–25,3 мкм. Екзина 0,3–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджені зразки: 1. Київський лісостеп. с. Лука Богуславського р-ну. Галява серед дібров в ур. Турчина. 5 VII 1924. G. Kleorow (KW). 2. Крым, п-ов Тарханкут, ур. Джангуль, окр. Оленевки. 22 VI 1965. Г.А. Кузнецова (KW). 3. Сумская обл., Штеповский р-н, Михайловская целина. 4 VII 1955. Д. Доброчаева, М. Котов (KW).

O. reticulata Wallr. (рис. 60, 1–3; рис. 68, 9–12)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округлі, округло-кутасті або овальні. П. в. 23,9–29,3 мкм, е. д. 21,3–26,6 мкм. Екзина 0,3–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, горбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо, інколи зливаються.

Досліджений зразок: Укр. Карпати. Верхів'я р. Чорний Черемош, гора Чивчин, вапнякові скелі, на верх. межі лісу. Зрідка. h = 1550 м н. р. м. 2 VII 1969. В.І. Чопик (KW).

O. pallidiflora Wimm. (рис. 60, 4–6; рис. 68, 13–16)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті або овальні. П. в. 21,3–27,9 мкм, е. д. 18,6–26,6 мкм. Екзина 0,3–1,3 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, горбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджений зразок: Северный Кавказ, Краснодарский край, Крымское л-во, по северный склонам Кавказа над г. Геленджиком. 22 VI 1959. М. Котов, В. Протопопова, В. Страшко (KW).

O. lutea Baumg. (рис. 61, 1–3; рис. 68, 17–20)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, округлі, трикутні або овальні. П. в. 22,6–27,9 мкм, е. д. 17,3–25,3 мкм. Екзина 0,3–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо або рідко.

Досліджений зразок: Київська обл., Баришівський р-н, біля залізниці на трав'янистих місцях між пл. Троянда і ст. Кучаково. 31 V 1974. [прізвище колектора нерозбірливе] (KW).

O. vulgaris Poir. (рис. 61, 4–6; рис. 68, 21–24)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, округлі, трикутні або овальні. П. в. 22,6–29,3 мкм, е. д. 18,6–23,9 мкм. Екзина 0,1–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджені зразки: 1. м. Корсунь на Київщині, на *Galium*, степовий схил. 24 VI 1924. М. Підоплічко (KW). 2. Лубны. Д. Автушенкова. 1849 (KW).

O. caryophyllacea Smith (рис. 62, 1–3; рис. 69, 1–4)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, трикутні, овальні або округлі. П. в. 22,6–27,9 мкм, е. д. 19,9–26,6 мкм. Екзина 0,3–1,1 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджений зразок: Сумська обл., Штепівський р-н, заповідний степ "Михайлівська цілина", на степовій ділянці. 20 VII 1952. [прізвище колектора нерозбірливе] (KW).

O. major L. (рис. 62, 4–6; рис. 69, 5–8)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, трикутні або овальні. П. в. 26,6–33,2 мкм, е. д. 18,6–26,6 мкм. Екзина 0,4–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, округлі та видовжені, розташовані густо.

Досліджені зразки: 1. Сталинская [Донецька] обл., Славянск. р., горы Аринема (Свитогорск). Правый берег р. Сев. Донца. На меловых обнажениях. 23 VI 1938. З. Сова, Н. Осадчая (KW). 2. Крым, Многогоречье, сосновый лес. 6 VI 1980. [Я.П.] Дидух, [Л.П.] Вакаренко (KW).

***O. flava* C. Mart. ex F. Schultz** (рис. 63, 1–3; рис. 69, 9–12)

СМ. П. з. безапертурні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, трикутні, овальні або округлі. П. в. 22,6–29,3 мкм, е. д. 22,6–27,9 мкм. Екзина 0,3–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми переважно дрібні, розташовані густо, інколи зливаються.

Досліджений зразок: Черновицкая обл., Вижницкий р-н, Горно Кутское л-во, у потоков, паразитирует на *Petasites albus*. 12 VII 1957. М. Котов, Т. Омельчук (KW).

***O. alsatica* Kirschl.** (рис. 63, 4–6; рис. 69, 13–16)

СМ. П. з. безапертурні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, трикутні, овальні або округлі. П. в. 22,6–31,9 (33,2) мкм, е. д. (19,9) 21,3–26,6 мкм. Екзина 0,3–0,9 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджений зразок: Окрестности Киева. 26 VI 1908. С.Н. Васильев (KW).

***O. libanotidis* (Rupr.) Tzvelev** (рис. 64, 1–3; рис. 69, 17–20)

СМ. П. з. безапертурні, переважно еліпсоїдальні за формою, в обрисах округло-кутасті, трикутні, овальні або округлі. П. в. 19,9–26,6 мкм, е. д. 18,6–22,6 мкм. Екзина 0,3–0,7 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджений зразок: Харьковская губ., Изюмский уезд. Святые горы. Меловые склоны у монастыря, много. 25 VI 1923. [прізвище колектора нерозбірливе] (KW).

***O. gracilis* Smith** (рис. 64, 4–6; рис. 69, 21–24)

СМ. П. з. безапертурні, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах округлі або овальні. П. в. 18,6–23,9 мкм, е. д. 14,6–21,3 мкм. Екзина 0,4–0,7 (1,1) мкм завтовшки, нерівномірно потовщена. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна.

СЕМ. Скульптура гемматна. Гемми великі й дрібні, розташовані густо.

Досліджений зразок: Львівська обл., Яворівський р-н, НПП "Розтогга", околиці мисливсько-рибальської бази, майдан на лісовій галявині. 10.08.2002. М. Перегрим. № 014951 (KW).

Рід *Orthocarpus* Nutt.

***O. tolmiei* H. & A.** (рис. 70, 1, 2; рис. 73, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві або слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 35,9–47,9 мкм, е. д. (31,9) 33,2–41,2 мкм. Борозни довгі, 2,4–5,3 мкм завширшки, інколи дві зливаються на полюсі, з чіткими, нерівними краями, звужуються до притуплених кінців, зрідка загострених, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 27,9–34,6 мкм, д. ак. 5,3–6,6 мкм. Екзина 0,7–1,6 завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок дрібні, округлі, розташовані рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Plants of Utah. Box elder CO. Willard Peak area. Twp. 8 N. R. 1 W. Elevation about 9500 fut. 30 August 1964. N.H. Holmgren, J.L. Reveal. No 1732 (KW).

Рід *Parentucellia* Viv.

***P. flaviflora* (Boiss.) Nevski** (рис. 70, 3, 4; рис. 73, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, зрідка 4-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, зрідка 4-лопатеві та округлі, з екватора широкоеліптичні. П. в. 31,9–42,6 мкм, е. д. 26,6–34,6 мкм. Борозни довгі, 2,7–4,0 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, дещо звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 22,6–29,3 мкм, д. ак. 7,9–11,9 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Стопчики нечіткі або непомітні. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок дрібні, округлі, розташовані густо. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Южный Таджикистан. Южный склон соляной горы Ходжа-Мумин, пояс крупнотравных полусаванн, 800 м. 14 IV 1976. А.П. Чукавина, В.А. Чевтаева (KW). 2. Южный Казахстан, близ ст. Сары-Агач, окр. колодца Суксук-кудук, в долине, пятном, густо. 25 IV 1926. А. Ярмоленко, К. Принада (KW).

***P. latifolia* (L.) Caruel in Parl. (= *Bartsia latifolia* (L.) Sibth. & Sm.)** (рис. 70, 5, 6; рис. 73, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округло-трикутні, з екватора широкоеліптичні. П. в. 29,3–34,6 мкм, е. д. 29,3–35,9 мкм. Борозни довгі, 4,0–6,6 (7,9) мкм завширшки, з чіткими, рівними краями, дещо звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 22,6–25,3 мкм, д. ак.

5,3–6,6 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки паличок дрібні, округлі, розташовані густо. Борозні мембрани зернисті.

Досліджені зразки: South Australia. Vorke Penisusula, south. Section 4 с, Hundred of Warrenben, The Hundred of Warrenben is ca. 55 km west-south-west of Vorketown. 12 X 1968. B.S. Blaylock. No 1084 (KW).

Рід *Pedicularis* L.

Примітка. Види розташовані за системою, прийнятою Л.І. Іваніною (Іванина, 1981).

Subgen *Pedicularis*

Sect. *Edentulae* Benth.

***P. oederi* Vahl** (рис. 74, 1–3; рис. 78, 1–4)

СМ. П. з. 3-злитоборозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 19,9–26,6 мкм, е. д. 14,6–21,3 мкм. Борозни 2,7–4,0 мкм завширшки, з нерівними краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина тонка, 0,3–1,1 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура дрібнозертисто-горбкувата. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Польща. Татранський національний парк. 13.08.1999. Я.П. Дідух (KW). 2. Тюменская обл., п-ов Ямал, р. Лаптаяха, в 20 км юго-западнее пос. Мыс Каменный, осоково-ерниковая моховая бугорковая тундра на пологом склоне в долину реки, обильно, массовое цветение. 9 VII 1979. О. Ребристая (KW).

***P. exaltata* Besser** (рис. 74, 4–6; рис. 78, 5–8)

СМ. П. з. 2-злитоборозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 2-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. 14,6–18,6 мкм, е. д. 14,6–17,3 мкм. Борозни 2,0–2,4 (2,7) мкм завширшки, з

нечіткими краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина тонка, 0,3–0,4 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура дрібнозерниста. Борозні мембрани зернисті.

Досліджені зразки: 1. In montibus Cremen. Besser (KW). 2. Hungaria septentrionali-orientalis. Comit. Marmaros. In alpe Petrosa, sporadice. Vágner. (KW).

***P. hacquetii* Graf** (рис. 75, 1, 2; рис. 78, 9–12)

СМ. П. з. 2-злитоборозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 2-лопатеві, з екватора еліптичні, зрідка округлі. П. в. 14,6–18,6 мкм, е. д. 13,3–17,3 (18,6) мкм. Борозни 2,0–2,4 (2,7) мкм завширшки, з нечіткими краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина 0,3 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура дрібнозернисто-горбкувата. Горбочки нечітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Примітка. Зрідка трапляються п. з. злиті лише на одному з полюсів.

Досліджені зразки: 1. Чернівецька обл., Сторожинецький р-н, окол. с. Спаська, урочище Дзюркач, луки. 05.06.04. А. Токарюк (KW). 2. Закарпатская обл., Раховский округ. ЮЗ склон горы Говерла, по каменистым россыпям, высота 2030 м н.у.м. 7 VII 1948. Е.М. Брадис, А.А. Запятава (KW).

Sect. *Pedicularis*

***P. kaufmannii* Pinzg.** (рис. 75, 3, 4; рис. 78, 13–16)

СМ. П. з. 2-злитоборозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 2-лопатеві, з екватора еліптичні, зрідка округлі. П. в. 15,9–21,3 (22,6) мкм, е. д. (11,9) 13,3–19,9 мкм. Борозни 2,0–4,0 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина 0,7–1,1 (1,3) мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура дрібнозернисто-горбкувато-перфорована. Горбочки чітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Примітка. Зрідка трапляються п. з. злиті лише на одному з полюсів.

Досліджені зразки: 1. Ворошиловградська обл., заповідник „Стрілецька степ” 25.05.1986. Д. Зеров, О. Дубовик, Н. Глаголева (KW). 2. Starobjeljsk. Стрелецькая целина, водораздельчик между б. [Оспеиной] и б. Черепаховой, пл. №7 26.05.1927. И. Зоз, Е. Лавренко (KW). 3. Кавказ, Терская обл., бл. г. Владикавказа. На степи. [Прізвище колектора нерозбірливе] (KW).

***P. sibthorpii* Boiss.** (рис. 75, 5, 6; рис. 78, 17–20)

СМ. П. з. 2-злитоборозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 2-лопатеві, з екватора еліптичні, зрідка округлі. П. в. 15,9–21,3 мкм, е. д. 11,9–18,6 мкм. Борозни 2,0–2,4 (2,7) мкм завширшки, з чіткими краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина 0,7–1,1 (1,3) мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура дрібнозернисто-горбкувата. Горбочки чітко виражені. Борозні мембрани зернисті.

Досліджені зразки: (2 зразки) Крым, Многогоречье, Бахчисарайский р-н, сосновый лес. 06.06.1980. [Я.П.] Дидух, [Л.] Вакаренко (KW). 3. Военно-осетинская дорога, близ с. Зарымага, на лугах. 20 VI 1917. Н. Введенский (KW).

***P. dasystachys* Schrenk** (рис. 76, 1, 2; рис. 79, 1–4)

СМ. П. з. 2-злитоборозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 2-лопатеві, з екватора еліптичні, зрідка округлі. П. в. 17,3–22,6 (23,9) мкм, е. д. 13,3–18,6 (19,9) мкм. Борозни 2,0–2,4 мкм завширшки, з нечіткими краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина тонка, 0,7–1,1 (1,3) мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура ямчаста й горбкувато-ямчаста. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Примітка. Зрідка трапляються п. з. злиті лише на одному з полюсів.

Досліджені зразки: 1. Ворошиловградская область, Меловской р-н, заповедник «Стрельцовская степь». 06.05.1955. Сарычева (KW). 2. Харьковская г.,

Змиевск. у. Коробова хутора. Луг пастбищный по р. С. Донца, против кор. хут. 1 V 1925. Лавренко (KW).

***P. sylvatica* L.** (рис. 76, 3, 4; рис. 79, 5–8)

СМ. П. з. 2-злитоборозні, еліпсоїдальні, в обрисах з полюса слабо-2-лопатеві або округлі, з екватора еліптичні. П. в. 29,3–39,9 мкм, е. д. 13,3–22,6 мкм. Борозни 2,4–7,9 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина 0,3–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура дрібнозернисто-горбкувата. Горбочки чітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Львівська обл., Турківський р-н, долина р. Гуснівка, нижче с. Гусина, уроч. Рацики, на сухіших ділянках. 18.05.1986. О. Крись, І. Вайнагій (KW). 2. Волинська обл., К-Каширський р-н, с. Полиці, ур. Вульос, пасовище на свіжих та мокрих ґрунтах. 19.05.1985. Шевчик (KW). 3. БРСР. Брестська обл., Дрогочинський р-н, с. Огдемир. Дубово-грабовий ліс. 5 VI 1958. Н.І. Барбарич, Л.Ф. Кучерява (KW).

Sect. *Pharyngoton* Bunge

***P. palustris* L.** (рис. 76, 5, 6; рис. 79, 9–12)

СМ. П. з. 2-злитоборозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 2-лопатеві, з екватора еліптичні, зрідка округлі. П. в. 19,9–26,6 мкм, е. д. 14,6–21,3 мкм. Борозни 2,7–4,0 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, борозні мембрани гладенькі. Екзина 0,3–1,1 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура дрібнозернисто-перфорована. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Малое Полесье, Ненковицкое болото. 19.07.1950. А. Бачурина (KW). 2. Тернопольская обл., г. Кременец, моховое болото. 1 VII 1954. М. Котов (KW).

Subgen. *Sceptrum* Bunge

Sect. *Sceptrum*

***P. sceptrum-carolinum* L. (рис. 77, 1–3; рис. 79, 13–16)**

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні, еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або 3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 25,3–37,2 мкм, е. д. 27,9–33,2 мкм. Борозни довгі, 2,4–5,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 21,3–23,9 мкм, д. ак. 2,0–6,6 мкм. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі або чіткі й короткі. Скульптура чітка, дрібнозерниста.

СЕМ. Скульптура дрібнозернисто-перфорована. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті. Горбочки чітко виражені.

Досліджені зразки: 1. Болото Супій, коло с. Свидовець, Ніжинський округ, острів на болоті. 20.07.1928. D. Zerow et K. Zerow (KW). 2. УРСР. Волинська обл., Камень-Каширський р-н, осоко-гіпновий участок, бол. Березина к югу от с. Пневно. 01.08.1949. Брадис (KW). 3. Окрестности Винницы. Сырая луговинка к сев. от насыпи жел-дор. по направлению к Сосенки (Калиновки)

08.08.1928. Янковский (KW). 4. Малое Полесье, Зурновское болото. 01.08.1950. А. Бачурина (KW). 5. Западный Байкал губ. у. бл. Кочерковского мыса. На скалах. 15 VI 1902. Савинский (KW).

Subgen. *Verticillatae* (Benth.) Ivanina

Sect. *Verticillatae* Benth.

***P. verticillata* L. (рис. 77, 4–6; рис. 79, 17–20)**

СМ. П. з. 3-злитоборозні, сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або 3-лопатеві, з екватора еліптичні. П. в. (11,9) 13,3–18,6 мкм, е. д. 13,3–18,6 мкм. Борозни 1,3–2,4 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 9,3–13,3 мкм. Екзина 0,4–0,7 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура непомітна.

СЕМ. Скульптура паличкова. Головки розташовані густо, інколи зливаються по декілька. Борозні мембрани зернисто-горбуваті.

Досліджені зразки: 1. Закарпатская обл., Раховский окр., Бело-Тисское л-во, каменистые склоны, г. Поп Иван, высота 1800-1900 м. 03.07.1947. Д. Доброчаева (KW). 2. Закарпатська обл., Рахівський р-н, гора Петрос. 06.07.1981. С.М. Зиман, А.В. Чернявський, А.Д. Єрмоленко, А.В. Шумілова (KW). 3. Тюменская обл., Средний Ямал, низовье р. Томбойяха. Разнотравная кустарниковая тундра, в I террасе реки. 30 VII 1976. О.В. Ребристая, С.А. Гребова. № 367 (KW).

Під *Phelypaea* L. (= *Dyphelypaea* Nicolson)

***Ph. coccinea* (M. B.) Poir.** (рис. 71, 1, 2, 4; рис. 73, 13, 14)

СМ. П. з. безапертурні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні або неправильної форми, в обрисах округло-кутасті, овальні або округлі, по краю слабо-хвилясті. П. в. 26,6–39,9 мкм, е. д. 19,9–34,6 мкм. Екзина 0,7–1,3 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена, диференціація на шари непомітна. Скульптура чітка або нечітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна, складчаста.

СЕМ. Скульптура бородавчаста й бородавчасто-гемматна. Бородавки округлі або видовжені з чіткими або розмитими краями, деякі зливаються по декілька.

Досліджені зразки: 1. Терская обл., Пятигорск. 27 V 1891. В. Липский (KW). 2. Вединский р-н. с.с. Азизкенд х Дайнаг, левый берег р. Веди, можжевельное редколесье 1200-2000 м н.р.м. 27 V 1960. В. Манакян, А. Бобров (KW).

***Ph. tournefortii* Desf.** (рис. 71, 3, 5, 6; рис. 73, 15, 16)

СМ. П. з. безапертурні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні або неправильної форми, в обрисах округло-кутасті, овальні або округлі, по краю слабо-хвилясті. П. в. 23,9–33,2 мкм, е. д. 21,3–27,9 мкм. Екзина

0,7–1,3 мкм завтовшки, нерівномірно потовщена, диференціація на шари непомітна. Скульптура чітка, різногорбкувата. Поверхня нерівна, складчаста.

СЕМ. Скульптура бородавчаста й бородавчасто-гемматна. Бородавки округлі або видовжені з чіткими або розмитими краями, деякі зливаються по декілька.

Досліджений зразок: Armenia, near Tseghkadrov city, dry grassland 40, 524303° N; 44722640° E. 15.05.2014. M. Peregrym.

Під *Phtheirospermum* Bunge ex Fischer & Meyer

***Ph. chinense* Bunge** (рис. 72, 1–3; рис. 73, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві або слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 34,6–42,6 мкм, е. д. 27,9–38,6 мкм. Борозни довгі, 2,4–4,0 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 26,6–30,6 мкм, д. ак. 5,3–6,6 мкм. Екзина 1,3–2,0 завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки дрібні, округлі, розташовані рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Приморская обл., окр. г. Хабаровска, по песчаным гривам среди заливных лугов. 2 VII 1910. Н. Десулави (KW).

Під *Radamea* Benth.

***R. montana* Benth.** (рис. 72, 4–6; рис. 73, 21–24)

СМ. П. з. 4-ругатні, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса округло-4-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 26,6–38,6 мкм, е. д. 26,6–38,6 мкм. Руги вузькі, 0,7–1,3 мкм завширшки, 11,9–19,9 мкм завдовжки, з нечіткими, нерівними краями й кінцями, мембрани гладенькі. Екзина 1,3–2,0 завтовшки.

Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки дрібні, округлі або округло-трикутні, розташовані переважно густо. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Madagascar, Fianarantsoa. Namelana, ca 30 km and 1.5 hours on dry road by car from Ambositra, ca. 200 m from Namelana in bushes. 20°37'S 47°20'E 1400 m. 12 May 1993. C.H. Jongkind, Solo Rapanarivo. No 840 (MO).

Рід *Rhinanthus* L.

Примітка. Види розташовані за системою, прийнятою Л.І. Іваніною (Іванина, 1981).

Секція 1. *Rhinanthus*

***R. minor* L.** (рис. 80, 1–3; рис. 84, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 27,9–37,2 мкм, е. д. 22,6–33,2 мкм. Борозни довгі, 2,4–4,0 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 22,6–27,9 мкм, д. ак. 5,3–9,3 мкм. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Комірки сітки дрібні, стінки чітко виражені, переплітаються. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Тернопольская обл., Кременецкий р-н, окр. с. Жолобы, гора Маслятин. Травянистые склоны, послелесные суходольные луга. 1.VIII.1975. Б.В. Заверуха (KW).

Секція 2. *Anoectolemus* Chab.

***R. alpinus* Baumg.** (рис. 80, 4–6; рис. 84, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 29,3–34,6 мкм, е. д. 29,3–33,2 мкм.

Борозни довгі, 2,4–2,7 мкм завширшки, з нерівними, чіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани гладенькі або зернисті. Ш. мк. 21,3–29,3 мкм, д. ак. 4,0–7,9 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Стопчики непомітні або нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Комірки сітки дрібні, стінки нечітко виражені, переплітаються. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Чернівецька обл., Путивльський р-н, с. Шепіт-Камерал, на кам'янистих схилах. 26 VI 1968. О. Дубовик, Г. Веренко. (KW). 2. Станиславская обл., Жабывский р-н, у подножия г. Чивчин, на открытых склонах елового леса. 15 VII 1957. Е. Миндерова (KW).

Секція 3. *Cleistolomus* Chab.

***R. major* Ehrh.** (рис. 81, 1–3; рис. 84, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 31,9–41,2 (45,2) мкм, е. д. 27,9–35,9 мкм. Борозни довгі, 2,4–4,0 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 26,6–30,6 мкм, д. ак. 6,6–9,3 мкм. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Стопчики непомітні. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-ямчаста. Стінки нечітко виражені, ямки дрібні, розташовані нерівномірно. Борозні мембрани горбкуваті.

Досліджений зразок: Львовская обл., с. Подлесье, г. Белый камень. Нарушенные степные склоны. 18 VII 1977. Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух (KW).

***R. vassilczenkoi* Ivanina & Karasjuk** (рис. 81, 4–6; рис. 84, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 29,3–37,2 мкм, е. д. 25,3–34,6 мкм. Борозни довгі, 2,0–2,4 мкм завширшки, з нерівними,

нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани гладенькі або зернисті. Ш. мк. 22,6–26,6 мкм, д. ак. 6,6–9,3 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка, зрідка дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура зморшкувата. Стінки нечітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Крымская обл., Чатыр-Даг, Анггар-Бурун. 4 X 1974 О.Н. Дубовик (KW).

***R. vernalis* (Zing.) Schischk. & Serg.** (рис. 82, 1, 2; рис. 84, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. (29,3) 30,6–39,9 (43,9) мкм, е. д. (19,9) 22,6–35,9 (37,2) мкм. Борозни довгі, 2,7–5,3 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 19,9–30,6 мкм, д. ак. 5,3–7,9 (9,3) мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура зморшкувата й переплетено-дрібносітчаста. Комірки сітки дрібні, стінки нечітко виражені, переплітаються. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Окр. г. Києва, Голосеевка. 2 VI 1917. Ю. Семенкевич, М. Котов (KW). 2. Львовская обл., Николаевский р-н, окр. с. Песчаное. Луг в пойме Дняпра. 22 VI 1960 (KW).

***R. apterus* (Fr.) Ostenf.** (рис. 82, 3, 4; рис. 85, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 30,6–41,2 мкм, е. д. 22,6–33,2 мкм. Борозни довгі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 26,6–33,2 мкм,

д. ак. 5,3–9,3 мкм. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки. Стопчики нечіткі. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура зморшувата й зморшувато-ямчаста. Стінки нечітко виражені, ямки дрібні, розташовані більш-менш рівномірно. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Рівненська обл., Вербецький р-н, с. Сивня, сорное во ржи. 25 VI 1954. М. Котов (KW).

***R. cretaceus* Vass.** (рис. 82, 5, 6; рис. 85, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 34,6–42,5 мкм, е. д. 25,3–35,9 мкм. Борозни довгі, 4,0 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 19,9–27,9 мкм, д. ак. 5,3–6,6 мкм. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки. Стопчики нечіткі. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура зморшувата й переплетено-дрібносітчаста. Стінки чітко виражені, комірки дрібні. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті. **Досліджений зразок:** Донецька обл., Артемовський р-н. Серебрянка. На мелу. 21 VII 1964. О. Дубовик (KW).

***R. serotinus* (Schoenh.) Oborny** (рис. 83, 1–3; рис. 85, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 30,4–39,9 мкм, е. д. 25,3–35,9 (37,2) мкм. Борозни довгі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 23,9–33,2 (34,6) мкм, д. ак. 7,9–13,3 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Стопчики нечіткі. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура зморшкувата. Стінки нечітко виражені. Борозні мембрани горбкуваті.

Досліджений зразок: Закарпатська обл., Рахівський р-н, Ясиня, ур. Костерівка. 4 VII 1981. С.М. Зиман, А.В. Чернявський, А.Д. Єрмоленко, А.В. Шумілова (KW).

***R. songaricus* (Sterneck) Fedtsch.** (рис. 83, 4–6; рис. 85, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, злегка овальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві або округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 31,9–46,5 мкм, е. д. (19,9) 21,3–29,3 (33,2) мкм. Борозни довгі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, борозні мембрани гладенькі або зернисті. Ш. мк. 26,6–31,9 (33,2) мкм, д. ак. 5,3–6,6 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка.

СЕМ. Скульптура переплетено-дрібносітчаста. Комірки дрібні, стінки нечітко виражені. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: Херсонський округ, Казаче-Лагерская арена, хутора Лагерские. Балановы. Поникшие. 23 VII 1926. Е. Лавренко (KW).

Під *Rhynchocorys* Griseb.

***R. orientalis* (L.) Benth.** (рис. 86, 1, 2, 4; рис. 88, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса переважно 3-лопатеві, зрідка округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі. П. в. 23,9–29,3 мкм, е. д. 25,3–31,9 мкм. Борозни довгі, 1,1–1,3 мкм завширшки, з чіткими, нерівними краями, звужуються до більш-менш загострених кінців, зрідка зливаються на полюсах, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 21,3–26,6 мкм, д. ак. 2,7–4,0 мкм. Екзина 1,1–1,3 завтовшки, потовщується на апокольпіумах до 2,0 мкм. Покрив тонкий. Стовпчики непомітні. Скульптура нечітка, горбкувата.

СЕМ. Скульптура перфорована. Поверхня нерівна, хвиляста. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Армянская ССР, Горисекий р-н, сел. Сваранц, сев.-вост. склон, дубовое редколесье, 1700-1900 м над ур. м. 11 VII 1967. А. Погосян, В. Манакян (KW).

Рід *Siphonostegia* Benth.

***S. chinensis* Benth.** (рис. 86, 3, 5, 6; рис. 88, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозні, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, з екватора округлі. П. в. 22,6–29,3 мкм, е. д. 25,3–29,3 мкм. Борозни довгі, 1,3–2,4 мкм завширшки, з нерівними, нечіткими краями, дещо звужуються до притуплених кінців, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 18,6–22,6 мкм, д. ак. 5,3–9,3 мкм. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі, тонкі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки дрібні, округлі, розташовані рідко. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Приморская обл., окр. г. Хабаровска, на песчаных гривах среди заливных лугов. 11 VII 1910. Н. Десулави (KW).

Рід *Tozzia* L.

***T. carpatica* Wołoszcz.** (рис. 87, 1, 2; рис. 88, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 21,3–27,9 мкм, е. д. 19,9–23,9 мкм. Борозни середньої довжини, 2,0–2,4 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями та нечіткими кінцями, борозні мембрани зернисті. Ш. мк. 15,9–19,9 мкм, д. ак. 9,3–11,9 мкм. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні. Скульптура дрібнозерниста.

СЕМ. Скульптура зернисто-горбкувато-перфорована. Зерна розташовані рідко та рівномірно, біля борозен – густіше, перфорації дрібні, розташовані рідко. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Рахівська округа, с. Богдан. Щаульське лісництво, в ялиновому лісі, над потоком, $h = 1140$ м. 28 VI 1948. Ф. Гринь (KW). 2. Закарпатская обл., Раховский округ, г. Говерла, на висоте 1800 м, субальпийський луг у родників на камнях. 28 VI 1947. М. Котов (KW).

Під *Tryphysaria* Fischer & C. Mey.

T. eriantha* (Benth.) T.I. Chuang & Heckard ssp. *eriantha (рис. 87, 3, 4; рис. 88, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві, з екватора еліптичні та округлі. П. в. 22,6–30,6 мкм, е. д. 21,3–26,6 мкм. Борозни середньої довжини, 1,3–2,4 мкм завширшки, з чіткими, нерівними дещо потовщеними краями та притупленими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 14,6–18,6 мкм, д. ак. 7,9–10,6 мкм. Екзина 2,0–2,4 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура нечітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-паличкова. Головки дрібні, округлі, розташовані густо. Борозні мембрани зернисто-горбкуваті.

Досліджений зразок: The United States of America. California, Solano County. UC Davis Jepson Prairie Reserve. Near railroad tracks and fenceline. 38°16.505'N: 121°49.429'W. Elevation: 5 m. (coordinates from hand-held GPS). Prairie with vernal pools. With *Downingia*, *Limnanthus*, *Pogogyne*, *Viola* and *Cotula*. 16 April 2003. Daphne K. Christopher & Hannah Stevens. No. 167 (MO).

Під *Xylocalyx* Balf.

***X. carteriae* Thulin** (рис. 87, 5, 6; рис. 88, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозні, еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 30,6–42,6 мкм, е. д. 30,6–34,6 мкм.

Борозни довгі, вузькі, 0,3–1,3 мкм завширшки, з більш-менш чіткими, дещо потовщеними, нерівними краями та притупленими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 21,3–26,6 мкм, д. ак. 2,7–6,6 мкм. Екзина 2,0–2,4 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчасто-зірчаста. Борозни закриті.

Досліджений зразок: Somalia. Habyo Dist. Along the road to Sabacaad, 13.2 km S. of Afbarwaago, which is 135 06°23.5' N 48°44.7'E. 29 May 1987. Roland G. Wieland. No 4387 (MO).

4.8. Родина *Verbenaceae* J. St.-Hil.

Під *Aloysia* Ort. et Palau ex L'Hér

***A. virgata* (Ruiz et Pavón) A.L. Juss.** (рис. 89, 1, 2; рис. 91, 1–4)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса трикутні або округло-трикутні, з екватора – широкоеліптичні або округлі. П. в. 21,3–25,3 мкм, е. д. 23,9–27,9 мкм. Борозни короткі, 5,3 мкм завширшки, з нечіткими краями і кінцями. Ори чіткі, з нерівними краями, більш-менш округлі або дещо видовжені по екватору, 5,3–11,9 мкм завширшки, 5,3–6,6 мкм завдовжки. Краї ор утворюють конічний виступ. Ш. мк. 13,3–17,3 мкм, д. ак. 10,6 мкм. Мезокольпій на оптичному зрізі хвилястий або випуклий. Екзина 2,4–2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура гладенька.

СЕМ. Скульптура гладенька, зрідка поверхня вкрита дрібними складками.

Досліджений зразок: Central Estero del Ypoá. Between Nueva Italia and Yuquyty. Cerrado Forest. 25°37'S 57°27'W. 12 August 1992. E. Zardini, L. Guerrero. No 32994 (KW).

Рід *Verbena* L.

Примітка. Види розташовані за системою прийнятою С.С. Іконниковим (Иконников, 1978).

Секція *Verbena*

***V. officinalis* L.** (рис. 89, 3–6; рис. 91, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса трикутні, з екватора – широкоеліптичні. П. в. (21,3) 22,6–29,3 мкм, е. д. 25,3–30,6 (32,9) мкм. Борозни довгі, 9,3–13,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями та притупленими кінцями, борозні мембрани гладенькі, по центру спостерігається світлий тяж. Ори чіткі, з нерівними краями, видовжені за екватором, 7,9–13,3 мкм завширшки. Краї ор утворюють конічний виступ. Ш. мк. 14,6–19,9 мкм, д. ак. 5,3–9,8 мкм. Край мезокольпіумів хвилястий. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура гладенька.

СЕМ. Скульптура гладенька з поодинокими перфораціями.

Досліджені зразки: 1. Київська обл., околиці м. Біла Церква, у повітряно-водних угрупованнях на лівому березі р. Рось. 6 серпня 1999. А.А. Куземко. № 012448 (KW). 2. Полтавська обл., Гельмязевський р-н, с. Прохоровка, сорняк в канаві у моста. 26 VII 1940. М. Котов (KW).

***V. supina* L.** (рис. 90, 1, 2; рис. 91, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса трикутні, з екватора – широкоеліптичні. П. в. 23,9–27,9 мкм, е. д. 30,6–34,6 мкм. Борозни довгі, 7,9–10,6 мкм завширшки, з більш-менш чіткими, нерівними краями та притупленими кінцями, борозні мембрани гладенькі, по центру спостерігається світлий тяж. Ори чіткі, з нерівними краями, дещо видовжені за екватором, 6,6–9,3 мкм завширшки. Краї ор утворюють конічний виступ. Ш. мк. 15,9–19,9 мкм, д. ак. 6,6–9,3 мкм. Край мезокольпіумів хвилястий. Екзина 2,4–3,3 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. Скульптура гладенька.

СЕМ. Скульптура гладенька, зрідка поверхня вкрита дрібними складками.

Досліджений зразок: Аскания-Нова, ботанический сад и парк, 1 ек-р на дорожке. 7 VII 1922. Е. Lavrenko (KW).

***V. urticifolia* L.** (рис. 90, 3, 4; рис. 91, 13–16)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса трикутні, з екватора – широкоеліптичні. П. в. 21,3–25,3 мкм, е. д. (23,9) 26,6–29,3 мкм. Борозни довгі, 6,6–10,6 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями та притупленими або злегка заокругленими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Ори чіткі, з нерівними краями, видовжені за екватором, 6,6–11,9 мкм завширшки. Ш. мк. 15,9–19,9 мкм, д. ак. 4,0–5,3 мкм. Край мезокольпіумів слабо хвилястий. Екзина 1,2–2,4 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура гладенька.

СЕМ. Скульптура гладенька, зрідка з перфораціями.

Досліджений зразок: Canada, St – Télesphore, Vaudreuil – Solangesà fleur. Plante haube de 1,50 m, blanche. 7.8.61. G. Lemieux. No 2339 (KW).

Секція *Glandularia*

***V. canadensis* (L.) Britt.** (рис. 90, 5, 6; рис. 91, 17–20)

СМ. П. з. 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса трикутні, з екватора – широкоеліптичні. П. в. 47,9–58,2 мкм, е. д. 45,2–55,9 мкм. Борозни довгі, 6,6–11,9 мкм завширшки, з чіткими, нерівними дещо потовщеними краями та притупленими або злегка заокругленими кінцями, борозні мембрани гладенькі й зернисті. Ори нечіткі, прикриті замком, 5,3–6,6 мкм завширшки. Ш. мк. 17,3–18,6 мкм, д. ак. 9,3–13,3 мкм. Край мезокольпіумів округлий. Екзина 2,4–2,7 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики непомітні. Скульптура гладенька.

СЕМ. Скульптура гладенька. На апокольпіумах помітні слабо виражені складки. Борозні мембрани гладенька на орах дрібнозернисті.

Досліджений зразок: Grain valley, ¼ MI. of Buckner – Tarsey RD. on Major RD. – Along Roadside. Brenda Beck. 22-11 April 1991. No 004632 (KW).

4.9. Родина *Pedaliaceae* R. Br.

Під *Sesatum* L.

S. indicum L. (рис. 92, 1–4; рис. 93, 1–4)

СМ. П. з. 12–14-борозні, сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса слабо-12–14-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 39,9–61,2 мкм, е. д. 50,5–65,2 мкм. Борозни короткі, 0,3–0,4 мкм завширшки, з нерівними краями, борозні мембрани гладенькі. Ш. мк. 9,3–13,3 мкм. Екзина 2,4–3,0 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики нечіткі. Скульптура чітка гранулярна.

СЕМ. Скульптура бородавчаста. Бородавки округлі, інколи впорядковані в ряди. Борозні мембрани зморшкуваті.

Досліджений зразок: УРСР. Одеська обл., Дачна. Поле ін-ту генетики та селекції ім. Лисенка. В культурі. 19 VII 1950. Ф. Гринь (KW).

4.10. Родина *Martyniaceae* Horan.

Під *Proboscidea* Schmidel

Proboscidea louisianica (Mill.) Thell. (= *Martynia proboscidea* Glox.) (рис. 94, 1–4; рис. 95, 1–4)

СМ. П. з. безапертурні, сфероїдальні або овальні за формою, в обрисах округлі, 71,8–111,7 мкм у діаметрі. Ареоли округлі, округло-кутасті або видовжені, 15,9–23,9 мкм у діаметрі, жолобки гладенькі або рідко зернисті, 1,1–3,3 мкм завширшки. Екзина 4,0–5,3 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, товсті, з округлими головками, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста, комірки із звивистими стінками, дно комірок гладеньке.

СЕМ. Скульптура великосітчаста. Комірки кутасті, округло-кутасті, 4, 5-кутні, стінки широкі; дно комірок гладеньке або гранулярне.

Досліджений зразок: Herb Jnd On Hook fl. F. Thomson. Hab Plan [нерозбірливо] Regin. trop. Alt. Cult. Coll. I.I. (LE).

4.11. Родина *Bignoniaceae* Juss.

Рід *Campsis* Lour.

***C. radicans* (L.) Seem.** (рис. 96, 1–3; рис. 99, 1–4)

СМ. П. з. 3-, 4-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-, 4-лопатеві, з екватора еліптичні або майже округлі. П. в. (29,3) 27,9–33,2 (34,6) мкм, е. д. 29,3–33,2 мкм. Борозни довгі, 5,3–6,6 мкм завширшки, з більш-менш рівними, чіткими краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі з поперечними розривами, які часто заходять на міжапертурні ділянки. Ш. мк. (18,6) 17,3–25,3 (26,6) мкм, д. ак. 4,0–6,6 мкм. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки округлі, округло-кутасті, видовжені, 0,4–0,8 мкм у діаметрі, на апокольпіумах дрібніші; стінки 0,2–0,4 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. м. Ужгород, ботсад УДУ. 30 VII 1954. А.І. Барбарич, С.В. Гончаров, М.Я. Кукало (KW). 2. УРСР. Кіровоградська обл., Долинський р-н, Дендропарк Веселі Боковеньки. 27 VII 1950. Ф. Гринь (KW).

Рід *Catalpa* Scop.

***C. bignonioides* Walter** (рис. 96, 4–6; рис. 99, 5–8)

СМ. П. з. безапертурні, ареолятні, зібрані в округлі або овальні тетради, 45,2–89,1 мкм у діаметрі. Екзина 2,4–4,0 мкм завтовшки. Покрив тонкий, удвічі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, товсті, довгі, розташовані щільно та рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки округлі, округло-кутасті, видовжені, 0,4–1,1 мкм у діаметрі; стінки звивисті, 0,5–0,7 мкм завширшки.

Досліджений зразок: 1. Вінницька обл., м. Кам'янець-Подільський. Парк Заготзерно по вул. Петровського, № 71. 20 VI 1934. Ларина (KW). 2. Самарканд, обл., Джизакский и Ходжентский уезд (Голодная степь) г. Джизак. Городской сад. 9 V 1915. М.Д. Спиридонов. № 194 (KW).

***C. ovata* G. Don** (рис. 97, 1, 2; рис. 99, 9–12)

СМ. П. з. безапертурні, ареолятні, зібрані в округлі або овальні тетради, 49,2–78,5 мкм у діаметрі. Екзина 2,4–2,7 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Комірки округлі або видовжені, 0,2–0,6 мкм у діаметрі; стінки 0,4–0,6 мкм завширшки.

Досліджений зразок: К. Б. сад [очевидно, Київський ботанічний сад?] 19 VI 1939 [Прізвище колектора нерозбірливе] (KW).

***C. speciosa* (Warder ex Barney) Warder ex Engelm.** (рис. 97, 3–6; рис. 99, 13–16)

СМ. П. з. безапертурні, ареолятні, зібрані в округлі, округло-чотирикутні або овальні тетради, 51,9–82,5 мкм у діаметрі. Екзина 3,3–6,6 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, товсті, з округлими головками, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура великосітчаста. Комірки округлі, округло-кутасті, видовжені, 1,0–1,5 мкм у діаметрі; стінки звивисті, 0,6–0,7 мкм завширшки.

Досліджений зразок: Полтавська обл., м. Лубни, дослідна станція лікарських рослин, парк. 20 VI 1951. М. Котов, Є. Карнаух, Г. Кузнецов (KW).

Рід *Incarvillea* Juss.

***In. olgae* Regel** (рис. 98, 1–3; рис. 99, 13–16)

СМ. П. з. 6–8-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса 6–8-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 33,2–49,2 мкм, е. д. 31,9–51,9 мкм. Борозни короткі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними краями та притупленими або інколи загостреними кінцями, борозні мембрани зернисті. Екзина 1,3–2,7 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі, зрідка чіткі, короткі, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура шипикувато-перфорована. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: 1. Tadshikistania. Vallis fl. Chingou apud Tavildara in glareosis. Leg. N. Gonczarov, G. Grigorjev et V. Nikitin. 19 VIII 1932 (KW). 2. Таджикистан. Долина Кафернигана между кишл. Еврос и Сорбо. Мягкие наносы в нижней части склонов. 19 IX 1929. Ф.Н. Русанов (KW).

Рід *Niedzwedzkia* B. Fedtsch.

***N. semiretschenskia* B. Fedtsch.** (рис. 98, 4–6; рис. 99, 17–20)

СМ. П. з. 6–8-борозні, еліпсоїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 6–8-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 55,9–67,8 мкм, е. д. 33,2–55,9 мкм. Борозни короткі, 1,1–2,0 мкм завширшки, з нерівними краями та притупленими кінцями, борозні мембрани рідко зернисті. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі, тонкі, короткі, розташовані густо.

СЕМ. Скульптура шипикувато-перфорована. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Алма-Ата. Ботсад. 1 VI 1971. Б.В. Заверуха (KW).

4.12. Родина *Lentibulariaceae* Rich.

Рід *Pinguicula* L.

***P. alpina* L.** (рис. 100, 1, 2; рис. 101, 1–6)

СМ. П. з. 5-, (6–7)-борозно-орові, майже сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса 5-, (6–7)-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. П. в. 27,9–29,3 мкм, е. д. 31,9–33,2 мкм. Борозни довгі, 0,7–1,3 мкм завширшки,

звужуються до кінців, з нерівними краями. Ори слабо помітні, округлі або дещо витягнуті на екваторі. Ш. мк. 9,3–13,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 5,3–8,0 мкм. Екзина 0,7–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики слабо помітні, короткі, тонкі, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура зморшкувата або зморшкувато-перфорована. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Богдан, Богданське л-во, ур. "Примаратик", північний схил, ялиновий ліс, верхня межа біля струмочка. 19.VI.1952. В. Комендар. 2. Східні Карпати, Хребет Чорногора, Говерла, субальпійський пояс, біля гірського потоку, вис. 1700 м. 14.VI.1952. В. Комендар (KW).

***P. villosa* L.** (рис. 100, 3, 4; рис. 101, 7–10)

СМ. П. з. 5–6-борозно-орові, майже сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса 5–6-лопатеві, з екватора – широкоеліптичні. П. в. – 26,6–33,2 мкм, Е. д. – 23,9–33,2 мкм. Борозни завширшки 1,3–2,4 мкм, довгі, звужені до кінців, з більш-менш рівними краями. Ори добре помітні, округлі або витягнуті на екваторі. Ш. мк. 6,6–12,0 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 5,3–6,6 мкм. Екзина 0,8–1,6 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, короткі, тонкі, з округлими головками, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура зморшкувато-ямчаста. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Магаданская обл., Чукотский автономный округ, Анюйское нагорье, оз. Имерней, на сфагновых дернинах в шикшево-ерниковом сфагновом листовничке, на склоне водораздела. 5 VII 1980. Т. Заславская, Т. Плиева (KW).

***P. vulgaris* L.** (рис. 100, 5, 6; рис. 101, 11–16)

СМ. П. з. 5–6-борозно-орові, майже сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса 5–6-лопатеві, з екватора – широкоеліптичні. П. в. 27,9–35,9 мкм, е. д. 23,9–33,2 мкм. Борозни довгі, 1,3–2,7 мкм завширшки,

звужуються до кінців, з більш-менш рівними краями. Ори добре помітні, округлі або витягнуті на екваторі. Ш. мк. 6,6–9,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 5,3–6,6 мкм. Екзина 0,7–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, короткі, тонкі, з округлими головками, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки різні за розміром та формою. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Львовская обл., Бобрский р-н, с. Романов. Травяные болота. 18 VI 1959. Бухало (KW).

Рід *Utricularia* L.

***U. australis* R. Br.** (рис. 102, 1–3; рис. 104, 1–3)

СМ. П. з. 12–15-борозно-зливоорові, сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса 12–15-лопатеві, з екватора широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. П. в. 29,3–42,6 мкм, е. д. 30,6–42,6 мкм. Борозни довгі, 1,1–2,0 мкм завширшки, з рівними краями, борозні мембрани гладенькі. Ори слабо помітні, дещо екваторіально-витягнуті, округло-прямокутні, утворюють на екваторі оровий пояс. Ш. мк. 3,9–6,6 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 2,4–2,7 мкм. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики слабо помітні.

СЕМ. Скульптура гладенька. Покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну й тягнуться паралельно до екватора. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що часто зливаються основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата, інколи майже гладенька. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Івано-Франківська обл., Косівський р-н, м. Косів, солоне озеро "Банське". 20 липня 2006. І.М. Данилик, Т.Д. Соломаха (KW).

***U. intermedia* Hayne** (рис. 102, 4–6; рис. 104, 4–6)

СМ. П. з. (14-)17–18(19)-борозно-зливо-орові, сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса (14-)17–18(19)-лопатеві, з екватора широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. П. в. 29,3–42,6 мкм, е. д. 31,9–43,9 мкм. Борозни

довгі, 1,0–1,3 мкм завширшки, з нерівними краями, на полюсах зливаються по дві, борозні мембрани гладенькі. Ори слабо помітні, дещо екваторіально-витягнуті, округло-прямокутні, утворюють на екваторі оровий пояс. Ш. мк. 3,9–6,6 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 2,4–2,7 мкм. Екзина 0,6–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні.

СЕМ. Скульптура гладенька. Покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну й тягнуться паралельно до екватора. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що часто зливаються своїми основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджений зразок: Полтавська обл., Золотоношський [Золотоноський] р-н, с. Вільхи. Притрасове [Притерасове?] болото. 3.VIII.1932. С. Полон (KW).

U. minor L. (рис. 103, 1, 2, 4; рис. 104, 7–11)

СМ. П. з. 11-,13–14-борозно-злитоорові, сплющено-сфероїдальні або еліпсоїдальні, в обрисах з полюса 11-,13–14-лопатеві, з екватора широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. П. в. 22,6–35,9 мкм, е. д. 25,2–30,6 мкм. Борозни довгі, 0,7–1,3 мкм завширшки, з більш-менш рівними краями, інколи на полюсах зливаються, борозні мембрани гладенькі. Ори слабо помітні, дещо екваторіально-витягнуті, утворюють на екваторі оровий пояс. Ш. мк. 3,9–5,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 1,9–2,7 мкм. На апокольпіумах деяких пилкових зерен помітні нечіткі горбочки. Екзина 0,6–1,3 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні.

СЕМ. Скульптура гладенька. У третього зразка покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну й тягнуться паралельно до екватора. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що зливаються основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата. У двох інших зразків складки нечіткі й скульптура апокольпіумів майже гладенька. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. [Черкаська обл.] Черкаська округа. М. Сміла, Сосновий ліс, болітце "мисочка" гіпново-сфагнове. 5.VIII.1923. П. Ключник, Ю. Клеопов (KW). 2. Околиці м. Києва. Рибне озеро. 6.VI.1929. П. Оксіюк, К. Зеров (KW). 3. Полесский заповедник ур. Йосипово болото, Перганское л-во, Олевский р-н. 24.VII.1970. Л. Балашов (KW). 4. Ровенська обл., Висоцький р-н, в околиці Дубровська, низинне болото Вишенське. 22 липня 1955. І.М. Григора. № 127 (KW).

***U. vulgaris* L.** (рис. 103, 3, 5, 6; рис. 104, 12–16)

СМ. П. з. (14-)15-(16)-борозно-злито-орові, сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса (14-)15-(16)-лопатеві, з екватора широкоеліптичні, в екваторіальній зоні роздуті. П. в. 27,9–37,2 мкм, е. д. 34,6–38,6 мкм. Борозни довгі, 0,6–1,3 мкм завширшки, з нерівними краями, зрідка на полюсах зливаються по дві, борозні мембрани гладенькі. Ори слабо помітні, дещо екваторіально-витягнуті, округло-прямокутні, утворюють на екваторі оровий пояс. Ш. мк. 3,9–5,3 мкм, ширина між борознами на апокольпіумах 2,4–2,7 мкм. Екзина 1,3–1,9 мкм завтовшки. Стопчики непомітні.

СЕМ. Скульптура гладенька. Покрив утворює на поверхні складки, які знаходять одна на одну й тягнуться паралельно до екватора. На апокольпіумах складки у вигляді окремих округлих горбочків, що часто зливаються основами. Скульптура апокольпіумів складчасто-горбкувата. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Сумська обл., Середино-Будський р-н, с. Білоусовка, Старо-Гутське [Старогутське] л-во. Канава через мезооліготрофне болото. 30.VI.1998. С.М. Панченко (KW). 2. Харьковская обл., г. Чугуев, небольшие зарастающие озерца на правом берегу р. Сев. Донец у автодорожного моста. Массовое цветение. 20.VI.1978. Г.А. Черная (KW).

РОЗДІЛ 5

ВИКОРИСТАННЯ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК ДЛЯ ТАКСОНОМІЇ ТА
РЕКОНСТРУКЦІЇ ФІЛОГЕНІЇ МОДЕЛЬНИХ РОДІВ**5.1. Родина *Plantaginaceae*. Рід *Plantago*.**

Родина *Plantaginaceae* традиційно включала 3 роди – *Plantago*, *Littorella* Berg. та *Bougueria* Desne. За різними літературними джерелами вона нараховує від 213 (Rahn, 1996; Rønsted et al., 2002) до 265 видів (Цвелев, 1981, 2000; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997). Рід *Plantago* – найчисельніший у цій родині. До його складу входить близько 260 видів, поширених переважно в помірно теплих областях обох півкуль, і почасти також заходять в Арктику та в гірські райони тропіків (Цвелев, 1981). Рід *Littorella* включає 3 види, що поширені в позатропічних областях Європи, Північної та Південної Америки (Цвелев, 1981). Монотипний рід *Bougueria*, представлений видом *B. nubicola* Desne, трапляється лише в Андах (Тахтаджян, 1987). Огляд праць, присвячених питанням систематики та філогенії *Plantaginaceae* та окремих його родів, свідчить про те, що серед систематиків немає єдиної думки щодо таксономічного статусу родів та їх кількості в родині (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997; Цвелев, 1981, 2000; Шипунов, 1997, 1998, Hoggard et al., 2003; Tank et al., 2006 та ін.). У новому варіанті системи родини, на підставі результатів молекулярно-філогенетичних досліджень (Rønsted et al., 2002), роди *Littorella*, *Bougueria*, а також *Psyllium* розглядаються у статусі підродів роду *Plantago*. За результатами сучасних молекулярно-філогенетичних досліджень родина *Plantaginaceae* розглядається в досить широкому розумінні. У деяких працях вся ця група наводиться під назвою *Veronicaceae* Durande (Olmstead et al., 2001; Tank et al., 2006). До родини *Plantaginaceae* s. l. віднесені не лише багато родів з *Scrophulariaceae* (наприклад, *Veronica*, *Gratiola*, *Digitalis*, *Antirrhinum* та ін.), але і раніше визнані самотійні родини *Callitrichaceae*, *Globulariaceae*, *Hippuridaceae* в повному обсязі (Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012).

Морфологічні особливості пилкових зерен окремих видів родів *Plantago* і *Littorella* раніше були досліджені під світловим мікроскопом (Wodehouse, 1935; Erdtman, 1943, 1952; Заклинская, 1950; Faegri, Iversen, 1964; Basset, Crompton, 1968; Dietrich, 1969, 1971; Куприянова, Алешина, 1978; Moore, Webb, 1983 та ін.). Під світловим та сканувальним електронним мікроскопами вивчено пилкові зерна деяких видів роду *Plantago* (Clarke, Jones, 1977; Klimko et al., 2004; Perveen, Qaiser, 2004; Bukhari, 2009). М. Х. Моносзон (1985) досліджувала пилкові зерна 15 видів цього роду, з них *P. depressa*, *P. stepposa*, *P. maxima* і *P. lanceolata* – під сканувальним електронним мікроскопом. Характер стратифікації екзини і структура її шарів вивчені на ультратонких зрізах пилкових зерен 5 видів роду *Plantago* (Roland, 1966; Saad, 1986).

Нами були досліджені пилкові зерна 32 видів з 10 секцій, 5 підродів роду *Plantago* (Цымбалюк, Мосякин, Безусько, 2005; Цимбалюк, 2006; Цимбалюк, Мосякін, Безусько, 2006; Цымбалюк, Мосякин, 2007, 2008; Tsymbalyuk, Mosyakin, 2006, Цымбалюк, Тарасевич, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013, 2014). За результатами досліджень ми склали загальну характеристику пилкових зерен цього роду. Вони сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, в обрисах округлі, зрідка округло-кутасті, переважно середні за розмірами, 18,6–46,5 мкм у діаметрі.

За типом апертур пилкові зерна багатопорові. Пори в кількості від (3)4 до 14, округлі, зрідка овальні з чіткими або нечіткими, нерівними або більш-менш рівними краями. Часто обриси пор непомітні, що не дозволяє виміряти їх діаметр та підрахувати кількість. Діаметр пор у пилкових зерен різних видів варіює від 2,4 до 6,6 мкм. Пори обідкові. У пилкових зерен *P. coronopus*, *P. crassifolia*, *P. lanceolata*, *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa*, *P. altissima* та *P. lagopus* обідок чіткий. У пилкових зерен *P. salsa*, *P. neumannii* й *P. albicans* пори без обідка або зі слабо вираженим обідком. Пори прості, однак, відрізняються структурно: мають кришечку чи порову мембрану. У пилкових зерен *P. lanceolata*, *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa*, *P. lagopus*, *P. ovata*, *P. amplexicaulis* пори з кришечкою, на поверхні якої розташовані шипики. Кришечка має таку саму будову, що й екзина, складається з покриву, стовпчиків і підстильного шару (Roland, 1966; Saad, 1986).

У пилкових зерен *P. tenuifolia*, *P. coronopus*, *P. crassifolia*, *P. altissima* та *P. arenaria* пори з кришечкою і без неї, в останньому випадку мембрани апертур вкриті шипиками чи горбочками. У пилкових зерен інших видів порові мембрани горбкуваті з шипиками, горбочки утворені елементами ектекзини. При вивченні пилкових зерен під світловим мікроскопом мембрани пор виглядають гладенькими або зернистими.

Оболонка складається з екзини та інтини. Екзина від 1,1 до 2,4 мкм завтовшки. Ектекзина має тришарову будову: покрив, стовпчики та підстильний шар (Roland, 1966; Saad, 1986). Покрив товстий, стовпчики переважно товсті і короткі. Підстильний шар утворений розширеними основами стовпчиків, що прилягають один до одного, за товщиною майже рівний стовпчиковому шару. Ендекзина в 2 рази тонша за підстильний шар. У пилкових зерен *P. lanceolata* вона гранулярна (Roland, 1966), у *P. albicans* неперервна у вигляді ламели, у *P. coronopus* перервна, а у *P. notata* і *P. squarrosa* у вигляді окремих, занурених в інтину частинок (Saad, 1986). Інтина за товщиною дорівнює екзині, біля апертур помітно потовщується (Saad, 1986). При дослідженні пилкових зерен під світловим мікроскопом в ектекзині розрізняється покрив, нечіткі, короткі стовпчики і у вигляді єдиного шару – підстильний шар та ендекзина.

Нами виділено два типи скульптури поверхні мезопоріумів: шипикувато-горбкуватий і шипикуватий. Шипикувато-горбкувату скульптуру утворюють дрібні чи великі горбочки, їх діаметр у пилкових зерен різних видів варіює від 0,1 до 2,9 мкм. На поверхні горбочків і між ними розташовані дрібні шипики (0,1–0,2 мкм у діаметрі) на відстані 0,05–0,6 мкм один від одного. Серед шипикувато-горбкуватої скульптури виділено три підтипи: шипикувато-дрібногорбкуватий, шипикувато-великогорбкуватий, шипикувато-згладженогорбкуватий. Шипикувата скульптура характерна для пилкових зерен *P. cornuti*, *P. montana* і *P. ovata*, при цьому поверхня більш-менш рівна, зрідка спостерігається дуже слабо виражена горбкуватість.

I.J. Basset, C.W. Crompton (1968) під світловим мікроскопом описали пилкові зерна деяких видів *Plantago* як сітчасті. S.I. Saad (1986), дослідивши

морфологію пилку окремих видів цього роду під сканувальним електронним мікроскопом, заперечив існування сітки на поверхні мезопоріумів. Результати наших досліджень показали, що при вивченні пилкових зерен під світловим мікроскопом, дуже чіткі горбочки утворюють сітчастий рисунок поверхні екзини. У пилкових зерен видів, що мають слабо виражені горбочки, поверхня виглядає більш згладженою. Таким чином, отримані нами дані узгоджуються з результатами інших дослідників (Basset, Crompton, 1968; Clarke, Jones, 1977; Куприянова, Алешина, 1978). Нижче наводимо характеристику пилкових зерен підродів за системою (Rønsted et al., 2002). При обговоренні результатів дослідження ми також приймали до уваги системи М.М. Цвельова і А.Б. Шипунова (Цвелев, 1981; Шипунов, 1998).

Підрід *Plantago*. Пилкові зерна 4–12-порові, сфероїдальні, в обрисах округлі, переважно середніх розмірів, зрідка дрібних, 18,6–29,3 мкм в діаметрі. Пори округлі з чіткими або нечіткими, більш-менш рівними або нерівними краями, без обідка. Скульптура екзини шипикувато-згладженогорбкувата, шипикувато-дрібногорбкувата, шипикувато-великогорбкувата і шипикувата. У пилкових зерен усіх видів порові мембрани горбкуваті з шипиками, виключення складає *P. tenuiflora*, у якого пори зрідка закриті кришечкою.

Отримані дані показали, що у підроді *Plantago* за особливостями пилкових зерен виділяється секція *Micropsyllium* (Цвелев, 1981; Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002). Пилкові зерна *P. tenuifolia*, що входить до складу цієї секції, характеризуються шипикувато-згладженогорбкуватою скульптурою екзини, а також порами з кришечкою і без неї.

Секція *Plantago* (Rønsted et al., 2002) неоднорідна за ознаками пилкових зерен. Так, пилкові зерна *P. maxima*, *P. media* та *P. urvillei* характеризуються шипикувато-великогорбкуватою скульптурою екзини, а *P. major*, *P. asiatica* і *P. intermedia* – шипикувато-дрібногорбкуватою. Серед пилкових зерен видів з шипикувато-дрібногорбкуватою скульптурою екзини найбільш подібні *P. major* та *P. intermedia*. Для *P. asiatica* характерні пилкові зерна дещо більшого розміру.

У секції *Plantago* відмінні особливості мають пилкові зерна *P. cornuti*, для яких характерна шипикувата скульптура екзини.

Досліджені види секції *Mesembrynia* (Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002), *P. shwarzenbergiana* і *P. depressa*, розрізняються за характером скульптури: шипикувато-дрібногорбкувата – у *P. depressa* і шипикувато-великогорбкувата – у *P. shwarzenbergiana*. За особливостями пилкових зерен види секції *Mesembrynia* подібні до видів секції *Plantago*. Слід зазначити, що у системі М.М. Цвельова (1981) і А.Б. Шипунова (1998) види *P. major* та *P. intermedia* вміщені до секції *Plantago*, а види *P. media*, *P. urvillei* і *P. maxima* – до секції *Lamprosantha* Decne. У системі М.М. Цвельова (1981) до секції *Lamprosantha* також вміщені види *P. cornuti* і *P. shwarzenbergiana*. У системі А.Б. Шипунова (1998) приймається секція *Palaeopsyllium* Pilger до якої включені *P. cornuti* і *P. asiatica*. Таким чином, особливості пилкових зерен не суперечать виділенню секції *Plantago* за системами М.М. Цвельова (1981) і А.Б. Шипунова (1998). Але водночас ознаки пилкових зерен не дозволяють підтвердити точку зору А.Б. Шипунова (1998), який визнає самостійність секцій *Palaeopsyllium*, *Lamprosantha* і *Mesembrynia*, чи М.М. Цвельова (1981), який об'єднує представників усіх цих трьох секцій в секцію *Lamprosantha*. Таким чином, підрід *Plantago* є гетероморфним за особливостями пилкових зерен і, очевидно, потребує перегляду обсягу секцій, що входять до його складу.

Підрід *Coronopus*. Пилкові зерна (3)4–10-порові, переважно сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, в обрисах округлі, середні за розмірами, 22,6–35,9 мкм у діаметрі. У пилкових зерен усіх досліджених видів пори округлі, обідкові, і лише у *P. alpina* обідок відсутній. Всі види мають порові мембрани, тоді як у *P. coronopus* і *P. crassifolia* пори з кришечкою і без неї. Скульптура екзини шипикувато-згладженогорбкувата і шипикувато-дрібногорбкувата.

Секції підроду *Coronopus* розрізняються між собою за характером скульптури екзини пилкових зерен і за наявністю або відсутністю обідка і кришечки. Секція *Coronopus* DC. (Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002) більш однорідна за паліноморфологічними особливостями. Так, пилкові зерна

досліджених видів цієї секції – *P. coronopus* і *P. crassifolia* – мають шипикувато-дрібногорбкувату скульптуру екзини і пори з чітким широким обідком і кришечкою.

Секція *Maritima* (Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002) менш однорідна за ознаками пилкових зерен. Досліджені види характеризуються шипикувато-згладженогорбкуватою скульптурою екзини. У пилкових зерен видів *P. neumannii* і *P. salsa* пори мають слабо виражений обідок, тоді як у *P. alpina* обідок відсутній. Таким чином, особливості пилкових зерен підтверджують правомірність виділення секцій *Coronopus* і *Maritima*.

Підрид *Littorella*. Пилкові зерна 8–14-порові, сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, в обрисах округлі, середні за розмірами, 35,9–45,2 (46,5) мкм у діаметрі. Пори округлі або злегка овальні з нерівними краями. Скульптура екзини шипикувато-дрібногорбкувата. Порові мембрани шипикуваті.

Представник підроду *Littorella*, *P. uniflora*, вирізняється найбільшими розмірами пилкових зерен і пор та скульптурою екзини, яка представлена досить чіткими, відмежованими, округлими горбочки, які розташовані на деякій відстані один від одного.

Підрид *Psyllium*. Пилкові зерна 3–8-порові, переважно сплющено-сфероїдальні, в обрисах округлі, зрідка округло-кутасті, середні за розмірами, (19,9) 22,6–30,6 (31,9) мкм у діаметрі. Пори округлі з нечіткими і нерівними краями, без обідка. Виключення складають пилкові зерна *P. arenaria*, у яких пори мають слабо виражений обідок. Скульптура екзини шипикувато-дрібногорбкувата. Пилкові зерна всіх видів мають порові мембрани і лише у *P. arenaria* пори з кришечкою, яка частково або повністю може втрачатися під час ацетолізної обробки.

У підроді *Psyllium* відмінні особливості характерні для пилкових зерен *P. arenaria*, які, як вже зазначалося, мають пори з кришечкою і слабо вираженим обідком. Пилкові зерна *P. sempervirens* і *P. squarrosa* подібні за скульптурою екзини, однак у пилкових зерен *P. sempervirens* горбочки мають видовжену форму, тоді як у *P. squarrosa* вони більш-менш округлі. Особливості морфології

пилкових зерен, очевидно, вказують на можливість виділення у цьому підроді таксонів підсекційного рівня. Пилкові зерна *P. arenaria* виявляють певну подібність за кришечкою і слабо вираженим обідком до пилку окремих видів секції *Albicans*, а пилкові зерна *P. squarrosa* – за скульптурою екзини і кількістю пор до таких видів секції *Plantago*.

Підрід *Albicans*. Пилкові зерна 3–13-порові, сфероїдальні, в обрисах округлі, виключення складають види *P. cretica* і *P. bellardii*, у яких пилкові зерна злегка овальної форми, округло-кутасті в обрисах. Пилкові зерна середні за розмірами, (21,3) 22,6–38,6 (41,2) мкм у діаметрі. Пори округлі, обідкові або без обідка, з кришечкою і без неї, в останньому випадку пори мають горбкуваті мембрани з шипиками. Скульптура екзини шипикувато-згладженогорбкувата, шипикувато-дрібногорбкувата, шипикувато-великогорбкувата і шипикувата.

Підрід *Albicans* є гетероморфним за особливостями пилкових зерен. Представники секції *Lanceifolia* (Цвелев, 1981; Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002) в основному характеризуються пилковими зернами з шипикувато-дрібногорбкуватою скульптурою екзини, але разом з тим у всіх видів трапляються також пилкові зерна, що мають шипикувато-згладженогорбкувату скульптуру екзини, але в меншій кількості. У пилкових зерен всіх видів пори з кришечкою і обідком. У пилкових зерен *P. lanceolata*, *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa* і *P. lagopus* обідок чіткий і широкий, а у *P. altissima* – менш чіткий і більш тонкий. Пилкові зерна секції *Lanceifolia* вирізняються найбільшою кількістю пор (8–13) порівняно з такими видів з інших секцій підроду *Albicans*. Таким чином, особливості пилкових зерен підтверджують правомірність виділення цієї секції. За характером скульптури екзини, наявністю обідка і кришечки пилкові зерна представників секції *Lanceifolia* подібні до таких видів секції *Coronopus*, але водночас відрізняються за кількістю пор (8–13 у *Lanceifolia* і 6–8 у *Coronopus*).

Види секції *Montanae* (Цвелев, 1981; Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002) характеризуються досить великими розмірами пилкових зерен. У пилкових зерен *P. atrata* subsp. *carpatica* і *P. saxatilis* скульптура екзини представлена великими горбочками, а у *P. montana* поверхня рівна, шипикувата, лише зрідка

спостерігається слабо виражена горбкуватість. У пилкових зерен секції *Montana*, на відміну від попередньої секції, не виявлено ні обідка, ні кришечки, що також не суперечить правомірності виділення цієї секції.

Види секції *Albicans* (Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002) значно відрізняються за ознаками пилкових зерен. Так, пилкові зерна *P. albicans* і *P. notata* мають шипикувато-дрібногорбкувату скульптуру екзини, а *P. ovata* – шипикувату. У пилкових зерен *P. albicans* пори зрідка мають слабо виражений обідок, тоді як у *P. notata* і *P. ovata* останній відсутній. При цьому всі види секції *Albicans* мають загальну ознаку, а саме кришечку. Особливості пилкових зерен підтверджують правомірність виділення в цій секції таксонів підсекційного рівня (Rahn, 1996; Rønsted et al., 2002). За характером скульптури, наявністю обідка і кришечки пилкові зерна *P. albicans* подібні до таких видів секції *Lanceifolia* і до деякої міри секції *Coronopus*. Однак, на відміну від пилкових зерен секції *Lanceifolia*, у пилку *P. albicans* більші розміри і менша кількість пор, а на відміну від секції *Coronopus* – слабо виражений обідок.

Два представники секції *Hymenopsyllium* (Rønsted et al., 2002), *P. cretica* та *P. bellardii*, мають пилкові зерна великих розмірів, злегка овальної форми, округло-кутастими обрисами. Скульптура екзини представлена дрібними горбочками з досить чіткими краями. Пилкові зерна видів цієї секції не мають ні обідка, ні кришечки. Таким чином, особливості пилкових зерен підтверджують правомірність виділення секції *Hymenopsyllium*.

Єдиний вид секції *Bauphula* (Rønsted et al., 2002), *P. amplexicaulis*, має пилкові зерна з шипикувато-великогорбкуватою скульптурою екзини і пори з кришечкою. За комплексом паліноморфологічних ознак *P. amplexicaulis* подібний до видів секції *Albicans*.

Таким чином, встановлено, що досліджені види роду *Plantago* на підродовому рівні подібні за формою, розмірами, кількістю пор і характером скульптури екзини пилкових зерен. Однак, варто зазначити, що підрід *Littorella*, який багатьма авторами (Цвелев, 1981, 2000; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009; Tank et al. 2006) розглядається як самостійний рід, вирізняється елементами

будови скульптури екзини пилкових зерен, а також більшими розмірами і кількістю пор. Додаткові дослідження ультраструктурних особливостей пилкових зерен представників *Plantago* та *Littorella* (Цымбалюк, Тарасевич, 2011) засвідчили відмінності на родовому рівні, що не узгоджуються з системою, побудованою на підставі молекулярно-філогенетичних досліджень (Rønsted et al., 2002). У новіших системах (Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012) підрід *Littorella* розглядається як самостійний рід, що також підтверджується отриманими паліноморфологічними даними.

Разом з тим, особливості будови пилкових зерен, очевидно, не дозволяють розглядати підрід *Psyllium* у ранзі окремого (Шипунов, 1998; Цвелев, 2000), оскільки пилкові зерна видів, що входять до його складу, подібні до пилку видів інших підродів (зокрема, підроди *Albicans* і *Plantago*).

Виявлено гетероморфність підроду *Plantago* у складі якого наявні всі виділені типи і підтипи скульптури екзини пилкових зерен, а також відсутність обідка.

Підрід *Albicans* у порівнянні з попереднім є більш різноманітним. Пилкові зерна його представників характеризуються не лише різними типами і підтипами скульптури, а також мають обідок.

Підрід *Coronopus* виявився досить однорідним за ознаками пилкових зерен.

Таким чином, як показали результати досліджень, особливості будови пилкових зерен є важливими діагностичними ознаками для систематики роду *Plantago*. Але значення ознак морфології пилкових зерен є більш очевидним на рівні секцій, підсекцій, а також 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 М.М. Цвельова (1981) і А.Б. Шипунова (1998). Типова секція *Plantago* (Rønsted et al., 2002) і секція *Albicans* (Шипунов, 1998; Rønsted et al., 2002) виявилися неоднорідними за особливостями будови пилкових зерен, і, очевидно, потребують критичного перегляду в таксономічному аспекті.

5.2. Родина *Plantaginaceae*. Під *Veronica*.

Рід *Veronica* нараховує близько 200 видів, поширених по всій земній кулі, але головним чином в Середземноморській області (Еленевский, 1978, 1981). Найбільш повна таксономічна обробка роду в межах колишнього СРСР належить А.Г. Єленевському (1977, 1978), що запропонував систему, в якій визнав дев'ять секцій, 64 підсекцій, 184 видів і 42 підвиди. Л.А. Асєєвою (2002) розроблена нова модифікація системи роду *Veronica*, яка включає 16 секцій, 29 підсекцій, 79 видів, 27 підвидів і 25 різновидностей флори Росії.

Традиційно рід *Veronica* відносили до родини *Scrophulariaceae* (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009; Цвелев, 2000 та ін.). За новітніми молекулярно-філогенетичними даними рід *Veronica* розглядається в родині *Plantaginaceae* s. l. (Albach et al., 2005a, b; Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012). Сучасні погляди на філогенію роду *Veronica* за результатами молекулярно-філогенетичних досліджень викладені в численних публікаціях (Garnock-Jones, 1993; Reeves, Olmstead, 1998; Albach, Chase, 2001, 2004; Albach et al., 2004 a, b, c; Albach et al., 2005a, b, 2008; Albach, 2006, 2007, 2008; Albach, Meudt, 2010, Albach, Briggs, 2012; Garnock-Jones et al., 2007 та ін.), однак достатньо повної філогенетичної картини по роду загалом поки що немає. У недавніх молекулярно-філогенетичних роботах простежується тенденція дуже широкого розуміння роду *Veronica*, включаючи роди *Pseudolysimachion* Opiz, *Synthyris* Benth., *Besseyia* Rydb., *Hebe*, *Derwentia* Raf., *Detzneria* Diels, *Parahebe* Oliv. та ін. (Garnock-Jones et al., 2007), які в різний час багатьма систематиками визнавалися самотійними.

Короткі відомості про пилкові зерна окремих видів роду *Veronica* є в деяких працях (Заклинская, 1950; Белкина, 1973; Moore, Webb, 1983 та ін.). Детальніше досліджена морфологія пилкових зерен п'яти видів цього роду європейської частини колишнього СРСР під світловим мікроскопом (Куприянова, Алешина, 1978). D. Hong (1984) вивчав особливості пилкових зерен 22 видів роду *Veronica* під світловим і сканувальним електронним мікроскопами. Досліджені пилкові

зерна 17 видів роду *Veronica* флори Ірану (Saeidi-Mehrvarz, Zarrei, 2006) та чотирьох видів флори Туреччини (Kaplan et al., 2007). Вивчена ультраструктура екзини пилкових зерен двох видів роду *Veronica* (Karim, El-Oqlan, 1989).

Нами були досліджені пилкові зерна 42 видів з 12 секцій роду *Veronica* (Цымбалюк, Мосякин, 2007; Цымбалюк, Мосякин, Северова, 2009, 2011; Цимбалюк, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013). Паліноморфологію секції *Pseudolysimachium* ми розглядаємо у окремому підрозділі, оскільки пилкові зерна її представників чітко відрізняються від пилку інших секцій. Отже, отримані нами дані дозволили скласти загальну характеристику пилкових зерен досліджених видів роду *Veronica*.

Пилкові зерна 3-борозні, еліпсоїдальні або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, в обрисах з полюса трилопатеві, слаботрилопатеві, зрідка трикутні, з екватора еліптичні, широкоеліптичні чи округлі. У пилкових зерен багатьох видів (зокрема, *V. prostrata*, *V. jacquinii*, *V. austriaca*, *V. taurica*, *V. teucrium*) форма непостійна: в одному і тому самому препараті разом з еліпсоїдальними пилковими зернами трапляються майже сфероїдальні. Найбільше різноманіття за обрисами (слабо-3-лопатеві, трикутні, округлі, широкоеліптичні) виявлено у пилкових зерен *V. arvensis*, *V. dillenii* та *V. verna*.

Пилкові зерна переважно середні за розмірами, зрідка дрібні. Полярна вісь становить 19,9–47,8 мкм, екваторіальний діаметр – 14,6–43,9 мкм. Борозни досить довгі, широкі чи середньої ширини, часто з розмитими або нерівними, зрідка з чіткими і рівними краями, звужуються до загострених, притуплених або заокруглених кінців. У пилкових зерен *V. beccabunga*, *V. anagallis-aquatica* і *V. anagalloides* виявлено коротші борозни, ніж у таких інших видів. У пилкових зерен *V. gentianoides* борозни найдовші, що майже сходяться на полюсах. Скульптура борозних мембран горбкувата, чітко відрізняється від такої мезокольпіумів при вивченні під СМ і СЕМ. Горбочки різні за розмірами: дрібні або дещо більші, часто зливаються своїми основами, розташовані різним чином. Вони або розсіяні по всій поверхні, або групуються на окремій частині борозної мембрани. У пилкових зерен *V. chamaedrys* під СМ спостерігається накопичення

горбочків у центрі борозної мембрани. При дослідженні пилкових зерен цього виду під СЕМ видно напливи горбочків на струменясту поверхню мезокольпіїв. У пилкових зерен *V. aphylla* скульптура борозних мембран горбкувата, подібна до такої всієї поверхні, інколи гладенька. У пилкових зерен *V. triphyllos* і *V. praecox* вона гранулярна, у *V. hederifolia* – шипикувата, зрідка гладенька.

Екзина 1,3–2,7 мкм на мезокольпіумах, зрідка потовщується на апокольпіумах, зокрема у *V. officinalis* (2,7–3,4 мкм) та представників секції *Alsinebe*. Ектекзина покривно-стовпчикова, складається з покриву, стовпчиків та підстильного шару. Покрив тонкий, стовпчики тонкі і високі, підстильний шар у два рази тонший за стовпчиковий. Ендекзина майже дорівнює за товщиною підстильному шару або товстіша за нього (Karim, El-Oqlan, 1989). При дослідженні пилкових зерен під СМ спостерігається дуже тонкий покрив, що майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики тонкі. Підстильний шар і ендекзину під СМ розділити практично неможливо, оскільки вони зливаються в один рівномірно потовщений утвір.

Скульптура екзини при дослідженні пилкових зерен під СМ досить подібна у різних видів. При вивченні пилкових зерен під СЕМ виявляється характер скульптури, що набуває таксономічного значення (Цымбалюк, Мосякин, 2007; Цымбалюк, Мосякин, Северова, 2009, 2011; Цимбалюк, 2011).

Нами встановлено шість типів скульптури екзини: горбкуватий, струменястий, струменясто-сітчастий, гранулярний, сітчасто-паличковий і шипикуватий. Найбільш поширений струменястий тип скульптури. Довжина, товщина, ступінь вираження, щільність розташування, орієнтація струмочків на поверхні пилкових зерен досить варіюють. Між струмочками розташовані перфорації, їх розмір і щільність розташування також варіюють в межах від крапчастих до дрібних, дещо більших і до великих просвітів з чітко вираженою сіткою; розташовані перфорації чи просвіти рідко або густо. Детальніший аналіз дозволив виділити чотири підтипи скульптури екзини за товщиною струмочків, характером їх звивистості та орієнтації на поверхні.

- 1) Струмочки довгі і короткі, тонкі, слабо в'ються, орієнтовані більш-менш в одному напрямку, між ними розташовані перфорації від крапчастих до дрібних і зрідка крупніших. Види: *V. prostrata*, *V. jacquinii*, *V. austriaca*, *V. teucrium*, *V. taurica*, *V. chamaedrys*, *V. multifida*.
- 2) Струмочки довгі і короткі, тонкі, в'ються і переплітаються, орієнтовані в різних напрямках, між ними розташовані перфорації від крапчастих до дрібних і крупніших. Види: *V. urticifolia*, *V. scutellata*, *V. officinalis*, *V. anagalloides*, *V. anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*.
- 3) Струмочки довгі і короткі, товсті, в'ються і переплітаються, орієнтовані в різних напрямках, між ними розташовані дрібні перфорації у *V. fruticans*, *V. serpyllifolia* і крупніші, що утворюють майже сітчасту поверхню у *V. alpina*.
- 4) Струмочки короткі і довгі, тонкі, слабо в'ються і переплітаються, орієнтовані в різних напрямках, між ними густо розташовані перфорації від крапчастих до дрібних і крупніших: *V. filiformis*, *V. polita*, *V. persica*, *V. opaca*, *V. agrestis*, *V. arvensis*, *V. dillenii*, *V. verna*.

Струменясто-сітчастий тип скульптури екзини характерний для пилкових зерен *V. gentianooides*. Гранулярний тип скульптури виявлено у пилкових зерен *V. triphyllos* та *V. praesox*. Паличкова скульптура характерна для пилкових зерен *V. peregrina*. Шипикувату скульптуру мають пилкові зерна *V. hederifolia*. Горбкуватий тип скульптури виявлено у пилкових зерен *V. aphylla*.

Отримані дані дозволили зіставити їх з системою роду *Veronica*. За системою А.Г. Єленєвського (1977, 1978), вивчені нами види відносяться до шести секцій і 17 підсекцій. Л.А. Асеева (2002) запропонувала більш дрібний секційний поділ деяких груп: досліджені види представляють 12 секцій і 13 підсекцій.

Пилкові зерна секції *Aphylla* (Асеева, 2002), *V. aphylla*, мають горбкувату скульптуру екзини, що не характерно для пилку інших досліджених видів. Таким чином, особливості пилкових зерен підтверджують виділення даної секції.

Секції *Beccabunga* (*V. anagalloides*, *V. beccabunga*, *V. anagallis-aquatica*), *Scutellatae* (*V. urticifolia* та *V. scutellata*) і *Veronica* (*V. officinalis*) подібні за

скульптурою екзини пилкових зерен. Для пилкових зерен видів цих секцій характерні струмочки, що в'ються і переплітаються та орієнтовані в різних напрямках. Чітких відмінностей за особливостями пилкових зерен на секційному рівні не спостерігається. Однак, варто відмітити, що у пилкових зерен видів секції *Beccabunga* коротші борозни та коротші струмочки. Види секції *Scutellatae* дуже подібні за морфологічними ознаками пилкових зерен, що свідчить про правомірність виділення їх в окрему секцію у системі Л.А. Асєєвої (2002). У системі А.Г. Єленєвського (1977, 1978) *V. scutellata* і *V. urticifolia* були віднесені до різних секцій (*Beccabunga* і *Veronica* відповідно), але водночас пилкові зерна секції *Scutellatae* виявляють подібність за скульптурою екзини до таких видів секції *Beccabunga*, що свідчить про таксономічну близькість цих груп.

Види секції *Chamaedrys* характеризуються пилковими зернами з струмочками, що слабо в'ються і орієнтовані в більш-менш одному напрямку. Такі особливості пилкових зерен не суперечать виділенню даної секції (Цвелев, 2000; Асєєва, 2002). Серед пилкових зерен видів цієї секції вирізняються *V. chamaedrys* (subsect. *Multiflorae*) за скульптурою борозних мембран, яка утворена горбочками і дрібними гранулами, що напливають на струменясту поверхню мезокольпіїв. Пилкові зерна *V. multifida* (subsect. *Orientalis*) відрізняються ширшими борознами. Інші досліджені види, зокрема, *V. prostrata*, *V. jacquinii*, *V. austriaca*, *V. taurica*, *V. teucrium* (subsect. *Pentasepalae*), за особливостями пилкових зерен в основному подібні між собою. Виявлено дещо більші розміри у пилкових зерен *V. taurica* і *V. teucrium*.

Пилкові зерна секцій *Veronicastrum* та *Serpyllifoliae* (Асєєва, 2002) мають струменясту скульптуру екзини, яку утворюють товсті, частіше довгі струмочки з перфораціями між ними. У пилкових зерен *V. fruticans* (підсекція *Fruticulosae*, секція *Veronicastrum*) та *V. serpyllifolia* (підсекція *Serpyllifolia*, секція *Serpyllifoliae*) перфорації досить дрібні, тоді як у *V. alpina* – підсекція *Alpinae*, секція *Veronicastrum* – дрібні і дещо більші, що створюють майже сітчасту поверхню. Пилкові зерна *V. gentianoides* (підсекція *Gentianoides*, секція *Serpyllifoliae*) характеризуються струменясто-сітчастою скульптурою екзини. Відмінною

Пилкові зерна *V. gentianoides* мають найбільший розмір серед досліджених видів і найдовші борозни, що майже сходяться на полюсах. Слід відзначити, що секції *Veronicastrum* і *Serpyllifoliae* в розумінні Л.А. Асеевої (2002) у системі А.Г. Єленевського (1977, 1978) об'єднані в одній секції *Veronicastrum*. Особливості пилкових зерен свідчать про єдність даної секції і не дають підстав для її розділення, однак комплекс ознак пилкових зерен *V. gentianoides* (підсекція *Gentianoides*) підтверджує віднесення цього виду по крайній мірі до окремої підсекції. Важливо також відзначити, що у пилкових зерен досліджених видів цих секцій простежується тенденція до утворення струменясто-сітчастої скульптури, що не спостерігається у пилкових зерен видів з інших секцій.

Пилкові зерна секції *Peregrinae* (Асеева, 2002), зокрема, *V. peregrina*, відрізняються від таких інших досліджених видів сітчасто-паличковою скульптурою екзини, що підтверджує правомірність виділення цього виду до окремої секції.

Види секції *Subracemosae* (Асеева, 2002) – підсекції *Pellidosperma* – характеризуються пилковими зернами з гранулярною скульптурою екзини, однак у *V. triphyllos* виявлено великі гранули і довгі борозни, а у *V. praecox* борозни значно коротші, а гранули дрібніші. Характерні особливості пилкових зерен цієї підсекції не суперечать молекулярно-філогенетичним даним, згідно з якими запропоновано підняти ранг декількох внутрішньородових таксонів секційного рівня до підродів (Albach et al., 2004a, b).

Секція *Cochlidiospermum*, зокрема *V. hederifolia*, характеризується шипикуватою скульптурою екзини пилкових зерен, що також свідчить про правомірність виділення даної секції (Асеева, 2002).

Пилкові зерна представників секцій *Alsinebe* і *Pocilla* (Асеева, 2002) у порівнянні з двома попередніми секціями характеризуються тонкими, частіше короткими струмочками з густо розташованими крапчастими, дрібними чи дещо більшими перфораціями. Види секції *Alsinebe* (*V. verna*, *V. arvensis*, *V. dillenii*) мають низку подібних ознак пилкових зерен (слабо-трилопатеві і трикутні обриси, частіше дрібні розміри, потовщення екзини на апокольпіумах), що не

суперечить виділенню їх в окрему секцію (Асеева, 2002). Види секції *Pocilla*, зокрема *V. filiformis*, *V. polita* (підсекція *Filiformes*) та *V. persica*, *V. opaca*, *V. agrestis* (підсекція *Agrestes*), в основному подібні за паліноморфологічними ознаками. Virізняються пилкові зерна *V. polita* за коротшими борознами.

Таким чином, в результаті дослідження пилкових зерен видів роду *Veronica* уточнені їхні основні ознаки: тип апертур, форма, обриси, будова борозен. Вперше виділено шість типів та чотири підтипи скульптури екзини. Встановлено, що діагностичною ознакою пилкових зерен секції *Peregrinae* є сітчасто-паличкова скульптура екзини, секції *Cochlidiospermum* – шипикувата, підсекції *Pellidosperma* (секція *Subracemosae*) – гранулярна, підсекції *Gentianoides* (секція *Veronicastrum*) – струменясто-сітчаста, секції *Aphyllae* – горбкувата. Пилкові зерна інших секцій подібні за струменястою скульптурою, однак виявлено відмінності за її елементами: товщиною струмочків, характером їх 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 пилкових зерен. Гранулярна скульптура пилкових зерен підсекції *Pellidosperma* (секція *Subracemosae*), очевидно, може розглядатися як ознака секційного рангу, що не суперечать молекулярно-філогенетичним даним (Albach et al., 2004a, b).

Таким чином, морфологічні особливості будови пилкових зерен загалом відповідають поділу роду *Veronica* на більшість секцій та підсекцій, прийнятих у системах А.Г. Єленєвського (1977, 1978) та Л.А. Асєєвої (2002) і частково узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Albach et al., 2004a, b). Отримані дані підтверджують високу інформативність паліноморфологічних ознак для цілей систематики та реконструкції філогенії в роді *Veronica*.

5.2.1. Під *Veronica*. Секція *Pseudolysimachium*.

Види секції *Pseudolysimachium* – однієї з найцікавіших і найскладніших груп роду *Veronica*, представлені багаторічними травами. Вони широко

розповсюджені в Палеарктиці, а на сході Азії заходять в тропіки (переважно гори) (Еленевский, 1981). Різні автори розглядають цю групу у ранзі секції роду *Veronica* (Борисова, 1955; Карнаух, 1960; Еленевский, 1977, 1978, 1981; Асеева 2002) або окремого роду (Цвелев, 2000). Автори найбільш повних на сьогодні таксономічних обробок роду *Veronica* А.Г. Єленевський (1977, 1978, 1981) та Л.А. Асеева (2002) визнають *Pseudolysimachium* у ранзі секції цього роду і порізному трактують її обсяг. У флорі України дана секція налічує від 11 (Определитель..., 1987) до 18 (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) видів. Таксономічний статус багатьох видів цієї групи є дискусійним, причому найбільш проблематичні представники підсекції *Spicatae*. М.В. Клоков (1976) описав нові види і запропонував більш дрібний поділ цієї секції. Водночас А.Г. Єленевський (1977, 1978, 1981) та Л.А. Асеева (2002) розглядають визнані багатьма авторами (Борисова, 1955; Карнаух, 1960; Клоков, 1976 та ін.) види як підвиди *V. spicata*.

Аналіз літературних джерел свідчить, що представники *Pseudolysimachium* недостатньо вивчені у паліноморфологічному аспекті. Окремі відомості про пилкові зерна *V. longifolia* можна знайти в роботах деяких авторів (Белкина, 1973; Северова, 1999а, б). Морфологію пилкових зерен *V. incana* за допомогою світлового мікроскопа вивчали О.Д. Заклінська (1950) та Л.А. Купріянова, Л.А. Альошина (1978). Детальніше досліджував пилок *V. longifolia* та *V. spicata* з використанням сканувального електронного мікроскопа D. Hong (1984).

Нами були досліджені пилкові зерна 12 видів (23 зразків) секції *Pseudolysimachium*. Отримані дані дозволили скласти загальну паліноморфологічну характеристику досліджених видів. Пилкові зерна еліпсоїдальні або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою; в полярному положенні 3-лопатеві, зрідка слабо-3-лопатеві; в екваторіальному – еліптичні, широкоеліптичні або округлі. Вони переважно середнього розміру, зрідка дрібні. Полярна вісь становить (17,3) 18,2–26,6 мкм, екваторіальний діаметр – 14,6–23,9 мкм. Найменші розміри серед досліджених видів характерні для пилкових зерен *V. spuria*.

Відзначена висока різноманітність будови апертур: довжини і ширини борозен, а також чіткості, форми та розмірів ендоепертур. Для пилкових зерен характерний складний тип апертур – 3(4)-борозно-оровий. У *V. pseudoorchidea* та *V. paczoskiana* трапляються 4-борозно-орові пилкові зерна. Борозни довгі, вузькі, рідше широкі, з нечіткими або чіткими, нерівними або більш-менш рівними краями. Кінці борозен загострені, тупі або розмиті, у пилкових зерен *V. pseudoorchidea* злегка заокруглені та майже сходяться на полюсах. Орі 2,4–5,3 мкм у діаметрі, нечіткі або чіткі, округлі або видовжені на екваторі. У пилкових зерен *V. spicata* орі закриті чітким замком, у *V. incana* вони незначно прикриті краями борозен, у *V. paczoskiana* замок ледь помітний, у *V. orchidea* виявлено поперечні розриви, що заходять на краї борозен і міжапертурні ділянки та, зрідка, замок. У пилкових зерен *V. viscosula* та *V. gryniiana* орі майже непомітні, зрідка у *V. viscosula* трапляються пилкові зерна з нечітко вираженими орами і розривами борозен на їх місці. Борозні мембрани при дослідженні під СМ гладенькі або зернисті на орі. Під СЕМ скульптура борозних мембран у пилкових зерен більшості досліджених видів гладенька, лише у *V. longifolia* вона горбкувата, а в *V. incana* та *V. spuria* гладенька з рідко розташованими горбочками.

Екзина тонка, 1,2–2,7 мкм завтовшки, в пилкових зерен майже всіх видів рівномірно потовщена, лише в *V. orchidea* та *V. pseudoorchidea* значно потовщується на апокольпіумах. Покрив майже рівний стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані більш-менш рівномірно або нечіткі і слабо помітні. Ендекзину і підстильний шар розділити практично неможливо, оскільки вони зливаються у чіткий, рівномірно потовщений утвір.

Скульптура екзини досить різноманітна: від гладенької і зморшкуватої до зморшкувато-ямчастої або сітчастої. Однак чітких меж між цими типами провести неможливо, оскільки існують перехідні типи. Пилкові зерна *V. barrelieri* та *V. steppasea* характеризуються гладенькою скульптурою з поступовим переходом до ямчастої. За даною ознакою вони є подібними до таких *V. spicata*. Однак для *V. spicata* характерний замок на орі, не виявлений у пилкових зерен попередніх видів.

Пилкові зерна *V. gryniana* та *V. paczoskiana* мають зморшкувату скульптуру екзини. Однак, для *V. gryniana* характерні 3-борозно-орові пилкові зерна, а в *V. paczoskiana* – трапляються й 4-борозно-орові.

Пилкові зерна *V. viscosula*, *V. maeotica*, *V. orchidea* і *V. pseudoorchidea* мають зморшкувату скульптуру екзини з переходом до зморшкувато-ямчастої. З них від інших за ознаками пилкових зерен найбільше відрізняється *V. viscosula*, а три останні види також мали деякі відмінності: за довжиною борозен (у *V. pseudoorchidea* вони майже сходяться на полюсах) та їхньою шириною (у *V. orchidea* значно ширші).

Пилкові зерна *V. longifolia*, *V. spuria*, *V. incana* і *V. spicata* також мають зморшкувату скульптуру екзини, однак з переходом до ямчастої та сітчастої. Варто зазначити, що у цій групі видів спостерігається тенденція до утворення сітчастої скульптури. У *V. spicata* також трапляються пилкові зерна з гладенькою скульптурою, але у меншій кількості.

Проведене паліноморфологічне дослідження свідчить, що форма та розміри пилкових зерен, а також кількість апертур усіх зразків кожного виду залишаються сталими. Для більшості досліджених видів характерна варіабельність розміру та розташування перфорацій на поверхні пилкових зерен. Розмір перфорацій варіює від крапчастих до дрібних і великих. Вони створюють на поверхні ямчастий або майже сітчастий рисунок. Щільність перфорацій варіює від поодиноких до густо розташованих. Таким чином, передусім слід відзначити невисоку цінність скульптури екзини на видовому чи внутрішньовидовому рівнях. З іншого боку, близькі види різняться між собою за особливостями будови апертур. Ці відмінності стосуються довжини і ширини борозен та ступеня вираження ор і, можливо, є додатковими свідченнями видового статусу деяких видів. Варто зауважити, що у пилкових зерен досліджених видів простежуються деякі еволюційні перетворення в будові апертур. Наприклад, спостерігається різний ступінь вираження ор: від майже непомітних у *V. gryniana* до слабо виражених у *V. viscosula*, від нечітких у *V. paczoskiana*, *V. maeotica* та *V. pseudoorchidea* до чітких у *V. orchidea* і добре виражених у *V. spicata*, *V. longifolia*, *V. spuria* і

V. incana. Це може свідчити про те, що такий поліморфізм пилкових зерен певною мірою відображає етапи і тенденції еволюційного розвитку морфологічних ознак пилку в цій групі.

Таким чином, встановлено, що види *V. spicata*, *V. longifolia*, *V. spuria* і *V. incana* подібні за скульптурою екзини пилкових зерен. Однак у них, на відміну від інших, спостерігається тенденція до утворення сітчастої скульптури екзини. Група видів *V. gryniana*, *V. viscosula*, *V. paczoskiana*, *V. maeotica*, *V. orchidea* і *V. pseudoorchidea* відрізняються від попередніх за окремими елементами скульптури екзини та особливостями будови апертур пилкових зерен. Представники *V. barrelieri* та *V. steppacea* дуже близькі за ознаками пилкових зерен і подібні до *V. spicata*. Особливості пилкових зерен можна використати в систематиці як додаткові ознаки для розмежування видів. Виділити діагностичні ознаки, що дозволяють чітко розрізнити ці види за пилковими зернами не вдається.

Усі досліджені види секції *Pseudolysimachium* об'єднує одна найсуттєвіша ознака – тип апертур, що свідчить про єдність цієї групи і може бути ознакою родового рівня. За типом апертур та особливостями скульптури екзини пилкові зерна видів секції *Pseudolysimachium* чітко відрізняються від інших представників роду *Veronica*, для яких зазвичай характерні 3-борозні пилкові зерна з струменястою, гранулярною, горбкуватою, сітчасто-паличковою або шипикуватою скульптурою екзини.

5.3. Родина *Plantaginaceae*. Рід *Lagotis*.

У світовій флорі рід *Lagotis* налічує 15–20 видів, поширених в Арктиці (Євразія, Північна Америка), на Уралі і в горах Азії (Іванина, 1981). У "Флоре СРСР" (Викулова, 1955) наводиться 8 видів, що належать до двох секцій, з них у флорі європейської частини СРСР – два види (Іванина, 1981). В Україні рід

Lagotis не поширений. Представники цього роду – багаторічні, напівпаразитні рослини (Іванина, 1981).

Положення роду *Lagotis* у системі *Scrophulariaceae* s.l. залишається дискусійним. За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987; Takhtajan, 1997, 2009), рід *Lagotis* належить до родини *Scrophulariaceae*, підродини *Rhinantoideae*, триби *Veroniceae*. Автор зазначає, що деякі дослідники дійшли висновків, що через рід *Lagotis* родина *Scrophulariaceae* пов'язана з *Globulariaceae*. А.Л. Тахтаджян (1987) вказує, що *Globulariaceae* дуже близькі до *Scrophulariaceae*, зокрема до триби *Selagineae*, і тому деякі автори (Cronquist, 1981) об'єднували *Globulariaceae* і *Selagineae* в одну родину. Однак, А.Л. Тахтаджян (1987) наводить морфологічні ознаки, на підставі яких представники *Globulariaceae* відрізняються від таких *Selagineae*. В свою чергу триба *Selagineae* тісно пов'язана з трибою *Manuleae*, а тому якщо переносити *Selagineae* в *Globulariaceae*, то необхідно і *Manuleae* перенести до цієї родини. Однак, тоді постане зовсім незрозумілою межа між *Globulariaceae* і *Scrophulariaceae*. А.Л. Тахтаджян (1987) також відзначає, що деякі автори (Thorne, 1983) зближують *Globulariaceae* не з підродиною *Scrophularioideae*, а з підродиною *Rhinantoideae* саме через рід *Lagotis*. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Albach et al., 2005a; Oxelman et al., 2005) цей рід належить до родини *Veronicaceae* Durande (*Plantaginaceae* s.l.), триби *Veroniceae*, а родина *Globulariaceae* у повному обсязі також віднесена до цієї ж родини. У цьому відношенні важливими є дослідження паліноморфології представників *Lagotis* та близьких родів, а також родини *Globulariaceae* щодо їх положення в системі *Scrophulariaceae* s.l.

Відомості про морфологічні особливості пилкових зерен представників роду *Lagotis* нечисленні. Є короткий опис пилкових зерен *L. brachystachya* (Erdtman, 1952). Детальніше досліджені пилкові зерна *L. minor* під світловим мікроскопом (Куприянова, Алешина, 1978). Найґрунтовнішою є праця американського дослідника С.Л. Argue (1995), в якій наводяться результати

вивчення пилкових зерен 18 видів роду *Lagotis* під світловим та сканувальним електронним мікроскопами.

Короткі відомості про пилкові зерна трьох видів роду *Globularia* є у праці G. Erdtman (1952). Детальніше під світловим мікроскопом були досліджені пилкові зерна *G. aphyllantes* (Куприянова, Алешина, 1972). Найдетальніше вивчення пилкових зерен 10 видів роду *Globularia* проведене С.Л. Argue (1993).

Отримані нами дані (Цымбалюк, 2010; Цимбалюк, 2011) свідчать, що пилкові зерна досліджених видів роду *Lagotis* 3-борозно-орові. У пилкових зерен *L. integrifolia* та *L. decumbens* в одному зразку, окрім 3-борозно-орових, поодинокі трапляються і 4-борозно-орові. Для пилкових зерен характерна переважно еліпсоїдальна, зрідка сфероїдальна і сплющено-сфероїдальна форма, середні та зрідка великі розміри. Полярна вісь становить 22,6–49,2 (50,5) мкм, екваторіальний діаметр – 22,6–38,6 (39,9) мкм. Борозни довгі, 2,4–5,3 мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними краями, зрідка нечіткими, звужуються до загострених кінців, з гладенькими борознистими мембранами, на орах зернистими. У пилкових зерен *L. integrifolia* ори нечіткі, у *L. decumbens* – чіткі, у *L. korolkovii* і *L. stolonifera* – нечіткі або чіткі, закриті краями борозен.

Екзина 2,0–4,0 мкм завтовшки, характеризується покривно-стовпчиковим типом. Під СМ в екзині розрізняється тонкий покрив, удвічі тонший за стовпчиковий шар, стовпчики чіткі, циліндричні, розташовані рівномірно, підстильний шар і ендекзина зливаються у один рівномірно потовщений утвір.

Для пилкових зерен досліджених видів характерні ямчастий, шипикувато-ямчастий, шипикувато-дрібносітчастий та сітчастий типи скульптури екзини. Пилкові зерна *L. integrifolia* і *L. decumbens* характеризуються великосітчастою скульптурою екзини. Між пилковими зернами цих видів ми виявили певні відмінності. Зокрема, у пилкових зерен *L. integrifolia* стінки сітки більш-менш рівні, тоді як у *L. decumbens* – вони звивисті. Також у пилкових зерен *L. integrifolia* на поверхні стінок зрідка розташовані дрібні шипики, що не виявлено у пилку *L. decumbens*.

Між пилковими зернами *L. korolkovii* та *L. stolonifera* відзначено відмінності у характері скульптури. Так, пилкові зерна *L. korolkovii* мають ямчасту, шипикувато-ямчасту, дрібносітчасту та шипикувато-дрібносітчасту скульптуру екзини. Пилкові зерна *L. stolonifera* – ямчасту з переходом до дрібносітчастої.

Отримані нами дані та аналіз літературних джерел (Argue, 1993) свідчать, що пилкові зерна роду *Globularia* характеризуються 3-борозно-оровим та зрідка 4-борозно-оровим типом апертур. Для них характерна еліпсоїдальна або сплющено-сфероїдальна форма, дрібні або середні розміри. Борозни довгі, з нерівними краями, звужені до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі. Ори нечіткі або чіткі, дещо видовжені по екватору. Екзина тонка, покривно-стовпчикова. Скульптура екзини шипикувата, шипикувато-перфорована, дрібноперфорована та зрідка шипикувато-горбкувата (Argue, 1993; Цымбалюк, 2010; Цимбалюк, 2011). До родини *Globulariaceae* вміщений рід *Poskea* Vatke (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009). За даними С.Л. Argue (1993), пилкові зерна цього роду характеризуються дрібносітчастою скульптурою екзини з округлими, інколи кутастими комірками та 3-борозно-оровим типом апертур.

Ми провели порівняльний аналіз пилкових зерен досліджених видів *Lagotis* та *Globularia*. Було встановлено, що пилкові зерна представників цих родів подібні за розміром і 3-борозно-оровим типом апертур. Відмінності між ними виявлено у характері скульптури екзини та елементах будови апертур. Так, пилкові зерна роду *Lagotis* мають ямчасту, шипикувато-ямчасту, шипикувато-дрібносітчасту та сітчасту скульптуру екзини, тоді як для пилкових зерен *Globularia* характерна шипикувата, шипикувато-перфорована, дрібноперфорована та шипикувато-горбкувата скульптура екзини. Отже, за нашими та літературними даними (Argue 1993) пилкові зерна представників *Globularia* відрізняються від таких *Lagotis*. Пилкові зерна роду *Poskea* подібні за сітчастою скульптурою до пилку *Lagotis*, але водночас відрізняються за елементами її будови.

Ми порівняли пилкові зерна представників *Lagotis* та інших родів триби *Veroniceae*. Зокрема, нами були досліджені пилкові зерна 42 видів роду *Veronica*, чотирьох видів роду *Hebe* та роду *Wulfenia*, зокрема, *W. carinthiaca* (Цимбалюк,

Мосякин, 2013). Порівняльно-паліноморфологічний аналіз свідчить, що 3-борозно-оровий тип апертур та дрібносітчаста скульптура екзини характерні для пилкових зерен родів *Pseudolysimachion* Opiz. (=секція *Pseudolysimachium*) (Hong, 1984; Цимбалюк, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013), *Paederota* L. (Hong, 1984), *Neopicrorhiza* Hong (Hong, 1984) та *Wulfenia* (Hong, 1984; Цимбалюк, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013). Подібний тип апертур та скульптуру екзини мають пилкові зерна *L. stolonifera* та *L. korolkovii*. Пилкові зерна всіх інших представників триби *Veroniceae* характеризуються 3-борозним типом апертур. Два інші види роду *Lagotis* – *L. integrifolia* і *L. decumbens* – мають великосітчасту скульптуру екзини, яка за елементами будови чітко відрізняється від такої у роду *Poskea* (*Globulariaceae*) та інших родів триби *Veroniceae*. Подібний великосітчастий тип скульптури екзини мають пилкові зерна представників триб *Selagineae* та *Manuleae*. Однак, за нашими та даними (Argue, 1995) пилкові зерна *Lagotis* відрізняються від таких у *Selagineae* та *Manuleae* за елементами будови апертур.

Подібність за характером скульптури екзини можна також простежити у пилкових зерен *Veronica hederifolia* (секція *Cochlidiospermum*) та *Globularia aphyllantes*. Пилкові зерна *Globularia* з одного боку подібні за шипикуватим типом скульптури екзини до *V. hederifolia*, а з іншого відрізняються за будовою шипиків. Пилкові зерна цих видів також відрізняються за типом апертур: 3-борозний у *V. hederifolia* і 3-борозно-оровий у *G. aphyllantes*.

Таким чином, результати дослідження показали, що кожен рід характеризується притаманним лише йому комплексом паліноморфологічних ознак: пилкові зерна представників *Lagotis* характеризуються ямчастим, шипикувато-ямчастим, шипикувато-дрібносітчастим та сітчастим типами скульптури екзини, *Globularia* – шипикуватим, шипикувато-перфорованим та шипикувато-горбкуватим, що свідчить про чітку відокремленість на родовому рівні. Особливості пилкових зерен *Lagotis* та інших родів триби *Veroniceae* – тип апертур та характер скульптури екзини – підтверджують віднесення його до

триби *Veroniceae* за багатьма філогенетичними системами та молекулярно-філогенетичними даними.

5.4. Родина *Plantaginaceae*. Під *Digitalis*.

Під *Digitalis* традиційно відносили до родини *Scrophulariaceae*, підродини *Rhinantoideae*, триби *Digitaleae* (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009). За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень цю трибу включають до родини *Plantaginaceae* (Albach et al., 2005a, b; Olmstead et al., 1995, 2001, Olmstead, 2012, Oxelman et al., 2005, Tank et al., 2006; Reawel, 2012). Систему роду *Digitalis* розробляли Л.І. Іваніна (1955, 1981), К. Werner (1965), V.H. Heywood (1972a, b) та інші дослідники. Молекулярно-філогенетичний аналіз роду здійснений С. Bräuchler et al. (2004).

У світовій флорі рід *Digitalis* налічує близько 36 видів, поширених переважно в Європі, Середземномор'ї, на Кавказі, в Західному Сибіру, Малій Азії, Ірані, на Канарських островах та острові Мадейра (Іванина, 1955). Деякі види нині поширені далеко за межами природного ареалу як натуралізовані, здичавілі або культивовані рослини. В Україні трапляється три види цього роду (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). У флорі колишнього Радянського Союзу рід *Digitalis* представлений шістьма видами (Іванина, 1955).

Відомості про морфологічні особливості пилкових зерен представників триби *Digitaleae* дуже фрагментарні. Є короткі дані про пилкові зерна роду *Digitalis* загалом (Faegri, Iversen, 1964) і, зокрема, видів *D. purpurea* (Erdtman, 1952; Moore, Webb, 1983) та *D. grandiflora* (Куприянова, Алешина, 1978). Деякі автори детальніше досліджували пилкові зерна *D. purpurea* з використанням як світлового, так і сканувального електронного мікроскопів (Hong, 1984; Karim, El-Oqlan, 1989; Minkin, Eshbaugh, 1989). Характер стратифікації екзини і структуру її шарів вивчено на ультратонких зрізах пилкових зерен *D. purpurea* (Karim, El-Oqlan, 1989).

Нами були досліджені пилкові зерна 10 видів роду *Digitalis* та для порівняння одного виду роду *Erinus* (Цимбалюк, Мосякін, 2010), який також відноситься до триби *Digitaleae* і включає два види, поширених на півночі Африки, у Піренеях та Альпах (Tank et al., 2006; Olmstead, 2012).

За результатами досліджень ми склали загальну паліноморфологічну характеристику роду *Digitalis*. Пилкові зерна всіх досліджених видів 3-борозно-орові. У *D. lutea*, *D. ciliata* та *D. nervosa* в одному зразку, окрім 3-борозно-орових пилових зерен, поодинокі трапляються і 4-борозно-орові. В усіх видів роду форма непостійна, в одному і тому ж зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні і сплющено-сфероїдальні пилові зерна. І лише у *D. lutea* вони еліпсоїдальної форми. Рід характеризується пиловими зернами переважно середніх розмірів, зрідка дрібних: полярна вісь становить 18,6–34,6 (35,9) мкм, екваторіальний діаметр – 15,6–27,9 мкм. Найменші за розміром пилові зерна характерні для *D. obscura* (18,6–22,6 x 15,6–21,3 мкм), найбільші – для *D. lutea* (25,3–34,6 (35,9) x (19,9) 21,3–27,9 мкм). У всіх досліджених видів борозни довгі, 2,4–5,3 мкм завширшки, з чіткими або нечіткими, більш-менш рівними краями, або нерівними, звужуються до загострених або злегка заокруглених кінців, зрідка зливаються по дві на апокольпіумах (зокрема, у *D. grandiflora* і *D. lanata*) з гладенькими борознистими мембранами. Ори нечіткі (зокрема, у *D. laevigata*), прикриті краями борозен або замком (*D. grandiflora*, *D. ciliata*, *D. purpurea*, *D. lanata* і *D. viridiflora*), інколи спостерігаються розриви борозен на місті ори (*D. lutea*, *D. obscura*) або чіткі, округлі чи видовжені по екватору (*D. nervosa* і *D. ferruginea*). Найбільші ори виявлено у *D. nervosa* (4,0–6,6 мкм).

Екзина 1,1–2,7 мкм завтовшки, характеризується покривно-стовпчиковим типом. На ультратонких зрізах *D. purpurea*, досліджених за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії (Karim, El-Oqlan, 1989), чітко видно екзину та інтину. Екзина складається з ектекзини та ендекзини. Ектекзина має тришарову будову: покрив, стовпчики і підстильний шар. Покрив з перфораціями, стовпчики довгі, різної товщини, розташовані рідко. Підстильний шар добре виражений, товстий. Ендекзина представлена тонким перервним шаром, чітко відділяється від

підстильного шару (Karim, El-Oqlan, 1989). Інтина вдвічі товстіша за підстильний шар (Karim, El-Oqlan, 1989). При дослідженні під СМ в екзині розрізняється покрив, що рівний стовпчиковому шару. Підстильний шар і ендекзину розділити неможливо, оскільки вони зливаються у єдиний рівномірно потовщений утвір.

Скульптура поверхні мезокольпіїв у пилкових зерен досліджених видів роду *Digitalis* досить різноманітна: гладенька, зморшкувата, ямчаста, зморшкувато-ямчаста, сітчаста та струменясто-сітчаста. Пилкові зерна *D. ciliata* характеризуються гладенькою і зморшкуватою скульптурою з поступовим переходом до ямчастої або зморшкувато-ямчастої. Пилкові зерна *D. lutea* і *D. viridiflora* мають зморшкувату скульптуру з переходом до зморшкувато-ямчастої. Для пилкових зерен *D. purpurea* та *D. grandiflora* характерна зморшкувата скульптура з переходом до зморшкувато-ямчастої та сітчастої. Пилкові зерна *D. obscura* мають сітчасту скульптуру, а *D. laevigata*, *D. ferruginea*, *D. lanata* і *D. nervosa* – струменясто-сітчасту.

Отримані дані показали, що форма та розміри пилкових зерен, а також кількість апертур усіх зразків кожного виду залишаються сталими. У результаті досліджень встановлено, що для пилкових зерен характерна варіабельність скульптури поверхні мезокольпіїв. Треба зазначити, що найбільш варіабельні за характером скульптури пилкові зерна *D. ciliata*.

Паліноморфологічний аналіз систем роду *Digitalis* (Иванина, 1955, 1981; Werner, 1965; Heywood, 1972) показав, що діагностичною ознакою секційного рівня є характер скульптури та деталі її будови. Додатковими суттєвими ознаками є розмір та форма пилкових зерен і деталі будови ор.

Пилкові зерна секції *Frutescentes* (Werner, 1965; Heywood, 1972; Bräuchler et al., 2004), зокрема, *D. obscura*, вирізняються серед інших досліджених видів сітчастою скульптурою та найменшими розмірами, що не суперечить правомірності виділення даної секції.

Досліджені види секції *Tubiflorae* (Werner, 1965; Heywood, 1972) подібні за зморшкуватою скульптурою з переходом до зморшкувато-ямчастої. Однак, між ними виявлені відмінності за іншими ознаками: для *D. lutea* характерна

еліпсоїдальна форма, тимчасом як у *D. viridiflora* вона переважно сфероїдальна і зрідка сплющено-сфероїдальна та еліпсоїдальна, а також зрідка чотириборозно-орові пилкові зерна, розриви борозен на місці ор та найбільші розміри. Слід зазначити, що молекулярно-філогенетичні дані (Bräuchler et al., 2004) вказують на поліфілетичність групи *Tubiflorae* у її традиційному обсязі. Проте, ми дослідили лише ті види, які за філогенетичною схемою споріднені з представниками секції *Macranthae*, а інші види, що раніше відносили до секції *Tubiflorae* (наприклад, *D. parviflora* Jacq., *D. subalpina* Br.-Bl.), нами не вивчалися. З цієї причини ми не можемо паліноморфологічними даними підтвердити чи заперечити поліфілію цієї групи.

Пилкові зерна секції *Macranthae* (Werner, 1965; Heywood, 1972), зокрема, *D. ciliata* та *D. grandiflora* різняться за характером скульптури. Так, *D. ciliata*, як вже відзначалось вище, має гладенький, зморшкуватий з переходом до зморшкувато-ямчастого і ямчастого типи скульптури, тимчасом як *D. grandiflora* має зморшкувату скульптуру з переходом до ямчастої та сітчастої. Ці два види різняться також за елементами будови скульптури: зокрема, *D. ciliata* має нечітко виражені стінки, а *D. grandiflora* – чітко виражені. За системою Л.І. Іваніної (1955) та молекулярно-філогенетичних даними (Bräuchler et al., 2004), секції *Tubiflorae* та *Macranthae* об'єднані в одну секцію *Grandiflorae* (= *Macranthae*). Отримані нами дані показали, що особливості пилкових зерен скоріше свідчать про філогенетичну єдність і, відповідно, доцільність об'єднання цих секцій, оскільки між їх видами не можна провести чітких меж за особливостями скульптури екзини. Однак, 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.

Секція *Digitalis* (Werner, 1965; Heywood, 1972; Bräuchler et al., 2004), зокрема, *D. purpurea* за характером скульптури проявляє подібність до пилку представників секції *Macranthae*. Молекулярний аналіз також вказує на близьку

спорідненість монофілетичної секції *Digitalis* та клади, яка містить представників секцій *Tubiflorae* та *Macranthae*, що розглянуті вище.

Пилкові зерна секції *Globiflorae* (Иванина, 1955; Werner, 1965; Heywood, 1972) – *D. lanata*, *D. laevigata*, *D. nervosa* і *D. ferruginea* – відрізняються від пилку попередніх секцій за струменясто-сітчастою скульптурою. Отже, особливості пилкових зерен не суперечать правомірності виділення цієї секції. Молекулярно-філогенетичний аналіз (Bräuchler et al., 2004) також свідчить про її монофілетичність. З даної групи видів найбільше вирізняється *D. lanata* за чітко вираженими струмочками і великими просвітами, тимчасом як пилкові зерна трьох останніх видів мали нечітко виражені струмочки і дрібніші просвіти. Таким чином, морфологічні ознаки пилкових зерен підтверджують розподіл даної секції на підсекції *Hymenosepalae* (зокрема, *D. laevigata*, *D. nervosa* і *D. ferruginea*) та *Blepharosepalae* (*D. lanata*) згідно системи К. Werner (1965).

Встановлено, що діагностичними ознаками секційного та підсекційного рівнів роду *Digitalis* є характер скульптури та деталі її будови. Додатковими суттєвими ознаками є розмір та форма пилкових зерен і деталі будови ор. Особливості пилкових зерен добре узгоджуються з традиційними системами роду (зокрема, секційним поділом) (Иванина, 1955; Werner, 1965; Heywood, 1972), модифікованими згідно з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Bräuchler et al., 2004).

Пилкові зерна роду *Erinus* 3-борозно-орові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатеві або слабо-3-лопатеві, з екватора широкоеліптичні. Рід характеризується пилковими зернами середніх розмірів: полярна вісь становить 19,9–29,3 мкм, екваторіальний діаметр – 14,6–18,6 (19,9) мкм. Борозни довгі, 2,7–4,0 (5,3) мкм завширшки, з більш-менш рівними краями, розширюються до притуплених кінців, зрідка зливаються по дві на апокольпіумах, борозні мембрани гладенькі. Ори нечітко виражені, видовжені по екватору або у вигляді щілин. Екзина дуже тонка, 0,4–0,7 мкм завтовшки. Стовпчики непомітні.

Скульптура мезокольпіумів гладенька, інколи з дрібними перфораціями, розташованими біля апертур. Скульптура борозних мембран гладенька.

Порівняльно-паліноморфологічний аналіз родів *Erinus* та *Digitalis* показав подібність між ними за типом апертур, формою, обрисами та розмірами. У пилових зерен *E. alpinus* зрідка борозни зливаються по дві на апокольпіумах, що також спостерігається і у пилових зерен *D. grandiflora* та *D. lanata*. Однак, поряд з вказаними ознаками подібності, між родами *Erinus* та *Digitalis* виявлені й відмінності. У пилових зерен *Digitalis* борозни звужуються до загострених або злегка заокруглених кінців, тим часом як в *Erinus* вони розширюються до притуплених кінців. Пилкові зерна *Erinus* мають тоншу екзину ніж пилки *Digitalis*. Для пилових зерен *E. alpinus* характерна гладенька скульптура. Подібний гладенький тип скульптури притаманний для пилових зерен *D. ciliata*. Таким чином, комплекс паліноморфологічних ознак з одного боку свідчить про чітку відмінність на родовому рівні, з іншого – вказує на близьку спорідненість цих таксонів.

За типом апертур і характером скульптури найбільш подібними до *Digitalis* та *Erinus* є представники секції *Pseudolysimachium* роду *Veronica*. Пилкові зерна секції *Pseudolysimachium* характеризуються 3-борозно-оровим типом апертур та гладеньким, ямчастим, зморшкуватим, зморшкувато-ямчастим та сітчастим типами скульптури (Мосякин, Цымбалюк 2008; Цимбалюк, 2008), що характерно і для триби *Digitaleae*. Однак, треба зауважити, що повної подібності немає, спостерігаються і певні відмінності; наприклад, це стосується розмірів пилових зерен та елементів будови апертур. За струменясто-сітчастим типом скульптури, що характерний для пилових зерен секції *Globiflorae* роду *Digitalis*, спостерігається подібність до секції *Alsinebe* роду *Veronica*. Однак, виявлені також і чіткі відмінності: зокрема, пилкові зерна *Digitalis* мають 3-борозно-оровий тип апертур, тимчасом як пилки *Alsinebe* – 3-борозний. Таким чином, всі ці риси подібності у будові пилових зерен свідчать про близьку спорідненість *Digitalis* та *Erinus*, а подібність їх пилових зерен до пилки представників секцій *Pseudolysimachium* та *Alsinebe* роду *Veronica*, очевидно, є наслідком паралельної еволюції у більш віддалено споріднених групах. Це не суперечить віднесенню їх до родини *Plantaginaceae* згідно молекулярно-філогенетичних даних (Olmstead,

Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Albach et al., 2005a, b; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reavel, 2012).

5.5. Родина *Plantaginaceae*. Під *Linaria*.

У світовій флорі рід *Linaria* налічує близько 150 видів, поширених у позатропічних областях Євразії, переважно в країнах Давнього Середзем'я, і декілька видів – у Північній Америці (Иванина, 1981). У флорі європейської частини колишнього Радянського Союзу рід представлений 20 видами (Иванина, 1981). В Україні відзначено від 15 (Определитель..., 1987) до 17 (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) видів цього роду. За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009) рід *Linaria* належить до триби *Antirrhineae*, підродини *Scrophularioideae*, родини *Scrophulariaceae*. За даними новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень триба *Antirrhineae* віднесена до родини *Plantaginaceae* (*Veronicaceae*) (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Albach et al., 2005a, b; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reavel, 2012). Систему роду *Linaria* (Куприянова, 1955; Иванина, 1981) або його окремих секцій (Меницкий, 1998) та підсекцій (Цвелев, 2006) розробляли різні дослідники.

Відомості про будову пилкових зерен представників роду *Linaria* вкрай незначні. Є обмежені загальні дані щодо морфології пилкових зерен роду загалом (Faegri, Iversen, 1964; Северова 1999а, б) або окремих його видів. Зокрема, під світловим мікроскопом досліджено пилкові зерна *L. vulgaris* (Куприянова, Алешина, 1978; Moore, Webb, 1983). Досліджено скульптуру поверхні пилкових зерен чотирьох видів даного роду (Elisens, 1986; Karim, El-Oqlan, 1989), стратифікацію екзини і ультраструктуру її шарів у *L. genistifolia* (Karim, El-Oqlan, 1989). Аналіз паліноморфологічної вивченості роду *Linaria* засвідчує, що ці дослідження не прив'язувались до системи роду.

Нами досліджено пилкові зерна 14 видів (23 зразків) роду *Linaria* флори України (Цимбалюк, 2009; Цимбалюк, Мосякін, 2013). Отримані дані показали,

що пилокві зерна всіх досліджених видів роду *Linaria* 3-борозно-орові. Лише у *L. cretacea* та *L. maeotica* в одному зразку окрім 3-борозно-орових пилових зерен поодинокі трапляються і 4-борозно-орові. Для пилових зерен багатьох видів роду характерна еліпсоїдальна форма, однак в інших видів (зокрема, *L. euxina*, *L. maeotica*, *L. duclis*, *L. incompleta*, *L. genistifolia* та *L. simplex*) форма непостійна, в одному і тому ж зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні і зрідка сплюснено-сфероїдальні пилові зерна. Рід характеризується пиловими зернами дрібних та середніх розмірів, полярна вісь становить 13,3–23,9 мкм, екваторіальний діаметр – (10,6) 11,9–22,6 мкм. Найменші за розміром пилові зерна характерні для *L. simplex* та *L. bipartita*. В усіх досліджених видів борозни довгі, 1,3–5,3 мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними краями, зрідка нечіткими, звужуються до загострених або злегка заокруглених кінців, з гладенькими борознистими мембранами. У *L. bipartita* борозни найвузчі (1,3–2,7 мкм), у *L. genistifolia* – найширші (2,7–5,3 мкм). Ори нечіткі, вкриті краями борозен, або чіткі, округлі, видовжені по екватору або зрідка уздовж борозен. Досліджені види за чіткістю ори можна розділити на три групи: у *L. euxina*, *L. maeotica*, *L. duclis*, *L. incompleta*, *L. cretacea* і *L. simplex* ори чіткі, у *L. pontica*, *L. sabulosa*, *L. bessarabica*, *L. bieberstenii*, *L. vulgaris*, *L. macroura* та *L. bipartita* – нечіткі, у *L. genistifolia* – чіткі або нечіткі.

Екзина 0,4–2,0 мкм завтовшки, характеризується покривно-стовпчиковим типом. На ультратонких зрізах *L. genistifolia*, досліджених за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії (Karim, El-Oqlan, 1989), чітко видно ектекзину, ендекзину та інтину. Ектекзина трьохшарова: покрив, стовпчики і підстильний шар. Покрив дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики циліндричні, різної товщини, розташовані рідко. Підстильний шар добре виражений, удвічі тонший за покрив. Ендекзина добре розвинена, чітко відділяється від підстильного шару, тонка, рівномірно потовщена (Karim, El-Oqlan, 1989). Інтина майже дорівнює підстильному шару (Karim, El-Oqlan, 1989). Під СМ в екзині розрізняється покрив, що дорівнює стовпчиковому шару, має вигляд єдиного утвору – підстильний шар і ендекзина.

Загальним для всіх видів роду *Linaria* є сітчастий тип скульптури екзини, який у пилкових зерен більшості видів дуже чітко проглядається під світловим мікроскопом. Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом дали змогу виявити деталі будови сітки. Комірки сітки переважно великі, зрідка дрібні, різної форми, в обрисах можуть бути округлими, округло-кутастими або видовженими. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні, зрідка біля борозен поверхня гладенька. І лише у *L. genistifolia* поряд зі звичайною сітчастою скульптурою екзини трапляються пилкові зерна із зморшкувато-ямчастою і горбкувато-сітчастою скульптурою екзини.

Проведене дослідження показало, що рід *Linaria* є досить одноманітним за характером скульптури. Тому неможливо розрізнити види за цією ознакою. На загальному фоні одноманітності виділяється *L. genistifolia* у якого, як вказувалось вище, в одному і тому самому зразку трапляються пилкові зерна, які відрізняються за скульптурою екзини. Варіабельність скульптури пилкових зерен одного і того ж виду – явище рідкісне, але не унікальне в природі. Подібний прояв поліморфізму скульптури спостерігали у пилкових зерен *Stroganowia leventii* V.I. Dorof. і *Lepidium songoricum* Scherenk. (Карпова, Григорьева, 2007, 2008). Є відомості про існування двох або більше варіантів скульптури екзини у пилку одного і того самого виду (Карпова, Григорьева, 2008). *L. genistifolia* також має досить високий ступінь варіабельності таких ознак, як форма, обриси та розміри пилкових зерен.

Проведений паліноморфологічний аналіз системи роду *Linaria* (Иванина, 1981) показав, що виділені нами групи за чіткістю ор не узгоджуються з секційним поділом. Однак, певні ознаки – розміри пилку та деякі деталі будови апертур – у комплексі можна використовувати як додаткові для розмежування деяких секцій роду. Слід зазначити, що секції *Speciosae*, *Linaria* та *Diffusae* мають пилкові зерна дрібні та середнього розміру, тоді як для секцій *Versicolores* і *Arvenses* характерні лише дрібні. Для пилкових зерен секції *Versicolores* (зокрема, *L. bipartita*) характерні також найвужчі борозни. Таким чином, ці ознаки підтверджують правомірність виділення секції *Versicolores*. Паліноморфологічні

дані здебільшого не суперечать розподілу роду на секції (Иванина, 1981). Лише в секції *Speciosae* виділяється *L. genistifolia*. Паліноморфологічна одноманітність роду *Linaria*, очевидно, свідчить про єдність цієї групи рослин.

Вирішуючи проблему спорідненості ми також проаналізували пилкові зерна близько споріднених родів *Kickxia*, *Antirrhinum*, *Misopates*, *Chaenorhinum* та *Symbalaria* (Цимбалюк, 2009а; Цымбалюк, 2010, 2013). Отримані дані показали, що пилкові зерна представників цих родів також характеризуються 3-борозновим типом апертур та сітчастою скульптурою поверхні. Найподібнішими до роду *Linaria* за паліноморфологічними ознаками є роди *Antirrhinum*, *Misopates* та *Symbalaria*. Однак, пилковим зернам цих родів також характерні свої особливості. Зокрема, пилкові зерна представників *Antirrhinum* і *Misopates* подібні за розміром, скульптурою екзини й будовою апертур та відрізняються за формою і обрисами. Пилкові зерна роду *Symbalaria* подібні до пилку попередніх родів за скульптурою екзини, однак мають менші розміри.

Пилкові зерна представників роду *Kickxia* характеризуються досить відмінними ознаками: вони мають чіткі ори та дрібносітчасту скульптуру екзини. Пилкові зерна роду *Chaenorhinum* мають скульптуру, що утворена досить широкими стінками і дрібними комірками, яка скоріше скидається на ямчасту, що не характерно для пилкових зерен інших родів.

Таким чином, як показали результати дослідження, діагностичними ознаками родового рівня є особливості скульптури екзини, будова апертур, форма, обриси і розміри пилкових зерен. Загалом паліноморфологічні особливості свідчать про єдність триби *Antirrhineae*.

5.6. Родина *Plantaginaceae*. Роди *Hippuris* і *Callitriche*.

За системою А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997) родина *Hippuridaceae* належить до монотипного порядку *Hippuridales*. А.Л. Тахтаджян

(1987) відзначає, що цей порядок займає досить ізольоване положення, однак найвірогідніше має бути віднесений до надпорядку *Lamianae*. Також автор вказує на близькість родини *Hippuridaceae* до *Scrophulariaceae* і *Plantaginaceae*. Монотипну родину *Callitrichaceae* А.Л. Тахтаджян (1987) відносить до порядку *Lamiales*, підкреслюючи її спорідненість з *Lamiaceae* та *Verbenaceae*, проте виділяє в окремий підпорядок *Callitrichineae*. У пізнішій праці (Takhtajan, 1997) автор включив родину *Callitrichaceae* до монотипного порядку *Callitrichales*, який розташував поряд з *Lamiales* та *Hippuridales*. У системі квіткових рослин, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних даних (APG II, 2003; APG III, 2009), порядки *Hippuridales* та *Callitrichales* об'єднані в порядку *Lamiales* (у широкому розумінні), причому родини *Hippuridaceae* і *Callitrichaceae* увійшли до родини *Plantaginaceae*. До родини *Plantaginaceae* також включені багато родів, котрі раніше відносили до родини *Scrophulariaceae* (наприклад, *Veronica*, *Gratiola*, *Digitalis*, *Antirrhinum* та ін.). Роди *Hippuris* і *Callitriche* виявилися в одній філогенетичній кладі (Tank et al., 2006). Зважаючи на те, що *Hippuridaceae* та *Callitrichaceae* в більшості попередніх систем розглядались як досить філогенетично відокремлені групи, виникає проблема щодо морфологічного обґрунтування їх нового, досить несподіваного положення в системі.

Рід *Hippuris* містить від одного (Tank et al., 2006) до двох–трьох (Определитель..., 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Цвелев, 2000) видів, поширених в Євразії, Австралії, Північній Америці та Гренландії, а як занесені відомі також і поза межами природного ареалу. В Україні рід представлений видом *H. vulgaris* (Определитель..., 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Це водні або ж напівзанурені рослини, верхівкові частини їх стебел знаходяться над поверхнею води; інколи утворюють прибережно-наземну форму (Макрофиты..., 1993; Цвелев, 2000).

Морфологію пилку *H. vulgaris* раніше вивчали із використанням світлового мікроскопа (Erdtman, 1943, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Куприянова, Алешина, 1972; Moore, Webb, 1983 та ін.), електронно-мікроскопічні дослідження практично не проводилися.

Рід *Callitriche* налічує від 25 (Кречетович, 1949; Определитель..., 1987) до 40 (Tank et al., 2006) видів, поширених по всій земній кулі, за винятком значної частини Африки. В Україні відмічено 5 видів (Определитель..., 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Здебільшого це рослини, повністю занурені у воду, але багато видів утворюють форми з плаваючими на поверхні води розетками листків, а також прибережно-наземні форми (Макрофиты..., 1993; Цвелев, 2000).

Описи й мікрофотографії пилкових зерен деяких видів роду *Callitriche* під світловим мікроскопом є у працях різних авторів (Erdtman, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Куприянова, Алешина, 1972; Moore, Webb, 1983). Найґрунтовнішими є дві праці, присвячені результатам дослідження пилкових зерен цього роду з використанням сканувального і трансмісійного електронних мікроскопів. В одній представлені результати дослідження пилкових зерен шести видів роду *Callitriche* (Martinsson, 1993), друга значна праця (Cooper et al., 2000) містить дані з морфології та ультраструктури екзини пилкових зерен 13 видів цього роду.

Пилкові зерна *H. vulgaris* 4–6-борозенкові (ругатні), сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, в обрисі з полюса округло-4–6-кутні чи округлі, з екватора широкоеліптичні або округлі, середніх розмірів. Полярна вісь 22,6–30,6 мкм, екваторіальний діаметр 21,3–31,9 мкм. Апертури нечітко виражені, спостерігаються лише потоншені ділянки екзини, в центрі яких слабо помітні короткі борозни. Під СЕМ у деяких пилкових зерен відзначені чітко виражені борозни. Екзина 0,6–2,1 мкм завтовшки, диференціація її на шари непомітна. Скульптура шипикувата або шипикувато-горбкувата. Шипикувату скульптуру утворюють дрібні шипики, розташовані досить щільно, при цьому поверхня більш-менш рівна. Шипикувато-горбкувата скульптура складається з дрібних горбочків, що прилягають один до одного або зливаються своїми основами, на поверхні яких щільно розташовані дрібні шипики. Скульптура апертурних мембран подібна до такої всієї поверхні.

Пилкові зерна представників роду *Callitriche* безапертурні або з апертуроподібними потоншеннями екзини – лептомами, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, видовжені чи овальні, в обрисах широкоеліптичні або

округлі, середніх розмірів. Полярна вісь 19,9–30,6 мкм, екваторіальний діаметр 14,6–27,9 (30,6) мкм. У *C. cophocarpa*, *C. stagnalis* і *C. hermaphroditica* аперттури відсутні, тимчасом як у *C. palustris* пилкові зерна мають дві лептоми. Екзина 1,0–2,4 мкм завтовшки, ектекзина безпокровна. Покрив відсутній, стовпчики вільні і чіткі, розташовані рідко, знизу тонкі, а їх головки округлі і розширені, підстильний шар зливається з ендекзиною. У пилку *C. hermaphroditica* екзина відсутня. Інтина дуже тонка. Скульптура поверхні сітчаста з переходом до зірчастої або гладенька. У пилкових зерен *C. cophocarpa*, *C. palustris* і *C. stagnalis* скульптура сітчаста з переходом до зірчастої. Це особливий тип сітчастої скульптури, коли комірки мають вигляд зірчастого утворення. Комірки складаються зі стовпчиків, головки яких округлі або у вигляді трикутних пластинок. Найвужчий кінець трикутної пластинки спрямований в центр комірок, які не завжди чітко впорядковані. Однак у деяких пилкових зерен спостерігається тенденція до утворення чітких комірок, що складаються з 6–7 трикутних пластинок. У пилкових зерен *C. hermaphroditica* скульптура гладенька, а поверхня з нерівномірними складками.

Отримані дані показали, що роди *Hippuris* і *Callitriche* чітко відрізняються між собою за особливостями пилкових зерен. Відмінності проявляються в комплексі таких ознак, як тип апертур, характер скульптури та структури екзини. За типом апертур пилкові зерна *Hippuris* 4–6-борозенкові, у *Callitriche* вони безапертурні і лише у *C. palustris* спостерігаються два апертуроподібні потоншення екзини – лептоми. Пилкові зерна *Hippuris* переважно сфероїдальні, зрідка сплющеносфероїдальні, в обрисі з полюса округло-4–6-кутні або округлі, з екватора – широкоеліптичні або округлі. Пилкові зерна здебільшого сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, і лише у *C. hermaphroditica* вони видовжені чи овальні. Пилкові зерна *Hippuris* і *Callitriche* подібні за розмірами: полярна вісь становить 19,9–30,6 мкм, екваторіальний діаметр – 21,3–31,9 мкм.

Екзина пилку *Hippuris* 0,6–2,1 мкм завтовшки. Під СМ екзина являє собою однорідний та рівномірно потовщений утвір. Диференціація його на шари непомітна. У пилкових зерен *Callitriche* екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Ектекзина

безпокритна, стовпчики вільні, чіткі, розташовані рідко, знизу тонкі, з розширеними головками. Підстильний шар зливається з ендекзиною. Лише у пилку *C. hermaphroditica* екзина відсутня. Під час ацетолізної обробки пилкові зерна цього виду розчиняються, оскільки їхня спородерма представлена лише інтиною. Тому пилки *C. hermaphroditica* ми досліджували за методом спиртової фіксації (Wodehouse, 1935), який дозволяє розглянути інтину.

Скульптура поверхні пилкових зерен *Hippuris* шипикувата або шипикувато-горбкувата. Пилкові зерна *C. sophocarpa*, *C. palustris* і *C. stagnalis* характеризуються сітчастою скульптурою з переходом до зірчастої, і лише у *C. hermaphroditica* скульптура гладенька, а поверхня нерівна, складчаста.

Отримані нами дані узгоджуються з результатами досліджень деяких авторів (Martinsson, 1993; Cooper et al., 2000), однак не співпадають з даними (Куприянова, Алешина, 1972) для *C. autumnalis* (зараз розглядається як синонім *C. hermaphroditica*) – це наявність екзини та сітчастої скульптури поверхні. Очевидно, один досліджений авторами зразок, був неправильно визначений.

Вивчення паліноморфології *Hippuris* і *Callitriche* дозволяє обговорити їхні споріднені зв'язки з родиною *Plantaginaceae*, до якої їх включають за молекулярно-філогенетичними даними (Tank et al., 2006). Як зазначалося вище, А.Л. Тахтаджян (1987) вказував на близькість *Hippuridaceae* до *Scrophulariaceae* і особливо до *Plantaginaceae*. Ми вивчали пилкові зерна 32 видів родини *Plantaginaceae*. Пилкові зерна видів цієї родини сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні, в обрисах округлі, переважно середніх, зрідка дрібних розмірів, за типом апертур – (3)4–14-порові. Скульптура поверхні шипикувата і шипикувато-горбкувата. Отже, наші дані показали, що за формою, розмірами та характером скульптури пилкові зерна *Hippuris* подібні до таких видів *Plantaginaceae*. Однак, окрім ознак подібності, виявлені відмінності в будові апертур: *Hippuris* має 4–6-борозенкові пилкові зерна, а *Plantaginaceae* – (3)4–14-порові. Таким чином, особливості пилкових зерен, а саме форма, обриси, розмір та характер скульптури, підтверджують точку зору про близькість *Plantaginaceae* і *Hippuridaceae* (Тахтаджян, 1987).

Паліноморфологічне дослідження видів роду *Callitriche* показало, що особливості пилкових зерен добре узгоджуються з його розподілом на секції. Так, *C. cophocarpa*, *C. palustris* та *C. stagnalis* належать до секції *Callitriche* (Цвелев, 1975, 1978, 2000) і характеризуються сітчастою скульптурою з переходом до зірчастої. З цієї групи видів вирізняється *C. palustris*: його пилкові зерна мають апертуроподібні потоншення екзини, відсутні в інших видів. Вид *C. hermaphroditica* належить до секції *Pseudocallitriche* (Цвелев, 1975, 1978, 2000), його пилкові зерна з гладенькою скульптурою екзини.

Вивчення особливостей пилкових зерен 40 видів роду *Veronica* та деяких представників *Gratiola* і *Erinus*, які за молекулярно-філогенетичними даними включають до родини *Plantaginaceae*, показало, що деякі види секції *Pseudolisymachium*, а також *Gratiola officinalis* і *Erinus alpinus* мають гладеньку скульптуру поверхні, що могло б свідчити про подібність до пилкових зерен *C. hermaphroditica* за цією ознакою. Однак ці зовні схожі типи скульптури утворені різними структурними одиницями. У пилкових зерен представників *Veronica* sect. *Pseudolisymachium*, *G. officinalis* і *E. alpinus* скульптура утворена екзиною, тоді як у *C. hermaphroditica* – інтиною. Тобто порівняння особливостей пилкових зерен роду *Callitriche* і вказаних вище родів виявило принципові відмінності між ними, тому ці ознаки не можуть розглядатися як свідчення споріднених зв'язків між цими групами. Зірчастий тип скульптури, подібний до скульптури екзини пилкових зерен *C. cophocarpa*, *C. palustris* і *C. stagnalis*, виявлений у пилкових зерен деяких родів родин *Buxaceae* Dumort. (Erdtman, 1952), *Euphorbiaceae* Juss. (більшість родів *Crotonoideae*) (Erdtman, 1952) і багатьох родів *Thymelaceae* Juss. (Erdtman 1952; Архангельский, 1971; Куприянова, Алешина, 1978). G. Erdtman (1952) вперше звернув увагу на наявність характерного "кротоноїдного" (зірчастого) типу пилку у представників вищеназваних родин. У деяких попередніх системах *Callitrichaceae* відносили до *Euphorbiales* (див. огляд (Webster, 2008)), але зараз доведено, що цей погляд є помилковим. Наші дані вперше показали, що сітчасто-зірчастий тип скульптури трапляється у пилкових зерен деяких предстаників родини *Orobanchaceae*.

Таким чином, згідно з нашими даними, а також інших авторів (Martinsson, 1993; Cooper et al., 2000), можна стверджувати, що за будовою пилкових зерен *Callitrichaceae* виділяється в особливий тип. Підставою для такого твердження є комплекс таких ознак, як безапертурний тип, форма та розміри пилкових зерен, відсутність покриву і навіть екзини у деяких видів, а також характер скульптури екзини. Види *Callitrichaceae* мають дуже спеціалізовані пилкові зерна. Зокрема, безапертурний тип пилку свідчить про високу еволюційно-морфологічну просунутість цього таксону. В безапертурних пилкових зерен вся оболонка має структуру аперттури і виконує її функцію, а пізніше дає можливість швидкого проростання пилкової трубки в будь-якому місці пилкового зерна (Токарев, 2002). Редукція екзини у *C. hermaphrodita* пов'язана з переходом до гіпогідрофілії (запилення під водою) (Martinsson, 1993), а функцію екзини виконує інтина. У *C. palustris*, *C. cophocarpa* і *C. stagnalis* пилкові зерна поширюються повітрям (анемофілія) або поверхнею води (епігідрофілія) (Martinsson, 1993). Зв'язок способу запилення з морфологічними особливостями пилкових зерен за різних варіантів гідрофілії показаний на прикладі багатьох груп, особливо у добре досліджених у цьому відношенні родині *Hydrocharitaceae* Juss. (Tanaka et al., 2004).

Порівняльно-паліноморфологічне вивчення родів *Hippuris* і *Callitriche* не виявило чітко вираженої морфологічної подібності між ними. Комплекс особливостей пилкових зерен, за якими роди відрізняються, включає будову апертур, характер скульптури екзини та структуру її шарів. Морфологічні особливості пилкових зерен свідчать про близькість родин *Plantaginaceae* і *Hippuridaceae*, що, очевидно, пояснюється схожими особливостями запилення (анемофілія). Включення *Hippuridaceae* і *Callitrichaceae* до родини *Plantaginaceae* підтверджується молекулярно-філогенетичними дослідженнями, але на рівні паліноморфології виявити їхню спорідненість не вдається, що, очевидно, пов'язано з адаптивною морфологічною еволюцією у цих групах у зв'язку з переходом до водного способу життя та відповідними пристосуваннями до різних способів запилення (анемофілія, епі- та гіпогідрофілія).

Порівняльний аналіз показав, що з одного боку пилкові зерна представників *Callitriche* та *Hippuris* чітко відрізняються на родовому рівні, а з іншого – поява ругатних та безапертурних пилових зерен може свідчити про високу еволюційно-морфологічну просунутість цих таксонів і дає змогу виявити можливі напрямки еволюції типів апертур у представників *Plantaginaceae* s. l.

Мосякін С.Л. (2013) у прагматичній класифікації покритонасінних відзначає, що широке розуміння обсягу родини *Plantaginaceae* s. l. є доцільним і логічним з точки зору філогенетичної систематики, але досить непрактичним з огляду на надзвичайне морфологічне різноманіття цієї групи. Мосякін С.Л. (2013) пропонує визнавати сегрегатні родини, у тому числі *Hippuridaceae* і *Callitrichaceae*, що філогенетично вкорінені серед *Plantaginaceae* s. l., лише умовно для практичних цілей.

5.7. Родина *Scrophulariaceae*. Під *Scrophularia*.

У світовій флорі рід *Scrophularia* налічує близько 310 видів, поширених у позатропічних регіонах північної півкулі, передусім у країнах Середземномор'я (Горшкова, 1955; Котов, 1960). У флорі колишнього Радянського Союзу рід представлений 74 видами (Горшкова, 1955). В Україні відзначено від 10 (Котов, 1960; Определитель..., 1987) до 12 (Котов, 1960; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) його видів. За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009) рід *Scrophularia* належить до родини *Scrophulariaceae*, підродини *Scrophularioideae*, триби *Scrophularieae*. За даними новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень роди, які традиційно відносили до родини *Scrophulariaceae*, розподілені по кількох самотійних родинях: *Scrophulariaceae* s. str., *Orobanchaceae*, *Veronicaceae*, *Paulowniaceae* та *Calceolariaceae* (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Albach et al., 2005a, b; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012, 2016; Reavel, 2012). З представників флори України у родині *Scrophulariaceae* залишилися лише роди *Scrophularia*, *Verbascum* (включаючи *Celsia*) та *Limosella*. Систему роду

Scrophularia розробляли різні дослідники. У "Флоре СРСР" С.Г. Горшкова (1955) визнає 2 секції, 4 підсекції, 25 рядів, у "Флорі УРСР" М.І. Котов (1960) – 2 секції, 2 підсекції, 8 рядів. Л.І. Іваніна (1981) об'єднує всі види флори Східної Європи (у межах СРСР) у дві секції.

Відомості про будову пилкових зерен представників роду *Scrophularia* вкрай незначні. Є обмежені загальні дані щодо морфології пилкових зерен роду в цілому (Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983; Северова 1999а, б). Під світловим мікроскопом вивчали пилкові зерна *S. nodosa* (Куприянова, Алешина, 1978). Досліджено скульптуру поверхні пилкових зерен, стратифікацію екзини і ультраструктуру її шарів у *S. xanthoglossa* var. *xanthoglossa* (Karim, El-Oqlan, 1989). Нами досліджено пилкові зерна 9 видів (19 зразків) роду *Scrophularia* флори України (Цимбалюк, 2010; Цымбалюк, Северова, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Отримані дані засвідчують, що всі досліджені види роду *Scrophularia* мають 3-борозно-орові пилкові зерна. У пилкових зерен *S. nodosa*, *S. umbrosa*, *S. scopolii* та *S. vernalis*, окрім 3-борозно-орових, поодинокі трапляються і 4-борозно-орові. Форма непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні і сплюсценосфероїдальні пилкові зерна. І лише у пилку *S. rupestris* вони еліпсоїдальної форми. Для роду характерні пилкові зерна середніх розмірів, полярна вісь становить 19,9–31,9 (33,2) мкм, екваторіальний діаметр – 18,6–27,9 (29,3) мкм. Найбільшими є пилкові зерна *S. rupestris*. Пилкові зерна усіх досліджених видів з довгими борознами, 2,4–5,3 мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними або нерівними краями, які звужуються до загострених кінців. І лише у пилкових зерен *S. bicolor*, борозни зливаються на полюсах. Борозні мембрани гладенькі, зрідка зернисті на орах. Ори у пилкових зерен більшості видів нечіткі, прикриті краями борозен, а у *S. nodosa* – чіткі з нерівними краями.

Екзина 0,7–2,4 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. На ультратонких зрізах пилкових зерен *S. xanthoglossa*, досліджених за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії (Karim, El-Oqlan, 1989), чітко видно ектекзину, ендекзину

та інтину. Ектекзина тришарова: покрив, стовпчики і підстильний шар. Покрив переривчастий, стовпчики різної товщини і висоти, розташовані нерівномірно. Підстильний шар нерівномірно потовщений. Ендекзина у 3–4 рази тонша за підстильний шар (Karim, El-Oqlan, 1989). Інтина нерівномірно потовщена (Karim, El-Oqlan, 1989). Під СМ в екзині розрізняється покрив, стовпчиковий шар з чіткими або нечіткими стовпчиками. Ендекзина зливається з підстильним шаром.

Пилковим зернам досліджених видів роду *Scrophularia* властиві переплетено-сітчастий та сітчастий типи скульптури. Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом дали змогу виявити деталі будови сітки. Її комірки різної форми, в обрисах можуть бути округлими, округло-кутастими або видовженими, діаметром 0,2–1,2 мкм. У пилкових зерен *S. rupestris* комірки найбільші (0,3–1,2 мкм), у *S. bicolor* – найменші (0,2–0,3 мкм). Зрідка у пилкових зерен *S. vernalis* та *S. cretacea* дно комірок гранулярне. Стінки комірок у пилкових зерен більшості видів рівні, лише у *S. vernalis* і зрідка *S. donetzica* та *S. rupestris* вони звивисті. Товщина стінок становить 0,2–0,9 мкм, найтонші вони у *S. umbrosa*, *S. rupestris* та *S. cretacea* (0,2–0,3 мкм), найтовщі – у *S. bicolor* (0,2–0,9 мкм). У пилкових зерен *S. vernalis* сітка рівномірно виражена по всій поверхні, у *S. scopolii*, *S. nodosa*, *S. umbrosa*, *S. rupestris* та *S. cretacea* біля борозен комірки сітки дрібніші, у *S. donetzica*, *S. goldeana* і *S. bicolor* сітка нерівномірно виражена по всій поверхні. Борозні мембрани гладенькі у пилкових зерен видів *S. vernalis*, *S. scopolii*, *S. umbrosa*, *S. donetzica*, *S. goldeana* та *S. bicolor*, тоді як у видів *S. nodosa*, *S. rupestris* і *S. cretacea* вони гладенькі і горбкуваті на орах.

Отримані дані засвідчують, що всі види роду *Scrophularia* подібні за сітчастою скульптурою екзини пилкових зерен. Винятком є *S. vernalis*, пилкові зерна якого мають переплетено-сітчасту скульптуру. Відмінності у типах скульптури і деталях її будови, а також розмір і форма пилкових зерен та елементи будови ор у комплексі можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки у систематиці даного роду.

Ми зіставили паліноморфологічні дані з існуючими системами роду *Scrophularia*. За системою С.Г. Горшкової (1955) та М.І. Котова (1960) досліджені

нами види роду *Scrophularia* флори України представляють дві секції, три підсекції та сім рядів. Згідно з системою Л.І. Іваніної (1981) – дві секції. Отримані дані показали, що в 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 підсекції *Vernales* та ряду *Chrysanthae* за системами С.Г. Горшкової (1955) та М.І. Котова (1960). Інші три види – *S. nodosa*, *S. scopolii*, *S. umbrosa* – в розумінні С.Г. Горшкової (1955) належать до підсекції *Scorodonia*. Серед цієї групи видів вирізняються пилкові зерна *S. nodosa* за найбільшими і чітко вираженими орами, що не суперечить його віднесенню до ряду *Nodosae* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). Пилкові зерна *S. scopolii* і *S. umbrosa* подібні за основними ознаками, лише дещо відрізняються за товщиною стінок сітки (відповідно, 0,3–0,4 і 0,2–0,3 мкм). Віднесення цих видів до окремих рядів (*Divaricatae* і *Alatae*) (Горшкова, 1955; Котов, 1960) не підтверджується паліноморфологічними даними. Слід зазначити, що Л.І. Іваніна (1981) всі вищеназвані види об'єднує в одній секції.

Досліджені види секції *Tomiohyllum* належать до підсекції *Lucidae* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). У цій підсекції найбільшою мірою вирізняються пилкові зерна *S. bicolor*: вони дрібніших розмірів, мають довгі борозни, які сходяться на полюсах, що не характерно для пилкових зерен інших видів, а також найтовщі стінки сітки. Такий комплекс ознак підтверджує включення *S. bicolor* до ряду *Caninae* за системою С.Г. Горшкової (1955) та М. І. Котова (1960). Види *S. rupestris*, *S. donetzica* та *S. goldeana* віднесені до ряду *Rupestres* (Горшкова, 1955; Котов, 1960). Пилкові зерна видів з цієї групи мають певні особливості, зокрема, в *S. rupestris* характеризуються найбільшими комірками, у *S. donetzica*, на відміну від *S. goldeana*, звивистими стінками. Визначені ознаки можна використати як додаткові систематичні ознаки при перегляді роду *Scrophularia*, однак загалом розрізнити ці види за пилковими зернами неможливо, бо інші ознаки перекриваються. Вид *S. cretacea* за ознаками пилкових зерен подібний до вищеназваних видів. Однак детальніший аналіз дав змогу виявити деякі

відмінності: в окремих пилкових зерен *S. cretacea* дно комірок гранулярне, а також чіткіші ори порівняно зтакими у попередніх видів. Отже, виявлені відмінності не суперечать віднесенню *S. cretacea* до ряду *Cretaceae* (Горшкова, 1955; Котов, 1960).

Таким чином, встановлено, що пилкові зерна роду *Scrophularia* характеризуються сітчастим та переплетено-сітчастим типами скульптури. Будова пилкових зерен є цінним додатковим матеріалом для систематики роду *Scrophularia*. Однак важливість ознак морфології пилкових зерен очевидніша на рівні підсекцій і рядів. Паліноморфологічні дані добре узгоджуються з системами С.Г. Горшкової (1955) та М.І. Котова (1960), частково – з системою Л.І. Іваніної (1981).

5.8. Родина *Scrophulariaceae*. Під *Verbascum*.

У світовій флорі рід *Verbascum* налічує близько 350 видів, поширених в основному в Палеарктиці, переважно в країнах Середземномор'я, кілька видів як бур'яни чи здичавілі трапляються в Північній і Південній Америці та Австралії (Іванина, 1981). Це одно-, дво- або багаторічні трав'яні рослини, рідше – напівкущики (Іванина, 1981). У флорі колишнього Радянського Союзу рід представлений 46 видами (Федченко, 1955). Для України наводять від 18 (Котов, 1960) – 19 (Определитель..., 1987) до 22 (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) його видів. За системою А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997) рід *Verbascum* належить до родини *Scrophulariaceae*, підродина *Scrophularioideae*, триби *Verbasceae*. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень його разом з родом *Scrophularia* відносять до родини *Scrophulariaceae* s. str. (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reavel, 2012 та ін.). Систему роду розробляли різні дослідники. Б.А. Федченко (1955) у "Флоре СССР" та М.І. Котов (1960) у "Флорі УРСР" визнають 2 секції та 2 підсекції. Н.В. Гриценко (1972) розробляла систему секції *Isandra* Franch. у флорі колишнього Радянського Союзу. Л.І. Іваніна (1981)

об'єднує всі види *Verbascum* флори Східної Європи (у межах СРСП) у трьох секціях.

Відомості про будову пилкових зерен представників роду *Verbascum* незначні. У деяких працях (Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983; Северова, 1999а, б) наводяться стислі характеристики пилкових зерен роду. Вивчено морфологічні особливості пилкових зерен *V. phoeniceum* і *V. spectabile* під світловим мікроскопом (Куприянова, Алешина, 1978). Досліджено скульптуру поверхні пилкових зерен *V. thapsus* (Minkin, Eshbaugh, 1989), стратифікацію екзини і ультраструктуру її шарів – у *V. agriomonifolium* і *V. heterophylla* (Karim, El-Oqlan, 1989). Під світловим і сканувальним електронним мікроскопами вивчено пилкові зерна семи видів флори Ірану (Kheiri et al., 2006).

Нами досліджено пилкові зерна 17 видів (22 зразки) роду *Verbascum*, поширених у флорі України (Цимбалюк, 2010б; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Отримані дані засвідчують, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Verbascum* 3-борозно-орові. Форма непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні й сплющено-сфероїдальні пилкові зерна. Обриси з полюса 3-лопатеві, з екватора – еліптичні, широкоеліптичні або округлі. Пилкові зерна здебільшого середніх розмірів, полярна вісь становить 17,3–31,9 мкм, екваторіальний діаметр – 15,9–34,6 мкм. У пилку усіх досліджених видів борозни довгі, 2,4–6,6 мкм завширшки, з чіткими, рівними або зрідка нерівними краями, звужуються до загострених кінців. Борозні мембрани гладенькі або зернисті чи горбкуваті на орах. У пилкових зерен *V. spectabile*, *V. sinuatum*, *V. banaticum* та *V. nigrum* борозні мембрани гладенькі і зернисті на орах, у пилкових зерен *V. blattaria* та *V. chaixii* – гладенькі і горбкуваті на орах. У пилкових зерен *V. densiflorum* і зрідка *V. thapsus* на борознах спостерігаються світлі тяжі, що не характерно для інших видів. Ори чіткі, округлі, зрідка прямокутні або нечіткі чи прикриті краями борозен. Чіткі ори характерні для пилкових зерен *V. phlomoides*, *V. thapsus*, *V. ovalifolium*, *V. spectabile*, *V. blattaria*, *V. sinuatum*, *V. chaixii* та *V. lanatum*. У пилкових зерен *V. densiflorum* ори чіткі, але прикриті краями борозен, у *V. lychnitis*, *V. banaticum*, *V. pinnatifidum*, *V. nigrum* та

V. pyramidatum – нечіткі, у *V. speciosum* та *V. phoeniceum* ори також нечіткі, але закриті краями борозен.

Екзина 1,3–2,7 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. Найтовщу екзину мають пилкові зерна *V. densiflorum*, *V. thapsus* та *V. ovalifolium*. На ультратонких зрізах пилкових зерен *V. agriomonifolium*, досліджених за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії (Karim, El-Oqlan, 1989), видно, що ектекзина складається з покриву, стовпчиків і підстильного шару. Покрив переривчастий, стовпчики товсті, високі, розташовані нерівномірно. Підстильний шар і ендекзина тонкі, нерівномірно потовщені. Натомість у пилкових зерен *V. heterophylla* (= *Celsia heterophylla*) покрив на зрізі відсутній, стовпчики високі й тонкі, розташовані більш-менш рівномірно. Підстильний шар у чотири рази тонший за стовпчиковий, ендекзина утричі тонша за підстильний шар (Karim, El-Oqlan, 1989). Під СМ в екзині розрізняється покрив, стовпчиковий шар з чіткими або нечіткими стовпчиками. Ендекзина зливається з підстильним шаром.

Для пилкових зерен усіх досліджених видів роду *Verbascum* характерний сітчастий тип скульптури. Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом дали змогу уточнити деталі будови сітки. Комірочки сітки різної форми, в обрисах можуть бути округлими, округло-кутастими або видовженими, з діаметром 0,1–1,2 мкм. У пилкових зерен *V. spectabile* – найбільші комірочки (0,4–1,2 мкм), *V. lychnitis* і *V. speciosum* – найменші (0,1–0,3 мкм). Найбільш варіює діаметр комірок у пилкових зерен *V. pyramidatum* – 0,1–1,0 мкм. У пилкових зерен *V. spectabile* дно комірок зрідка гранулярне. Стінки комірок звивисті або рівні. Так, у пилкових зерен *V. thapsus*, *V. densiflorum*, *V. ovalifolium*, *V. sinuatum* та *V. spectabile* стінки звивисті, *V. blattaria*, *V. banaticum*, *V. pinnatifidum*, *V. nigrum*, *V. pyramidatum* та ін. вони більш-менш рівні. Товщина стінок становить 0,1–0,7 мкм, найтонші вони у пилкових зерен *V. blattaria* і *V. banaticum* (0,1–0,2 мкм), найтовщі – у таких *V. phlomoides*, *V. thapsus*, *V. chaixii* та *V. speciosum* (0,3–0,7 мкм). У пилкових зерен *V. phlomoides*, *V. speciosum* та *V. lanatum* сітка нерівномірно виражена по всій поверхні, в інших видів, зокрема у *V. phoeniceum*, біля борозен комірочки дрібніші. У пилкових зерен усіх досліджених видів під СЕМ

борозні мембрани гладенькі. Винятком є *V. orientale*, пилкові зерна якого характеризуються чіткою скульптурою поверхні борозних мембран.

Згідно з отриманими даними, всі види роду *Verbascum* подібні за сітчастою скульптурою поверхні пилкових зерен. Однак комплекс відмінностей за деталями будови сітки та апертур можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки у систематиці даного роду.

Ми зіставили паліноморфологічні дані з існуючими системами роду *Verbascum*. За системою, прийнятою Л.І. Іваніною (1981) у флорі європейської частини колишнього СРСР, досліджені нами види роду *Verbascum* флори України представляють три секції: *Verbascum*, *Lychnitis* та *Bothrospermae*. Пилкові зерна видів секції *Verbascum* загалом характеризуються великими комірками сітки, чіткими орами і ширшими борознами порівняно з такими секції *Lychnitis*. Між пилковими зернами досліджених видів секції *Verbascum* ми виявили певні відмінності. Зокрема, у *V. spectabile* вони мають найбільші комірки. Для пилкових зерен *V. densiflorum* характерні ори, прикриті краями борозен, а також чіткі тяжі на борознах. Останні зрідка виявлено у пилкових зерен *V. thapsus*. За найтовщими стінками сітки найбільш подібні пилкові зерна *V. phlomoides*, *V. thapsus* та *V. ovalifolium*, за найтоншими – *V. blattaria* і *V. sinuatum*.

Пилкові зерна секції *Lychnitis* (Іванина, 1981) характеризуються нечіткими орами, меншими комірками сітки і вужчими борознами. Винятком є пилкові зерна *V. chaixii* та *V. lanatum* з чіткими орами, які за цією ознакою виявляють подібність до таких попередньої секції. Пилкові зерна *V. chaixii* також вирізняються чіткою скульптурою борозних мембран, що добре простежується під СМ. Серед інших видів секції *Lychnitis* найбільші розміри мають пилкові зерна *V. pinnatifidum*, найтонші стінки – *V. banaticum*.

За системою, прийнятою Б.А. Федченко (Федченко, 1955) у флорі колишнього СРСР, види *V. densiflorum*, *V. thapsus* і *V. phlomoides* об'єднані в окрему підсекцію *Heterandra* Franch. ex Murb. Морфологічні особливості пилкових зерен не суперечать такому розподілу. Однак інші види – *V. ovalifolium*, *V. spectabile*, *V. blattaria* (секція *Verbascum* у розумінні Іваніної (Іванина, 1981)), а

також *V. phoeniceum* та *V. pyramidatum* (секція *Lychnitis* (Иванина, 1981)) – за системою Б.А. Федченко (Федченко, 1955) належать до секції *Singuliflora* Murb. Такий розподіл не підтверджується результатами вивчення морфології пилкових зерен. Отже, паліноморфологічні дані частково узгоджуються з системами роду *Verbascum*, прийнятими у працях Л.І. Іваніної (1981) та Б.А. Федченко (1955).

Рід *Celsia* у флорі України представлений одним видом (Котов, 1960; Определитель..., 1987). Багато систематиків (Ferguson, 1972; Иванина, 1981 та ін.) об'єднують його з родом *Verbascum* на підставі відсутності чітких морфологічних відмінностей між цими родами. Єдиною підставою для розділення цих родів є кількість тичинок (у роду *Verbascum* їх 5, *Celsia* – 4). Однак ця ознака, як зазначають автори, не завжди чітко простежується (Федченко, 1955; Котов, 1960; Иванина, 1981). Молекулярно-філогенетичні дослідження також свідчать на користь об'єднання цих родів (Olmstead, Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reavel, 2012 та ін.).

Отримані нами дані показали, що пилкові зерна досліджених видів роду *Celsia* (*C. heterophylla*, *C. persica*, *C. suworowiana*) 3-борозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою. В обрисах з полюса 3-лопатеві, зрідка трикутні, з екватора – еліптичні, широкоеліптичні або округлі. Для роду характерні пилкові зерна середніх розмірів, полярна вісь становить 21,3–26,6 (27,9) мкм, екваторіальний діаметр – 22,6–27,9 мкм. Борозни довгі, 4,0–6,6 мкм завширшки, з чіткими, рівними або нерівними краями, звужуються до загострених кінців. Борозні мембрани гладенькі або зернисті. Ори чіткі, округлі, зрідка нечіткі або закриті краями борозен. Пилкові зерна *C. suworowiana* мають чіткі ори, *C. heterophylla* – чіткі, зрідка нечіткі, *C. persica* – чіткі, зрідка закриті краями борозен.

Екзина 1,1–2,7 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова, складається з покриву, що майже рівний стовпчиковому шару, стовпчики чіткі. Ендекзина зливається з підстильним шаром.

Скульптура екзини сітчаста й переплетено-сітчаста. Комірки сітки округлі, округло-кутасті або видовжені, 0,3–1,0 мкм у діаметрі. Найбільш варіює діаметр

комірок у пилкових зерен *C. heterophylla*. Товщина стінок у них становить 0,2–0,5 мкм. У пилкових зерен *C. suworowiana* та *C. heterophylla* сітка рівномірно виражена по всій поверхні, біля борозен комірки дрібніші, у *C. persica* – нерівномірно. У *C. heterophylla* та *C. orientalis* трапляються пилкові зерна з переплетено-сітчастою скульптурою. У пилкових зерен усіх видів борозні мембрани гладенькі.

За системою Л.І. Іваніної (1981) *V. orientale* (= *Celsia orientalis*) належить до окремої секції *Bothrospermae*. Отримані нами дані свідчать про те, що пилкові зерна *V. orientale* чітко відрізняються від таких інших представників роду *Verbascum*. Зокрема, у *V. orientale* вони мають більші розміри зерен та ор і тоншу екзину порівняно з пилковими зернами інших видів. Скульптура екзини пилкових зерен *V. orientale* сітчаста з дрібними комірками. Ще однією дуже важливою відмінною ознакою пилкових зерен *V. orientale* є своєрідна скульптура борозних мембран і ор. Отже, дані морфології пилкових зерен підтверджують віднесення *V. orientale* до окремої секції (Іванина, 1981). Інші три види роду *Celsia* подібні за ознаками пилкових зерен до таких роду *Verbascum*.

Таким чином, встановлено, що пилкові зерна роду *Verbascum* характеризуються сітчастим типом скульптури. Паліноморфологічні дані частково узгоджуються з системами роду. Діагностичними ознаками для розрізнення окремих видів є деталі будови апертур та скульптури. За комплексом особливостей пилкових зерен (характер скульптури поверхні та борозних мембран, форма і розмір) *V. orientale* (= *Celsia orientalis*) чітко відрізняється від інших представників роду *Verbascum*, що підтверджує віднесення його до окремої секції. Уточнюючи чи переглядаючи систему роду *Verbascum*, особливості пилкових зерен можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки.

Роди *Verbascum* та *Scrophularia* за даними новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень відносять до родини *Scrophulariaceae* s. str. Порівняльно-паліноморфологічний аналіз представників родів *Verbascum* і *Scrophularia* показав, що їх пилкові зерна подібні за типом апертур, формою, розмірами та сітчастою скульптурою поверхні. Однак варто відзначити, що

пилкові зерна роду *Scrophularia* переважно мають нечіткі ори – винятком є *S. nodosa*, тимчасом як у пилкових зерен представників роду *Verbascum* ори чіткі і нечітні. Також виявлено відмінності в елементах будови сітки. Зокрема, у пилкових зерен роду *Verbascum* комірки дещо більшого розміру, їх сітчаста скульптура добре проглядається під СМ, тимчасом як у пилкових зерен роду *Scrophularia* вона переважно нечітка. Це може свідчити про відмінності пилкових зерен даних родів на ультраструктурному рівні. Виявлені особливості пилкових зерен свідчать про те, що дані роди мають як спільні, так і відмінні ознаки. Таким чином, паліноморфологічні дані підтверджують включення родів *Verbascum*, *Celsia* і *Scrophularia* до родини *Scrophulariaceae* s. str.

5.9. Родина *Orobanchaceae*. Під *Rhinanthus*.

У світовій флорі рід *Rhinanthus* налічує близько 50 видів, поширених в основному у помірній Євразії та Північній Америці (Іванина, 1981). У флорі колишнього Радянського Союзу рід представлений 25 видами (Васильченко, 1955). У флорі європейської частини СРСР наводиться 13 видів (Іванина, 1981). В Україні відзначено принаймні 14 його видів (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009) рід *Rhinanthus* належить до родини *Scrophulariaceae*, підродини *Rhinanthoideae*, триби *Rhinantheae*. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень цей рід належить до родини *Orobanchaceae* (Bennet, Mathews, 2006; Tank et al., 2006; McNeal et al., 2013), кладі V – *Rhinantheae*, яка включає роди *Bartsia*, *Bellardia*, *Melampyrum*, *Parentucellia*, *Hedbergia* Molau, *Odontites*, *Euphrasia*, *Tozzia*, *Rhynchocoris*, *Lathraea*, *Rhinanthus* та *Pterygiella* Oliver.

Обробку роду *Rhinanthus* проводили І.Т. Васильченко (1955), R.de Soo, D.A. Webb (1972) і визнали 5 секцій роду. Л.І. Іваніна (1981) об'єднала всі види флори Східної Європи (у межах колишнього СРСР) у 3 секціях.

Відомості про пилкові зерна роду *Rhinanthus* нечисленні. Є короткі характеристики окремих видів (Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983;

Северова, 1999а, б). З використанням світлового та сканувального електронного мікроскопів досліджені пилкові зерна *R. angustifolius* C.C. Gmelin subsp. *grandiflorus* (Wallr.) D.A. Webb. (Inceoğlu, 1982), *R. crista-galli* L. (Minkin, Eshbaugh, 1989). Нами досліджені пилкові зерна 9 видів (12 зразків) роду *Rhinanthus* (Цымбалюк, 2010, 2011).

Отримані дані показали, що всі досліджені види роду *Rhinanthus* мають 3-борозні пилкові зерна. Форма непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні і сплющено-сфероїдальні пилкові зерна. І лише у *R. vassilczenkoi* вони еліпсоїдальної форми, а в *R. songaricus* – еліпсоїдальної і овальної. Для роду характерні пилкові зерна середніх розмірів, полярна вісь становить 27,9–46,5 мкм, екваторіальний діаметр – (19,9) 22,6–35,9 (37,2) мкм, найбільші в *R. songaricus*. Борозни довгі, 2,0–5,3 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями, дещо звужуються до більш-менш загострених кінців. Найширші борозни характерні для пилкових зерен *R. vernalis* (2,7–5,3 мкм), найвужчі – *R. vassilczenkoi* (2,0–2,4 мкм), найкоротші для *R. serotinus*. Борозні мембрани зернисті, чітко відрізняються за скульптурою від такої всієї поверхні.

Екзина тонка 1,1–2,0 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. Під СМ покрив тонкий, стовпчики нечіткі або непомітні. Ендекзина зливається з підстильним шаром.

Нами встановлено, що пилковим зернам досліджених видів роду *Rhinanthus* властиві різні типи скульптури екзини: зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий і переплетено-сітчастий. Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом дали змогу виявити особливості будови сітки. Стінки дуже тонкі, чітко виражені або нечітко, комірки дуже дрібні. У пилкових зерен *R. vassilczenkoi* та *R. serotinus* скульптура екзини зморшкувата, у *R. major* – зморшкувато-ямчаста, у *R. minor*, *R. alpinus* та *R. songaricus* – переплетено-сітчаста. Пилкові зерна інших видів характеризуються перехідними типами скульптури. Зокрема, пилкові зерна *R. vernalis* та *R. cretaceus* мають зморшкувату й переплетено-сітчасту скульптуру екзини, *R. apterus* – зморшкувату та зморшкувато-ямчасту.

Отримані дані засвідчують, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Rhinanthus* подібні за типом апертур, розмірами, формою й товщиною екзини. Характер скульптури та деталі її будови, а також елементи будови борозен у комплексі можна використовувати як додаткові таксономічні ознаки в систематиці даного роду.

Ми зіставили паліноморфологічні дані з існуючими системами роду *Rhinanthus*. За системами І.Т. Васильченка (1955) та Л.І. Іваніної (1981) досліджені нами види роду *Rhinanthus* флори України представляють три секції. За системою Л.І. Іваніної (1981) представники секцій *Rhinanthus* (*R. minor*) й *Anoectolemus* (*R. alpinus*) характеризуються подібною переплетено-сітчастою скульптурою екзини. За системою І.Т. Васильченка (1955) ці види об'єднані у секції *Minores* (Sterneck) Soó. Отже, дані морфології пилкових зерен краще узгоджуються з системою І.Т. Васильченка (1955). Види секції *Cleistolomus*, зокрема, *R. songaricus* і, до деякої міри, *R. vernalis* та *R. cretaceus* проявляють подібність за характером скульптури до таких попередніх секцій. Серед пилкових зерен цих видів ми виявили деякі відмінності, а саме: пилкові зерна *R. songaricus* мають еліпсоїдальну та овальну форму, тимчасом як *R. vernalis* і *R. cretaceus* – еліпсоїдальну, сфероїдальну й сплющено-сфероїдальну. Пилковим зернам *R. vernalis* властиві найширші борозни. Пилкові зерна інших видів секції *Cleistolomus* (Васильченко, 1955), зокрема, *R. vassilczenkoi* та *R. serotinus* характеризуються зморшкуватою скульптурою. До пилкових зерен цих видів за скульптурою поверхні подібні такі *R. apterus* і, до деякої міри, *R. major*. Останній вид за системою І.Т. Васильченка (1955) належить до секції *Hirsuti* (Soó) Vass., однак такий розподіл не знаходить підтвердження за паліноморфологічними даними.

Встановлено, що деякі види роду *Rhinanthus* різняться за ознаками пилкових зерен. Паліноморфологічні особливості можна використати як додаткові ознаки у систематиці цього роду. Наші дані не повністю узгоджуються з системами (Васильченко, 1955; Іванина, 1981) роду *Rhinanthus*, а тому, очевидно, цей рід потребує перегляду з таксономічної точки зору.

5.10. Родина *Orobanchaceae*. Рід *Pedicularis*.

Рід *Pedicularis* є критичним та складним у систематичному відношенні. На сьогодні єдиного погляду на систему роду немає, тому питання системи залишається дискусійним (Steven, 1823; Limpricht, 1924; Li, 1948, 1949; Tsoong, 1955, 1956; Chuang, Heckard, 1991; Іванина, Попова, 1998). Рід *Pedicularis* у світовій флорі нараховує 600 (або 800) (Wang et al., 2003, 2009) видів, що зростають переважно у позатропічних областях північної півкулі, від Арктики до Гімалаїв, незначна кількість видів – у південній півкулі: в Андах, від Колумбії до Еквадору (Іванина, 1981; Wang et al., 2003, 2009; Fischer 2004). У флорі України рід представлений 10 видами, що належать до 3 підродів та 5 секцій (Іванина 1981; Іванина, Попова, 1998; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

За результатами сучасних молекулярно-філогенетичних досліджень рід *Pedicularis* належить до родини *Orobanchaceae* (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Bennet, Mathews, 2006; Tank et al., 2006; McNeal et al., 2013). За даними (Bennet, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013) цей рід включений до клади IV – *Pedicularideae*. Ця клада включає роди *Agalinis*, *Esterhazyia* Mican, *Macranthera* Nutt. ex Benth., *Aureolaria* Raf., *Seymeria* Pursh, *Lamoureauxia*, *Castilleja*, *Orthocarpus*, *Cordylanthus*, *Triphysaria*, *Phtheirospermum* та *Pedicularis*. Види роду *Pedicularis* формують групу, що є сестринською за відношенням до інших клад. У різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997) вищеназвані роди належали до підродини *Rhinanthoideae*, родини *Scrophulariaceae*, триби *Rhinantheae*. У останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор включив роди *Agalinis*, *Esterhazyia*, *Aureolaria*, *Seymeria*, *Lamoureauxia* до триби *Gerardieae*, роди *Castilleja*, *Orthocarpus*, *Cordylanthus*, *Triphysaria* до триби *Cymbarieae*, а роди *Phtheirospermum* і *Pedicularis* до триби *Rhinantheae*.

Багато авторів вивчали паліноморфологічні особливості роду *Pedicularis* з метою встановлення споріднених зв'язків між таксонами. Перші дослідження пилоквих зерен були проведені під світловим мікроскопом. G. Erdman (1952)

описав пилкові зерна *P. oederi* та *P. sceptrum-carolinum*. К.В. Белкіна (1972, 1973) дослідила пилкові зерна 20 видів *Pedicularis* флори Якутії та віднесла їх до трьох типів і чотирьох підтипів. Критеріями для виділення були такі ознаки, як кількість і характер борозен, наявність або відсутність псевдолептами та розмір пилкових зерен.

Т.Н. Беляєва (1986) вивчила паліноморфологічні особливості 36 південносибірських видів роду *Pedicularis*. Пилкові зерна досліджених видів вона розподілила на чотири типи: *Sceptrum*, *Sudeticae*, *Amoenae-Abrotanifoliae*, *Longiflorae*.

Водночас проводились дослідження пилкових зерен представників роду *Pedicularis* під світловим, сканувальним і трансмісійним електронними мікроскопами. Зокрема, Ö. Inceoğlu (1984) вивчив пилкові зерна 21 виду родини *Scrophulariaceae* флори Туреччини, що входять до складу 11 родів триби *Rhinantheae*, у тому числі двох видів роду *Pedicularis*. J.P. Minkin, W.H. Eshbaugh (1989) дослідили пилкові зерна 57 видів родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*, у тому числі пилкові зерна *P. canadensis*.

Досліджено морфологічні особливості (Попова и др., 2005) пилкових зерен чотирьох видів підроду *Sceptrum*. Але невелика кількість досліджених зразків не дозволила авторам зробити певні висновки спорідненості видів роду на підставі паліноморфологічних даних.

Найдетальніші дослідження пилкових зерен 32 китайських видів роду *Pedicularis* проведені Н. Wang зі співавторами (2003, 2009). Автори виділили три типи пилкових зерен за будовою апертур та сім підтипів за скульптурою поверхні.

Нещодавно досліджені пилкові зерна дев'яти видів роду *Pedicularis* флори Ірану (Saeidi-Mehrvarz et al., 2013). Автори виділили два палінотипи за типом апертур і чотири підтипи за характером скульптури пилкових зерен.

Отже, аналіз паліноморфологічної вивченості засвідчує, що особливості пилкових зерен представників роду *Pedicularis* флори України майже не відомі. Короткі відомості є лише про пилкові зерна чотирьох видів: *P. sceptrum-carolinum*, *P. oederi*, *P. verticillata* та *P. palustris*. Нами були досліджені пилкові

зерна 10 видів (27 зразків) роду *Pedicularis* (Цымбалюк, Перегрим, 2011; Peregrum et al., 2011).

Отримані нами дані показали, що пилкові зерна мають різні типи апертур: 3-борозні, 3-злитоборозні та 2-злитоборозні. Форма непостійна, в одному і тому самому зразку виявлено еліпсоїдальні, сфероїдальні й сплющено-сфероїдальні пилкові зерна і лише у *P. sylvatica* вони завжди еліпсоїдальної форми. Обриси з полюса слабо-3-лопатеві або 3-лопатеві, слабо-2-лопатеві, 2-лопатеві або округлі, з екватора еліптичні, широкоеліптичні або округлі. Пилкові зерна дрібних та середніх розмірів, полярна вісь становить 11,9–39,9 мкм, екваторіальний діаметр – 11,9–33,2 мкм, найбільші розміри характерні для *P. sylvatica*. У пилкових зерен усіх досліджених видів борозни довгі, 1,3–7,9 мкм завширшки, з чіткими або нечіткими, рівними або нерівними краями, зливаються на полюсах і лише у *P. sceptrum-carolinum* звужуються до загострених кінців. Найвужчі борозни характерні для *P. verticillata* (1,3–2,4 мкм), найширші – для *P. sylvatica* (2,4–7,9 мкм). Борозни мембрани під СМ гладенькі й лише у пилкових зерен *P. sceptrum-carolinum* зернисті. При дослідженні під СЕМ виявляється зерниста чи зернисто-горбкувата скульптура.

Екзина 0,3–2,4 мкм завтовшки; найтонша екзина у пилкових зерен *P. exaltata* та *P. hacquetii* (0,3–0,4 мкм), найтовща – у *P. sceptrum-carolinum* (1,3–2,4 мкм). Під СМ диференціація екзини на шари непомітна і лише у пилкових зерен *P. sceptrum-carolinum* проглядається тонкий покрив, стовпчиковий шар з чіткими або нечіткими, короткими стовпчиками.

При дослідженні під СМ у пилкових зерен усіх досліджених видів скульптура поверхні непомітна, у пилкових зерен *P. sceptrum-carolinum* вона зерниста. При вивченні під СЕМ виявляється характер скульптури, що набуває таксономічного значення. Для пилкових зерен досліджених видів роду *Pedicularis* нами встановлено шість типів скульптури: дрібнозернистий, дрібнозернисто-перфорований, дрібнозернисто-горбкуватий, дрібнозернисто-горбкувато-перфорований, дрібноямчастий та сітчасто-паличковий.

Отримані дані дозволили виділити три типи пилкових зерен за будовою апертур та сім підтипів за скульптурою поверхні.

Таблиця 5.1. Типи та підтипи пилкових зерен роду *Pedicularis*.

Тип та підтип	Тип апертур	Скульптура поверхні	Назва виду
I	3-борозний	дрібнозернисто-перфорована	<i>P. sceptrum-carolinum</i>
IIa	3-злитоборозний	сітчасто-паличкова	<i>P. verticillata</i>
IIб	3-злитоборозний	дрібнозернисто-горбувата	<i>P. oederi</i>
IIIa	2-злитоборозний	дрібнозерниста	<i>P. exaltata</i>
IIIб	2-злитоборозний	дрібнозернисто-горбувата	<i>P. hacquetii</i> , <i>P. sibthorpii</i> , <i>P. sylvatica</i>
IIIc	2-злитоборозний	дрібнозернисто-горбувато-перфорована	<i>P. kaufmannii</i>
IIId	2-злитоборозний	дрібноямчаста	<i>P. dasystachys</i>
IIIe	2-злитоборозний	дрібнозернисто-перфорована	<i>P. palustris</i>

Ми зіставили отримані паліноморфологічні дані з системою роду *Pedicularis*, прийнятою Л.І. Іваніною (1981). Досліджені види флори України відносяться до 3 підродів та 5 секцій. Представник підроду *Sceptrum*, зокрема, *P. sceptrum-carolinum*, має відмінні особливості у загальній морфології пилкових зерен. Його пилкові зерна належать до I типу, вони 3-борозні з дрібнозернисто-перфорованою скульптурою. Такий комплекс паліноморфологічних ознак підтверджує віднесення цього виду до окремого підроду та секції.

Пилкові зерна підроду *Verticillatae*, секції *Verticillatae*, а саме *P. verticillata*, належать до II типу, IIa підтипу: 3-злитоборозні з сітчасто-паличковою скульптурою, що також підтверджує правомірність віднесення цього виду до окремого підроду та секції.

Підрид *Pedicularis* доволі гетероморфний за типом апертур та скульптурою поверхні. Пилкові зерна секції *Edentulae* належать до різних типів та підтипів. Зокрема, пилкові зерна *P. oederi* відносяться до II типу, IIб підтипу, вони 3-злитоборозні з дрібнозернисто-горбуватою скульптурою. За типом апертур пилкові зерна *P. oederi* виявляють подібність до таких *P. verticillata*, але водночас

чітко відрізняються за характером скульптури. Ознаки пилкових зерен *P. oederi* вказують на його чітку відокремленість у підроді *Pedicularis*.

Усі інші види підроду *Pedicularis* характеризуються 2-злитоборозними пилковими зернами і належать до III типу. Відмінності між ними виявлено у характері скульптури. Так, пилкові зерна *P. exaltata* (секція *Edentulae*) мають дрібнозернисту скульптуру й належать до IIIa підтипу. Пилкові зерна *P. hacquetii* (секція *Edentulae*), *P. sibthorpii* та *P. sylvatica* (секція *Pedicularis*) характеризуються дрібнозернисто-горбкуватою скульптурою і належать до IIIb підтипу. Треба зазначити, що до IIIb підтипу відносяться пилкові зерна видів з різних секцій. Серед них вирізняються пилкові зерна *P. sylvatica* за найбільшими розмірами, найширшими борознами та еліпсоїдальною формою. Два інші види – *P. hacquetii* (секція *Edentulae*) та *P. sibthorpii* (секція *Pedicularis*) подібні за паліноморфологічними ознаками. Пилкові зерна інших видів секції *Pedicularis* також відрізняються за особливостями скульптури. Так, пилкові зерна *P. kaufmannii* мають дрібнозернисто-горбкувато-перфоровану скульптуру і відносяться до IIIc підтипу. Пилкові зерна *P. dasystachys* характеризуються ямчастою скульптурою й належать до IIIд підтипу. Пилкові зерна *P. palustris* мають дрібнозернисто-перфоровану скульптуру і відносяться до IIIe підтипу, що підтверджує правомірність віднесення цього виду до окремої секції *Pharyngoton*.

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

5.11. Родина *Orobanchaceae*. Рід *Melampyrum*.

У світовій флорі рід *Melampyrum* налічує від 35 (Mabberley, 1997) до 50 (Цвелев, 1981) видів, які поширені у позатропічних країнах північної півкулі, але в основному в Євразії (Цвелев, 1981). Це переважно однорічні трави-

напівпаразити. За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009), рід *Melampyrum* належить до родини *Scrophulariaceae*, підродини *Rhinanthoideae*, триби *Rhinanthae*. За результатами сучасних молекулярно-філогенетичних досліджень трибу *Rhinanthae* перенесено до родини *Orobanchaceae* (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Bennet, Mathews, 2006; Tank et al., 2006; McNeal et al., 2013). За молекулярно-філогенетичними даними (Bennet, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013) одну з клад (clade V – *Rhinanthae*) у родині *Orobanchaceae* становлять представники родів *Parentucellia*, *Bartsia*, *Bellardia*, *Hedbergia*, *Odontites*, *Tozzia*, *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Lathraea*, *Rhynchocoris*, *Melampyrum* та *Pterygiella*. Види роду *Melampyrum* формують монофілетичну групу, що є сестринською за відношенням до інших клад. Новітні філогенетичні дослідження чеських учених (Těšitel et al., 2010) також підтвердили сестринське положення *Melampyrum* стосовно клади, що об'єднує всіх інших представників *Rhinanthae* і складається з двох субклад: *Rhinanthus*–*Rhynchocorys*–*Lathraea* та *Bartsia*–*Euphrasia*–*Odontites*.

Систему роду розробляли різні дослідники. С.Г. Горшкова (1955) у "Флоре СССР" наводить 16 видів, які відносять до 2 секцій, 5 підсекцій і 5 рядів. Н.Н. Цвельов (1981) для флори Східної Європи вказує 10 видів, що належать до 3 секцій. М.І. Котов (1960) у флорі УРСР визнає 9 видів із 2 секцій, 5 підсекцій та 2 рядів. За номенклатурним списком судинних рослин (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) для України наводиться 15 видів.

Відомості про пилкові зерна представників роду *Melampyrum* нечисленні. У деяких працях (Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983; Северова, 1999а, б) окреслені лише окремі ознаки пилкових зерен представників роду. Під світловим мікроскопом досліджено пилкові зерна *M. sylvaticum*, *M. nemorosum*. (Erdtman, 1952) та *M. arvense* (Куприянова, Алешина, 1978). J.P. Minkin, W.H. Eshbaugh (1989) дослідили пилкові зерна *M. pratense* L. під світловим і сканувальним електронним мікроскопами. Ультраструктуру та скульптуру екзини пилкових зерен *M. arvense* var. *elatus* Boiss вивчав Ö. Inceoğlu (1982). В електронній базі даних PalDat є відомості про морфологію пилку шести видів роду (Halbritter,

2000-onwards). Нами були досліджені пилкові зерна 10 видів (21 зразок) роду *Melampyrum* флори України (Цимбалюк, Мосякін, 2012)

Отримані дані засвідчують, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Melampyrum* 3-борозні. Форма здебільшого еліпсоїдальна або овальна, у пилових зерен *M. arvense* та *M. argyrocomum* переважно сфероїдальна або сплющено-сфероїдальна, зрідка – еліпсоїдальна. Обриси з полюса округлі або округло-трикутні, з екватора – еліптичні. Пилкові зерна дрібних і середніх розмірів, полярна вісь становить 17,3–25,3 мкм, екваторіальний діаметр – 14,6–23,9 (26,6) мкм. У пилових зерен усіх досліджених видів борозни короткі, вузькі, 0,4–1,6 (2,4) мкм завширшки, переважно з чіткими, рівними краями і загостреними кінцями. У пилових зерен *M. vulgatum* борозни з нечіткими краями і більш-менш загостреними або нечіткими кінцями, у *M. arvense*, *M. argyrocomum* та *M. cristatum* вони з потовщеними краями. У пилових зерен *M. cristatum* виявлено найдовші борозни. Борозні мембрани у пилових зерен усіх видів гладенькі.

Екзина 1,1–2,7 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. Найтовстішу екзину мають пилові зерна *M. sylvaticum*, *M. herbihii* та *M. saxosum* (2,0–2,7 мкм), найтоншу – *M. polonicum*, *M. nemorosum* і *M. cristatum* (1,1–1,6 (2,0) мкм). Під СМ в екзині вирізняється покрив та стовпчиковий шар здебільшого з чіткими стовпчиками.

Характерною особливістю пилових зерен роду *Melampyrum* є наявність на мезокольпіумах округлих западин, що добре спостерігаються під СМ і СЕМ. Переважно скульптура всієї поверхні чітко відрізняється від такої на западинах, тому на одному і тому самому пиловому зерні виявлено різні типи скульптури. Для пилових зерен *M. sylvaticum*, *M. herbihii*, *M. saxosum*, *M. vulgatum* характерна переплетено-дрібносітчаста скульптура всієї поверхні, у *M. sylvaticum*, *M. herbihii* та *M. vulgatum* скульптура на западинах зморшувата, у *M. saxosum* – переплетено-дрібносітчаста. У пилових зерен *M. pratense* скульптура переплетено-дрібносітчасто-горбкувата і горбкувата, а на западинах зерниста. Для *M. polonicum* і *M. nemorosum* характерна зморшувато-горбкувата скульптура, на западинах зморшувата. Пилкові зерна *M. arvense* і *M. argyrocomum* мають

горбкувату скульптуру, на апокольпіумах зернисто-горбкувату і зернисту на западинах. У пилкових зерен *M. cristatum* скульптура всієї поверхні і на западинах різногорбкувата.

Ми зіставили паліноморфологічні дані з системою роду *Melampyrum*, прийнятою Н.Н. Цвельовим (1981). Досліджені нами види представляють три секції: *Melampyrum*, *Spicata* та *Carinatae*. Отже, у секції *Melampyrum* за найменшими розмірами, найтоншою екзиною та особливостями скульптури 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 характером скульптури: у *M. pratense* вона переплетено-дрібносітчасто-горбкувата та горбкувата, на западинах зерниста, а в *M. vulgatum* – переплетено-дрібносітчаста, на западинах зморшкувата. Інші три види цієї секції – *M. sylvaticum*, *M. herbihii* та *M. saxosum* – подібні за розмірами пилкових зерен, товщиною екзини та скульптурою. Відмінності виявлено у скульптурі западин: у *M. sylvaticum* і *M. herbihii* вона зморшкувата, а в *M. saxosum* – переплетено-дрібносітчаста, подібна до такої всієї поверхні. Отже, отримані дані показали, що секція *Melampyrum* виразно неоднорідна за особливостями пилкових зерен і, очевидно, потребує перегляду з таксономічної точки зору.

Пилкові зерна представників секції *Spicata* (зокрема, *M. arvense* і *M. argyrocomum*) подібні за формою, розмірами, товщиною екзини та скульптурою. Від пилкових зерен попередньої секції вони чітко різняться за формою і скульптурою всієї поверхні та западин. Таким чином, дані морфології пилкових зерен підтверджують правомірність віднесення цих видів до окремої секції *Spicata* (Цвелев, 1981).

Пилкові зерна представників секції *Carinatae* (зокрема, *M. cristatum*) мають найдовші борозни серед досліджених видів і різногорбкувату скульптуру всієї поверхні, на западинах дрібнозернисту та різногорбкувату, що не характерно для пилкових зерен інших секцій. Отже, паліноморфологічні дані підтверджують правомірність віднесення *M. cristatum* до окремої секції *Carinatae* за системою, прийнятою Н.Н. Цвельовим (1981).

Порівняльний палиноморфологічний аналіз показав, що пилкові зерна роду *Melampyrum* мають своєрідний комплекс ознак, не характерний для таких інших родів. Особливості пилових зерен підтверджують певну філогенетичну ізольованість *Melampyrum* стосовно інших, філогенетично більш просунутих представників *Rhinantheae*. З'ясовано, що діагностичними ознаками видового та секційного рівнів є форма, обриси, розміри пилових зерен, товщина екзини, будова борозен, скульптура поверхні й западин. Показано, що внутрішньородова систематика роду *Melampyrum* (зокрема, секції *Melampyrum*) потребує перегляду з таксономічної точки зору.

5.12. Родина *Orobanchaceae*. Рід *Orobanche*.

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

У світовій флорі рід *Orobanche* у його традиційному, досить широкому розумінні, налічує близько 150 видів (Новопокровський, Цвелев, 1958; Mabberley, 1997), поширених переважно у субтропічних і помірно-теплих областях Північної півкулі, хоча деякі види тепер трапляються як занесені або натуралізовані далеко за межами свого природного ареалу. У флорі колишнього СРСР представлено близько 80 видів, з яких в європейській частині СРСР – 30 (Цвелев, 1981). Для флори України наводиться від 21 виду, за виключенням 9 видів *Phelipanche* Pomel (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) до 32 видів (Определитель..., 1987). Це багаторічні або однорічні трави-паразити (Цвелев, 1981). Для видів роду (та споріднених родів, яких відносили до *Orobanchaceae* s. str.) характерний саме голопаразитизм, на відміну від видів більш філогенетично віддалених родів, що їх тепер відносять

до *Orobanchaceae* s. l., для яких властивий здебільшого геміпаразитизм. У цьому контексті родина *Orobanchaceae* в її нинішньому розширеному обсязі є надзвичайно цікавою модельною групою, представники якої демонструють поступовий перехід до голопаразитного живлення і пов'язані з цією еволюційною морфофізіологічною та екологічною трансформацією морфологічні перехідні ознаки. Проте еволюційна морфологія пилку в цій групі простежена недостатньо. Зокрема, не виявлені морфологічні тенденції, характерні для різних клад голопаразитної групи *Orobanchaceae*.

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

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

Ми усвідомлюємо, що в майбутньому дві філогенетичні лінії *Orobanche* s. l., найімовірніше, будуть визнані як окремі роди *Orobanche* s. str. та *Phelipanche* (ці

роди і нині визнаються багатьма авторами). Проте не виключено, що ці дві групи (і деякі інші, як, наприклад, *Phelypaea*) можуть бути поєднані в один рід.

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

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

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

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

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

Нами досліджено пилкові зерна 28 видів роду *Orobanche*, з них 15 вивчено вперше (Цимбалюк, Мосякін, 2013а, б).

Отримані дані показали, що пилкові зерна досліджених видів роду *Orobanche* характеризуються різними типами апертур: 3-борозний, зрідка 2-борозний, поодинокі 4-борозний, зрідка 3-борозно-оровий, 2-, 3-ругатний, поодинокі 1-, 4-ругатний та безапертурний. Пилкові зерна еліпсоїдальної, сфероїдальної, сплющено-сфероїдальної форми; переважно середніх розмірів: полярна вісь становить 18,6–37,2 мкм, екваторіальний діаметр – 14,6–29,3 (30,6) мкм. Борозни довгі, середньої довжини і короткі, 1,3–5,3 мкм завширшки з нерівними, зрідка рівними, нечіткими, іноді з чіткими краями, з притупленими, загостреними або зрідка заокругленими кінцями, борозні мембрани гладенькі або дрібнозернисті. Руги (борозенки) 1,3–2,7 мкм завширшки, з нечіткими, нерівними краями та притупленими або загостреними кінцями, їхні мембрани гладенькі або дрібнозернисті. Ори у борозно-орових пилкових зерен нечіткі.

Екзина 0,1–2,4 мкм завтовшки. У борозних та борозно-орових пилкових зерен шари екзини нечіткі, зрідка покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі. У ругатних і безапертурних пилкових зерен диференціація екзини на шари непомітна.

Ми виділили дев'ять типів скульптури поверхні пилкових зерен: сітчасто-паличковий, сітчасто-паличково-зернистий, сітчасто-зморшкуватий, гранулярний, гранулярно-ямчастий, зернисто-бородавчастий, бородавчастий, бородавчато-гемматний і гемматний. Слід зазначити, що пилкові зерна деяких видів характеризуються перехідними типами скульптури. На підставі типу апертур та характеру скульптури ми розподілили пилкові зерна на такі групи:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Група 8. Пилкові зерна 3-ругатні із зернисто-бородавчастою скульптурою (*O. coerulescens*).

Група 9. Пилкові зерна 2-, 3-ругатні (поодинокі 1-, 4-ругатні) та безапертурні.

Підгрупа 9А. Скульптура сітчасто-зморшківата з переходом до бородавчастої (*O. cumana*).

Підгрупа 9В. Скульптура зернисто-бородавчата (*O. cernua*).

Підгрупа 9С. Скульптура зернисто-бородавчата з переходом до бородавчастої (*O. sarmatica*).

Пилкові зерна *O. coerulescens* характеризуються одним типом апертур – 3-ругатним. Також вони більших розмірів, ніж ті, що належать до дев'ятої групи. Пилкові зерна дев'ятої групи мають перехідні типи апертур. Між ними ми виявили деякі відмінності: так, пилкові зерна *O. cumana* і *O. sarmatica* мають

перехідні типи як апертур, так і скульптури, а *O. cernua* – один тип скульптури та перехідні типи апертур, причому різні та проміжні типи зафіксовані в межах одного зразка. Слід зазначити, що в *O. cernua* частіше трапляються безапертурні пилкові зерна, натомість у *O. cumana* та *O. sarmatica* – ругатні. За іншими ознаками пилкові зерна цих трьох видів подібні.

Група 10. Пилкові зерна безапертурні.

Підгрупа 10D. Скульптура бородавчасто-гемматна і гемматна (*O. hederiae*).

Підгрупа 10E. Скульптура гемматна (*O. pubescens*, *O. crenata*, *O. alba*, *O. reticulata*, *O. pallidiflora*, *O. lutea*, *O. caryophyllacea*, *O. vulgaris*, *O. major*, *O. flava*, *O. alsatica*, *O. libanotidis*, *O. gracilis*).

Пилкові зерна десятої групи характеризуються безапертурним типом і гемматною скульптурою. Лише за бородавчасто-гемматною скульптурою незначно вирізняються пилкові зерна *O. hederiae*. Пилкові зерна *O. major* і *O. alsatica* мають найбільші розміри, а *O. gracilis* – найменші.

Як уже зазначалося, пилкові зерна представників роду *Orobanche* найдетальніше вивчали Н.А. Abu-Sbaih et al. (1994). Загалом наші дані узгоджуються з результатами цих авторів, а також значно доповнюють їх. Наприклад, дослідники відзначають для пилкових зерен *O. nana* лише 3-борозний тип апертур та бородавчасту скульптуру і відносять їх до окремої групи. Наші дослідження показали, що в цього виду також трапляються пилкові зерна з 3-борозно-оровим типом апертур та сітчасто-паличковою скульптурою. Такі морфологічні ознаки мають перехідний характер і зближують *O. nana* з *O. oxyloba*, що не суперечить молекулярно-філогенетичним даним щодо спорідненості цих видів (Schneeweiss et al., 2004). Для пилкових зерен *O. oxyloba* автори наводять лише 3-борозні пилкові зерна з сітчастою скульптурою, тимчасом як наші дані показали, що в цього виду трапляються і безапертурні пилкові зерна із зернисто-бородавчастою скульптурою. У пилкових зерен *O. mutelii* дослідники відзначають чітку еліпсоїдальну форму та великі розміри, що збігається і з нашими результатами, але наводять лише сітчасту скульптуру,

тимчасом як наші дані показали, що в *O. mutelii* трапляються пилкові зерна із гранулярно-зернистою скульптурою.

Розбіжності виявлено також для пилкових зерен *O. alba*, які згадані дослідники відносять до окремої групи, відзначаючи в них три борозни, але наголошують, що це лише сліди від борозен. Також у пилкових зерен *O. alba* автори відзначають зморшкувато-перфоровану скульптуру, що не узгоджується з нашими даними. Подібні розбіжності можна пояснити декількома факторами: недостатньою кількістю опрацьованих зразків, можливим неправильним визначенням рослин або ж варіабельністю пилкових зерен за характером скульптури в рослин із різних популяцій або географічних регіонів чи наявності криптичних видів. Ми схилиємося саме до останнього пояснення, оскільки молекулярно-філогенетичні дослідження (Schneeweiss et al., 2004) показали значну філогенетичну диференціацію (ймовірно, рівня виду) у вивчених зразків *O. alba* s.l. з різних регіонів (Іспанія, Франція, Німеччина, Хорватія, Італія). Очевидно, цей видовий комплекс розпадається на низку географічних рас, які мало різняться за макроморфологічними ознаками, але, ймовірно, мають відмінності у морфології пилку та за деякими іншими ознаками.

Автори також відзначають наявність борозно-оровидних (тобто з досить нечіткими орами) пилкових зерен, проте як базовий подають лише 3-борозний тип, і в таблиці не вказують, в яких саме видів виявлено борозно-оровидні пилкові зерна.

Ми зіставили отримані дані з наявними системами (Новопокровский, Цвелев, 1958; Цвелев, 1981) та молекулярно-філогенетичними даними (Schneeweiss et al., 2004; Park et al., 2007). Як уже зазначалося, за молекулярними даними рід *Orobanch* поділяється на дві великі кладі: *Phelipanche* (разом із секціями *Trionychon*, *Myzorrhiza* (Phil.) Beck і *Gymnocaulis* Nutt.) і *Orobanch* (включаючи секцію *Orobanch* і рід *Diphelypaea*=*Phelypaea*). У кладі *Phelipanche* види секції *Trionychon* розпадаються на дві малі кладі: *Arenariae* і *Phelipanche*. Ці кладі до певної міри відповідають двом підсекціям – *Holoclada* і *Pleioclada* у системі І.В. Новопокровського та М.М. Цвельова (1958). За нашими даними,

особливості пилкових зерен скоріш свідчать про філогенетичну єдність і, відповідно, про доцільність об'єднання цих підсекцій, як це прийняв М.М. Цвельов (Цвелев, 1981), оскільки пилкові зерна їхніх видів чітко не розрізняються за типом апертур і характером скульптури, а кількісні ознаки перекриваються. Однак, з іншого боку, комплекс паліноморфологічних ознак вказує на певні відмінності на видовому рівні.

Зокрема, М.М. Цвельов (1981) розглядає *O. nana* і *O. dalmatica* як підвиди *O. oxyloba*. Як показали наші дослідження, пилкові зерна цих видів подібні за 3-борозним типом апертур та сітчасто-паличковою скульптурою, однак мають низку відмінностей і належать до різних груп, що свідчить про їхню можливу видову відокремленість. Проте, вирішуючи питання стосовно видового або підвидового статусу, слід враховувати не лише паліноморфологічні особливості, а й комплекс інших ознак. Вид *O. brassicae* М.М. Цвельов (1981) відносить до *O. mutellii* в ранзі підвиду. Однак наші дані з паліноморфології свідчать скоріше на користь самотійності цих видів, які також належать до різних паліногруп.

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

Пилкові зерна секцій *Myzorrhiza* і *Gymnocaulis* ми не досліджували, однак є дані щодо морфології пилкових зерен секції *Gymnocaulis* (Minkin, Eshbaugh, 1989). Пилкові зерна видів *O. fasciculata* та *O. uniflora* 3-борозні з сітчасто-паличково-зернистою скульптурою, подібні до таких в інших представників клади *Phelipanche*. Таким чином, у кладі *Phelipanche*, навіть у її термінальних кладах,

збереглися певні анцестральні ознаки пилкових зерен, тоді як у кладі *Orobanche* переважно спостерігаються більш просунуті ознаки.

Клада *Orobanche* у системі М.М. Цвельова (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. М.М. Цвельов (1981) розглядає *O. cumana* 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. cumana* переважають ругатні пилкові зерна і в меншій кількості трапляються безапертурні. У *O. sarmatica* також домінують ругатні пилкові зерна, а в *O. cernua* навпаки, – 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 вищевказаних видів також виявлено відмінності в характері скульптури. Очевидно, такі ознаки можуть бути додатковими свідченнями на користь видового статусу цих видів.

У секції *Inflatae* пилкові зерна *O. coerulescens* дещо відрізняються від таких у попередніх трьох видів. За молекулярно-філогенетичними даними, *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. Винятком є *O. hederiae*, пилкові зерна якого мають незначні відмінності й характеризуються бородавчасто-гемматною та гемматною скульптурою. За молекулярно-філогенетичними даними, в кладі *Orobanche* виділяються різні клади, що до певної міри відповідають окремим рядам у системі І.В. Новопокровського і М.М. Цвельова (1958). Однак, як уже зазначалося, пилкові зерна цих видів подібні за паліноморфологічними ознаками.

Таким чином, встановлено, що два підроди відрізняються за особливостями пилкових зерен. Так, пилкові зерна представників *Phelipanche* здебільшого 3-борозні, зрідка 2-борозні, 3-борозно-орові й безапертурні, тимчасом як в *Orobanchae* – 2-, 3-ругатні та безапертурні. Слід зазначити, що в підроду *Phelipanche* безапертурний тип пилкових зерен трапляється зрідка, лише в двох видів (*O. oxyloba* і *O. brassicae*), і то як перехідний, а в *Orobanchae* майже всі види характеризуються безапертурними пилковими зернами. Отже, за цими ознаками два вказані підроди (або ж сегрегатні роди) досить чітко відрізняються, що узгоджується з молекулярно-філогенетичними даними (Park et al., 2007; Schneeweiss et al., 2004), які продемонстрували значну філогенетичну відокремленість цих двох клад.

Отримані нами результати дали змогу показати можливі напрямки еволюції апертурних типів і типів скульптури у пилкових зерен роду *Orobanchae*. Слід зазначити, що в пилкових зерен цього роду еволюція типів апертур відбувалася корельовано і паралельно з еволюцією типів скульптури. Отже, можна припустити, що еволюція апертурних типів пилкових зерен йшла в напрямку від борозно-орового типу, який характерний для пилкових зерен представників підроду *Phelipanche* (зокрема, *O. ramosa*, *O. oxyloba*, *O. nana*, *O. arenaria*, *O. caesia*) із сітчасто-паличковою скульптурою. Далі шляхом редукції ор утворився борозний тип у поєднанні з таким самим типом скульптури. Подальші реконструйовані еволюційні зміни ведуть до вкорочення борозен й утворення ругатного типу. При цьому у вже ругатних пилкових зерен спостерігається перехід до зернисто-бородавчастого та бородавчастого типів скульптури. Подальші еволюційні тенденції полягають у зменшенні кількості руг, згодом повному їх зникненні й утворенні безапертурного типу з гемматною скульптурою. Варто зазначити, що при цьому також відбуваються зміни у структурі екзини; вона стає тоншою і не диференційованою на шари.

Таким чином, паліноморфологічні дані підтверджують розподіл роду *Orobanchae* на клади *Phelipanche* та *Orobanchae*, яким, залежно від таксономічного рішення, може бути надано ранг підродів, або й окремих родів. Особливості

пилкових зерен не суперечать правомірності виділення окремих секцій *Inflatae* та *Orobanche*. У кладі *Orobanche* спостерігаються просунутіші ознаки пилку, 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 екзини через редукцію ор до борозного типу з тією ж скульптурою, далі шляхом вкорочення борозен й утворення ругатного типу із зернисто-бородавчастою та бородавчастою скульптурою екзини, аж до зменшення кількості руг і їхнього зникнення до формування безапертурного типу з гемматною скульптурою.

РОЗДІЛ 6

ПОРІВНЯЛЬНИЙ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТРИБ У ГРУПІ
SCROPHULARIACEAE s. l.**6.1. Родина *Plantaginaceae***

Триби *Gratioleae* Benth., *Stemodieae* Reveal, *Angelonieae* Pennell, *Cheloneae* Benth., *Russelieae* Pennell, *Antirrhineae* Dumort. традиційно відносили до родини *Scrophulariaceae* s. l. (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009), яка в такому розумінні за молекулярно-філогенетичними даними виявилася філогенетично збірною. Зокрема, згадані триби нині включають до родини *Plantaginaceae* у значно розширеному обсязі, порівняно з її традиційним розумінням (раніше – лише роди *Plantago* L. s. l. та *Littorella* P.J. Bergius).

За новітніми даними (Albach et al., 2005b; Tank et al. 2006; Reveal, 2012), родина *Plantaginaceae* охоплює триби *Gratioleae*, *Stemodieae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae*, *Antirrhineae*, *Callitricheae* Dumort., *Sibthorpieae* Benth., *Globularieae* Rchb., *Hemiphragmateae* Rouy, *Digitalideae* Dumort., *Veroniceae* Duby, *Plantagineae* Dumort. (Albach et al., 2005b; Tank et al. 2006; Olmstead, 2012; Reveal, 2012), загалом близько 117 родів та не менше 1900 видів. Представники родини поширені майже космополітно.

За даними молекулярно-філогенетичних досліджень (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006; Estes, Small, 2008), клада *Gratioleae* вміщує роди *Amphianthus*, *Bacopa* Aublet, *Gratiola*, *Mecardonia* Ruíz & Pavón, *Otacanthus* Lindley, *Scoparia* L. й *Stemodia* L. Як засвідчує аналіз різних варіантів системи родини *Scrophulariaceae* (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009), розуміння складу триби *Gratioleae* зазначало значних змін. У попередніх варіантах системи (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997) до цієї триби були вміщені роди *Scoparia*, *Capraria* L., *Bacopa*, *Gratiola*, *Stemodia*, *Dopatrium* Buch.-Ham. ex Benth., *Deinostema*, *Lindenbergia* Lehm., *Limnophila* R. Br., *Adenosma* R. Br., *Lancea* Hook. f. & Thomson, *Picria* Lour., *Legazpia* Blanco, *Lindernia* All., *Torenia* L., *Mimulus* L.,

Mazus Lour., *Dodartia* L., *Microcarpaea* R. Br., *Limosella* L. та ін. В останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) ці роди були розподілені по трибах *Gratioleae*, *Stemodieae*, *Lindernieae*, *Mimuleae* та *Limoselleae*. За молекулярно-філогенетичними даними (APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012), деякі роди були перенесені не лише до інших триб, але й до окремих родин, а саме, розподілені по родинях *Scrophulariaceae* Juss., *Linderniaceae* Borsch, K. Müll. & Eb. Fisch., *Mazaceae* Reveal, *Phrymaceae* Schauer, *Orobanchaceae* Vent. та *Plantaginaceae*.

За останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009), триба *Gratioleae* охоплює роди: *Amphianthus*, *Bacopa* s. l. (incl. *Moniera* Loefl., *Herpestis* C.F. Gaertn., *Hydranthelium* Kunth, *Ildefonsia*, *Geochorda*, *Monocardia*, *Ancistrostylis* T. Yamaz., *Sinobacopa* D.Y. Hong), *Sophoranthae*, *Gratiola* (включаючи *Fonkia* Philippi, *Tragiola*), *Mecardonia*, *Scoparia*, *Capraria*, *Deinostema* та ін. Аналіз палиноморфологічної вивченості показав, що у літературі наявні досить неповні відомості про пилкові зерна представників триби *Gratioleae*. Зокрема, пилкові зерна представників роду *Gratiola* характеризуються 3-борозно-оровим (Argue, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013) та зрідка 3-борозним типом апертур (Argue, 1989) з гладенькою (Цимбалюк, Мосякін, 2013), перфорованою, перфоровано-зморшкуватою, перфоровано-зморшкувато-бородавчастою скульптурою екзини (Argue, 1989). Пилкові зерна роду *Amphianthus* 3-борозні з розривами на борознах (борозно-орові) з дрібносітчастою скульптурою (Argue, 1986); *Scoparia* – 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013) та 3-борозні з сітчасто-бородавчастою (Minkin, Eshbaugh, 1989). Пилкові зерна *Geochorda* 3(4)-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою, *Ildefonsia* – 3(4)-борозно-орові зі зморшкуватою або струменясто-сітчастою скульптурою, *Sophoranthae* – 3(4)-борозно-орові зі зморшкувато-перфорованою, зморшкувато-бородавчато-перфорованою; *Deinostema* – 3-борозно-орові з перфорованою, перфоровано-зморшкуватою, перфоровано-зморшкувато-бородавчастою; *Tragiola* – 3-борозно-орові з перфорованою, перфоровано-зморшкуватою скульптурою (Argue, 1986). Слід відзначити, що для пилкових зерен триби *Gratioleae*, зокрема родів *Gratiola*,

Tragiola, *Geochorda*, *Amphianthus*, характерні розриви на борознах. Для пилових зерен деяких видів характерне злиття борозен, зокрема у роду *Gratiola*, та нечіткі ори. Для пилових зерен окремих видів родів *Gratiola* і *Scoparia* також характерні округло-трикутні обриси. Пилкові зерна представників родів, що мають сітчасту скульптуру екзини, відрізняються за деталями будови сітки. Пилкові зерна родів триби можна розділити на дві групи за типами скульптури: 1) *Gratiola*, *Tragiola*, *Deinostema*, *Sophoranthae*; 2) *Scoparia*, *Amphianthus*, *Geochorda*, *Ildefonsia*.

За молекулярно-філогенетичними даними клада *Angelonia* включає роди *Angelonia* Bonpl., *Basistemum* Turcz., *Melosperma*, *Montea*, *Ourisia* Comm. ex Juss. (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006; Estes, Small, 2008). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) рід *Angelonia* був включений до триби *Hemimerideae*. У системі 2009 р. (Takhtajan, 2009) автор помістив його до триби *Angelonieae* разом з родом *Monopera* Barringer. У цій системі роди *Melosperma* та *Montea* належать до триби *Melospermeae*, рід *Basistemum* – до триби *Hemimerideae*, рід *Ourisia* – до триби *Veroniceae* (Takhtajan, 1997). У робочому варіанті системи *Lamiales* (Olmstead, 2012) рід *Ourisia* має невизначене положення, а рід *Monopera* вміщений до триби *Angelonieae*.

Пилкові зерна родів *Melosperma* та *Monttea* 3-борозні з розривами борозен біля екватора (3-борозно-орові), з дрібносітчастою скульптурою у пилку роду *Melosperma* та перфорованою, перфоровано-зморшкуватою, перфоровано-зморшкувато-бородавчастою та дрібносітчастою у таких роду *Monttea* (Argue, 1985). Пилкові зерна роду *Angelonia* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989), роду *Ourisia* – 3-борозно-орові з ямчато-зморшкуватою, дрібносітчасто-зморшкуватою, сітчастою та великосітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Для пилових зерен окремих видів родів *Monttea* та *Ourisia* характерні трикутні обриси. Пилкові зерна представників родів, що мають сітчасту скульптуру, відрізняються за деталями будови сітки та розташуванням її на поверхні. Слід відзначити, що пилкові зерна у трибі *Gratiroleae* виявляють подібність до таких у представників *Angelonieae* за типом

апертур, нечіткими орами, характером скульптури й трикутними обрисами у пилку окремих видів.

Клада *Cheloneae* охоплює роди *Chelone* L., *Chionophila* Benth., *Collinsia* Nutt., *Keckiella* Straw, *Nothochelone* (A. Gray) Straw, *Pennellianthus* Crosswh., *Penstemon* Schmidel, *Tonella* Nutt. ex A. Gray, *Uroskinnera* Lindl. (Albach et al. 2005b; Tank et al., 2006; Baldwin et al., 2011; Olmstead, 2012). За системою А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997), до триби *Cheloneae* належать роди *Oreosolen* Hook.f., *Chelone*, *Penstemon*, *Russelia* Jacq., *Halleria* L. та ін. В останній версії системи (Takhtajan, 2009) ці роди були розподілені у двох трибах, *Russelieae* та *Cheloneae*. Рід *Collinsia* разом з родом *Tonella* виділені в окрему трибу *Collinsieae* (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009). За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Wolfe et al., 1997) роди *Collinsia* й *Tonella* включені до клади *Collinsieae*, яка є сестринською по відношенню до клади *Cheloneae*.

Аналіз паліноморфологічної вивченості показав, що відомості про пилкові зерна триби *Cheloneae* нечисленні. Пилкові зерна роду *Chelone* (Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013) 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою, *Uroskinnera* – 3-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013), великого за кількістю видів роду *Penstemon* – переважно 3-борозно-орові з ямчастою, зморшкуватою та сітчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013). У пилкових зерен окремих видів *Chelone* виявлено округло-трикутні обриси. Пилкові зерна характеризуються переважно сітчастою скульптурою. Отже, пилкові зерна триби *Cheloneae* виявляють подібність до таких попередніх триб за 3-борозно-оровим типом апертур з нечіткими орами, характером скульптури, трикутними обрисами. Натомість пилкові зерна роду *Collinsia* 3-борозні з сітчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, Мосякін, 2013) і за типом апертур відрізняються від таких у інших представників *Cheloneae*, що не суперечить віднесенню цього роду до окремої триби *Collinsieae* за різними варіантами

системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009) та молекулярно-філогенетичними даними (Wolfe et al., 1997).

Клада, що відповідає трибі *Russellieae* у її уточненому обсязі (Albach et al. 2005b; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012), охоплює роди *Russelia* й *Tetranema*. Пилкові зерна деяких видів роду *Russelia* 3-борозно-орові зі зморшкуватою та дрібносітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Слід відзначити, що у пилкових зерен цієї триби, на відміну від таких у попередніх триб, спостерігаються чіткіші ори. Також пилкові зерна роду *Russelia* мають округло-трикутні обриси, і до певної міри виявляють подібність до таких у попередніх триб.

Клада *Antirrhineae* вміщує роди *Anarrhinum* Desf., *Antirrhinum* L., *Asarina* Mill., *Chaenorhinum* (DC.) Rchb., *Cymbalaria* Hill, *Galvezia* Dombey ex Juss., *Gambelia* Nutt., *Howelliella* Rothm., *Kickxia* Dumort., *Lafuentea* Lagasca, *Linaria* Mill., *Lophospermum* D. Don ex R. Taylor, *Maurandella* (A. Gray) Rothm., *Maurandya* Ortega, *Misopates* Raf., *Mohavea* A. Gray, *Rhodochiton* Zucc. ex Otto & Dietr., *Schweinfurthia* A. Braun та ін. (Vargas et al., 2004; Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012). За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009), ця триба залишилась найбільш стабільною у систематичному відношенні, очевидно, через наявність досить очевидних макроморфологічних діагностичних ознак (синапоморфій). Отримані нами дані показали, що пилкові зерна триби *Antirrhineae* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Цимбалюк 2009а, б; Цимбалюк, 2010, 2013; Цимбалюк, Мосякін, 2013). За даними W.J. Elisens (1986), пилкові зерна триби *Antirrhineae* 3-борозно-орові з перфорованою, дрібносітчастою та сітчастою скульптурою. За даними M. Bigazzi, M. Tardelli (1990), вони 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою, зрідка струменясто-сітчастою. Пилкові зерна представників *Antirrhineae* загалом подібні між собою за типом апертур та скульптурою поверхні, що може свідчити про значну філогенетичну єдність цієї триби. Слід відзначити, що пилкові зерна представників окремих родів, зокрема *Antirrhinum*, *Cymbalaria* (Мосякін, Цимбалюк, 2013), *Holmgrenanthe* Elisens, *Neogaerrhinum* Rothm. (Elisens, 1986)

мають округло-трикутні обриси, що спостерігається і в пилку інших триб. Пилкові зерна окремих видів *Antirrhinum*, *Pseudorontium* (A. Gray) Rothm., *Maurandya* (Elisens, 1986; Цимбалюк, Мосякін, 2013) характеризуються злиттям борозен. Загалом для пилкових зерен триби *Antirrhineae* характерні нечіткі й чіткі, округлі або видовжені за екватором ори. У пилкових зерен окремих представників родів *Maurandya* та *Mohavea* виявлено кришечку (Elisens, 1986).

За новітніми молекулярно-філогенетичними даними, роди *Callitriche* L. та *Hippuris* L., які представлені спеціалізованими водними та навколоводними рослинами і за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) та за багатьма іншими системами були вміщені до самотійних родин *Callitrichaceae* та *Hippuridaceae*, виявилися включеними до клади *Callitricheae* (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reveal, 2012).

Пилкові зерна представників триби *Callitricheae* 4-, 6-ругатні у *Hippuris* та переважно безапертурні, зрідка лептомні у *Callitriche* (Martinsson, 1993; Philbrick, Osborn, 1994; Cooper et al., 2000; Цимбалюк, Мосякін, 2009, 2013). Скульптура поверхні у пилкових зерен *Hippuris* шипикувата та шипикувато-горбкувата, у *Callitriche* – сітчаста з переходом до сітчасто-зірчастої та гладенька (Цимбалюк, Мосякін, 2011). Порівняльний аналіз показав, що пилкові зерна представників *Callitriche* та *Hippuris* чітко відрізняються на родовому рівні.

Клада *Sibthorpieae* охоплює представників родів *Sibthorpia* L. та *Ellisiophyllum* Maxim. (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reveal, 2012). За попередніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) ці роди належали до триби *Veroniceae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор помістив їх до окремої триби *Sibthorpieae*. Пилкові зерна роду *Sibthorpia* (зокрема, *S. repens*) 3-порові з сітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013) і 3-борозні з короткими борознами (*S. europaea*) з сітчастою скульптурою (*S. europaea*) (Juan et al., 1999), у роду *Ellisiophyllum* вони 3-борозні з довгими борознами з шипикувато-струменястою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Як і в попередній трибі пилкові зерна родів *Sibthorpia* та *Ellisiophyllum* відрізняються на родовому рівні за

особливостями скульптури екзини та будовою апертур, а також від таких представників попередньої триби.

Клада *Globularieae* охоплює представників родів *Campylanthus* L., *Globularia* L. та *Poskea* Vatke (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006). Деякі автори відзначають (Albach et al., 2005; Tank et al., 2006), що рід *Campylanthus* є сестринським по відношенню до клади *Globularia*+*Poskea* і традиційно розглядався у трибах *Veroniceae* або *Digitaleae*. У робочому варіанті системи R. Olmstead (2012) положення роду *Campylanthus* невизначене. У різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) роди *Globularia* та *Poskea* вміщені до родини *Globulariaceae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) рід *Campylanthus* вміщений до триби *Veroniceae*.

Пилкові зерна представників роду *Globularia* 3-борозно-орові з дрібно-перфорованою (Argue, 1993), шипикуватою та шипикувато-горбкуватою скульптурою (Argue, 1993; Цимбалюк, Мосякін, 2013); у роду *Poskea* – 3-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою (Argue, 1993); у роду *Campylanthus* – 3-борозно-орові, з ямчастою скульптурою екзини, зрідка борозни зливаються на полюсах, інколи мають кришечку (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Наші дані показали, що пилкові зерна представників усіх трьох родів подібні за типом апертур й відрізняються за елементами будови апертур та скульптурою екзини.

Рід *Hemiphragma* Wallich є сестринським за відношенням до клади, що охоплює представників триб *Digitaleae*, *Veroniceae* та *Plantagineae* й вміщений до клади *Hemiphragmateae* (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006; Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012). Наші дослідження показали, що пилкові зерна роду *Hemiphragma* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Клада *Digitaleae* (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006) вміщує роди *Digitalis* (включаючи *Isoplexis* (Lindl.) Loudon) та *Erinus* L. За попередніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997), триба *Digitaleae* охоплює роди *Mimulicalyx* Tsoong, *Digitalis*, *Isoplexis* та ін. В останній версії цієї системи

(Takhtajan, 2009) до триби *Digitaleae* вміщені роди *Digitalis* та *Isoplexis*, а рід *Erinus* – до триби *Veroniceae*.

Представники триби *Digitaleae*, родів *Digitalis* та *Erinus* характеризуються 3-борозно-оровими пилковими зернами з гладенькою, зморшкуватою, ямчастою, зморшкувато-ямчастою, сітчастою та струменясто-сітчастою скульптурою екзини. Слід відзначити, що для пилових зерен деяких представників роду *Digitalis* характерні округло-трикутні обриси, для таких роду *Erinus* зрідка характерне злиття борозен по дві на апокольпіумах. Пилкові зерна родів *Digitalis* та *Erinus* різняться за елементами будови апертур (Цимбалюк, Мосякін, 2010; Цымбалюк, Мосякин, 2010).

Клада *Veroniceae* охоплює роди *Veronicastrum* Heister ex Fabr., *Scrofella* Maxim., *Lagotis* Gaertn., *Wulfenia* Jacq., *Kashmiria* Hong, *Wulfeniopsis* Hong, *Picrorhiza* Royle ex Benth. (incl. *Neopicrorhiza* Hong), *Paederota* L. та *Veronica* (у дуже широкому розумінні, включаючи раніше визнані роди *Synthyris* Benth., *Besseyia* Rydb., *Pseudolysimachion*, *Paederotella* (Wulff) Kem.-Nat., *Hebe* і деякі інші споріднені роди) та *Detzneria* Schultr. ex Diels. (Albach et al., 2005b; Tank et al., 2006). За попередніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997), до триби *Veroniceae* були вміщені роди *Ellisiophyllum*, *Picrorhiza*, *Veronicastrum*, *Scrofella*, *Veronica*, *Hebe*, *Wulfenia*, *Synthyris*, *Besseyia*, *Aragoa*, *Sibthorpia*, *Lagotis* та ін. В останньому варіанті цієї системи (Takhtajan, 2009) до цієї триби були включені роди *Erinus*, *Lafuentea* Lagasca, *Wulfenia*, *Wulfeniopsis*, *Kashmiria*, *Picrorhiza*, *Neopicrorhiza*, *Veronicastrum*, *Scrofella*, *Synthyris*, *Besseyia*, *Paederota*, *Paederotella*, *Pseudolysimachion*, *Veronica* (включаючи *Cochlidiosperma* (Reichb.) Reichb., *Odicardis* Raf.), *Hebe*, *Heliohebe*, *Parahebe* W. Oliver, *Chionohebe* B. Briggs & Ehrend., *Derwentia* Raf., *Detzneria*, *Lagotis*? *Campylanthus*, *Ourisia*. Роди *Ellisiophyllum* та *Sibthorpia* автор помістив до окремої триби *Sibthorpieae*, морфологію пилових зерен представників якої (у сучасному розумінні) ми розглянули вище, а рід *Aragoa* Kunth. – до триби *Aragoeae*.

Пилкові зерна представників триби *Veroniceae* характеризуються різними типами апертур та скульптури екзини. У представників родів *Detzneria*, *Besseyia*,

Synthyris, *Chionohebe*, *Parahebe*, *Veronica*, *Oligospermum* та *Paederotella* пилкові зерна 3-борозні з дрібносітчастою, зморшкуватою, струменястою, струменясто-сітчастою, сітчасто-паличковою, гранулярною, горбкуватою, шипикуватою скульптурою екзини (Hong, 1984; Martínez-Ortega et al., 2000; Saeidi-Mehrvarz, Zarrei, 2006; Kaplan et al., 2007; Цымбалюк, Мосякин, Северова, 2009, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013). Для пилкових зерен деяких видів роду *Veronica* характерні округло-трикутні обриси. У представників роду *Hebe* (який донедавна зазвичай виділявся більшістю авторів зі складу роду *Veronica*) пилкові зерна 3-борозні, зрідка 4-борозні з струменястою, струменясто-ямчастою, струменясто-сітчастою скульптурою екзини (Hong, 1984; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Пилкові зерна 3-борозно-орові у представників родів *Paederota*, *Neopicrorhiza*, *Wulfeniopsis*, *Veronicastrum*, *Scrofella*, *Picrorhiza* з гладенькою, перфорованою та дрібносітчастою скульптурою (Hong, 1984). Пилкові зерна у межах родів *Pseudolysimachion*, *Lagotis*, *Wulfenia* 3-борозно-орові, зрідка 4-борозно-орові. Скульптура екзини гладенька, ямчаста, зморшкувата, зморшкувато-ямчаста, дрібносітчаста, сітчаста, великосітчаста, шипикувато-ямчаста, шипикувато-дрібносітчаста (Hong, 1984; Мосякин, Цымбалюк, 2008; Цимбалюк, 2008, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Клада *Plantagineae* охоплює роди *Aragoa*, *Littorella* та *Plantago* (включаючи *Bougueria* Desne). За всіма недавніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009), роди *Plantago*, *Littorella* та *Bougueria* включені до родини *Plantaginaceae* s. str. Як вже зазначалося, у попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) рід *Aragoa* був вміщений до триби *Veroniceae*, в останній системі – до триби *Aragoeae* (Takhtajan, 2009).

Пилкові зерна представників триби *Plantagineae*, родів *Plantago* та *Littorella* багатопорові з шипикувато-горбкуватою та шипикуватою скульптурою (Tsymbalyuk, Mosyakin, 2006; Цимбалюк, 2006; Цимбалюк, Мосякін, Безусько, 2006; Цымбалюк, Мосякин, 2008; Цымбалюк, Тарасевич, 2011; Цимбалюк, Мосякін, 2013). Пилкові зерна представників роду *Aragoa* (Nilsson, Hong, 1993) 3-борозні з шипикувато-горбкуватою скульптурою. Отже, пилкові зерна роду *Aragoa*

відрізняються від таких у представників родів *Plantago* та *Littorella* за типом апертур, однак за особливостями скульптури виявляють подібність до таких деяких видів роду *Plantago*.

Пилкові зерна представників триби *Digitaleae* виявляють подібність до таких триби *Veroniceae*, які характеризуються 3-борозно-оровим типом апертур з гладенькою, зморшкуватою, ямчастою, зморшкувато-ямчастою, сітчастою та струменясто-сітчастою скульптурою екзини.

Пилкові зерна триби *Plantagineae*, зокрема роди *Plantago* та *Littorella* чітко відрізняються за поровим типом апертур від таких усіх триб родини *Plantaginaceae*. Пилкові зерна роду *Aragoa* виявляють подібність за 3-борозним типом апертур до таких представників роду *Veronica*, а за типом скульптури екзини – до таких деяких видів роду *Plantago* (Цымбалюк, Мосякин, 2007), що може розглядатися як певне паліноморфологічне підтвердження тісної спорідненості *Plantagineae* та *Veroniceae* (що було продемонстровано молекулярно-філогенетичними даними) і вказувати на морфологічно перехідний характер *Aragoa*.

Таким чином, отримані нами дані показали, що між представниками проаналізованих нами триб, які за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) були включені до різних підродин *Scrophularioideae* та *Rhinanthoideae*, власне немає чітко виражених паліноморфологічних відмінностей на підродинному рівні. Отримані дані швидше свідчать на користь об'єднання цих представників у родину *Plantaginaceae* s.l. Очевидно, що включення різними авторами деяких з обговорених вище родів до підродини *Rhinanthoideae* було помилковим, оскільки типові представники *Rhinanthaceae* мають бути вміщені до родини *Orobanchaceae* у її сучасному зміненому обсязі. Найбільш подібні за типами апертур та скульптури екзини пилкові зерна триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* та *Antirrhineae* (Цимбалюк, Мосякін, 2014), які у різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) розглядаються у підродині *Scrophularioideae*. Пилкові зерна представників вищевказаних триб виявляють подібність до таких деяких родів триб *Digitaleae*

(*Digitalis*) та *Veroniceae* (родів *Paederota*, *Neopicrorhiza*, *Pseudolysimachion*, *Wulfenia*, *Wulfeniopsis*, *Veronicastrum*, *Scrofella*, *Picrorhiza*), які за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) були включені (як виявилося, помилково) до підродини *Rhinanthoideae*. Слід відзначити, що у пилкових зерен деяких представників *Digitaleae* та *Veroniceae*, подібно як і в таких триб *Gratioleae*, *Cheloneae*, *Russelieae* та *Antirrhineae*, простежуються округло-трикутні обриси та злиття борозен. Пилкові зерна інших родів, які за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) були вміщені до підродини *Rhinanthoideae*, характеризуються іншим комплексом ознак, подібним до такого у пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* у новому зміненому розумінні.

Таким чином, паліноморфологічні дані дозволяють досить чітко розділити роди, що раніше зараховувалися до збірної та філогенетично штучної підродини *Rhinanthoideae* (у розумінні А.Л. Тахтаджяна та багатьох інших систематиків), на природніші групи, які виявилися філогенетично обгрунтованими і зараз віднесені до досить філогенетично віддалених родин, *Plantaginaceae* s.l. та *Orobanchaceae* (до останньої належить і група *Rhinanthoideae/Rhinanthae* у вузькому сенсі).

Пилкові зерна представників родів *Poskea* та *Globularia*, що традиційно розглядаються у родині *Globulariaceae*, та рід *Campylanthus* (раніше триба *Digitaleae*), виявляють подібність за типом апертур та скульптурою екзини до таких інших триб родини *Plantaginaceae* s.l.: зокрема, пилкові зерна представників родів *Poskea* та *Campylanthus* подібні до таких деяких родів триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russelieae* й *Antirrhineae* та пилкових зерен окремих представників триби *Veroniceae* за скульптурою екзини. Пилкові зерна роду *Campylanthus* виявляють подібність до таких триб *Gratioleae* та *Antirrhineae* за злиттям борозен та скульптурою екзини, а до деяких представників триби *Antirrhineae* (*Maurandya* та *Mohavea*) за наявністю кришечки (Цимбалюк, Мосякін, 2014). Пилкові зерна представників роду *Globularia* з одного боку виявляють подібність за типом апертур до пилку попередніх триб, а з іншого – за типом скульптури екзини до таких триби *Plantagineae*. Пилкові зерна

представників триби *Plantagineae*, зокрема, роду *Plantago* також мають кришечку, що спостерігається у пилкових зерен триб *Antirrhineae* та *Globularieae*. Отже, паліноморфологічні дані не суперечать доцільності перенесення представників родини *Globulariaceae* до *Plantaginaceae* s.l. за молекулярно-філогенетичними даними.

Роди *Callitriche* та *Hippuris*, що належать до самостійних родин за традиційними філогенетичними системами (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009) відрізняються за паліноморфологічними особливостями на родовому рівні, а також за комплексом ознак відрізняються від пилкових зерен інших триб родини *Plantaginaceae* s.l. Однак, за характером скульптури екзини пилкові зерна роду *Hippuris* виявляють подібність до пилку деяких представників родів *Globularia*, *Plantago* та *Veronica*.

Роди *Sibthorpia* та *Ellisiophyllum* триби *Sibthorpieae* відрізняються на родовому рівні за розмірами, типом та будовою апертур, характером скульптури екзини пилкових зерен, а також від представників інших триб родини *Plantaginaceae*. Варто відзначити, що пилкові зерна *Sibthorpia repens* мають поровий тип апертур і виявляють подібність за цією ознакою до таких деяких представників роду *Plantago*, а за скульптурою екзини пилкові зерна роду *Sibthorpia* подібні до пилку деяких представників триби *Veroniceae*. Пилкові зерна роду *Ellisiophyllum* характеризуються 3-борозним типом апертур і за цією ознакою подібні до таких деяких родів триби *Veroniceae*. Паліноморфологічні особливості вказують на морфологічно перехідний характер цих родів.

Зіставлення паліноморфологічних даних з виділеними трибами за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) 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 останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009), в якій автор намагався врахувати доступні йому на той час молекулярно-філогенетичні дані.

6.2. Родина *Scrophulariaceae*

За сучасними 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* Juss. охоплює триби *Aptosimeae* Benth. & Hook.f, *Buddlejeae* Bartl., *Hemimerideae* Benth., *Leucophylleae* Miers., *Limoselleae* Dumort. (= *Manuleeae* Benth.), *Myoporeae* Rchb., *Scrophularieae* Dumort., *Teedieae* Benth., загалом 52 роди та 1681 вид. До родини *Scrophulariaceae* s. str. нині вміщені роди, що раніше розглядалися у родині *Scrophulariaceae* s. l. та родинях *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* та *Oftiaceae* (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009). Представники родини поширені переважно в субтропічних і помірно-теплих областях північної і південної півкуль, з їхнім найбільшим різноманіттям в Південній Африці й Австралії; деякі представники поширені в тропіках Східної Африки, на Мадагаскарі, в тропічній Азії, Новій Гвінеї, тропічній Австралії і тропічній Америці.

За молекулярно-філогенетичними даними триба *Hemimerideae* охоплює роди *Alonsoa* Ruiz & Pav., *Colpias* E. Mey. ex Benth., *Diascia* Link & Otto, *Diclis* Benth., *Hemimeris* L. f. та *Nemesia* Vent. (Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reveal, 2012). За попередніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) до цієї триби належали роди *Alonsoa*, *Angelonia* Bonpl., *Hemimeris*, *Diascia*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) до триби *Hemimerideae* були вміщені роди *Basistemon* Turcz., *Diascia*, *Hemimeris*, *Diclis*, *Nemesia* та *Colpias*. За молекулярно-філогенетичними даними рід *Basistemon* вміщений до родини *Plantaginaceae* s. l. (Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012; Reveal, 2012). В останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) помістив рід *Alonsoa* разом з монотипним родом *Charadrophila* Marloth. до окремої триби *Alonsoeae* Barringer, що раніше було запропоновано для родів *Alonsoa* та *Schistanthe* Kuntze (Barringer, 1993). Рід *Angelonia* з родом *Monopera* Barringer А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) помістив до триби *Angelonieae*.

Рід *Colpias* було запропоновано включити до триби *Bowkerieae* Barringer на підставі морфологічних та каріологічних даних (Steiner, 1996). За молекулярними та морфологічними свідченнями було підтверджено віднесення роду *Colpias* до триби *Hemimerideae*, а роду *Charadrophila* до триби *Hallerieae* G. Don родини *Stilbaceae* (Kornhall, 2004).

За молекулярно-філогенетичними даними (Oxelman et al., 2005) роди *Diascia* та *Nemesia* включені до однієї клади, що підтверджується й паліноморфологічними особливостями. Пилкові зерна досліджених видів цих родів характеризуються 5–8-борозно-оровим типом апертур та зморшкуватою, зморшкувато-ямчастою, зморшкувато-дрібносітчастою та дрібносітчастою скульптурою екзини (Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Рід *Colpias* є вірогідно сестринський по відношенню до клади, що включає роди *Alonsoa* + (*Diclis* + *Hemimeris*) (Oxelman et al., 2005). Отримані нами дані узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень. Пилкові зерна роду *Colpias* 3-борозно-орові, тимчасом як в *Alonsoa* вони 3-борозні, у *Diclis* та *Hemimeris* 4–8-борозні (Erdtman, 1952; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

За молекулярно-філогенетичними даними (Oxelman et al., 2005) роди *Diclis* та *Hemimeris* включені до однієї клади. Паліноморфологічні дані свідчать про близьку спорідненість родів *Diclis* та *Hemimeris*. Загалом пилкові зерна родів *Diclis* та *Hemimeris* подібні за типом апертур, але відрізняються за розмірами, товщиною екзини, чіткістю стовпчикowego шару та особливостями скульптури екзини.

Рід *Alonsoa* є сестринський по відношенню до клади *Diclis*+*Hemimeris* і відрізняється за паліноморфологічними особливостями від *Diclis* та *Hemimeris* за 3-борозним типом апертур та характером скульптури екзини та борозних мембран (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Варто також відзначити, що пилкові зерна клади *Alonsoa* + (*Diclis* + *Hemimeris*) характеризуються борозним типом апертур, тимчасом як пилкові зерна інших представників мають борозно-оровий тип апертур.

Клада *Aptosimeae* охоплює роди *Anticharis* Endl., *Aptosimum* Burch. ex Benth. і *Peliostomum* E. Mey. ex Benth. та є сестринською по відношенню до клади *Androya+Leucophylleae+Myoporeae* (Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006). У робочому варіанті системи *Lamiales* (Olmstead, 2012) у кладі *Aptosimeae* наводиться також рід *Stemodiopsis* Engl. (можливо це помилково). В. Oxelman et al. (2005) включає *Stemodiopsis* до клади *Lindernieae*. R. Rahmanzadeh et al. (2005) – до триби *Stemodieae*, родини *Gratiolaceae* Martynov. У роботах деяких дослідників (Tank et al., 2006; Schäferhoff et al., 2010) *Stemodiopsis* вміщений до родини *Linderniaceae*. Нові молекулярно-філогенетичні дані (Fisher, 2013) підтверджують близьку спорідненість *Stemodiopsis* з іншими родами родини *Linderniaceae*. За останньою системою А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) триба *Aptosimeae* охоплює роди *Anticharis*, *Aptosimum* та *Peliostomum*.

Отримані нами дані показали, що пилкові зерна представників родів триби *Aptosimeae* мають 3-зливо-борозно-оровий тип апертур з струменястою скульптурою (Erdtman, 1952; Цимбалюк, Мосякін, 2013), але відрізняються за розмірами й особливостями будови апертур.

За молекулярно-філогенетичними даними (Oxelman et al., 2005) роди *Anticharis* та *Peliostomum* вміщені до однієї підклади. Паліноморфологічні дані підтверджують близьку спорідненість між цими родами. Рід *Aptosimum* є сестринським по відношенню до підклади *Anticharis+Peliostomum*, що також підтверджується даними морфології пилкових зерен (Mosyakin, Tsybalyuk, 2015b).

Клада *Myoporeae* охоплює роди *Eremophila* R. Br., *Myoporum* Sol. ex G. Forst. та *Bontia* L.; кллада *Leucophylleae* – роди *Eremogeton* Standley & L.O. Williams, *Leucophyllum* Bonpl. (*Faxonanthus* Greenman) і *Capraria* L. (Oxelman et al., 2005; Tank et al. 2006; Chinnock, 2007). Ці дві субклади формують кладу, що є сестринською по відношенню до роду *Androya* Perrier. У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) рід *Androya* був вміщений до родини *Buddlejaceae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор

помістив його до родини *Myoporaceae* разом з родами *Eremophila* (incl. *Pholidia* R. Br., *Stenochilus* R. Br.), *Myoporum* та *Bontia*.

За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) триба *Leucophylleae* вміщує роди *Eremogeton*, *Leucophyllum* (*Faxonanthus*). Під *Capraria* відноситься до триби *Gratioleae* (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997, 2009) родини *Scrophulariaceae* s. l. У роботі R. Rahmanzadeh et al. (2005) *Capraria* вміщений до триби *Gratioleae*, родини *Gratiolaceae*. За системою J.L. Reveal (2012) триби *Aptosimeae*, *Leucophylleae* та *Myoporeae* віднесені до підродини *Myoporoideae*, родини *Scrophulariaceae*.

Отримані дані показали, що пилкові зерна досліджених видів триби *Myoporeae* 3-борозно-2-орові з ямчастою, зморшкувато-перфорованою, зморшкувато-дрібносітчастою, дрібносітчастою та сітчастою скульптурою (Erdtman, 1952; Niezgoda, Tomb, 1975; Chinnock, 2007; Цимбалюк, Мосякін, 2013; Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015b).

За молекулярно-філогенетичними даними (Oxelman et al., 2005) роди *Bontia*, *Myoporum*, *Eremophila* формують кладу, що є сестринською по відношенню до клади *Capraria*+*Leucophyllum*. Отримані нами дані, а також дані інших авторів (Niezgoda, Tomb, 1975; Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015b) показали, що паліноморфологічні дані не суперечать молекулярно-філогенетичним даним. Пилкові зерна представників всіх цих родів мають подібний тип апертур та скульптуру екзини.

Рід *Androya* є сестринський по відношенню до клади, що вміщує представників всіх інших родів *Myoporeae* та *Leucophylleae*. Пилкові зерна роду *Androya* 3-борозно-орові з гладенькою скульптурою екзини (Punt, Leenhouts, 1967) і відрізняються від таких інших представників триб *Myoporeae* та *Leucophylleae*.

В. Oxelman зі співавторами (2005) відзначають, що представники триби *Leucophylleae* близькі до *Myoporeae*, а *Leucophyllum* до *Capraria* за анатомічними та паліноморфологічними даними. Також вони вказують, що представники *Aptosimeae*, *Androya*, *Leucophylleae* та *Myoporeae* "all have 3-colpate, diporate pollen". Однак отримані нами дані, а також дані інших авторів показали, що

пилкові зерна триб *Aptosimeae*, *Leucophylleae*+*Myoporeae* та *Androya* відрізняються за типом апертур: 3-зливо-борозно-орові, 3-борозно-2-орові та 3-борозно-орові відповідно. Пилкові зерна цих триб відрізняються за типами скульптури: струменяста в *Aptosimeae*; ямчаста, зморшкувато-перфорована, зморшкувато-дрібносітчаста, дрібносітчаста та сітчаста – в *Leucophylleae*+*Myoporeae*; гладенька – в *Androya* (Mosyakin, Tsybalyuk, 2015b).

Таким чином, паліноморфологічні дані добре узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень. Пилкові зерна представників *Leucophylleae* та *Myoporeae* подібні за типом апертур та скульптурою екзини, що не суперечить молекулярно-філогенетичним даним, згідно з якими ці триби віднесені до однієї кладі. Такий комплекс ознак характерний для пилкових зерен лише цих двох клад. Пилкові зерна роду *Capraria* виявляють подібність до таких триб *Leucophylleae*, що може вказувати на їхню близьку спорідненість і підтверджує приналежність роду *Capraria* до триби *Leucophylleae*, а не до *Gratioleae*, як це прийнято в системі А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009). Систематичне положення роду *Androya* невизначене у робочому варіанті системи R. Olmstead (2012). За типом апертур пилкові зерна цього роду відрізняються від таких у представників *Myoporeae* та *Leucophylleae*.

Триба *Buddlejeae* охоплює представників родів *Buddleja* L., *Chilianthus*, *Emorya* Torr., *Gomphostigma* Turcz. та *Nicodemia* Ten. (Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Olmstead, 2012). В останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) ці роди вміщені до самостійної родини *Buddlejaceae*.

Пилкові зерна представників родів *Nicodemia*, *Buddleja*, *Chilianthus* 3-(4-, 5)-борозно-орові з гладенькою, перфорованою, шершавою, дрібносітчастою та сітчастою скульптурою (Erdtman, 1952; Punt, Leenhouts, 1967; Keenan, 1969; Цимбалюк, Мосякін, 2013). Пилкові зерна роду *Gomphostigma* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою, роду *Emorya* – 4-борозно-орові з гладенькою та перфорованою скульптурою (Punt, Leenhouts, 1967; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Триба *Teedieae* охоплює представників родів *Dermatobotrys* Bolus, *Freylinia* Colla, *Oftia* Adans., *Teedia* Rudolphi (Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006). Деякі

автори поміщали рід *Oftia* до родин *Myoporaceae* R. Br. (Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1981), *Spielmaniaceae* J. G. Agardh (Тахтаджян, 1987) або ж до окремої родини *Oftiaceae* (Takhtajan, 1997, 2009). В останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) до триби *Teedieae* вміщені роди *Ranopisoa* J. Leroy і *Teedia*. Під *Dermatobotrys* – до триби *Russellieae*, роди *Freylinia* та *Phygelius* – до триби *Freylinieae* Barringer. K. Barringer (1993) включив до триби *Freylinieae* роди *Phygelius*, *Freylinia*, *Antherothamnus* N. E. Br. та *Manuleopsis* Thell. У системі J.L. Reveal (2012) триби *Teedieae* і *Buddlejeae* вміщені до окремої підродини *Buddlejoideae*. У робочому варіанті системи *Lamiales* (Olmstead, 2012) триба *Teedieae* охоплює роди *Dermatobotrys*, *Freylinia*, *Manuleopsis*, *Oftia*, *Phygelius*, *Ranopisoa* (= *Oftia* s. l.) і *Teedia*. Під *Manuleopsis* вміщений до триби *Limoselleae*, рід *Antherothamnus* до *Scrophularieae*. Нами проведений порівняльний аналіз за даними (Oxelman et al., 2005).

Пилкові зерна триби *Teedieae*, родів *Oftia* й *Teedia* 4-борозно-орові з гладенькою, перфорованою, шершавою та ямчастою скульптурою (Erdtman, 1952; Niezgodna, Tomb, 1975; Цимбалюк, Мосякін, 2013; Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015a). За молекулярно-філогенетичними даними (Oxelman et al., 2005) ці роди вміщені до однієї клади як дві сестринські підклади. Паліноморфологічні дані підтверджують близьку спорідненість представників родів *Oftia* та *Teedia*. Рід *Freylinia* є сестринською групою по відношенню до клади *Oftia*+*Teedia*. Пилкові зерна роду *Freylinia* 3-борозно-орові з гладенькою, перфорованою та дрібносітчастою скульптурою екзини (Цимбалюк, Мосякін, 2013; Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015a). Рід *Phygelius* є сестринською групою по відношенню до клади *Freylinia*, *Oftia*+*Teedia*. Пилкові зерна родів *Phygelius* 3-борозно-орові з дрібносітчастою та сітчастою скульптурою екзини (Цимбалюк, Мосякін, 2013; Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015a) і відрізняються від таких роду *Freylinia* за елементами будови скульптури та апертур. Отже, паліноморфологічні дані не суперечать такому розподілу цих родів за молекулярно-філогенетичними даними.

Вищевикладене свідчить, що пилкові зерна представників триб *Buddlejeae* й *Teedieae* загалом виявляють подібність за типами апертур та скульптурою екзини,

що краще узгоджується з молекулярно-філогенетичною схемою ніж з традиційною системою (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997, 2009).

Триба *Scrophularieae* охоплює роди *Scrophularia* L., *Oreosolen* Hook. f., *Nathalliella*, *Antherothamnus*, *Verbascum* L. (включаючи *Celsia* L.) (Olmstead et al., 2001; Kornhall, Bremer, 2004; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006). За різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) до триби *Scrophularieae* вміщені роди *Nathalliella*, *Oreosolen*, *Scrophularia* (включаючи *Tuerckheimocharis* Urban.), *Antherothamnus*; до триби *Verbasceae* – рід *Verbascum* (включаючи *Celsia* та *Staurophragma* Fischer & C. Mey.).

Порівняльний палиноморфологічний аналіз показав, що пилкові зерна представників роду *Scrophularia* (Karim, El-Oqlan, 1989; Цимбалюк, 2010а; Цимбалюк, Северова, 2012), *Verbascum* та *Celsia* (Karim, El-Oqlan, 1989; Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, 2010б; Цимбалюк, Северова, 2012; Цимбалюк, Мосякін, 2013) 3-борозно-орові (зрідка трапляються 4-борозно-орові) з сітчастою, зрідка струменясто-сітчастою скульптурою. Отже, особливості морфології пилкових зерен не суперечать об'єднанню родів *Scrophularia*, *Verbascum*, *Celsia* у кладі *Scrophularieae* за молекулярно-філогенетичними даними.

До триби *Limoselleae* (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006) вміщені представники, що за традиційними системами належали до триб *Manuleeae* та *Selagineae*, а також рід *Limosella* L. У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987, Takhtajan, 1997) цей рід розглядався у трибі *Gratioleae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор виділив його в окрему трибу *Limoselleae*, а триби *Manuleeae* та *Selagineae* об'єднав у трибі *Manuleeae*.

Пилкові зерна представників *Manuleeae* та *Selagineae* зокрема, родів *Dischisma* Choisy, *Glekia* Hilliard, *Glumicalyx* Hiern., *Hebenstretia* L., *Manulea* L., *Melanospermum* Hilliard, *Microdon* Choisy, *Phyllopodium* Benth., *Polycarena* Benth., *Selago* L., *Tetraselago* Jun., *Trienia* Hilliard, *Sutera* Roth., *Zaluzianskya* F.W. Schmidt та ін. 3-борозно-орові, зрідка 4-борозно-орові з дрібносітчастою та сітчастою

скульптурою екзини (Argue, 1993; Цимбалюк, Мосякін, 2013). Пилкові зерна роду *Limosella* 3-борозно-орові з дрібносітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2013 та ін.). Отже, дані паліноморфології скоріше свідчать на користь доцільності об'єднання *Manuleeae*, *Selagineae* й *Limoselleae*, що не суперечить сучасним молекулярно-філогенетичним даним (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al. 2006; Olmstead, 2012).

Слід відзначити, що пилкові зерна представників триби *Scrophularieae* подібні до таких триби *Limoselleae* за типом апертур та характером скульптури, однак відрізняються за елементами будови апертур. У пилкових зерен представників триби *Scrophularieae* борозни з чіткими або нечіткими краями і гладенькими мембранами, ори округлі з чіткими або нечіткими краями. У пилкових зерен представників *Manuleeae* та *Selagineae* борозни здебільшого занурені, з чіткими, дещо потовщеними краями, з гладенькими або зрідка гранулярними мембранами. Ори переважно прямокутні або еліптичні з чіткими, потовщеними краями, зрідка з гранулярними мембранами (Argue, 1993; Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Таким чином, порівняльний аналіз триб родини *Scrophulariaceae* показав, що паліноморфологічні дані краще узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень. Морфологічні особливості пилкових зерен не суперечать доцільності перенесення представників родин *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* та *Oftiaceae* до родини *Scrophulariaceae*. Пилкові зерна представників *Buddlejaceae* 3(4, 5)-борозно-орові з гладенькою, шершавою та дрібносітчастою скульптурою екзини як у пилку триби *Teedieae*, включаючи рід *Oftia* (Mosyakin, Tsybalyuk, 2015a). Пилкові зерна представників *Myoporaceae* 3-борозно-2-орові подібні до таких триби *Leucophylleae* родини *Scrophulariaceae* (Mosyakin, Tsybalyuk, 2015b). Паліноморфологічні дані добре узгоджуються з розподілом родини *Scrophulariaceae* на триби згідно молекулярно-філогенетичних даних. На рівні триб за особливостями пилкових зерен найбільш вирізняються *Myoporeae*+*Leucophylleae*, *Aptosimeae* та *Hemimerideae*.

6.3. Родина *Orobanchaceae*

До родини *Orobanchaceae* s. str. раніше відносили лише голопаразитних представників, проте зараз завдяки молекулярно-філогенетичним дослідженням (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006; Schaferhoff et al., 2010; Westwood et al., 2010; Olmstead, 2012;) обсяг родини значно змінився за рахунок включення цілої низки родів, для представників яких характерний геміпаразитизм і які раніше відносили переважно до *Scrophulariaceae* Juss. (Цимбалюк, Мосякін, 2013). Інколи *Orobanchaceae* також включали до складу *Scrophulariaceae* s.l. (див. Takhtajan, 1997, 2009 та ін.). До родини *Orobanchaceae* також включають не паразитний рід *Lindenbergia*, який за попередніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) належав до родини *Scrophulariaceae*, підродини *Scrophularioideae*, триби *Gratioleae*. У системі (Takhtajan, 2009) автор переніс рід *Lindenbergia* до триби *Stemodieae*, яку розмістив поряд з трибою *Gratioleae* у тій же підродині. До родини *Orobanchaceae* також вміщені роди, які раніше в системі А.Л. Тахтаджяна (1987) розглядалися в родині *Verbenaceae* у ранзі підродин, у пізніших варіантах системи (Takhtajan, 1997, 2009) як окремі родини *Nesogenaceae* та *Cyclocheliceae*.

У новому розумінні родина *Orobanchaceae* охоплює 65 родів, 1538 видів, що вміщені до 2 підродин, 9 триб та 2 підтриб (Olmstead et al., 2001, 2012; Reveal, 2012). Представники родини поширені переважно в помірних і високогірних областях, з їхнім найбільшим різноманіттям в помірних областях північної півкулі та в Африці й Мадагаскарі; деякі представники поширені на півдні Південної Африки, Південної Азії, півдні Австралії та Нової Зеландії.

За даними молекулярно-філогенетичних досліджень (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013) родина *Orobanchaceae* поділяється на шість клад, які в свою чергу ще поділяються на підклади. Клада I *Lindenbergia* включає рід *Lindenbergia* і є сестринською групою по відношенню до решти гемі- та голопаразитних представників *Orobanchaceae*. Пилкові зерна представників роду *Lindenbergia* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (оригінальні дані).

Клада II *Cymbarieae* охоплює роди *Siphonostegia*, *Schwalbea* L., *Monochasma* Maxim. ex Franchet & Savat, *Cymbaria* (включаючи *Cymbochasma*) та *Bungea* (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013). За попередніми варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) ці роди належали до триби *Rhinanthae*, підродини *Rhinanthoideae*, родини *Scrophulariaceae*. За останньою системою (Takhtajan, 2009) вищевказані роди віднесені до триби *Cymbarieae*, підродини *Rhinanthoideae*, родини *Scrophulariaceae*. За молекулярно-філогенетичною схемою (Olmsted, 2012) ці роди належать до клади *Schwalbinae*, родини *Orobanchaceae*. Пилкові зерна представників цих родів мають 3-борозний тип апертур з сітчасто-паличковою скульптурою. Відмінності на родовому та видовому рівнях виявлено у елементах будови апертур і скульптури (Minkin, Eshbaugh, 1989; Lu et al., 2007; оригінальні дані). Лише для роду *Cymbaria*, зокрема, *C. daurica* поряд з сітчасто-паличковою виявлено також перехідний сітчасто-паличково-зморшкуватий тип скульптури (Цимбалюк, 2009а, Цымбалюк, 2011). Загалом палиноморфологічні дані не суперечать віднесенню цих родів до окремої клади за молекулярно-філогенетичною схемою (Bennett, Mathews, 2006; Olmsted, 2012; McNeal et al., 2013).

Клада III *Orobancheae* охоплює голопаразитних представників, які традиційно відносили до родини *Orobanchaceae*: *Boschniakia*, *Conopholis* Wallroth, *Epifagus* та *Orobanche*. Всередині цієї клади, субклада (підклада), що вміщує рід *Orobanche*, є сестринською по відношенню до субклади *Epifagus* – *Conopholis* – *Boschniakia* s. l. (incl. *Kopsiopsis* (Beck) Beck). Новітні молекулярно-філогенетичні дані (McNeal et al., 2013) вказують на доцільність визнання окремого роду *Kopsiopsis*, який, ймовірно, займає сестринське положення по відношенню до клади *Epifagus*+*Conopholis*. Крім того, досить близькими (або й сестринськими) до *Orobanche* (incl. *Phelipanche*) є роди *Cistanche* та *Mannagettaea*, хоча точне філогенетичне положення представників цієї групи лишається проблематичним через те, що філогенетичні реконструкції за різними нуклеотидними послідовностями дещо різняться (див. McNeal et al., 2013).

Молекулярно-філогенетичні дослідження (Schneeweiss et al., 2004; Park et al., 2007; McNeal et al., 2013) показали, що рід *Orobanche* розподіляється на дві великі філогенетичні гілки: *Phelipanche* і *Orobanche*, причому рід *Phelypaea* L. sensu restr. (= *Diphelypaea* Nicolson) є або сестринським по відношенню до *Orobanche* s.str., або філогенетично вкорінений в останньому.

Пилкові зерна роду *Orobanche* (2-, 4-), 3-борозні, 3-борозно-орові, (1-, 2-), 4-, 3-ругатні і безапертурні з різними типами скульптури: сітчасто-паличковий, сітчасто-зморшкуватий, сітчасто-паличково-зернистий, гранулярний, гранулярно-ямчастий, зернисто-бородавчастий, бородавчастий, бородавчасто-гемматний і гемматний. Пилкові зерна роду *Phelypeae* безапертурні з бородавчастою скульптурою й подібні до таких представників роду *Orobanche*, підроду *Orobanche* (Цимбалюк, Мосякін, 2013а, б).

У представників інших родів переважає 3-борозний тип пилкових зерен (Minkin, Eshbaugh, 1989; Lu et al., 2007; оригінальні дані). У пилкових зерен *Epifagus* крім 3-борозних (Minkin, Eshbaugh, 1989) виявлено 4-борозні та зрідка 3-ругатні (оригінальні дані), скульптура сітчасто-паличкова (оригінальні дані) і зернисто-зморшкувата (Minkin, Eshbaugh, 1989). У представників роду *Conopholis* виявлено лише 3-борозні пилкові зерна з сітчасто-паличково-ямчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989). Пилкові зерна *Boschniakia* 3-борозні, зрідка 3-борозно-орові, характеризуються сітчасто-паличковою та зморшкувато-ямчастою скульптурою (оригінальні дані). Пилкові зерна представників *Cistanche* переважно 3-борозні, зрідка трапляються 3-борозно-орові й 3-ругатні з сітчасто-паличковою скульптурою. У роду *Mannagettaea* пилкові зерна 3-борозні з сітчасто-паличковою та сітчасто-паличково-зернистою скульптурою. У пилкових зерен родів *Epifagus*, *Conopholis*, *Boschniakia*, *Cistanche* та *Mannagettaea* переважає сітчасто-паличковий тип скульптури. Перехідні типи скульптури характерні для пилкових зерен представників родів *Boschniakia* (зморшкувато-ямчаста скульптура), *Conopholis* (сітчасто-паличково-ямчаста), *Epifagus* (зернисто-зморшкувата) та *Mannagettaea* (сітчасто-паличково-зернистою).

Рід *Brandisia* є наступною філогенетичною лінією і сестринським по відношенню до решти *Orobanchaceae*. Пилкові зерна цього роду 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (оригінальні дані). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) рід *Brandisia* належав до триби *Paulownieae*, підродини *Scrophularioideae*, родини *Scrophulariaceae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор переніс цей рід разом з родом *Wightia* до триби *Wightieae* тієї самої підродини. Однак, комплекс ознак пилкових зерен роду *Brandisia* скоріше свідчить про приналежність його до родини *Orobanchaceae*, а не до родини *Scrophulariaceae*.

Клада IV *Pedicularideae* охоплює роди *Agalinis*, *Esterhazyia* Mikan, *Aureolaria* Raf., *Seymeria* Pursh., *Macranthera* Nutt. Ex Benth., *Lamourouxia*, *Castilleja*, *Orthocarpus*, *Cordylanthus*, *Triphysaria*, *Phtheirospermum* та *Pedicularis*. У різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) вищеназвані роди належали до підродини *Rhinanthoideae*, родини *Scrophulariaceae*, триби *Rhinantheae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор помістив роди *Agalinis*, *Esterhazyia*, *Aureolaria*, *Seymeria*, *Macranthera*, *Lamourouxia* до триби *Gerardieae*, роди *Castilleja*, *Orthocarpus*, *Cordylanthus*, *Triphysaria* до триби *Cymbarieae*, а роди *Phtheirospermum* і *Pedicularis* до триби *Rhinantheae*.

Рід *Pedicularis* є сестринською групою по відношенню до решти родів класу IV. Пилкові зерна представників роду *Pedicularis* мають різні типи апертур: 3-борозний та 2-, 3-злитоборозний і різні типи скульптури: дрібнозернистий, дрібнозернисто-перфорований, дрібнозернисто-горбкуватий, дрібнозернисто-горбкувато-перфорований, дрібноямчастий, сітчасто-паличковий (Цымбалюк, Перегрим, 2011; Peregrym et al., 2011), бородавчастий (Minkin, Eshbaugh, 1989), дрібносітчастий, дрібноперфорований і шипикуватий (Inceoğlu, 1982). За комплексом палиноморфологічних ознак рід *Pedicularis* вирізняється у цій класі, що узгоджується з молекулярно-філогенетичними даними (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013).

Далі відокремлюється класа, що вміщує рід *Phtheirospermum*, який є сестринською групою по відношенню до решти родів класу IV. Пилкові зерна

представників роду *Phtheirospermum* 3-борозні, характеризуються сітчасто-паличковою та гранулярною скульптурою (Lu et al, 2007; оригінальні дані). Далі відокремлюється клада, яка включає дві субклади. У одній субкладі містяться роди *Castilleja* і *Orthocarpus* разом з *Triphysaria* і *Cordylanthus*, у іншій – ці самі роди разом з родами *Agalinis*, *Esterhazyia*, *Aureolaria*, *Seymeria*, *Lamoureauxia*. Пилкові зерна роду *Castilleja* 3-борозні, мають різні типи скульптури: сітчасто-паличковий, зморшкуватий, зморшкувато-сітчастий, сітчастий та бородавчастий (Minkin, Eshbaugh, 1989, Lu et al, 2007; оригінальні дані), що свідчить про гетероморфність цього роду і не суперечить віднесенню його видів до різних субклад. Пилкові зерна роду *Orthocarpus* 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; Lu et al, 2007; оригінальні дані). Пилкові зерна роду *Triphysaria* 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (оригінальні дані) і виявляють подібність до таких роду *Orthocarpus*. Пилкові зерна роду *Cordylanthus* також мають 3-борозний тип апертур з сітчасто-паличковою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; оригінальні дані), відмінності виявлено у будові і розташуванні скульптурних елементів. Для пилкових зерен родів *Agalinis*, *Esterhazyia*, *Aureolaria*, *Seymeria* і *Lamoureauxia* також характерний 3-борозний тип з сітчасто-паличковою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; оригінальні дані). Відмінності на родовому рівні виявлено в елементах будови скульптури пилкових зерен (Minkin, Eshbaugh, 1989; оригінальні дані).

Як видно з молекулярно-філогенетичної схеми (див. Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013), вищевказані роди належать до різних клад та субклад і в деяких випадках клад збігаються з трибами, виділеними А. Takhtajan (2009), проте до цих триб віднесені ще й інші роди, які не досліджувалися з молекулярно-філогенетичної точки зору.

Клада V *Rhinantheae* охоплює роди *Bartsia*, *Bellardia*, *Melampyrum*, *Parentucellia*, *Hedbergia* Molau, *Odontites*, *Euphrasia*, *Tozzia*, *Rhynchocoris*, *Lathraea*, *Rhinanthus* та *Pterygiella* Oliver. Види роду *Melampyrum* формують сестринську групу по відношенню до інших клад (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013). Філогенетичні дослідження чеських вчених (Těšitel et al., 2010) також

підтвердили сестринське положення *Melampyrum* до клади, що містить усіх інших представників *Rhinantheae* й складається з двох субклад: *Rhinanthus–Rhynchocorys–Lathraea* та *Bartsia–Euphrasia–Odontites*. У різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) вищеназвані роди належать до триби *Rhinantheae*, родини *Scrophulariaceae*.

Найбільш вирізняються за комплексом ознак пилкові зерна роду *Melampyrum*: 3-борозні, характеризуються різними типами скульптури: переплетено-дрібносітчастим, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватим, горбкуватим, зморшкувато-горбкуватим, зернистим, зернисто-горбкуватим, різногорбкуватим (Цимбалюк, Мосякін, 2012), бородавчастим (Minkin, Eshbaugh, 1989; Lu et al., 2007), дрібнобородавчастим, великобородавчастим, дрібноперфорованим (Inceoğlu, 1982), причому на одному і тому самому пилковому зерні виявлено різні типи скульптури екзини. Таким чином, паліноморфологічні дані підтверджують певну філогенетичну ізолюваність *Melampyrum* по відношенню до інших представників *Rhinantheae*.

Для пилкових зерен представників роду *Rhinanthus* характерний 3-борозний тип апертур зі зморшкуватою, зморшкувато-ямчастою, переплетено-сітчастою (Цимбалюк, 2010, 2011), сітчастою (Minkin, Eshbaugh, 1989), дрібносітчастою (Lu et al., 2007) та дрібносітчасто-зморшкуватою (Inceoğlu, 1982) скульптурою екзини. Пилкові зерна роду *Rhynchocorys* 3-борозні з перфорованою скульптурою (Inceoğlu, 1982, оригінальні дані). Пилкові зерна роду *Lathraea* 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (Inceoğlu, 1982; Minkin, Eshbaugh, 1989; Цимбалюк, 2011).

Пилкові зерна роду *Bartsia* характеризуються 3-борозним типом апертур з сітчасто-паличковою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989; Bolliger, Wick, 1990; Цимбалюк, 2011). Пилкові зерна роду *Bellardia* відрізняються від таких роду *Bartsia* за зморшкувато-сітчасто-паличковою скульптурою (Inceoğlu, 1982; Minkin, Eshbaugh, 1989; Bolliger, Wick, 1990; оригінальні дані). Пилкові зерна роду *Parentucellia* 3-борозні, зрідка 4-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (Inceoğlu, 1982, Bolliger, Wick, 1990; оригінальні дані). Пилкові зерна роду

Pterygiella, що є сестринським по відношенню до інших клад *Rhinantheae* (клади V) 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (Lu et al., 2007).

Пилкові зерна роду *Euphrasia* 3-борозні з паличковою, сітчасто-паличковою (Inceoğlu, 1982; Minkin, Eshbaugh, 1989; Перегрим, Цимбалюк, 2009) та сітчасто-паличково-зморшкуватою (Inceoğlu, 1982) скульптурою екзини.

Пилкові зерна роду *Odontites* 3-борозні зі зморшкуватою, зморшкувато-ямчастою, переплетено-сітчастою (Цимбалюк, 2011), сітчастою (Minkin, Eshbaugh, 1989), дрібносітчасто-зморшкуватою (Inceoğlu, 1982; Bolliger, Wick, 1990), дрібносітчастою, сітчасто-паличковою (*O. rameauanus*) (Bolliger, Wick, 1990), сітчасто-паличково-зморшкуватою (Lu et al., 2007) скульптурою. Пилкові зерна роду *Macrosyringion* (*Odontites glutinosa*) 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (Inceoğlu, 1982, Bolliger, Wick, 1990; Цимбалюк, 2011). Пилкові зерна роду *Tozzia* 3-борозні з гранулярно-перфорованою (Цимбалюк, 2011) та сітчасто-паличковою (Minkin, Eshbaugh, 1989) скульптурою.

Таким чином, пилкові зерна представників клади V подібні за типом апертур. Переважає сітчасто-паличковий тип скульптури, який характерний для пилкових зерен усіх родів, крім *Melampyrum* і *Rhynchocorys*. Для родів *Rhinanthus* та *Odontites* характерні різні варіанти більш просунутої сітчастої скульптури, а також перехідні типи скульптури.

Клада VI *Buchnereae* включає роди *Melasma*, *Escobedia*, *Alectra* Thunb., *Hyobanche* L., *Aeginetia* L., *Xylocalyx*, *Sopubia* Buch.-Ham. ex D. Don, *Striga* Lour., *Buchnera* L., *Radamaea*, *Harveya* Hook, *Christisonia* Gardner, *Nesogenes* A. DC., *Cyscium*. У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997) вищеназвані роди належали до триби *Buchnereae*, підродини *Rhinanthoideae*, родини *Scrophulariaceae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) ці роди вміщені до двох триб: *Escobedieae* (*Melasma*, *Escobedia*, *Alectra*) і *Buchnereae* (*Xylocalyx*, *Sopubia*, *Striga*, *Buchnera*, *Radamaea*, *Cyscium*). У попередньому варіанті системи (Тахтаджян, 1987) рід *Aeginetia* був вміщений до підродини *Orobanchoidae*, в останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) до цієї ж підродини автор переніс і рід *Hyobanche*. Для представників цих родів

характерний голопаразитизм. Слід відзначити, що в останній системі ці триби більш-менш узгоджуються зкладами молекулярно-філогенетичної схеми (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013).

Пилкові зерна представників родів *Harveya*, *Hyobanche*, *Aeginetia* та *Christisonia* 3-борозні (зрідка 3–4-борозні у роду *Harveya*) з сітчасто-паличковою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989). На молекулярно-філогенетичній схемі роди *Aeginetia* та *Christisonia* вміщені до однієї клади (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013). Роди *Harveya* та *Hyobanche* – до окремих клад. Пилкові зерна роду *Melasma* 3-борозні з сітчасто-паличковою та сітчасто-зірчастою скульптурою (оригінальні дані). Пилкові зерна роду *Alectra* 3-борозні з сітчасто-паличковою та сітчастою скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989). За молекулярно-філогенетичними даними ці роди також вміщені до однієї клади. Пилкові зерна роду *Escobedia* 3-борозні з сітчасто-паличковою та ямчасто-гемматною скульптурою (оригінальні дані). Усі ці роди належать до однієї великої клади, а пилкові зерна їхніх представників мають 3-борозний тип апертур переважно з сітчасто-паличковою скульптурою екзини. Однак, поряд з сітчасто-паличковим типом у пилкових зерен представників цих родів виявлено й інші більш просунуті типи скульптури: сітчасто-зірчастий, сітчастий та ямчасто-гемматний.

Пилкові зерна родів *Striga* і *Buchnera*, 3-, 4-(5)-борозні з ямчастою скульптурою, у роду *Striga* також з ямчасто-зморшкуватою (Minkin, Eshbaugh, 1989). За комплексом ознак, пилкові зерна родів *Striga* і *Buchnera* відрізняються від таких представників інших родів клади VI. На молекулярній схемі показано, що ці роди вміщені до однієї клади (Bennett, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013). Пилкові зерна роду *Cuscutum* 4-ругатні з сітчасто-паличковою та сітчасто-зірчастою скульптурою (оригінальні дані), роду *Xylocalyx* – 3-борозні з сітчасто-зірчастою скульптурою. Пилкові зерна роду *Sorubia* 3-борозні з дрібносітчасто-гемматною скульптурою (Minkin, Eshbaugh, 1989).

Пилкові зерна роду *Radamaea* 4-ругатні з сітчасто-паличковою скульптурою (оригінальні дані), а роду *Nesogenes* 3-борозні з сітчасто-паличковою та сітчасто-зірчастою скульптурою (Raj, 1985), ці роди належать до однієї клади. У

попередньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (1987) рід *Nesogenes* розглядався у родині *Verbenaceae*, підродині *Chloanthoideae*. У пізнішій системі (Takhtajan, 1997) автор переніс його до родини *Lamiaceae*, підродини *Chloanthoideae*, окремої триби *Nesogeneae* і в останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) – до самостійної родини *Nesogenaceae*. За молекулярно-філогенетичними даними (Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006) до родини *Orobanchaceae* вміщені роди *Asepalum* та *Cyclochelion* родини *Cyclocheliaceae*. В останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) ці роди розглядаються у самостійній родині *Cyclocheliaceae*. Автор також відзначає, що вони близькі до роду *Nesogenes*. Пилкові зерна родів *Asepalum* та *Cyclochelion* 3-борозні, зрідка 4-борозні з сітчасто-паличковою та сітчасто-зірчастою скульптурою (Raj, 1985), подібні до таких роду *Nesogenes* та інших представників родини *Orobanchaceae*. Слід відзначити, що пилкові зерна родин *Nesogenaceae* та *Cyclocheliaceae* відрізняються від таких родини *Verbenaceae*, до якої їх раніше відносили і виявляють подібність до таких представників родини *Orobanchaceae*, що не суперечить молекулярно-філогенетичним даним.

Таким чином, порівняльний палиноморфологічний аналіз показав, що між представниками проаналізованих нами триб, які за системою А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) були включені до різних підродин *Rhinanthoideae* та *Orobanchoidae*, власне немає чітко виражених палиноморфологічних відмінностей на підродинному рівні. Отримані дані швидше свідчать на користь об'єднання цих триб у родину *Orobanchaceae*. Найбільш подібні за типом апертур та скульптури пилкові зерна триб *Cymbarieae*, *Rhinanthae*, *Pedicularideae*, які у різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) розглядаються у трибі *Rhinanthae* підродині *Rhinanthoideae*. Пилкові зерна представників цих триб виявляють подібність до таких представників деяких родів триб *Buchnereae*, зокрема, представників родів *Harveya*, *Hyobanche*, *Aeginetia* та *Christisonia* та *Orobancheae*, які за системою А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) належать до підродини *Orobanchoidae*. Пилкові зерна роду *Brandisia*, що традиційно розглядався у родині *Scrophulariaceae*, підродині

Scrophularioideae, виявляють подібність до таких родини *Orobanchaceae* і відрізняються від таких родини *Scrophulariaceae*, що краще узгоджується з молекулярно-філогенетичними даними. Паліноморфологічні особливості родин *Nesogenaceae* та *Cyclocheliceae* свідчать на користь віднесення їх до родини *Orobanchaceae*, що також 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 характерний для представників родини *Scrophulariaceae* та деяких видів родини *Plantaginaceae*. Варто зазначити, що 3-борозно-оровий тип апертур з сітчастою скульптурою, трапляється й у деяких представників *Orobanchaceae* (зокрема, родів *Orobanche*, *Boschniakia* та *Cistanche*). Однак, за комплексом паліноморфологічних ознак (форма, розмір, будова апертур та особливості скульптури екзини) рід *Lindenbergia* відрізняється від представників родини *Orobanchaceae*.

Зіставлення паліноморфологічних даних з виділеними трибами за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (1987, Takhtajan, 1997, 2009) та молекулярно-філогенетичними даними показало, що дані паліноморфології краще, але не повністю, узгоджуються з даними молекулярної філогенетики.

РОЗДІЛ 7

МОЖЛИВІ НАПРЯМКИ ЕВОЛЮЦІЇ СПОРОДЕРМИ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН

7.1. Родина *Plantaginaceae*

Основними еволюційно значущими ознаками пилкових зерен є тип апертур та скульптура екзини (Куприянова, 1969; Praglowski, Punt, 1973; Walker, Doyle, 1975; Nowicke, Skvarla, 1979; Muller, 1984; Мейер-Меликян, 2000; Токарев, 2002, 2005; Furness, Rudall, 2004; Мосякін, Цымбалюк, 2005; Мосякін, Цимбалюк, 2006; Цимбалюк, Мосякін, 2013; Айрапетян, 1995, 2011; Wortley et al., 2015 та ін.), хоча подібність за цими ознаками може виникати паралельно в різних еволюційних лініях.

У представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae* *Russellieae* та *Antirrhineae* родини *Plantaginaceae* виявлено два типи пилкових зерен: борозний та борозно-оровий, переважає останній. Борозний тип пилкових зерен характерний для деяких представників триб *Gratioleae* (рід *Gratiola*) та *Cheloneae* (рід *Collinsia*). Найбільше різноманіття типів скульптури екзини характерне для пилкових зерен представників триби *Gratioleae*. Типи скульптури пилкових зерен цієї триби можна об'єднати у такий морфологічний ряд: гладенька, перфорована, перфоровано-зморшкувата, перфоровано-зморшкувато-бородавчаста, зморшкувата, струменясто-сітчаста, дрібносітчаста, сітчаста, сітчасто-бородавчаста. Значна різноманітність типів скульптури пилкових зерен цієї триби, очевидно, свідчить про те, що ці типи досить швидко могли сформуватися вже на ранніх етапах еволюції родини *Plantaginaceae* (Цимбалюк, Мосякін, 2014).

Типи скульптури екзини пилкових зерен триби *Angelonieae* можна об'єднати у такий морфологічний ряд: перфорована, перфоровано-зморшкувата, ямчасто-зморшкувата, перфоровано-зморшкувато-бородавчаста, дрібносітчасто-зморшкувата, дрібносітчаста, сітчаста, великосітчаста. Морфологічний ряд типів скульптури екзини триби *Cheloneae* складають такі типи: ямчаста, зморшкувата,

сітчаста; у трибі *Russellieae*: зморшкувата, дрібносітчаста; у трибі *Antirrhineae*: перфорова, сітчаста, струменясто-сітчаста.

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 особливостями скульптури екзини.

Отже, можна припустити, що вихідним (анцестральним) 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. Перехідними типами скульптури – перфоровано-зморшкувато-бородавчастий та сітчасто-бородавчастий. Таким чином, пилкові зерна різних сучасних представників триб *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae*, *Russellieae* (рис. 7.1) та *Antirrhineae* характеризуються водночас як примітивними, так і просунутішими ознаками, які по різному проявляються у різних видів (Цимбалюк, Мосякін, 2014).

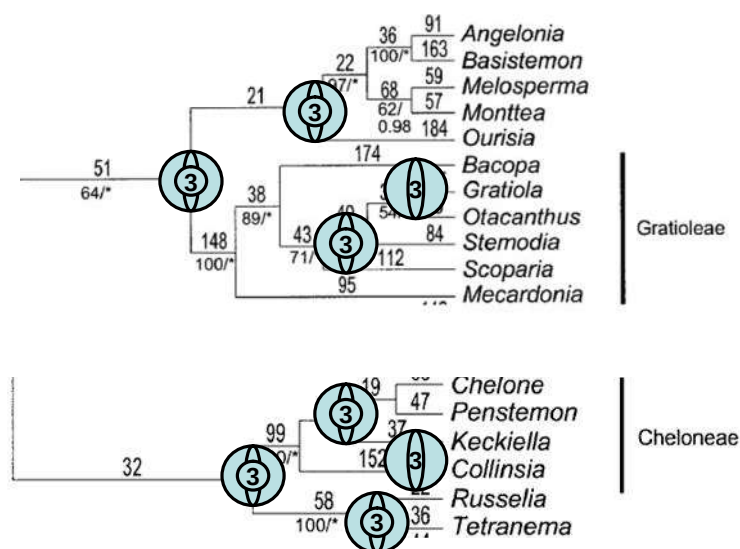


Рис. 7.1. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Gratioleae*, *Angelonieae*, *Cheloneae* та *Russellieae*) (за Albach et al., 2005).

Подальший еволюційний розвиток може відбуватися за двома напрямками: борозно-оровим і борозним (рис. 7.2). Для борозно-орового напрямку характерна гладенька, зморшкувата, ямчаста, зморшкувано-ямчаста, сітчаста скульптура екзини, яка властива для пилкових зерен представників триб *Hemiphragmateae*, *Digitaleae* та *Veroniceae* (зокрема, представників родів *Paederota*, *Neopicrorhiza*, *Pseudolysimachion*, *Wulfenia*, *Wulfeniopsis*, *Veronicastrum*, *Scrofella*, *Picrorhiza* та *Lagotis*). Подальші еволюційні зміни борозно-орового типу шляхом редукції ор приводять 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* (рід *Aragoa*). Наступним щаблем еволюційного розвитку борозно-орового напрямку є поява просунутіших типів скульптури екзини: струменястого, струменясто-сітчастого, сітчасто-паличкового, гранулярного, горбкуватого, шипикуватого та шипикувано-горбкуватого.

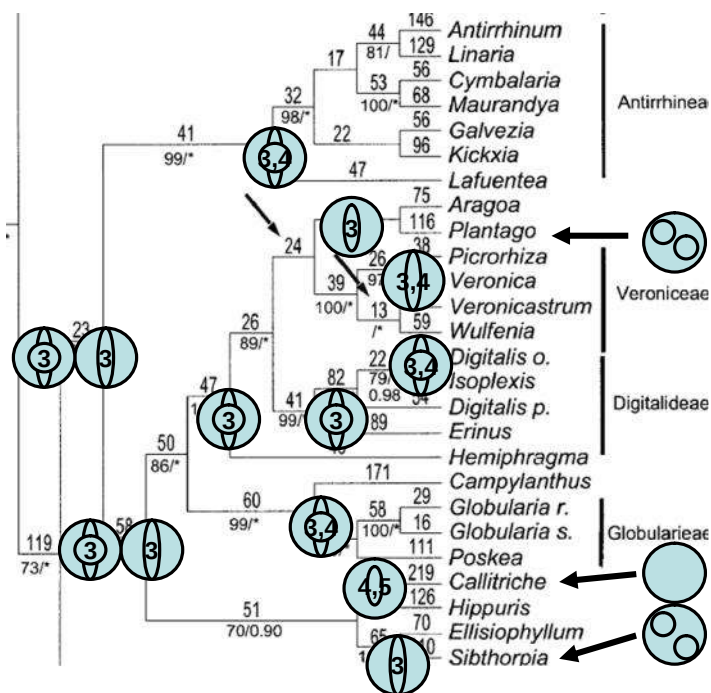


Рис. 7.2. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Antirrhineae*, *Globularieae*, *Callitricheae*, *Sibthorpieae*, *Hemiphragmateae*, *Digitaleae* та *Veroniceae*) (за Albach et al., 2005).

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

Поровий тип апертур виникає також у пилкових зерен роду *Sibthorpia* (триба *Sibthorpieae*), однак скульптура екзини у них сітчаста, на відміну від таких роду *Plantago*, які характеризуються просунутішою шипикуватою та шипикувато-горбкуватою скульптурою екзини. Очевидно, це пов'язано з різними типами запилення у цих рослин (Juan et al., 1999). Тимчасом, пилкові зерна роду *Ellisiophyllum* (триба *Sibthorpieae*), характеризуються перехідним струменясто-шипикуватим типом скульптури екзини.

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. Подальші еволюційні зміни могли призвести до утворення лептомного та спеціалізованого безапертурного типу 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. Різні типи скульптури екзини у пилкових зерен видів роду *Callitriche*, очевидно, пов'язані з переходом до водного способу життя та відповідними пристосуваннями до різних способів запилення (анемофілія, епі- та гіпогідрофілія) (Цимбалюк, Мосякін, 2009). L. Lu зі співавторами (2015) відзначають морфологічні ознаки пилкових зерен, які характеризують різні типи запилення і наголошують, що водні рослини можуть характеризуватися безапертурними пилковими зернами.

Таким чином, у кожному із вказаних двох напрямків еволюції пилкових зерен у родині *Plantaginaceae* виявлено свої особливості. Так, для борозно-

орового напрямку характерна редукція ор і утворення борозного типу, в подальшому шляхом вкорочення борозен – утворення порового типу. У борозному напрямку вкорочення борозен призводить до утворення перехідного ругатного та лептомного типів та до найбільш спеціалізованого безапертурного типу (рис. 7.3). Варто зазначити, що в борозно-оровому і борозному напрямках могли паралельно виникати просунутіші шипикувато-ямчастий, шипикувато-сітчастий, шипикуватий, горбкуватий, шипикувато-горбкуватий типи скульптури екзини. Для безапертурного типу характерна сітчасто-паличкова та сітчасто-зірчаста скульптура екзини. Примітивними у пилкових зерен родини *Plantaginaceae* можна вважати гладенький, перфорований, ямчастий, дрібносітчастий та сітчастий типи скульптури (рис. 7.4).

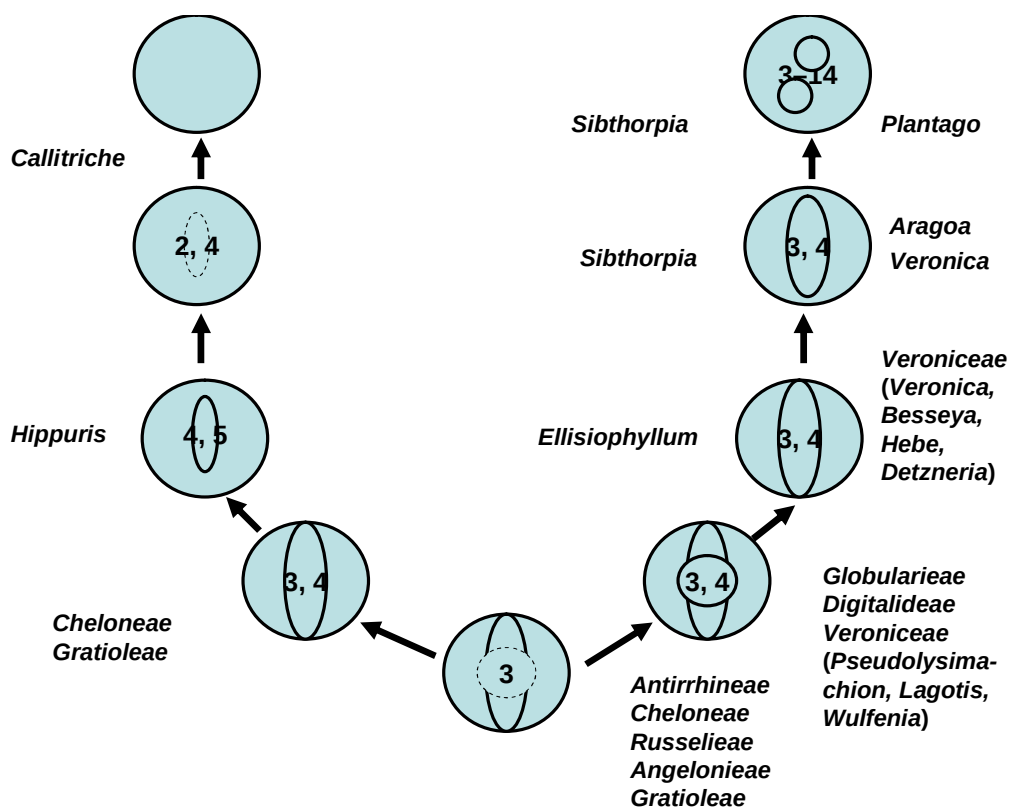
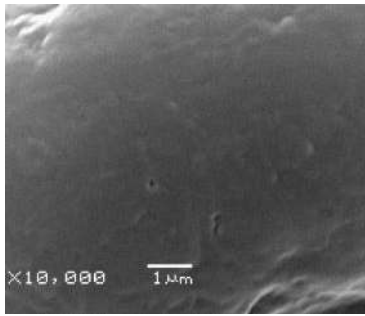
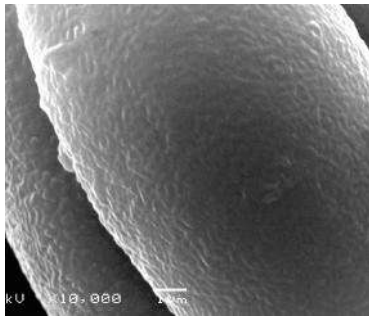


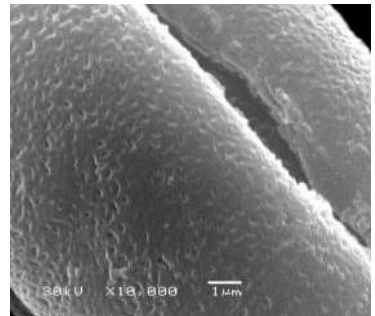
Рис. 7.3. Можливі напрямки морфологічної еволюції апертурних типів у родині *Plantaginaceae*.



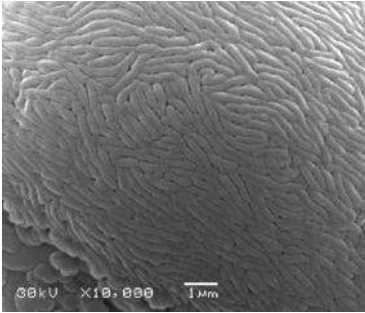
1



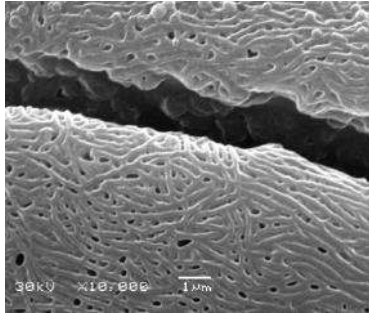
2



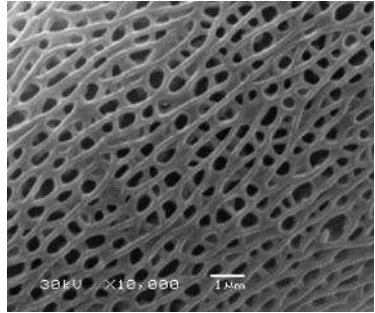
3



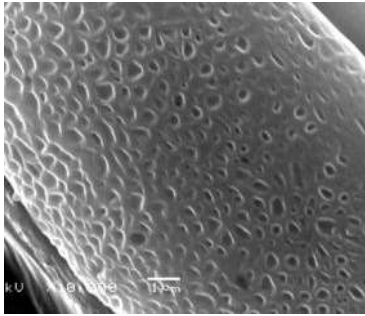
4



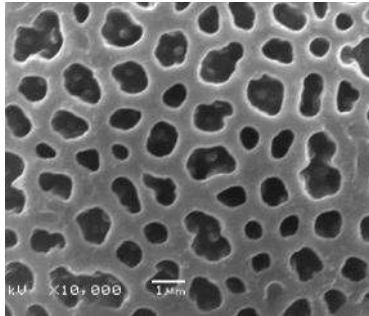
5



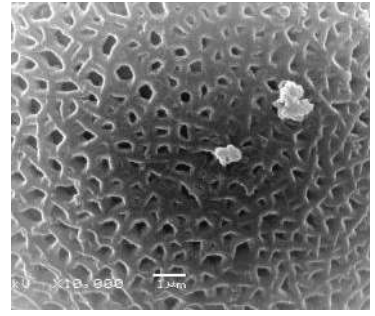
6



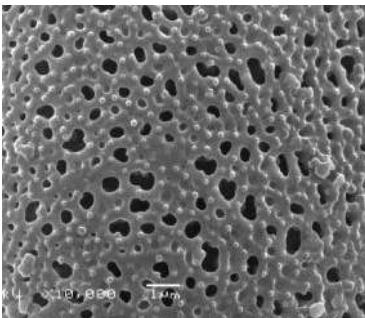
7



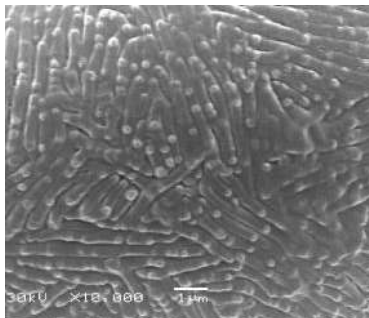
8



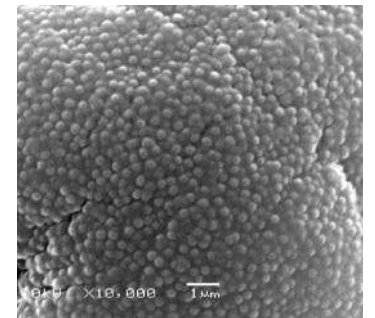
9



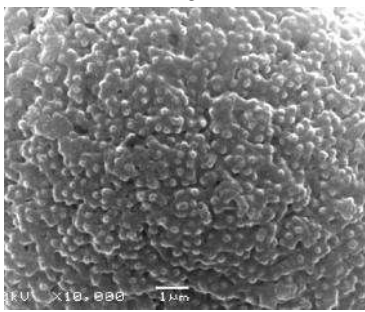
10



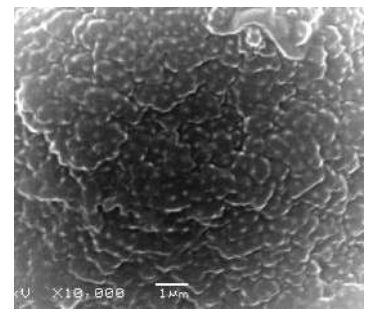
11



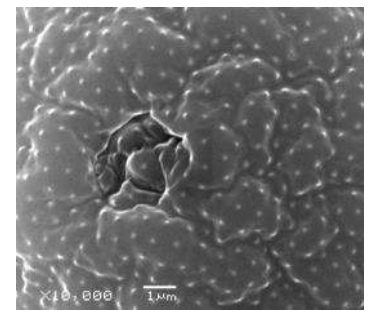
12



13



14



15

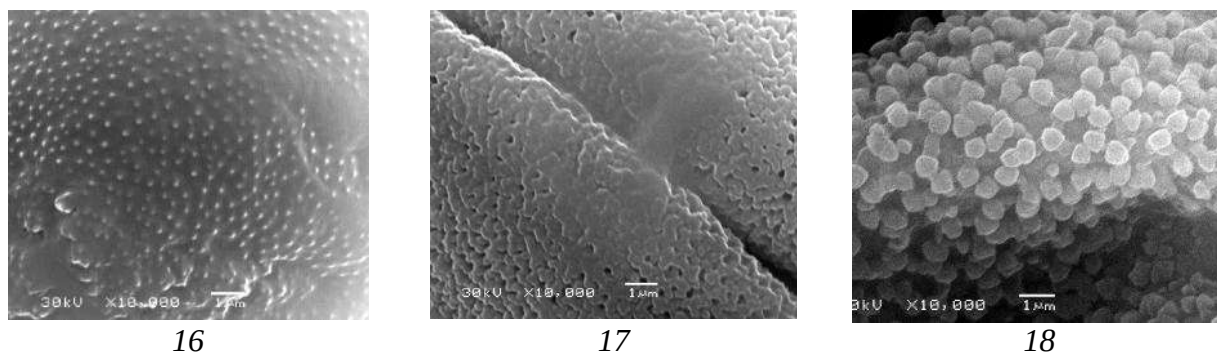


Рис. 7.4. Типи скульптури екзини: 1 – *Veronica spicata*; 2 – *V. viscosula*; 3 – *Campylanthus salsoloides*; 4 – *Veronica polita*; 5 – *V. taurica*; 6 – *V. gentianoides*; 7 – *V. spuria*; 8 – *Lagotis integrifolia*; 9 – *Sibthorpia repens*; 10 – *Lagotis korolkovii*; 11 – *Ellisiophyllum pinnatum*; 12 – *Veronica triphyllos*; 13 – *V. praecox*; 14 – *Hippuris vulgaris*; 15 – *Plantago albicans*; 16 – *Veronica hederifolia*; 17 – *V. peregrina*; 18 – *Callitriche cophocarpa*. 1 – гладенький; 2 – зморшкуватий; 3 – ямчастий; 4 – струменястий; 5 – струменясто-ямчастий; 6 – струменясто-сітчастий; 7–9 – сітчастий; 10 – шипикувато-сітчастий; 11 – шипикувато-струменястий; 12 – гранулярний; 13–15 – шипикувато-горбкуватий; 16 – шипикуватий; 17 – сітчасто-паличковий; 18 – сітчасто-зірчастий.

7.2. Родина *Scrophulariaceae*

Вихідним типом апертур пилкових зерен у предків родини *Scrophulariaceae* можна припустити 3-борозно-оровий, який характерний для пилку багатьох представників усіх триб родини. У трибі *Hemimerideae* виявлено два типи пилкових зерен: борозно-оровий і борозний. Зокрема, для пилкових зерен роду *Colpias* характерний 3-борозно-оровий тип апертур з шершавою та ямчастою скульптурою екзини, які можна вважати примітивними. Подальші еволюційні зміни могли привести 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* характерний борозний тип пилкових зерен. Зокрема, для пилкові зерна роду *Alonsoa* мають 3-борозний тип, який можливо утворився шляхом редукції ор. Подальші еволюційні зміни могли призвести до збільшення кількості борозен і до утворення 4-, 5-, 6-, 7-борозного типу у пилкових зерен представників родів *Diclis* та *Hemimeris* (рис. 7.5). Скульптура екзини пилкових зерен ямчаста, зморшкувато-дрібносітчаста та дрібносітчаста; скульптура борозних мембран гладенька, зерниста й зморшкувата. Для пилкових зерен представників триби *Hemimerideae* характерні різні типи скульптури екзини та борозних мембран, які простежуються в пилкових зерен інших триб родини *Scrophulariaceae*.

Подальша еволюція борозно-орового типу могла відбуватися у напрямку до збільшення кількості ор і утворення 3-борозно-2-орового типу апертур, який характерний для пилкових зерен представників триб *Leucophylleae* та *Myoporeae*. Також змінюється форма ор – від округлих до еліптичних. Вищевказаний тип апертур виявлено у пилкових зерен лише цих триб. Для пилкових зерен представників родів триб *Leucophylleae* та *Myoporeae* характерні ямчастий, зморшкуватий, зморшкувато-дрібноперфорований, дрібносітчастий та сітчастий типи скульптури екзини та гладенькі й зернисті апертурні мембрани. Пилкові зерна роду *Androya* мають 3-борозно-оровий тип апертур з гладенькою скульптурою екзини (Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015b). Вихідними типами скульптури екзини для пилку представників триб *Leucophylleae* та *Myoporeae* можна припустити ямчастий, зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий, зморшкувато-дрібносітчастий, які характерні для таких триби *Hemimerideae*.

Ймовірно, подальші еволюційні зміни 3-борозно-орового типу могли призвести до утворення 3-зливо-борозно-орового, що характерний лише для пилкових зерен усіх досліджених нами представників триби *Aptosimeae* (роди *Anticharis*, *Aptosimum* і *Peliostomum*) (рис. 7.5). Для пилкових зерен триби

Aptosimeae характерна струменяста скульптура екзини; гладенька, зерниста та зернисто-горбкувата на орах або зерниста на борознах скульптура борозних мембран (Mosyakin, Tsybalyuk, 2015b). Можна припустити, що вихідними типами скульптури екзини для пилкових зерен представників триби *Aptosimeae* були зморшкуватий, зморшкувато-ямчастий та зморшкувато-дрібносітчастий, які також характерні для пилку триби *Hemimerideae*.

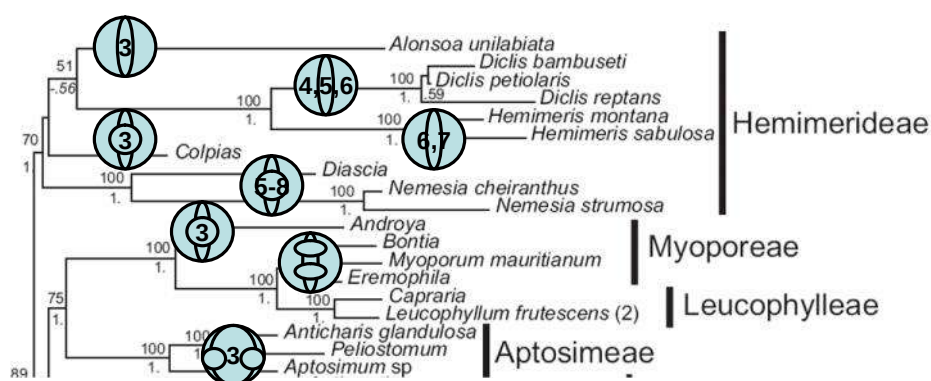


Рис. 7.5. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Hemimerideae*, *Leucophylleae*, *Myoporeae* та *Aptosimeae*) (за Oxelman et al., 2005).

Пилкові зерна представників триб *Buddlejeae* та *Teedieae* мають 3-, 4-, 5-борозно-оровий тип апертур. Можна припустити, що збільшення кількості борозен у 3-борозно-оровому типі призвело до утворення 4-, 5-борозно-орового типу, як у пилкових зерен представників триб *Buddlejeae* (роди *Buddlejea*, *Emorya*) та *Teedieae* (роди *Oftia*, *Teedia*) (рис. 7.6). Скульптура борозних мембран переважно гладенька, зрідка рідко зерниста, скульптура екзини гладенька, шершава, перфорована, ямчаста. Такі типи скульптури також є примітивними. Однак варто зазначити, що у пилкових зерен представників цих триб спостерігається й просунутіша добре розвинена сітчаста та великосітчаста

скульптура екзини, зокрема у трибі *Teedieae* (рід) *Phygelius* та у трибі *Buddlejeae*, (рід *Gomphostigma*). Такі типи скульптури екзини характерні для пилкових зерен представників просунутіших триб *Scrophularieae* та *Limoselleae* (Mosyakin, Tsymbalyuk, 2015a).

У пилкових зерен триби *Scrophularieae*, які мають 3-(4)-борозно-оровий тип апертур, відбуваються еволюційні зміни в будові апертур: утворюються борозни з більш чіткими краями й кінцями, ори при цьому нечіткі або чіткі, округлі (рис. 7.6). Скульптура борозних мембран гладенька, скульптура екзини дрібносітчаста, сітчаста й великосітчаста.

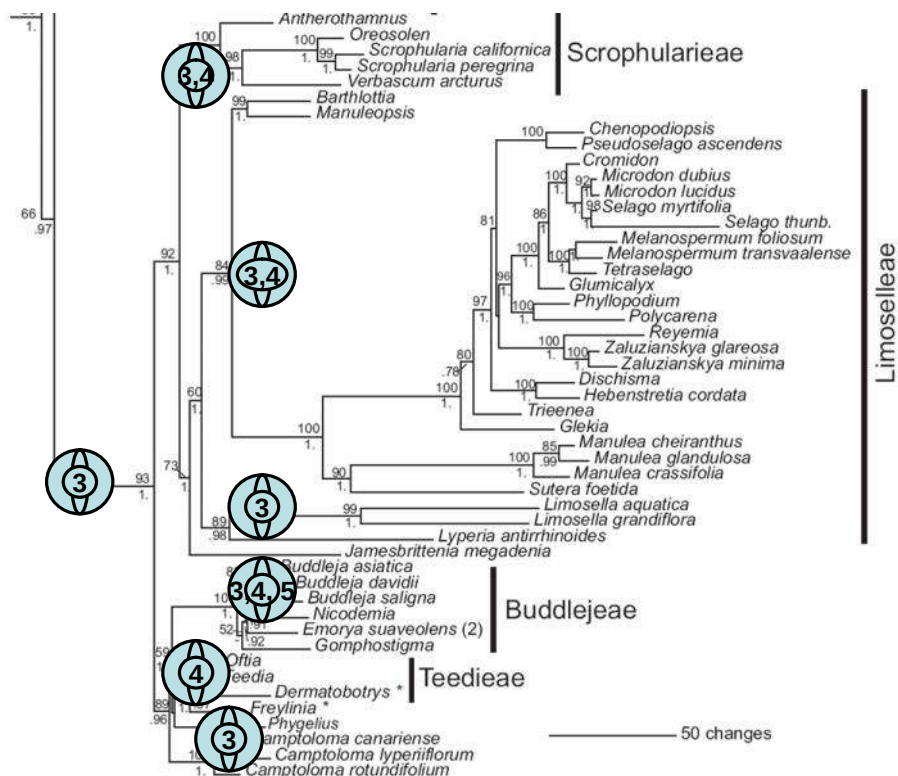


Рис. 7.6. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Teedieae*, *Buddlejeae*, *Scrophularieae* та *Limoselleae*) (за Oxelman et al., 2005).

У трибі *Limoselleae* подальша спеціалізація апертур приводить до потовщення країв борозен, у деяких випадках до потовщення країв ор, а також до еліптичної або прямокутної форми ор. На відміну від попередньої триби, у пилкових зерен представників триби *Limoselleae* спостерігається перехід від

гладенької до гранулярної або зернистої скульптури борозних мембран. Сітчаста й великосітчаста скульптура екзини разом з гранулярною або зернистою скульптурою поверхні мембран є просунутішою ознакою.

Отже, у родині *Scrophulariaceae* 3-борозно-оровий тип апертур, ймовірно, дав початок таким еволюційно-морфологічним рядам:

1) редукція ор і утворення 3-борозного типу (рід *Alonsoa* триби *Hemimerideae*);

2) збільшення кількості борозен і утворення 4-, 5-, 6-, 7-борозного типів (роди *Diclis* та *Hemimeris* триби *Hemimerideae*);

3) збільшення кількості борозен і утворення 5-, 6-, 7-, 8-борозно-орового типів (роди *Diascia* та *Nemesia* триби *Hemimerideae*);

4) злиття борозен на апокольпіумах 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 типів апертур могла відбуватися від борозно-орового до багато-борозно-орового (шляхом збільшення кількості борозен); збільшенням кількості ор і перехід до борозно-2-орового типу, злиттям борозен та утворенням зливо-борозно-орового, редукцією ор та утворенням борозного типу (рис. 7.7).

Типи скульптури екзини пилкових зерен родини *Scrophulariaceae* можна об'єднати у такий еволюційно-морфологічний ряд: гладенький, шершавий, перфорований, ямчастий, дрібносітчастий, зморшкуватий, зморшкувато-дрібноперфорований, зморшкувато-ямчастий, зморшкувато-сітчастий, струменястий, струменясто-сітчастий, сітчастий, великосітчастий (рис. 7.8).

Примітивними типами скульптури екзини пилкових зерен у родині *Scrophulariaceae* можна припустити гладенький, шершавий, перфорований, ямчастий та дрібносітчастий, а просунутішими – сітчастий та великосітчастий. Перехідними типами скульптури можна розглядати зморшкуватий, зморшкувато-

дрібноперфорований, зморшкувато-ямчастий, зморшкувато-сітчастий, струменястий, струменясто-сітчастий.

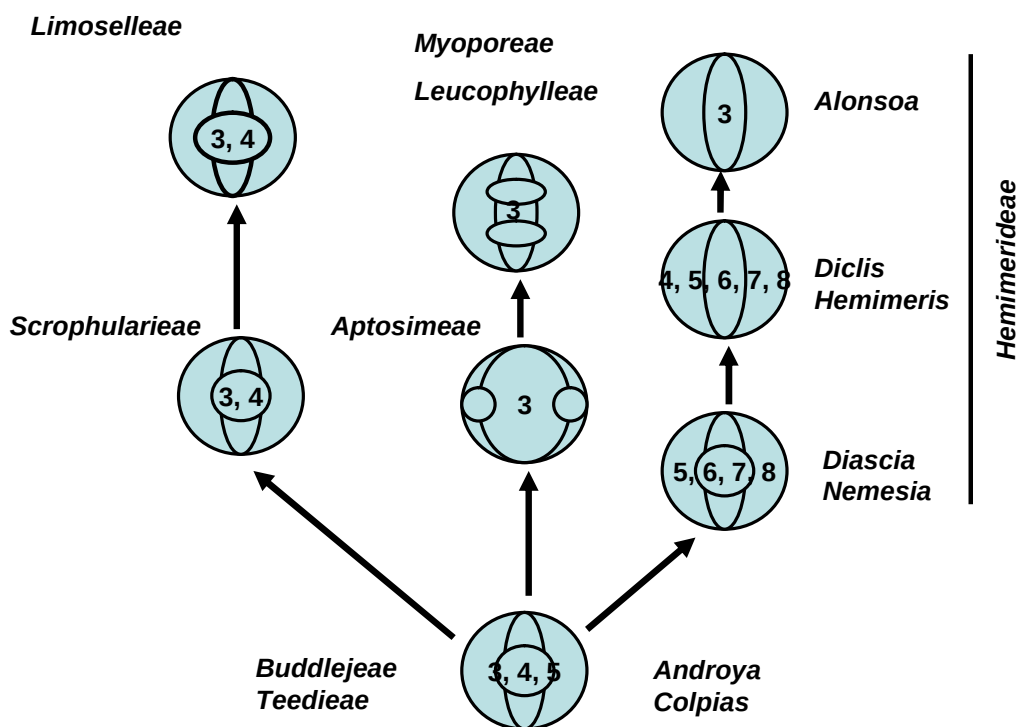
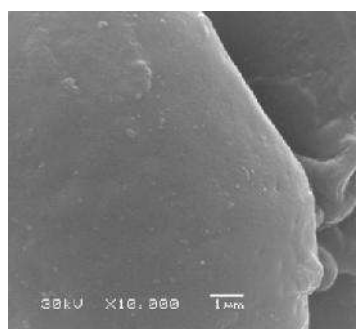
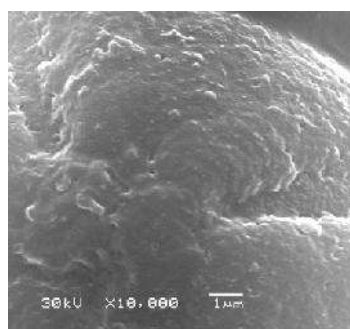


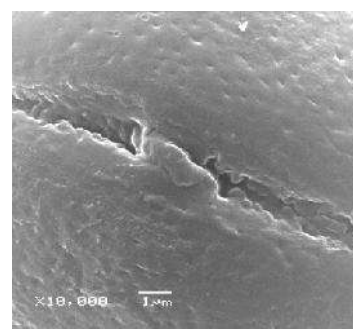
Рис. 7.7. Можливі напрямки морфологічної еволюції апертурних типів у родині *Scrophulariaceae*.



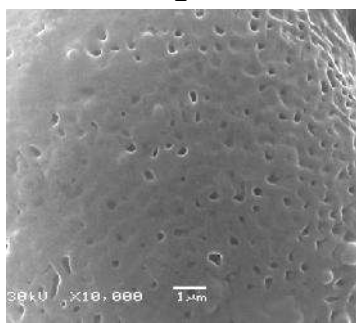
1



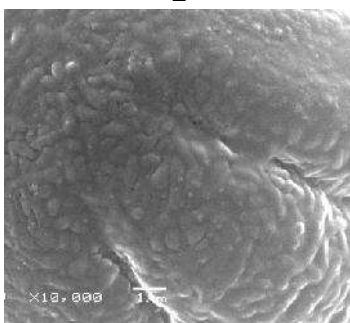
2



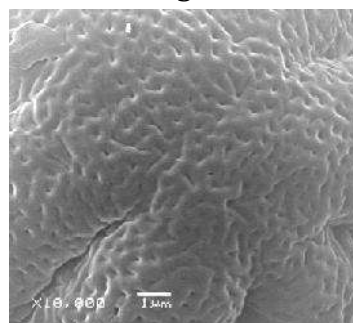
3



4



5



6

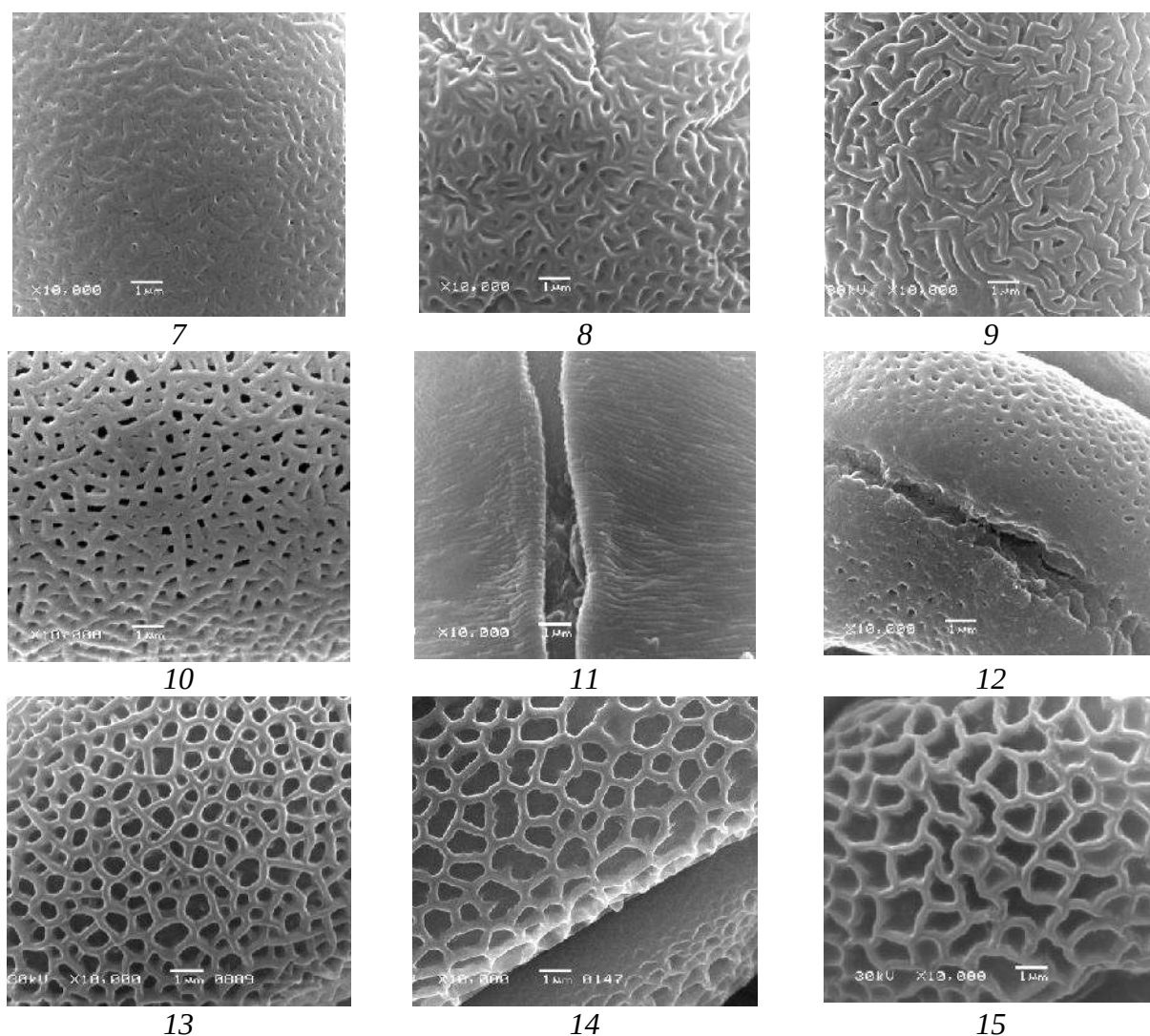


Рис. 7.8. Типи скульптури екзини у пилкових зерен представників родини *Scrophulariaceae*: 1 – *Freylinia lanceolata*; 2 – *Teedia lucida*; 3 – *Oftia revoluta*; 4 – *Eremophila rotundifolia*; 5 – *Nemesia strumosa*; 6 – *Diascia elongata*; 7 – *Eremophila glabra*; 8 – *Hemimeris sabulosa*; 9 – *Eremophila debilis*; 10 – *Alonsoa unilabiata*; 11 – *Anticharis implicata*; 12 – *Diclis ovata*; 13 – *Scrophularia vernalis*; 14 – *S. rupestris*; 15 – *Zaluzianskya capensis*. 1 – гладенький; 2 – шершавий; 3 – перфорований; 4 – ямчастий; 5 – зморшкуватий; 6, 7 – зморшкувато-ямчастий; 8–10 – зморшкувато-дрібносітчатий; 11 – струменястий; 12 – дрібносітчатий; 13 – струменясто-сітчатий; 14, 15 – великосітчатий.

7.3. Родина *Orobanchaceae*

У межах родини *Orobanchaceae* вихідним типом пилкових зерен можна припустити борозно-оровий, який характерний для представників клади I, що включає рід *Lindenbergia*. Пилкові зерна роду *Lindenbergia* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою екзини. Борозни довгі з нечіткими, зрідка чіткими краями, ори нечітко виражені, борозні мембрани гладенькі. У подальшому шляхом редукції ор утворився борозний тип, який характерний для пилкових зерен представників клади II, що включає роди *Siphonostegia*, *Schwalbea*, *Monochasma*, *Cymbaria* (включаючи *Cymbochasma*) та *Bungea* з сітчасто-паличковою скульптурою екзини. Перехідним типом скульптури екзини від сітчастої до сітчасто-паличкової можна вважати сітчасто-паличково-зморшкуватий, який характерний для пилкових зерен роду *Cymbaria*.

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

гранулярний, у *Castilleja* – зморшкуватий, зморшкувато-сітчастий, сітчасто-паличково-зморшкуватий, сітчастий та бородавчастий, у *Pedicularis* – дрібнозернистий, дрібнозернисто-перфорований, дрібнозернисто-горбкуватий, дрібнозернисто-горбкувато-перфорований, дрібноямчастий, бородавчастий, дрібносітчастий, дрібноперфорований. У пилкових зерен роду *Pedicularis* еволюційні зміни могли призвести до утворення злитоборозного типу апертур (рис. 7.10).

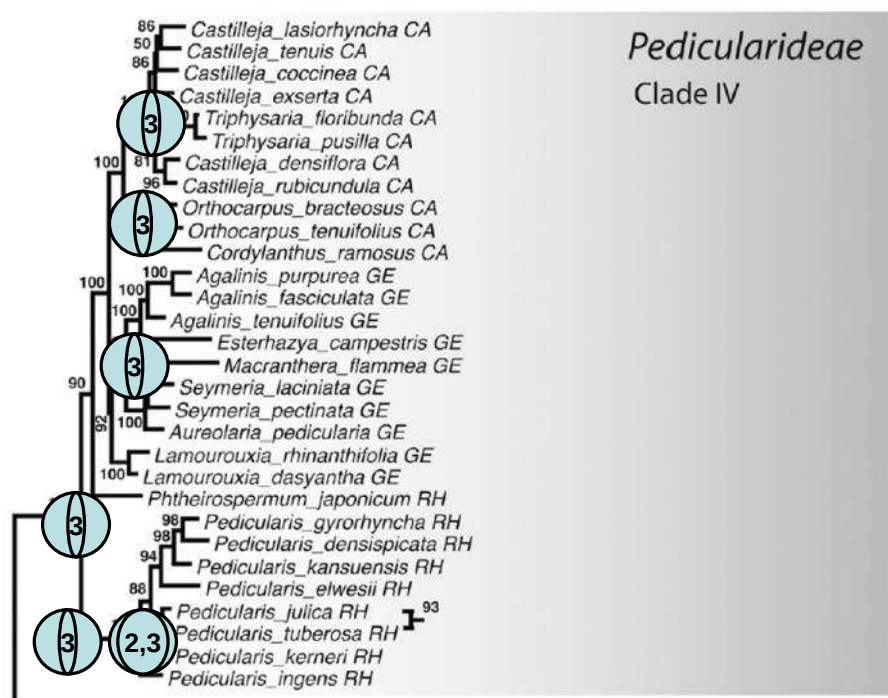


Рис. 7.10. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клада *Pedicularideae*) (за McNeal et al., 2013).

Отже, еволюція апертурних типів у кладі IV імовірно відбувалася від борозного до злитоборозного, скульптура екзини – від сітчасто-паличкової до зморшкувато-сітчасто-паличкової, сітчастої та бородавчастої.

У кладі V, що охоплює роди *Bartsia*, *Bellardia*, *Melampyrum*, *Parentucellia*, *Odontites*, *Euphrasia*, *Tozzia*, *Rhynchochoris*, *Lathraea*, *Rhinanthus*, *Pterydiella* також домінує 3-борозний тип пилкових зерен, зрідка трапляється 4-борозний, переважає сітчасто-паличкова скульптура. Для пилкових зерен родів *Bellardia*,

Parentucellia, *Euphrasia*, *Odontites* окрім сітчасто-паличкового характерний перехідний сітчасто-паличково-зморшкуватий тип скульптури екзини. У пилкових зерен видів родів *Rhinanthus*, *Odontites* спостерігається перехід до просунутішої переплетено-сітчастої та сітчастої скульптури, у видів роду *Tozzia* – до гранулярно-перфорованої скульптури.

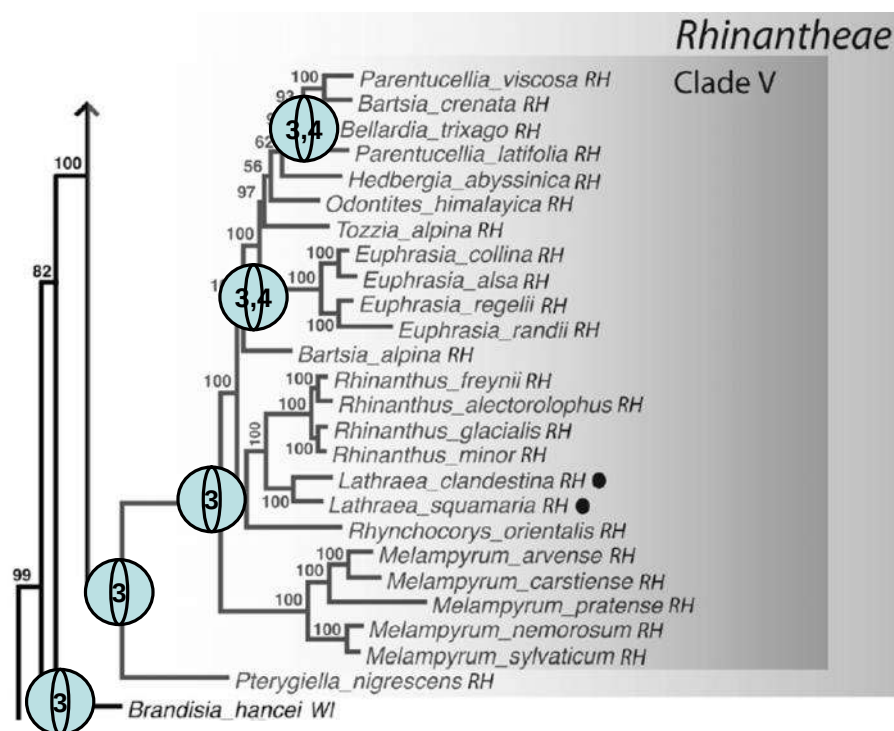


Рис. 7.11. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клада *Rhinanthaeae*) (за McNeal et al., 2013).

Для пилкових зерен видів родів *Rhynchocorys* та *Melampyrum* не характерна сітчасто-паличкова скульптура екзини. Так, пилкові зерна видів роду *Rhynchocorys* з перфорованою скульптурою, пилкові зерна видів роду *Melampyrum* – з різними типами скульптури: переплетено-дрібносітчастим, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватим, горбкуватим, зморшкуватогорбкуватим, зернистим, зернисто-горбкуватим, різногорбкуватим, бородавчастим, рібнобородавчастим, великобородавчастим, дрібноперфорованим. У пилкових зерен видів роду *Melampyrum* спостерігається перехід від

переплетено-дрібносітчастого до горбкуватого та бородавчастого типів скульптури.

У кладі VI, що охоплює роди *Melasma*, *Escobedia*, *Alectra*, *Hyobanche*, *Aeginetia*, *Xylocalyx*, *Sopubia*, *Striga*, *Buchnera*, *Radamaea*, *Nesogenes*, *Cycnium* домінує 3-борозний тип апертур з сітчасто-паличковою скульптурою екзини. Еволюційні зміни у пилкових зерен цієї класи могли відбуватися у напрямку збільшення кількості борозен й утворення 4-, 5-борозного типу з ямчастою та ямчасто-зморшкуватою скульптурою екзини у пилкових зерен родів *Striga* і *Buchnera*. Подальші еволюційні зміни імовірно призвели до вкорочення борозен й утворення 4-ругатного типу апертур у пилкових зерен видів родів *Cycnium* та *Radamaea* з сітчасто-паличковою скульптурою у *Radamaea* й утворенням сітчасто-паличково-зернистої скульптури у роду *Cycnium* (рис. 7.12).

Отже, у кладі VI (*Buchnereae*), що містить голопаразитних представників, еволюційні зміни типів апертур могли відбуватися паралельно до таких у кладі III (*Orobanchaeae*).

Таким чином, у пилкових зерен представників родини *Orobanchaceae* еволюція типів апертур імовірно йшла в напрямку від борозно-орового типу, який характерний для пилкових зерен представників родів *Lindenbergia*, *Boschniakia*, *Cistanche*, *Orobanche*. Подальші еволюційні зміни шляхом редукції ор могли призвести до утворення борозного типу, який характерний для пилкових зерен представників усіх клад. Ймовірно, у подальшому відбувається злиття борозен та утворення злитоборозного типу апертур, як у пилкових зерен роду *Pedicularis*. За даними [Zare et al., 2014] злитоборозний тип апертур трапляється також у пилкових зерен роду *Orobanche*. Отже, злитоборозний тип апертур міг виникати паралельно укладах *Orobanchaeae* та *Pedicularideae* (див. рис. 7.14). Подальші еволюційні зміни борозного типу могли призвести до збільшення кількості борозен, їх вкороченням та утворенням ругатного типу, як у пилкових зерен представників клад *Orobanchaeae* та *Buchnereae*. У подальшому зменшується кількість руг, які згодом повністю зникають, що приводить до утворення безапертурного типу у пилкових зерен класи *Orobanchaeae*. Вихідним типом

скульптури екзини у пилових зерен представників родини *Orobanchaceae* можна вважати сітчастий, як у пилових зерен непаразитних рослин, в подальшому утворюється сітчасто-паличковий тип скульптури екзини, який характерний для пилових зерен представників усіх клад родини *Orobanchaceae* та перехід до просунутішої гемматної скульптури екзини. У пилових зерен класу *Orobanchae* виявлено майже усі характерні для родини *Orobanchaceae* типи апертур та скульптури екзини.

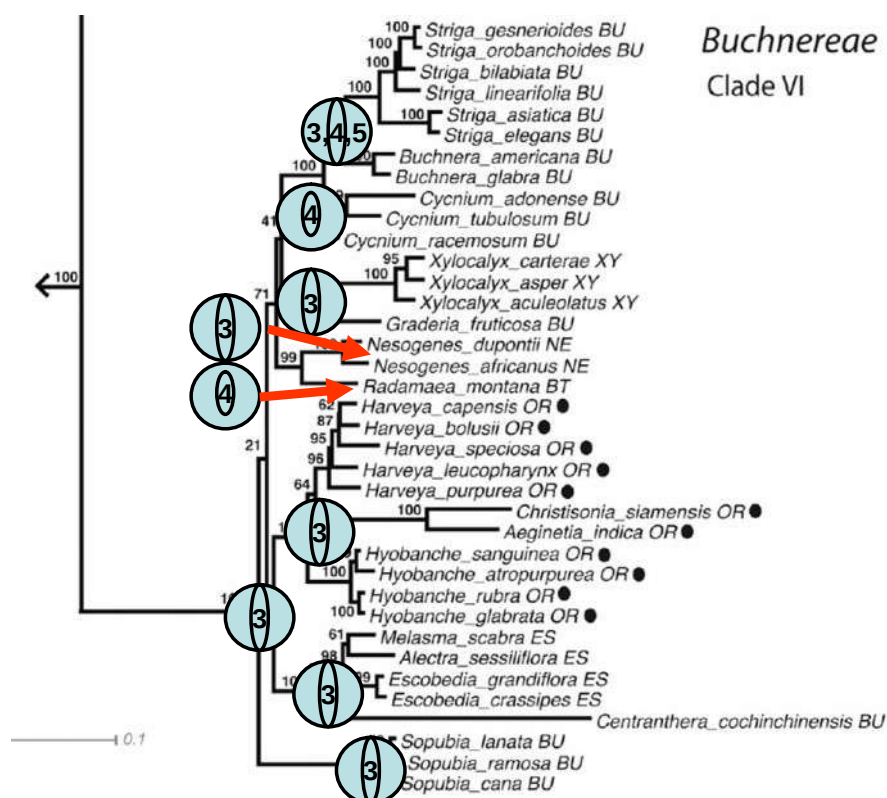


Рис. 7.12. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева (клади *Buchnereae*) (McNeal et al., 2013).

J.P. Minkin та W.H. Eshbaugh (1989), досліджуючи пилові зерна з родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*, запропонували еволюційні тренди скульптури екзини: пилові зерна непаразитних рослин характеризуються сітчастою скульптурою екзини, тоді як паразитних – сітчасто-паличковою з переходом до паличкової. Подібні тренди скульптури екзини запропонували M. Bolliger та L. Wick (1990) на підставі результатів дослідження пилових зерен представників

триби *Rhinantheae*. Вони також запропонували розглядати сітчасто-паличково-зморшкуватий тип, як перехідний тип скульптури екзини від сітчастого до сітчасто-паличкового або навпаки. Автори відзначають, що дрібносітчастий тип скульптури дуже близький до сітчасто-паличкового і може утворитися шляхом злиття редукованих голівок паличок (Bolliger, Wick, 1990). L. Lu зі співавторами (Lu et al., 2007) на підставі дослідження пилкових триби *Rhinantheae*, підтверджують висновки попередніх авторів і демонструють перехід від сітчасто-паличкового типу скульптури через перехідний сітчасто-паличково-зморшкуватий до сітчастого. Автори (Lu et al., 2007) показують, що сітчасто-паличковий тип скульптури екзини є примітивний, а просунутіші типи – ямчастий, гранулярний, зморшкуватий, сітчастий, сітчасто-зморшкуватий і бородавчастий.

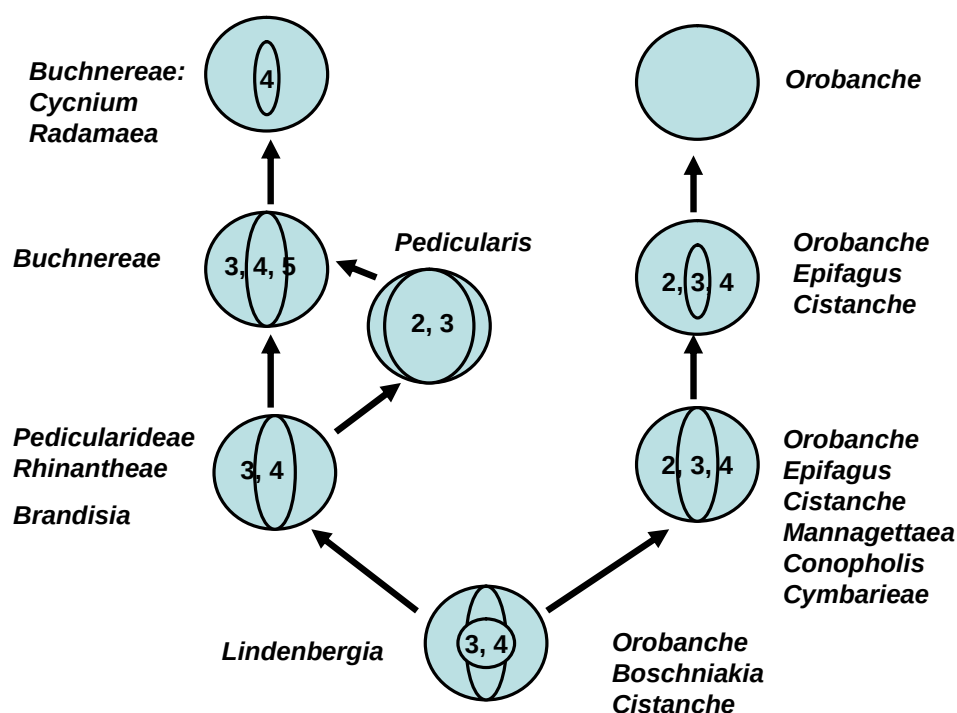


Рис. 7.13. Можливі напрямки морфологічної еволюції апертурних типів у родині *Orobanchaceae* (оригінальні дані).

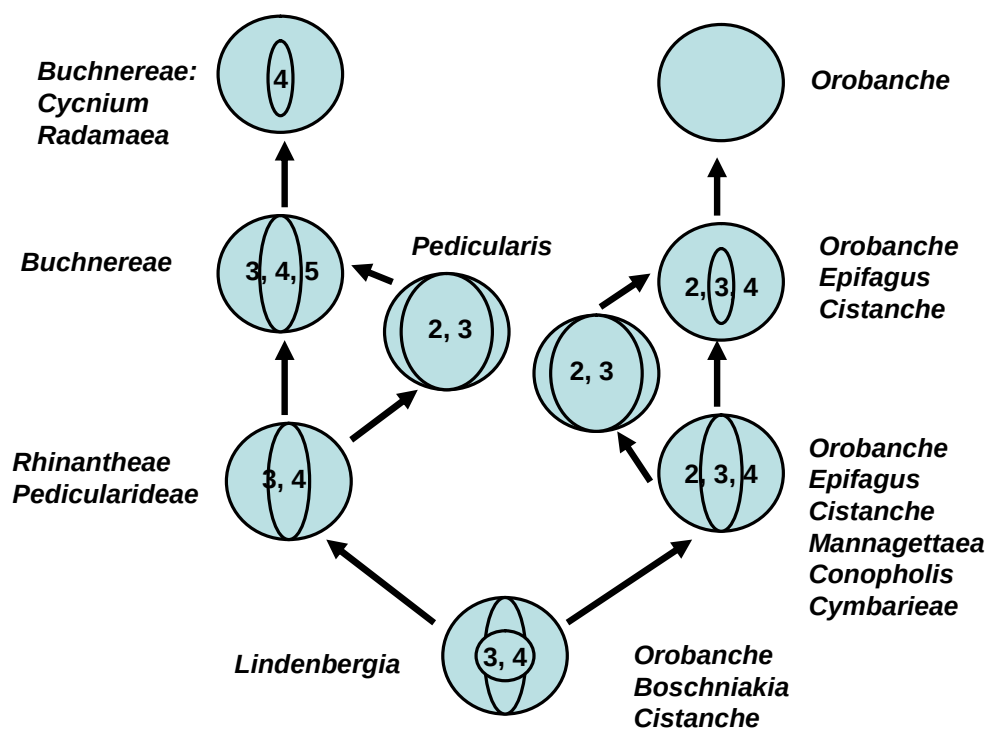


Рис. 7.14. Можливі напрямки морфологічної еволюції апертурних типів у родині *Orobanchaceae* (оригінальні та літературні дані).

Загалом для родини *Orobanchaceae* перехідними типами скульптури ми вважаємо можна розглядати сітчасто-паличково-зморшкуватий, зморшкуватоямчастий, сітчасто-паличково-ямчастий, зернисто-зморшкуватий та зернистобородавчастий. Подальші еволюційні зміни могли призвести до утворення просунутіших типів скульптури екзени: бородавчастий, гранулярний, дрібнозернистий, дрібнозернисто-перфорований, дрібнозернисто-горбкуватий, дрібнозернисто-горбкувато-перфорований, дрібноямчастий, бородавчато-гемматний, гемматний, сітчасто-зірчастий та ямчато-гемматний (див. рис. 7.15).

Виявлені нами еволюційні тенденції скульптури екзени пилкових зерен у родині *Orobanchaceae* (перехід від сітчастої скульптури до сітчасто-паличкової й до просунутішої сітчастої та переплетено-сітчастої) узгоджується з гіпотезами попередніх авторів (Minkin, Eshbaugh, 1989; Bolliger, Wick, 1990; Lu et al., 2007).

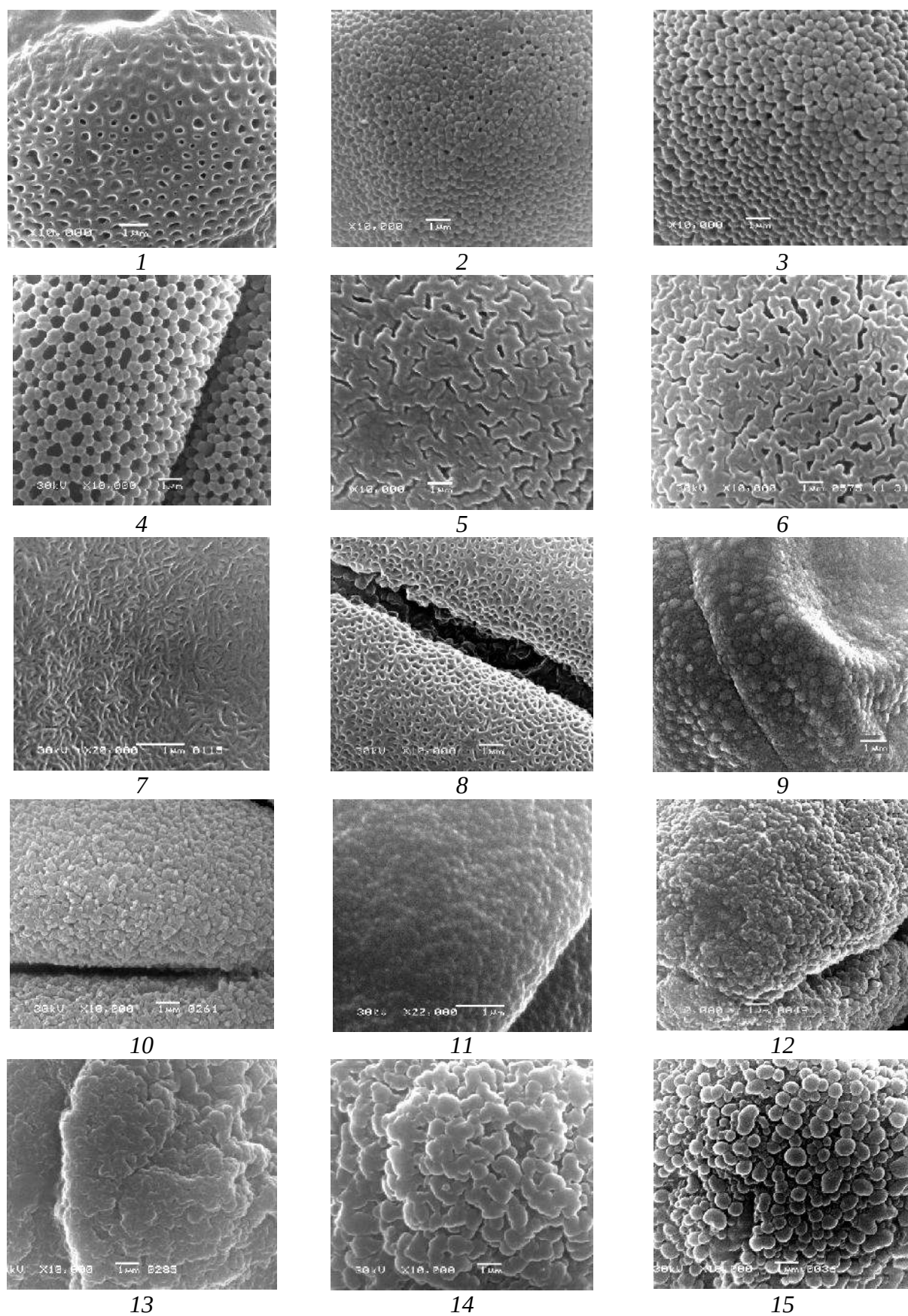


Рис. 7.15. Типы скульптуры экзины: 1 – *Lindenbergia philippinensis*; 2 – *Siphonostegia chinensis*; 3 – *Phtheirospermum chinense*; 4 – *Xylocalyx carteriae*; 5 –

Cymbaria daurica; 6 – *Castilleja septentrionalis*; 7 – *Melampyrum saxosum*; 8 – *Rhinanthus minor*; 9 – *Melampyrum polonicum*; 10 – *Orobanche ramosa*; 11 – *Pedicularis sibthorpii*; 12 – *Orobanche cernua*; 13 – *O. sarmatica*; 14 – *Phelipea coccinea*; 15 – *Orobanche caryophyllaceae*; 1 – дрібносітчаста; 2, 3 – сітчасто-паличкова; 4 – сітчасто-зірчаста; 5, 6 – сітчасто-паличково-зморшкувата; 7, 8 – переплетено-дрібносітчаста; 9 – горбкувата; 10 – сітчасто-паличково-зерниста; 11, 12 – дрібнозернисто-горбкувата; 13 – бородавчаста; 14 – бородавчасто-гемматна; 15 – гемматна.

РОЗДІЛ 8

ПОРІВНЯЛЬНИЙ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ РОДИН ПОРЯДКУ
LAMIALES

Порядок Lamiales**Підпорядок Gesneriineae****Родина Tetrachondraceae Wettst.**

За новітніми молекулярно-філогенетичними даними родина *Tetrachondraceae* представлена двома родами: *Polypremum* L. (1 вид) і *Tetrachondra* Petrie ex Oliver (2 види) (APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012, Olmstead, 2012, 2016), що поширені в Новій Зеландії, на південному сході Сполучених Штатів до півночі Південної Америки, Вест-Індії, Парагваї, південній Патагонії, Вогненній Землі. За останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) розглядаються дві самостійні родини: *Polypremaceae* L. Watson ex Doweld et Reveal (під *Polypremum*) і *Tetrachondraceae* (під *Tetrachondra*).

Відомості про пилкові зерна представників цих родів нечисленні. За даними W. Punt, P.W. Leenhouts (1967) пилкові зерна *Polypremum procumbens* 3-борозні або 3-борозно-орові, з гладенькою і перфорованою скульптурою, середнього або дрібного (Erdtman, 1952) розміру. За даними G. Erdtman (1952) пилкові зерна *Tetrachondra patagonica* 3-борозно-орові. У вищевказаних публікаціях відсутні мікрофотографії пилових зерен видів, що ускладнює порівняльну цінність цих даних.

Родина Calceolariaceae Olmstead

Родина *Calceolariaceae* включає два роди і 275 видів: *Calceolaria* L. (240–270) і *Jovellana* Ruiz & Pav. (6) (Olmstead et al., 2001; APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012; Olmstead, 2012, 2016), що поширені в Мексиці, на заході Південної Америки, на Фолклендських островах, у Новій Зеландії. Наводиться також монотипний рід *Porodittia* G. Don (= *Calceolaria*). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987; Takhtajan, 1997) ці роди належали до окремої триби

Calceolarieae, родини *Scrophulariaceae*. У останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор виділив самостійну родину *Calceolariaceae* і помістив її до порядку *Lamiales*. Молекулярно-філогенетичні дослідження родини проведені (Andersson, 2006; Cosacov et al., 2009).

За даними G. Erdtman (1952) пилкові зерна *Calceolaria adscendens* 3-борозно-орові, дрібного розміру. Отримані нами дані показали, що пилкові зерна *Calceolaria leptantha* 3-борозно-орові, з нечіткими орами, зрідка чіткими, дрібних розмірів з сітчастою скульптурою. Подібний комплекс паліноморфологічних ознак характерний для пилку деяких представників родин *Scrophulariaceae* та *Plantaginaceae*, що мають 3-борозно-оровий тип апертур з сітчастою скульптурою екзини. Відомості про пилкові зерна роду *Jovellana* відсутні у доступних нам літературних джерелах.

Родина *Gesneriaceae* Rich. & Juss.

Родина *Gesneriaceae* за різними джерелами налічує 135–140 родів і 3000 видів (Olmstead, 2012, 2016), 145–150 родів і 2500–3500 видів (Takhtajan, 2009), що поширені у тропічних і субтропічних областях північної та південної півкулі, деякі види трапляються в помірних областях. Молекулярно-філогенетичні дослідження представників родини проведені авторами (Zimmer et al., 2002; Roalson et al., 2002, 2003, 2005).

Пилкові зерна представників родини *Gesneriaceae* 3-борозні, 3-борозно-орові, зрідка 4-борозні, з перфорованою, зморшкуватою, дрібносітчастою, сітчастою, великосітчастою та подвійно-сітчастою скульптурою (Melhelm, Mauro, 1973; Williams, 1978; Fritze, Williams, 1988; Luegmayr, 1993). Подібні типи апертур та скульптури характерні для пилкових зерен представників родин *Scrophulariaceae*, *Plantaginaceae*, *Lamiaceae* та ін. Однак, пилкові зерна представників родини *Gesneriaceae* відрізняються від таких інших родин за елементами будови сітки й апертур та характером скульптури апертурних мембран. Особливістю пилкових зерен окремих представників цієї родини є дуже дрібні розміри, зокрема у роду *Dydimocarpus* (близько 9 мкм). Дрібні розміри

характерні також і для родини *Calceolariaceae*, зокрема роду *Calceolaria*. Е. Luegmaуr (1993) також відзначила, що представники підродин *Gesnerioideae* (26–51 мкм) і *Cyrtandroideae* (9–24 мкм) відрізняються за розмірами пилкових зерен.

Для пилкових зерен представників родини *Gesneriaceae* характерні морфологічні особливості, що відрізняють їх від пилку інших родин порядку *Lamiales*.

Підпорядок Lamiineae

Родина *Trapellaceae* Honda & Sakis.

Родина *Trapellaceae* представлена одним родом і одним-двома видами (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009), що поширені від помірних до тропічних областей Східної Азії. У системі, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях, родина *Trapellaceae* об'єднана з родиною *Pedaliaceae* R. Br. (APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012). А.Л. Тахтаджян (1987; Takhtajan, 1997, 2009) відмічає, що представники родини *Trapellaceae* дуже близькі до *Pedaliaceae*, але відрізняються за деякими морфологічними в тому числі й палиноморфологічними особливостями. А.Л. Тахтаджян (1987) наголошує, що самостійність цієї досить ізольованої родини визнають лише деякі автори. Недавні молекулярно-філогенетичні дослідження (Gormley et al., 2015) підтвердили включення роду *Trapella* до родини *Plantaginaceae* триби *Gratioleae*.

За даними G. Erdtman (1952) пилкові зерна *Trapella sinensis* var. *antenifer* 3-борозно-апертурні, далі автор відзначає, що пилкові зерна мають "апертуроподібні" пори з кришечкою. Також автор вказує на відмінність пилкових зерен роду *Trapella* від пилку представників родини *Pedaliaceae* та подібність їх до пилкових зерен деяких *Scrophulariaceae* (зокрема, *Gratiola*, *Stemodia* та ін.). Таким чином, ще раніше повідомлялося про подібність пилкових зерен роду *Trapella* до пилку деяких представників триби *Gratioleae* родів *Gratiola* та *Stemodia* (Erdtman, 1952). Н. Kataoka, N. Miyoshi (2002) встановили, що пилкові зерна *Trapella sinensis* 3-борозні з нерівномірно зморшкуватою скульптурою

екзини й відрізняються від таких родин *Pedaliaceae* (зокрема, роду *Sesamum*) та *Martyniaceae* (роду *Proboscidea*). Порівняльний аналіз показав, що пилкові зерна родини *Trapellaceae* характеризуються морфологічними ознаками, подібними до таких у деяких представників роду *Gratiola*.

Родина *Stilbaceae* Kunth

Родина *Stilbaceae* налічує 11 родів і 39 видів (Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012), що поширені у тропічній і південній Африці, на Мадагаскарі, островах в Індійському океані, південному заході Аравійського півострова з їх найбільшим різноманіттям в Західній Капській провінції, в Південній Африці. У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987; Takhtajan, 1997) ця родина належала до порядку *Scrophulariales* і вміщувала п'ять родів. В останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) родина *Stilbaceae* вміщена до порядку *Lamiales*. Також автор переніс до цієї родини рід *Nuxia* (раніше родина *Buddlejaceae*) в ранзі окремої підродини *Nuxioideae* та рід *Retzia* (раніше родина *Retziaceae*) до окремої підродини *Retzioideae*. У системах, що базуються переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях (APG II, 2003; Kornhall, 2004; APG III, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012) до родини *Stilbaceae* перенесені роди *Nuxia* та *Retzia*, а також роди *Anastrabe*, *Bowkeria*, *Brookea*, *Ixianthes*, *Halleria*.

Родина *Stilbaceae* різноманітна за ознаками пилкових зерен. За даними В. Raj (1983) пилкові зерна представників родів *Campylostachys*, *Eurylobium*, *Euthystachys*, *Xeroplana* й *Stilbe*, що традиційно відносили до *Stilbaceae*, 3-борозно-орові зі зморшкуватою, перфорованою, струменясто-сітчастою та сітчасто-паличковою скульптурою. Загалом подібний тип апертур і типи скульптури характерні для пилкових зерен багатьох представників *Lamiales*, але у родині *Stilbaceae* для пилкових зерен кожного роду характерний комплекс ознак, що свідчить про чітку відокремленість на родовому рівні, а також відмінність від пилкових зерен інших родин порядку.

Пилкові зерна роду *Nuxia* 3-борозно-орові з гладенькою, перфорованою та сітчастою скульптурою (Erdtman, 1952; Punt, Leenhouts, 1967). На відміну від

пилкових зерен представників родини *Stilbaceae*, у яких борозні мембрани мають гранулярну скульптуру, у таких роду *Nuxia* вони гладенькі. Також пилкові зерна роду *Nuxia* відрізняються за будовою ор: вони нечіткі й вужчі порівняно з такими у *Stilbaceae*. Отже, комплекс паліноморфологічних ознак вказує на відмінність роду *Nuxia*, але водночас не суперечить правомірності віднесення роду *Nuxia* до окремої підродини *Nuxioideae* родини *Stilbaceae*. За даними W. Punt, P.W. Leenhonts (1967) пилкові зерна роду *Nuxia* подібні до таких представників родини *Buddlejaceae*, до якої його раніше відносили. У даному випадку паліноморфологічні ознаки необхідно використовувати у комплексі з іншими мікро- та макроморфологічними ознаками. Пилкові зерна роду *Retzia* 3-борозно-орові (звужено-борозні) (Erdtman, 1952), з нечіткими орами, мембрани борозен гранулярні, скульптура екзини сітчаста (Punt, Leenhonts, 1967). На відміну від пилкових зерен представників родини *Stilbaceae* та роду *Nuxia*, які характеризуються дрібними розмірами, пилкові зерна роду *Retzia* мають середні розміри. Таким чином, комплекс паліноморфологічних ознак не суперечить розподілу представників родини *Stilbaceae* за системами (APG II, 2003; Kornhall, 2004; APG III, 2009; Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012). Однак, ще не достатньо паліноморфологічних даних для чіткого підтвердження перенесення родів *Nuxia* та *Retzia* до родини *Stilbaceae*. Також для родів *Anastrabe*, *Bowkeria*, *Brookea*, *Ixianthes* та *Halleria*, що раніше відносили до родини *Scrophulariaceae*, триби *Cheloneae* (Kornhall, 2004; Tank et al., 2006), відсутні відомості про паліноморфологічні особливості у доступних нам літературних джерелах.

Родина *Linderniaceae* Borsch, K. Müll. & Eb. Fisch

У системі, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях, *Linderniaceae* розглядається як самостійна родина (APG II, 2003; Rahmanzadeh et al., 2005; APG III, 2009; Reveal, 2012, Olmstead, 2012; Fischer et al., 2013), яка включає 18 родів і близько 220 видів (Olmstead, 2016), що поширені в тропічних і помірно-теплих областях в північній та південній півкулях з їх найбільшим різноманіттям у тропічній Африці й Південно-Східній Азії. У флорі

України ця родина представлена родом *Lindernia* All. (*L. pyxidaria* L.). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) роди *Lindernia*, *Artanema* D. Don, *Picria* Lour. (= *Curanga* Juss.), *Legazpia* Blanco, *Torenia* L. та ін. належали до триби *Gratioleae*, родини *Scrophulariaceae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор помістив їх до триби *Lindernieae*, родини *Scrophulariaceae*.

За даними С.Л. Argue (1986) пилкові зерна трьох видів роду *Artanema* 3-борозні з дрібносітчастою та сітчастою скульптурою. Пилкові зерна *Curanga amara* 4-борозні з дрібносітчастою та сітчастою скульптурою, біля апертур шипикувато-сітчастою. Отримані нами дані показали, що пилкові зерна *Lindernia pyxidaria* 3-борозно-орові, з нечіткими орами, які інколи прикриті краями борозен та сітчастою скульптурою екзини. Таким чином, вищевикладене свідчить, що пилкові зерна родів *Artanema*, *Curanga* та *Lindernia* відрізняються між собою за низкою ознак: типом апертур, їхньою будовою та скульптурою апертурних мембран. Такі комплекси ознак характерні для пилкових зерен деяких представників родин *Lamiaceae*, *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae*. Пилкові зерна представників інших родів родини *Linderniaceae* не досліджувалися.

Родина *Byblidaceae* Domin

Родина *Byblidaceae* представлена одним родом *Byblis* і двома (APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012; Olmstead, 2012, 2016) або шістьма видами (Takhtajan, 2009), що поширені в Північній і Західній Австралії та на півдні Нової Гвінеї й включена до порядку *Lamiales*. А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 2009) відзначає близьку спорідненість роду *Byblis* з родиною *Lentibulariaceae*.

За даними G. Erdtman (1952) пилкові зерна двох видів роду *Byblis* 3-, 4-борозні (інколи борозни слабо виражені) з перфорованою скульптурою екзини й зернистими борознистими мембранами. Також автором відзначено, що пилкові зерна роду *Byblis* відрізняються від таких родини *Lentibulariaceae*. За даними В.Ф. Тарасевич (2004) пилкові зерна двох видів роду *Byblis* 3-борозні, відрізняються між собою за скульптурою поверхні: зморшкувато-перфорована у

B. gigantea Limdley та горбкувата й горбкувато-зірчаста у *B. liniflora* Salisb. Пилкові зерна роду *Byblis* також мають досить великі розміри – до 50 мкм (Тарасевич, 2004). Подібний комплекс паліноморфологічних ознак не знайдено нами у представників інших досліджених родин.

Родина *Lamiaceae* Martinov

Родина *Lamiaceae* налічує близько 230–234 роди та 7000 видів (Takhtajan, 2009) або 252 роди та 6700 видів (Olmstead, 2016), що поширені космополітно, за винятком полярних областей. За останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) родина *Lamiaceae* включена до порядку *Lamiales*. У попередніх варіантах системи (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) автор розділив родину на 11 підродин, в останній версії системи (Takhtajan, 2009) підвищив підродину *Tetrachondroideae* до рангу родини. Відбулися також зміни у підродині *Lamioideae*: окремі роди (зокрема, роди *Nepeta*, *Glechoma*, *Salvia* та ін.) були перенесені до підродини *Nepetoideae*. Також до цієї підродини були включені представники підродин *Catopherioideae*, *Ocimoideae*, *Lavanduloideae* та *Rosmarinoideae*. До підродини *Prostantheroideae* – роди підродини *Chloanthoideae* (зокрема, роди *Pirodia*, *Dicrastylis*, *Chloanthes* та ін.), що раніше належали до родини *Verbenaceae*. До підродини *Ajugoideae* – роди *Clerodendrum*, *Monochilus*, *Teucrium*, *Aegiphila* та ін., що також раніше відносили до родини *Verbenaceae*. Молекулярно-філогенетичні дослідження представників родини *Lamiaceae* загалом та окремих родів проведені багатьма авторами (Olmstead, 1989; Wagstaff, 1992; Wagstaff, Olmstead, 1997; Cantino et al., 1997, 1999; Lindqvist, Albert, 2002; Lindqvist et al., 2003; Jamzad et al., 2003; Bunsawat et al., 2004; Bräuchler et al., 2005, 2006; Abbas Azimi et al., 2006; Barber et al., 2002, 2007; Moon et al., 2010; Yuan Yao-Wu et al., 2010; Bendiksby et al., 2011a, b).

Аналіз літературних та отриманих нами паліноморфологічних даних показав, що родина *Lamiaceae* дуже різноманітна за особливостями пилкових зерен. Пилкові зерна підродини *Ajugoideae*, зокрема родів *Clerodendrum*, *Monochilus*, *Teucrium*, *Aegiphila* та ін., що раніше розглядалися у родині

Verbenaceae, підродині *Viticoideae*, 3-(4)-борозні з перфоровано-шипикуватою скульптурою (Raj, 1983, 1987; Цимбалюк, Семироз, 2013) і чітко відрізняються від таких інших представників родини *Verbenaceae*. Пилкові зерна представників родів *Ajuga*, *Amethystea*, *Rubiteucris*, *Schnabelia*, *Trichostema*, *Teucrium* та ін. (підродина *Ajugoideae*, родина *Lamiaceae*) 3-борозні з шипикувато-перфорованою, шипикуватою та бородавчастою скульптурою, у пилкових зерен окремих видів роду *Ajuga* надпокривно-сітчастою (Abu-Asab, Cantino, 1989, 1992, 1993a). Також для пилкових зерен представників родів *Monochilus* і *Teuclidium*, що належали до родини *Verbenaceae*, та *Teucrium* (родина *Lamiaceae*) характерна кришечка на борознах (Raj, 1983, 1987; Abu-Asab, Cantino, 1992). Таким чином, паліноморфологічні дані не суперечать віднесенню вищевказаних родів до родини *Lamiaceae*, підродини *Ajugoideae* за молекулярно-філогенетичними даними та останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012).

Було також встановлено (Abu-Asab et al., 1993), що рід *Caryopteris* Bunge є гетероморфним за ознаками пилкових зерен. Вони мають 3-, 6-борозний та 3-поровий типи апертур з шипикуватою, бородавчастою, дрібносітчастою й двічі-сітчастою скульптурою екзینی. За останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) цей рід вміщений до триби *Caryopterideae*.

Пилкові зерна представників підродини *Prostantheroideae*, зокрема, триби *Westringieae* характеризуються 3-борозним та 6-борозним типами апертур з шипикувато-перфорованою, шипикувато-дрібносітчастою та дрібносітчастою скульптурою. Відмінності шипикуватих типів скульптури пилкових зерен представників підродин *Ajugoideae* та *Prostantheroideae* виявлено за розмірами та формою шипиків (Abu-Asab, Cantino, 1993a, b).

Роди, що раніше були вміщені до підродини *Chloanthoideae* (зокрема, *Pityrodia*, *Dicrastylis*, *Chloanthes* та ін.), родини *Verbenaceae* (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997), за останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) вміщені до триби *Chloanthae* й мають 3-борозні та 6-борозні пилкові зерна з перфорованою, дрібносітчастою, сітчастою, зморшкуватою, бородавчастою та

шипикуватою скульптурою (Raj, 1984, 1987). Для пилкових зерен представників багатьох родів, зокрема, *Lachnostachys*, *Mallophora*, *Pityrodia*, *Physopsis*, *Dicrastylis* характерна кришечка. Під *Spartothamnella* раніше розглядався у підродині *Chloanthoideae* (родина *Verbenaceae*), у останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор помістив його разом з родом *Teucrium* до триби *Teucrieae*. Аналіз паліноморфологічних публікацій показав, що представники родів *Spartothamnella*, *Teucrium*, *Monochilus* (триба *Monochileae*), *Teuclidium* (триба *Clerodendreae*) подібні за особливостями пилкових зерен.

Таким чином, паліноморфологічні дані не суперечать доцільності перенесення родів підродини *Chloanthoideae* родини *Verbenaceae* до підродини *Prostantheroideae*, триби *Chloanthae*, родини *Lamiaceae*, а роду *Spartothamnella* – до триби *Teucrieae*, підродини *Ajugoideae* за молекулярно-філогенетичними даними та останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012).

Пилкові зерна представників підродини *Scutellarioideae* (зокрема, *Scutellaria*, *Perilomia*, *Renschia*, *Tinnea*) 3-борозні з дрібносітчастою та надпокривно-сітчастою скульптурою (Abu-Asab, Cantino, 1992), що підтверджує правомірність виділення цієї підродини.

Пилкові зерна представників підродини *Lamioideae*, переважно 3-борозні (Abu-Asab, Cantino, 1992, 1994; Крестовская, Васильева, 1997; Пожидаев, 1989, 1990), у роду *Haplostachys* чотири борозни розташовані попарно, 4-борозні виявлено у одного виду роду *Marrubium* та багатьох видів роду *Sideritis*, а також 6-борозні у представників роду *Sideritis*, секції *Empedoclia* (Abu-Asab, Cantino, 1992). Скульптура екзини у пилкових зерен переважної більшості родів надпокривно-сітчаста, трапляється також гладенька, гранулярна, надпокривно-зморшкувата й надпокривно-сітчасто-зморшкувата.

Пилкові зерна представників підродини *Nepetoideae*, триби *Elsholtzieae*, зокрема родів *Elsholtzia*, *Perilla*, *Perillula*, *Collinsontia*, *Mosla* 6-борозні з перфорованою та дрібносітчастою скульптурою (Wagstaff, 1992; Celenk et al, 2008b), що підтверджує приналежність їх до даної триби за молекулярно-

філогенетичними даними та останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012, 2016; Reveal, 2012).

Представники триби *Satureieae*, зокрема родів *Lycopus*, *Hyssopus*, *Origanum*, *Minthostachys*, *Monardella*, *Melissa*, *Satureja*, *Kurzamra*, *Hedeoma*, *Pogogyne*, *Ziziphora* мають 4-, 6-, 8-борозні пилкові зерна з дрібносітчастою, великосітчастою та двічі-сітчастою скульптурою (Raj, 1974; Wagstaff, 1992; Moon, Hong, 2003; Hanife Akyalçin, 2003; Selvi, 2015). Варто відзначити, що у пилкових зерен родів *Hyssopus* і *Monardella* спостерігається перехід до утворення надпокривно-сітчастої скульптури, а в роду *Origanum* виявлено відмінності в характері скульптури (кутасті комірки). Однак, загалом дані морфології пилкових зерен не суперечать включенню цих родів до триби *Satureiea*.

Представники триби *Ocimeae*, зокрема родів *Thorncroftia*, *Mesona*, *Basiticum*, *Ocimum* (включаючи *Becium*, *Erythrochlamis*), *Orthosiphon*, *Fuerstia*, *Geniosporum*, *Dauphinea* характеризуються 6-борозними пилковими зернами з двічі-сітчастою скульптурою (Raj, 1974; Harley, 1992; Harley et al., 1992; Arogundade, Adedeji, 2009). Відмінності на родовому рівні виявлено у будові стінок і комірок сітки, розташуванні сітки, а також за формою, обрисами та розмірами пилкових зерен. Загалом паліноморфологічні дані підтверджують віднесення цих родів до триби *Ocimeae* за молекулярно-філогенетичними даними та останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012).

Пилкові зерна представників триби *Salvieae*, зокрема роду *Salvia* (Emboden, 1964; Henderson et al., 1968; Hassan et al., 2009; Kahraman et al., 2009, 2010; Dereboylu et al., 2010) 6-борозні з двічі-сітчастою скульптурою. Відмінності виявлено в особливостях будови сітки, а також за формою, обрисами та розмірами пилкових зерен.

Рід *Catoferia* за останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (2009) вміщений до окремої триби *Catoferieae*. Пилкові зерна представників цього роду (Harley, 1992) виділені до окремого типу, оскільки мають великі розміри (124–140 мкм), що підтверджує правомірність включення його до окремої триби.

За системою, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях (APG II, 2003; APG III, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012) до родини *Lamiaceae* перенесено представників *Vitaceae*. Пилкові зерна представників родини *Vitaceae* 3-борозні, зрідка 4-, 5-борозні з перфорованою, ямчастою, зморшкуватою й дрібносітчастою скульптурою (Raj, 1983; Chadwell, Wagstaff, 1992; Цимбалюк, Семироз, 2012). Паліноморфологічні дані краще узгоджуються з системою, що базується на молекулярно-філогенетичних дослідженнях (APG II, 2003; APG III, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012), оскільки багато родів *Lamiaceae* характеризуються подібним типом апертур та скульптури екзини, що характерні для таких родини *Vitaceae*.

Пилкові зерна представників родини *Symphoremataceae* Wight, яка також включена до родини *Lamiaceae* за молекулярно-філогенетичними даними, мають 3-борозний тип апертур та зморшкувату, зморшкувато-ямчасту, дрібносітчасту та подвійно-сітчасту скульптуру й кришечку у деяких представників роду *Symphorema* (Raj, 1984) та відрізняються від таких родини *Verbenaceae*, до якої їх раніше відносили (Тахтаджян, 1987). Подібний комплекс ознак характерний для пилкових зерен представників родини *Lamiaceae*.

Таким чином, паліноморфологічні дані підтверджують відокремленість підродин *Viticoideae* та *Symphorematoideae* від родини *Verbenaceae* за різними варіантами системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997, 2009), але не дають підстав для підтвердження родинного статусу. Особливості пилкових зерен не суперечать перенесенню родин *Vitaceae* та *Symphoremataceae* до родини *Lamiaceae* за молекулярно-філогенетичними даними (APG II, 2003; APG III, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012).

Родина *Mazaceae* Reveal

У системі, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях, родина *Mazaceae* (Reveal, 2012; Olmstead, 2016) охоплює три роди: *Dodartia* (1 вид), *Lancea* (2 види) та *Mazus* (20 видів), що поширені у Східній Європі, на Тибеті, у Східній та Південно-Східній Азії, Малайзії до Нової Гвінеї,

південно-східній Австралії, Тасманії, Новій Зеландії. Попередні молекулярно-філогенетичні дослідження родини *Phrymaceae* Schauer показали, що ці роди формують окрему сестринську кладу по відношенню до роду *Mimulus* і розглядали її як підродину *Mazoideae* (Beardsley, Olmstead, 2002). Під *Dodartia* у робочому варіанті філогенетичної системи R. Olmstead (2012) має невизначене положення: можливо це родина *Mazaceae* або *Phrymaceae* (Olmstead, 2012). У новішому варіанті філогенетичної системи R. Olmstead (2016) під *Dodartia* включений до родини *Mazaceae*. У системі APG IV (2016) родина *Mazaceae* знову включена до родини *Phrymaceae*. У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) роди *Lancea*, *Mazus* та *Dodartia* були включені до триби *Gratioleae*. В останньому варіанті системи автор помістив ці роди до триби *Mimuleae* (Takhtajan, 2009).

Паліноморфологічні особливості представників родів *Lancea*, *Mazus* та *Dodartia* досліджував С.Л. Argue (1984). Нами були вивчені пилкові зерна родів *Dodartia* та *Mazus* (зокрема, *M. japonicus*). Пилкові зерна роду *Lancea*, *Mazus* та *Dodartia* 3-борозно-апертурні (з невеликими розривами на борознах) з дрібносітчастою та сітчастою скульптурою екзини. Отримані нами дані узгоджуються з результатами дослідження С.Л. Argue (1984). Пилкові зерна представників цих родів за типом апертур та характером скульптури екзини подібні до пилкових зерен деяких представників родини *Phrymaceae*.

Родина *Phrymaceae* Schauer

За новітньою системою, що базується на результатах молекулярно-філогенетичних та морфолого-таксономічних досліджень родина *Phrymaceae* вміщує 188 видів, що належать до 13 родів (Barker et al., 2012; Olmstead, 2016). Види роду *Mimulus* розподілені на сім окремих родів: *Mimulus*, *Thyridia*, *Uvedalia*, *Elacholoma*, *Mimetanthe*, *Diplacus* (включає 6 секцій), *Erythranthe* (12 секцій) (Barker et al., 2012). До родини *Phrymaceae* також включені роди *Glossostigma*, *Microcarpaea*, *Peplidium*, *Phyma*, *Hemichaena* (включаючи *Berendtiella*) і *Leucocarpus*, що раніше відносилися до родини *Scrophulariaceae*. Представники

родини поширені у тропічній та південній Африці, Мадагаскарі, Східній Азії до Манджурії та Японії, Південній та Південно-Східній Азії, Малайзії, Австралії, Тасманії, Новій Зеландії. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень (Olmstead et al., 2001; Beardsley, Olmstead, 2002; Beardsley et al., 2003, Beardsley et al., 2004; Beardsley, Barker, 2005; Oxelman et al., 2005; Tank et al., 2006) рід *Mimulus* є сестринським по відношенню до родини *Orobanchaceae* та роду *Paulownia*. Ці дослідження також показали близьку спорідненість *Mimulus* з родом *Phytolacca*, який раніше включався до родини *Verbenaceae*. З молекулярно-філогенетичної точки зору були вивчені представники родів *Mimulus*, *Phytolacca*, *Glossostigma*, *Peplidium*, *Leucocarpus*, *Berendtiella*, *Hemichaena*, *Mazus* та *Lancea* і визнані як родина *Phrymaceae* (Olmstead et al., 2001; Beardsley, Olmstead, 2002; Oxelman, 2005; Tank et al. 2006). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987; Takhtajan, 1997) роди *Mimulus*, *Mazus*, *Lancea*, *Dodartia*, *Microcarpha* розглядалися у трибі *Gratioleae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) роди *Glossostigma* та *Peplidium* вміщені до триби *Microcarphaeae*. Роди *Leucocarpus* і *Hemichaena* (включаючи *Berendtia*, *Berendtiella*) – до триби *Leucocarphaeae*, роди *Dodartia*, *Lancea*, *Mazus*, *Mimetanthe*, *Mimulus*, *Mimulicalyx* – до триби *Mimuleae*. Рід *Phytolacca* у попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987; Takhtajan, 1997) був вміщений до родини *Verbenaceae*. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) автор включив його до самостійної родини *Phrymaceae*.

За даними С.Л. Argue (1980, 1981) пилкові зерна роду *Mimulus* злитоборозні, спіральнорозрізані, 3-, 5–7-борозні, 3-борозно-орозні. Скульптура екзینی перфорована, дрібносітчаста, у спіральнорозрізаних – перфоровано-шипикувата та сітчасто-шипикувата (Argue, 1980; оригінальні дані).

Пилкові зерна роду *Phytolacca* характеризуються 3-борозним типом апертур з дрібносітчастою скульптурою (Chadwell, Wagstaff, 1992; оригінальні дані). Пилкові зерна роду *Glossostigma* 3–6-борозні з шипикуватою, шипикувато-горбкуватою скульптурою, у *Peplidium* вони 3-борозні з дрібносітчастою й шипикувато-горбкуватою скульптурою (Argue, 1986). Рід *Leucocarpus* має 3-борозно-орозні пилкові зерна (з розривами на борознах) й зморшкувато-сітчасту

скульптурою, а роди *Hemichaena* та *Berendtiella* – 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою (Argue, 1983, 1986). Пилкові зерна представників родів *Dodartia*, *Lancea* й *Mazus* (Argue, 1984; оригінальні дані) 3-борозно-орові (з незначними розривами на борознах) і сітчастою скульптурою екзини, включені до родини *Mazaceae* (Olmstead, 2016). Подібний комплекс ознак також характерний для пилкових зерен роду *Leucocarpus*.

Ми зіставили паліноморфологічні дані з системою родини *Phrymaceae*. Пилкові зерна представників роду *Erythranthe* характеризуються 3-борозно-оровим типом апертур з дрібносітчастою й сітчастою скульптурою та спіральнопористим з перфоровано-шипикуватою й дрібносітчасто-шипикуватою скульптурою. Роди *Mimetanthe*, *Peplidium*, *Glossostigma*, *Phryma* мають 3-борозні пилкові зерна з дрібносітчастою, сітчастою та шипикуватою скульптурою. Пилкові зерна представників роду *Diplacus* 5–7-борозні з перфорованою та дрібносітчастою скульптурою, виключення складає *D. mohavensis* (Lemmon) G.L. Nesom (= *Mimulus mohavensis* Lemmon), який раніше відносили до окремої секції *Mimulastrum* (Argue, 1980; Barker et al., 2012). Пилкові зерна цього виду 3-борозні з перфорованою скульптурою. Рід *Uvedalia*, який включає два види, характеризується пилковими зернами з різними типами апертур: 5–7-борозним та 3-борозно-оровим (Argue, 1980).

Таким чином, паліноморфологічні дані показали, що деякі роди виявилися досить гетероморфними за ознаками пилкових зерен, зокрема, *Erythranthe*, *Diplacus* та *Uvedalia*. Роди, які раніше відносили до родини *Scrophulariaceae*, зокрема *Glossostigma* та *Peplidium* подібні за ознаками пилкових зерен до роду *Mimetanthe*. Пилкові зерна родів *Hemichaena* та *Berendtiella* подібні до таких роду *Erythranthe*. Пилкові зерна роду *Leucocarpus* відрізняються від таких представників інших родів.

Родина *Paulowniaceae* Nakai

За новітніми молекулярно-філогенетичними даними, родина *Paulowniaceae* представлена одним родом *Paulownia* Siebold & Zucc. з шістьма видами (APG II,

2003; APG III, 2009; Reveal, 2012; Olmstead, 2012), що поширені у помірно-теплих до тропічних областей у Гімалаях, північно-східній Індії, північній Бірмі, Східній та Південно-Східній Азії та Малайзії (Olmstead, 2012).

Таксономічне положення роду *Paulownia* Siebold & Zucc. тривалий час викликало дискусії. Зокрема, різні автори включали *Paulownia* до родини *Bignoniaceae* Juss. (Тахтаджян, 1966; Іванина, 1981) або до родини *Scrophulariaceae* Juss. (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997, 2009). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) рід *Paulownia* разом із родами *Brandisia* Hook. f. & Thomson та *Wightia* Wallich були вміщені до триби *Paulownieae* Pennell. В останньому ж варіанті системи автор (Takhtajan, 2009) включив *Paulownia* (incl. *Shiuyinghua* Paclt.) до окремої триби *Paulownieae*, а роди *Brandisia* та *Wightia* – до триби *Wightieae* родини *Scrophulariaceae*.

Родина *Paulowniaceae*, очевидно, є сестринською групою стосовно родини *Rehmanniaceae* Reveal, або ж *Orobanchaceae* Vent. (Olmstead et al., 2001; Oxelman et al., 2005; Bennet, Mathews, 2006; Schäferhoff et al., 2010; McNeal et al., 2013; Refulio-Rodriguez, Olmstead, 2014). Молекулярно-філогенетичні дані також вказують на те, що рід *Brandisia* має бути вміщений до родини *Orobanchaceae* (Bennet, Mathews, 2006; Olmstead, 2012; McNeal et al., 2013). У робочому варіанті системи R. Olmstead (2012) положення роду *Wightia* залишається невизначеним. Однак недавні молекулярно-філогенетичні дослідження (Zhou et al., 2014) показали, що *Wightia*, найімовірніше, є сестринським стосовно родини *Paulowniaceae*, або ж родини *Phrymaceae* Schuer. Можливо, що *Wightia* навіть має бути згодом включена до *Paulowniaceae*. Таким чином, проблема належного філогенетичного положення *Paulownia* та інших, імовірно споріднених родів, що розташовані при основі філогенетичного дерева *Orobanchaceae*, залишається актуальною й дотепер. В Україні рід *Paulownia* представлений одним видом *P. tomentosa* (Thunb.) Steud., який поширений здебільшого в культурі, а інколи трапляється у дичавілому стані, переважно на півдні країни (Мосякін, 2013).

Отримані нами дані показали, що пилкові зерна представників родини *Bignoniaceae*, до якої раніше відносили рід *Paulownia*, 3-, 4-борозні у видів *Campsis* Lour., 6–8-борозні у видів *Incarvillea* Juss. та *Niedzwedzkia* B. Fedtsch., безапертурні та зібрані в тетради у представників роду *Catalpa* Scop., (Цимбалюк, 2014). За даними інших авторів (Ferguson, Santisuk, 1973; Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979; Григорьева, Токарев, 2005), пилкові зерна представників *Bignoniaceae* характеризуються 3-, 4-, 6-борозним, злитоборозним, багатоборозним, спірально-борозним, 3-поровим, багатопоровим та безапертурним типами. На підставі дослідження п'яти видів роду *Arrabidaea* DC., родини *Bignoniaceae* встановлено (Ferguson, Santisuk, 1973), що пилкові зерна представників *Arrabidaea* 3-борозно-орові, середніх розмірів із дрібносітчастою скульптурою екзини. Однак автори у своїй роботі наводять лише одну мікрофотографію під світловим мікроскопом, що утруднює порівняння. Таким чином, пилкові зерна роду *Paulownia* помітно відрізняються від таких в інших представників родини *Bignoniaceae*.

У родині *Scrophulariaceae* переважна більшість представників характеризуються 3-борозно-оровими пилковими зернами (Цимбалюк, Мосякін, 2013в). У представників родини *Orobanchaceae* 3-борозно-оровий тип пилку трапляється, але зрідка, лише в деяких представників триби *Orobancheae* Lam. & DC. (Цимбалюк, Мосякін, 2013а, б). Пилкові зерна роду *Paulownia* за низкою ознак відрізняються від таких інших представників родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae* і виявляють незначну подібність до пилкових зерен деяких представників родини *Plantaginaceae* Juss., зокрема триб *Gratioleae* Benth. (роду *Scoparia* L.) та *Cheloneae* Benth. (роду *Chelone* L.) (Цимбалюк, Мосякін, 2013в; Цимбалюк, Мосякін, 2014).

Пилкові зерна роду *Paulownia* також відрізняються від таких у роді *Brandisia*, який, як зазначалося, в різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) був вміщений до триби *Paulownieae*. Пилкові зерна *Brandisia hancei* Hook. f. 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (оригінальні дані) і виявляють подібність до таких представників родини

Orobanchaceae, до якої він і долучений за сучасними молекулярно-філогенетичними даними (Bennet, Mathews, 2006; McNeal et al., 2013).

Пилкові зерна роду *Wightia* 3-борозно-орові з сітчастою скульптурою екзини більш подібні до таких представників родини *Scrophulariaceae*, ніж родини *Bignoniaceae* (Wei, 1989). Натомість інші автори (Zhou et al., 2014) вказують, що пилкові зерна роду *Wightia* 3-борозні (очевидно, помилково), подібні до таких роду *Paulownia* і відрізняються від пилкових зерен більшості представників родини *Phrymaceae*. Отримані нами дані показали, що пилкові зерна роду *Wightia* найбільш подібні до таких роду *Paulownia* за 3-борозно-оровим типом апертур, розмірами, формою та сітчастою скульптурою екзини, але чітко відрізняються за будовою борозен та ор.

Аналіз отриманих нами та літературних даних показав, що пилкові зерна родини *Phrymaceae* мають різні типи апертур: 3-, 5–7-борозний, злитоборозний, спіральнорозозний, 3-борозно-оровий (Argue, 1980, 1981, 1983, 1984, 1986; Chadwell, Wagstaff, 1992; оригінальні дані). Однак 3-борозно-оровий тип апертур із сітчастою скульптурою екзини трапляється лише у пилкових зерен родів *Hemichaena* Benth., *Berendtiella* Wettst. й *Leucocarpus* D. Don. (Argue, 1983, 1984), які раніше відносили до родини *Scrophulariaceae*, а також у пилкових зерен деяких представників роду *Erythranthe* Spach, виділеного зі збірного роду *Mimulus* L. s.l. (Argue, 1980, 1981). Слід відзначити, що пилкові зерна родів *Hemichaena*, *Berendtiella* та *Leucocarpus* мають характерні розриви на борознах (Argue, 1983, 1984), що не спостерігається у пилкових зерен представників роду *Paulownia*, та відрізняються за елементами будови скульптури і за розмірами. Пилкові зерна роду *Erythranthe* різняться від таких роду *Paulownia* за розмірами, особливостями будови апертур і скульптури екзини.

Таким чином, пилкові зерна роду *Paulownia* мають характерний комплекс ознак: переважно дрібні розміри, 3-лопатеві або округло-трикутні обриси, сітчасту скульптуру екзини, гладенькі, інколи гранулярні орові мембрани (Erdtman, 1952; Chen, 1983, Halbritter, 2000; Цимбалюк, 2014). Такий комплекс паліноморфологічних ознак роду *Paulownia* не спостерігається у проаналізованих

нами представників інших родин порядку *Lamiales sensu* APG, що не суперечить правомірності віднесення роду *Paulownia* до окремої родини *Paulowniaceae* за сучасними філогенетичними системами (Olmstead et al., 2001; APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012; Olmstead, 2012; Refulio-Rodriguez, Olmstead, 2014; Zhou et al., 2014).

Родина *Rehmanniaceae* Reveal

Родина *Rehmanniaceae* представлена двома родами: *Rehmannia*, який вміщує дев'ять видів та *Triaenophora* з двома видами. Представники родини поширені у Східній Азії, Китаї (Olmstead, 2012, 2016). Деякі автори поміщали рід *Rehmannia* до родини *Gesneriaceae*, а рід *Triaenophora* до родини *Scrophulariaceae* (Mabberley, 1997). У попередніх варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (1987; Takhtajan, 1997) роди *Rehmannia* та *Triaenophora* вміщені до триби *Digitaleae* родини *Scrophulariaceae*. В останньому варіанті системи автор (Takhtajan, 2009) включив їх до триби *Rehmannieae*.

Родина *Rehmanniaceae* є сестринською групою за відношенням до родини *Orobanchaceae* (Xia Zhi et al., 2009; Schäferhoff et al., 2010). У доступних нам літературних джерелах ми не знайшли детальних характеристик пилкових зерен представників родини *Rehmanniaceae* та їхніх мікрофотографій. У працях (Li et al., 2008; Xia Zhi et al., 2009) відзначено, що пилкові зерна представників родів *Rehmannia* та *Triaenophora* 3-борозно-орові (3-борозно-оровидні) з сітчастою, ямчастою та зморшкуватою скульптурою екзини. За типом апертур пилкові зерна представників родів *Rehmannia* та *Triaenophora* відрізняються від таких родини *Orobanchaceae*, які переважно характеризуються 3-борозним типом апертур з сітчасто-паличковою скульптурою екзини.

Родина *Thomandersiaceae* Sreem.

Родина *Thomandersiaceae* представлена одним родом *Thomandersia* з шістьма видами, що поширені у тропіках Західної й Центральної Африки (Olmstead, 2012, 2016). Раніше цей рід відносили до родини *Acanthaceae*

(Mabberley, 1997). Сестринською групою до родини *Thomandersiaceae* є родина *Schlegeliaceae* (Wortley et al., 2005), інші близькі групи – *Bignoniaceae* та *Verbenaceae*. За новішими даними (Schäferhoff et al., 2010) родина *Thomandersiaceae* розміщена поряд з родиною *Pedaliaceae*. У доступних нам літературних джерелах відсутні відомості про морфологічні особливості пилкових зерен представників родини *Thomandersiaceae*, лише відзначається, що пилкові зерна багатоборозні.

Родина *Verbenaceae* J. St.-Hil.

Родина *Verbenaceae* за різними джерелами налічує 31 роди та 831 вид (Olmstead, 2016) або близько 50 родів і 1800–2500 видів (Takhtajan, 2009), що поширені на південному сході Північної Америки, Мексиці, Вест-Індії, в південній частині Бразилії до Аргентини, островів Атлантики, Європи, Північній та Північно-Східній Африці, Південно-Західній та Центральній Азії, Тайвані, Корейському півострові, Японії. А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 2009) зазначає, що ця родина є дуже різномірною й з неї постійно виділялися декілька самостійних родин. У попередньому варіанті системи (Тахтаджян, 1987) автор розділив родину на вісім підродин, у пізнішій праці (Takhtajan, 1997) він підвищив п'ять підродин до рангу родин: *Phrymaceae* Schauer., *Cyclocheilaceae* Marais, *Symphoremataceae* (Meisn.) Mold. ex Reveal & Hoogland, *Avicenniaceae* Endl., *Vitaceae* Juss. В останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009) статус родини *Vitaceae* був понижений до підродини, а деякі роди з цієї підродини, зокрема *Clerodendrum*, *Monochilus*, *Teucrium*, *Aegiphila* та ін. перенесені до родини *Lamiaceae* Martynov, підродини *Ajugoideae*. Роди підродини *Chloanthoideae*, зокрема *Pirodia*, *Dicrastylis*, *Chloanthes* та ін. перенесені до родини *Lamiaceae*, підродини *Prostantheroideae*. Рід *Nesogenes*, що належав також до підродини *Chloanthoideae* автор вмістив до самостійної родини *Nesogenaceae*, а рід *Lithophytum*, що належав до окремої підродини *Lithophytoideae* – до родини *Plocospermataceae*. У системі, що базується переважно на результатах молекулярно-філогенетичних досліджень, визнаються родини *Verbenaceae* та *Phrymaceae*. Родини *Vitaceae* та

Symphoremataceae вміщені до *Lamiaceae*, а родина *Avicenniaceae* Endl. – до *Acanthaceae* Juss. (APG II, 2003; APG III, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012). Молекулярно-філогенетичне вивчення представників родини *Verbenaceae* проведені колективом авторів (Wagstaff, Olmstead, 1997; Marx et al., 2010; Nesom, 2010; Lu-Irving, Olmstead, 2013; Lu-Irving et al., 2014), зіставлення молекулярно-філогенетичних та морфологічних даних проведені авторами (O'Leary et al., 2012).

Пилкові зерна родини *Verbenaceae* (Raj, 1983, 1987) характеризуються 3-, 4-, 5-борозним, 3-, 4-борозно-оровим, 3-порово-оровим, 3-, 4-поровим типами апертур та мають різні типи скульптури, які укладаються у морфологічний ряд: гладенький, перфорований, зморшкуватий, дрібносітчастий, бородавчастий, перфоровано-шипикуватий, шипикуватий. Пилкові зерна представників окремих родів родини *Verbenaceae* підродини *Verbenoideae* мають потовщення навколо апертур (обідок), а для пилкових зерен представників окремих родів, зокрема *Monochilus* і *Teucrium* характерна кришечка на борознах (Raj, 1983, 1987).

Аналіз отриманих нами та літературних даних показав, що родина *Verbenaceae* дуже різноманітна за особливостями пилкових зерен. Ми зіставили паліноморфологічні дані з останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009). У цій системі родина *Verbenaceae* розділена на дві підродини: *Viticoideae* та *Verbenoideae*. Пилкові зерна підродини *Viticoideae* мають 3-борозний тип апертур (зрідка 4-, 5-борозний) з перфорованою, ямчастою, зморшкуватою й дрібносітчастою скульптурою (Raj, 1983; Chadwell, Wagstaff, 1992; Цимбалюк, Семироз, 2012). Пилкові зерна підродини *Verbenoideae* характеризуються в основному 3-, 4-борозно-оровим типом апертур з гладенькою та перфорованою скульптурою (Raj, 1983; Chadwell, Wagstaff, 1992; Цимбалюк, Семироз, 2012). Виключення становлять деякі роди, наприклад, *Stachytarpheta* (включаючи *Ubochea*). Пилкові зерна представників цього роду 3-борозні з бородавчастою скульптурою (Raj, 1983; Chadwell, Wagstaff, 1992). Пилкові зерна роду *Bouchea* 3-порово-орові з обідком і перфорованою скульптурою (Raj, 1983; Chadwell, Wagstaff, 1992). Пилкові зерна роду *Baillonia* 3-, 4-порові з обідком і зморшкувато-перфорованою скульптурою (Raj, 1983). Два роди *Petrea* та

Holocotzia характеризуються 3-борозними пилковими зернами з короткими борознами і перфорованою та дрібносітчастою скульптурою (Raj, 1983, 1987). Варто відзначити, що роди *Petrea* та *Holocotzia* в останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) вміщені до окремої триби *Petreae*, що підтверджується й паліноморфологічними даними. Таким чином, вищевикладене свідчить, що у пилкових зерен представників підродини *Verbenoideae* присутні різні типи апертур, які можна укласти у морфологічний ряд: 3-борозні, 3-ругатні, 3-, 4-борозно-орові, 3-порово-орові, 3-, 4-порові.

Пилкові зерна родів *Clerodendrum*, *Monochilus*, *Teucrium*, *Aegiphila* та ін., що раніше розглядалися у родині *Verbenaceae*, під родині *Viticoideae*, 3 (4)-борозні з перфоровано-шипикуватою скульптурою й відрізняються від таких інших представників родини *Verbenaceae*. Як вже відзначалося, в останньому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) ці роди вміщені до підродини *Ajugoideae* родини *Lamiaceae*.

Ми проаналізували особливості пилкових зерен представників підродини *Ajugoideae*. Пилкові зерна представників родів *Ajuga*, *Amethystea*, *Rubiteucris*, *Schnabelia*, *Trichostema*, *Teucrium* та ін., під родини *Ajugoideae* 3-борозні з шипикувато-перфорованою, шипикуватою та бородавчастою скульптурою, у пилкових зерен окремих видів роду *Ajuga* надпокривно-сітчастою (Trudel, Morton, 1992; Abu-Asab, Cantino, 1993a). Також для пилкових зерен представників *Monochilus* і *Teucrium*, що належали до родини *Verbenaceae*, й *Teucrium* (родина *Lamiaceae*) характерна кришечка на борознах (Raj, 1983, 1987; Abu-Asab, Cantino, 1992; Trudel, Morton, 1992). Таким чином, паліноморфологічні дані не суперечать доцільності перенесення вищевказаних родів родини *Verbenaceae* до родини *Lamiaceae*, під родини *Ajugoideae* за останнім варіантом системи (Takhtajan, 2009).

Пилкові зерна представників родини *Phrymaceae* 3-борозні з дрібносітчастою скульптурою (Erdtman, 1952; Chadwell, Wagstaff, 1992; оригінальні дані). G. Erdtman (1952) відзначає, що пилкові зерна більш-менш подібні до таких як у роду *Phryma* трапляються у представників *Labiatae*, *Scrophulariaceae* та *Verbenaceae*. Пилкові зерна *Phryma* (Chadwell, Wagstaff, 1992;

оригінальні дані) відрізняються від таких *Verbenaceae* підродини *Verbenoideae*, оскільки останні мають переважно 3-борозно-орові пилкові зерна з гладенькою скульптурою, виключення складають лише представники роду *Stachytarpheta* (включаючи *Ubochea*), що мають 3-борозні пилкові зерна з бородавчастою скульптурою (Raj, 1983; Chadwell, Wagstaff, 1992).

Як вже відзначалося, за останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) рід *Phryma* вміщений до самостійної родини *Phrymaceae*. У попередньому варіанті системи (Тахтаджян, 1987) цей рід був вміщений до підродини *Phrymoideae* родини *Verbenaceae*. Пилкові зерна з 3-борозним типом апертур та сітчастою скульптурою характерні для деяких представників підродини *Viticoideae*. За новітніми системами, що базуються переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях (APG II, 2003; APG III, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012) розглядається самостійна родина *Verbenaceae*, а представники *Viticaceae* перенесено до родини *Lamiaceae*. Паліноморфологічні дані краще узгоджуються з молекулярно-філогенетичними даними оскільки пилкові зерна багатьох представників *Lamiaceae* характеризуються подібним типом апертур та скульптури, що характерні для таких *Viticaceae*. Тимчасом пилкові зерна представників родини *Verbenaceae* мають комплекс ознак (3-борозно-оровий тип апертур, переважно гладенька скульптура, трикутні обриси, потовщення навколо ор та ін.), що чітко відрізняє цю родину за паліноморфологічними даними.

Пилкові зерна представників родин *Nesogenaceae* Marais та *Cyclocheilaceae* Marais 3-борозні з сітчасто-паличковою скульптурою (Raj, 1985). Такий комплекс ознак чітко відрізняє пилкові зерна представників цих родин від таких родини *Verbenaceae*. Подібний тип апертур та скульптури характерний для деяких представників родини *Orobanchaceae*, до якої за новітніми даними відносять представників родини *Nesogenaceae* (McNeal et al., 2013).

Пилкові зерна представників родини *Symphoremataceae* 3-борозні зі зморшкуватою, зморшкувато-ямчастою, дрібносітчастою та подвійно-сітчастою скульптурою, пилкові зерна деяких представників роду *Symphorema* мають

кришечку й відрізняються від таких *Verbenaceae* (Raj, 1984). Подібний комплекс ознак характерний для пилкових зерен представників *Lamiaceae*. Таким чином, паліноморфологічні дані підтверджують відокремленість цих родин від родини *Verbenaceae* за системою А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997, 2009). Паліноморфологічні дані не суперечать доцільності перенесення родини *Symphoremataceae* до *Lamiaceae* (APG II, 2003; APG III, 2009; Olmstead, 2012; Reveal, 2012).

Представники монотипної родини *Avicenniaceae* Miq. характеризуються 3-борозно-оровими пилковими зернами з сітчастою скульптурою (Chadwell, Wagstaff, 1992) й відрізняються від таких родини *Verbenaceae*. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень цю родину вміщено до родини *Acanthaceae* (APG II, 2003; APG III, 2009).

За системою А. Takhtajan (2009) родина *Plocospermataceae* Hutch. вміщує рід *Plocosperma* (включаючи *Lithophytum*). У сучасній філогенетичній системі (Olmstead, 2012) місце роду *Lithophytum* невизначене. Раніше його поміщали до родин *Solanaceae* та *Verbenaceae* (D'Arcy, Keating, 1973). Пилкові зерна *Plocosperma microphyllum* 3-борозно-орові, з довгими борознами, дрібносітчастою скульптурою екзини, належать до окремого *Plocosperma*-типу (Punt, Leenhouts, 1967). Пилкові зерна *Plocosperma*-типу подібні до таких *Retzia*- та *Gelsenium*-типів. Такий комплекс ознак відрізняє пилкові зерна цього роду від таких інших родів родини *Verbenaceae*, до якої його раніше відносили. Однак, подібний комплекс ознак характерний для пилкових зерен багатьох представників *Lamiales*, тому використовувати паліноморфологічні дані необхідно у комплексі з іншими мікро- та макроморфологічними ознаками.

Родина *Pedaliaceae* R.Br.

Родина *Pedaliaceae* налічує 12–13 родів і 70–75 видів, поширених у тропічній і південній Африці, Мадагаскарі, південно-західній Азії, Малайзії до Нової Гвінеї, північній і посушливій Австралії (Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012), за новішими даними 79 видів з 14 родів (Gormley et al., 2015; Olmstead, 2016). У

системі, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних дослідженнях, родина *Pedaliaceae* об'єднана з родиною *Trapellaceae* (APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012). Недавні молекулярно-філогенетичні дані (Gormley et al., 2015) підтвердили включення роду *Trapella* до родини *Plantaginaceae*, триби *Gratioleae*.

Пилкові зерна представників *Pedaliaceae* 5–13-борозні, переважно великих розмірів, у вигляді монад (Kordofani, Hakim, 2013), а також об'єднані у тетради, зокрема у пилкових зерен представників родів *Sesamothamnus* і *Sigmatosiphon* (Erdtman, 1952). G. Erdtman (1952) відзначає, що пилкові зерна подібні до таких родини *Pedaliaceae* трапляються у представників родини *Bignoniaceae*, зокрема роду *Incarvillea*. За даними P.K. Bretting, S. Nilsson (1988) пилкові зерна представників *Pedaliaceae*, зокрема *Dicerocaryum* і *Josephinia* борозні (на мікрофотографіях 8-борозні). Отримані нами дані показали, що пилкові зерна *Sesamum indicum* 12–14-борозні з бородавчастою скульптурою екзини і відрізняються від таких роду *Incarvillea* родини *Bignoniaceae*, які мають 6–8-борозний тип апертур з шипикуватою та шипикувато-перфорованою скульптурою екзини (Цимбалюк, 2014).

Родина *Martyniaceae* Horan.

Родина *Martyniaceae* налічує 4 роди і 13–17 видів (Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012, 2016), що поширені в теплих та посушливих або напівпосушливих районах Північної Америки й на південь до Аргентини. За новішими даними 12–13 видів з 5 родів (Gormley et al., 2015). А.Л. Тахтаджян (1987; Takhtajan, 2009) зближує родину *Martyniaceae* з *Pedaliaceae*, однак вказує, що представники цих родин відрізняються за будовою пилкових зерен. Нещодавно проведені молекулярно-філогенетичні дослідження родин *Martyniaceae* і *Pedaliaceae* (Gormley et al., 2015).

За даними P.K. Bretting, S. Nilsson (1988) пилкові зерна родини *Martyniaceae* розподілено на три типи: сітчастий (*Martinia*), ареолятний (*Proboscidea* та *Ibicella*) і кільцеподібний (*Craniolaria*). Автори показали, що пилкові зерна родини *Martyniaceae* чітко відрізняються від таких *Pedaliaceae*, що мають борозний тип

апертур. Пилкові зерна представників *Martyniaceae*, зокрема *Proboscidea* та *Ibicella* виявляють подібність до таких *Bignoniaceae*, зокрема родів *Delostoma*, *Mansoa*, *Catalpa* (Bretting, Nilsson, 1988). Отримані нами дані показали, що пилкові зерна родів *Proboscidea* та *Catalpa* ареолятні, виявляють подібність за елементами будови скульптури, характеризуються великими розмірами, але в той же час мають суттєві відмінності. Пилкові зерна роду *Catalpa* –безапертурні тетради, тимчасом як у роду *Proboscidea* – безапертурні монади (Цимбалюк, 2014). Н. Halbritter, М. Hesse (1995) віднесли пилкові зерна роду *Catalpa* до особливого щитовидного типу, який трапляється також у представників родини *Martyniaceae*, зокрема родів *Proboscidea* та *Ibicella* та інших родин квіткових рослин, але не виявлено у родині *Pedaliaceae*. Таким чином, родини *Martyniaceae* та *Pedaliaceae* відрізняються за паліноморфологічними даними.

Родина *Schlegeliaceae* Reveal

Родина *Schlegeliaceae* вміщує чотири роди і 36 видів (Olmstead, 2012, 2016), що поширені в тропічній Америці. Представники цієї родини раніше були вміщені до родин *Bignoniaceae* (роди *Exarata*, *Schlegelia*, *Synapsis*) та *Scrophulariaceae* (під *Gibsoniothamnus*) (Mabberley, 1997) або ж *Gesneriaceae* (Gentry, Tomb, 1979). Пилкові зерна деяких представників роду *Schlegelia* (Gentry, Tomb, 1979) характеризуються двома типами апертур. Представники з великими квітками мають 3-борозні пилкові зерна з дрібносітчастою скульптурою й подібні до таких деяких представників родини *Bignoniaceae*, однак на відміну від них мають борозни з кришечкою. Представники з малими квітками мають 3-порові пилкові зерна з гладенько-ямчастою скульптурою екзини. Пилкові зерна представників роду *Gibsoniothamnus* 3-борозні з гладенькою скульптурою, характеризуються коротшими борознами. Такий тип, очевидно, можна розглядами як перехідний між борозним і поровим у пилкових зерен представників роду *Schlegelia* (Gentry, Tomb, 1979). Пилкові зерна представників інших родів не досліджувались.

Родина *Acanthaceae* Juss.

Родина *Acanthaceae* за різними літературними джерелами налічує 201 рід та 3510 видів (Olmstead, 2012, 2016) або 220–240 родів та 3500–4000 видів (Takhtajan, 2009), що поширені в тропічних областях, особливо в Південній та Південно-Східній Азії, Африці, Бразилії та Центральній Америці, деякі види в помірно-теплих областях, мангровій рослинності в тропічних і субтропічних областях обох півкуль.

Пилкові зерна представників родини *Acanthaceae*, підродини *Acanthoideae* характеризуються різними апертурними типами: 2–4-борозно-оровим, 3-злитоборозно-оровим, 2-, 3-порово-оровим, 2–4-поровим, багатопоровим. Для пилкових зерен характерні типи скульптури екзینی: гладенький, перфорований, дрібносітчастий, сітчастий, великосітчастий, подвійно-сітчастий, перфоровано-шипикуватий, шипикуватий, сітчасто-шипикуватий, шипуватий, гранулярний, горбкуватий (Raj, 1961, 1973; Scotland, 1992, 1993; Figueiredo, Keith-Lucas, 1996; Daniel, 1998). Пилкові зерна представників багатьох родів родини *Acanthaceae* мають псевдоборозни у поєднанні з справжніми апертурами (Scotland, 1992). Порівняльний аналіз пилкових зерен представників *Acanthaceae* показав, що вони мають своєрідні ознаки, за якими відрізняються від таких інших родин порядку *Lamiales*.

Родина *Bignoniaceae* Juss.

Родина *Bignoniaceae* за різними літературними джерелами налічує 82–105 родів і 800–860 видів (Takhtajan, 2009; Olmstead, 2012, 2016; Pace et al., 2015), що поширені в основному в тропічних областях, з їхнім найбільшим різноманіттям у тропіках Південної Америки, деякі види поширені в субтропічній та помірно-теплій Азії. За останнім варіантом системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) родина *Bignoniaceae* вміщена до порядку *Lamiales*. У попередньому варіанті системи (Тахтаджян, 1987) автор помістив її до порядку *Scrophulariales* і розділив на 8 триб. Пізніше автор переглянув більше родів і розділив родину *Bignoniaceae* на 7 триб (Takhtajan, 1997). Молекулярно-філогенетичні дослідження

представників родини *Bignoniaceae* та окремих родів проводили різні дослідники (Spangler, Olmstead, 1999; Chen Shaotian et al., 2005; Li, 2008; Olmstead et al., 2009; Olmstead, 2013), зіставлення молекулярно-філогенетичних та анатомічних даних проведені (Pace et al., 2015).

Аналіз літературних джерел та отримані нами дані показали, що родина *Bignoniaceae* різноманітна за паліноморфологічними особливостями. Пилкові зерна представників триби *Tecomeae* різні за типом апертур та скульптурою поверхні. Більшість родів даної триби, наприклад *Pandorea*, *Tecomanthus*, *Campsidium*, *Markhamia*, *Spathodea*, *Tecoma*, *Campsis* та ін. характеризуються 3-борозними пилковими зернами з сітчастою скульптурою (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979; Trigo, 1991; Цимбалюк, 2014), трапляються також 2-, 4-борозні у роду *Tabebuia* (Григорьева, Токарев, 2005) та 3-борозно-ороподібні у пилкових зерен деяких видів *Pandorea* та родів *Doxantha*, *Podranea*, *Tecomaria* (Trigo, 1991). Відмінності на родовому рівні виявлено за особливостями будови сітки.

Інша група родів мають 3-борозні пилкові зерна з гладенькою скульптурою, зокрема роди *Jacaranda* (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979) та *Digomphia* (Gentry, Tomb, 1979). Наступна група родів характеризуються багатоборозними пилковими зернами з бородавчастою, шипикуватою або шипикувато-перфорованою скульптурою (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979; Trigo, 1991; Цимбалюк, 2014), зокрема в представників *Pyrostegia*, *Incarvillea*, *Niedzwedzkia*. Група, що включає роди *Catalpa*, *Chilopsis*, *Sparattosperma*, *Delostoma* та ін., характеризується ареолятними пилковими зернами з сітчастою скульптурою екзини (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979; Trigo, 1991; Halbritter, Hesse, 1995; Ugbabe et al., 2013; Цимбалюк, 2014). Слід зазначити, що для пилкових зерен роду *Argilia* на відміну від таких інших родів характерна кришечка на борознах (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979). Таким чином, паліноморфологічні дані свідчать, що триба *Tecomeae* гетероморфна за ознаками пилкових зерен.

У трибі *Bignoniaceae* виділено 7 типів пилкових зерен за типом апертур та скульптурою екзини, три з яких характерні й для триби *Tecomeae*: I 3-борозні з дрібносітчастою скульптурою; II 3-борозні з гладенькою скульптурою; III 3-

борозні з великосітчастою скульптурою; IV зоно-борозні з великосітчастою скульптурою; V безапертурні з великосітчастою скульптурою; VI безапертурні з середньосітчастою скульптурою; VII ареолятні (Gentry, Tomb, 1979). Отже, до I типу належать пилкові зерна представників родів *Pyrostegia*, *Potomoganos*, *Mussatia*, *Callichlamys* та ін. До II типу відносяться такі роди як *Arrabidaea*, *Fridericia*, *Cuspidaria* та ін. До III типу належить один рід *Martinella*. До IV – *Amphilophium*, *Haplolophium*, *Anemopaegma* та ін. До V – *Pithecoctenium*, *Distictella*, *Distictis*, *Pithecoctenium* та ін. До VI – *Clytostoma*, *Cydista*, *Roentgenia*, *Phryganocydia*. До VII – *Mansoa*, *Anemopaegma* та ін. (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979). Пилкові зерна роду *Saritaea* вирізняються серед таких інших родів за багатопоровим і спірально-апертурним типами. Таким чином, паліноморфологічні дані свідчать про неоднорідність триби *Bignonieae*.

Триба *Oroxyleae* вміщує роди *Oroxylum*, *Millingtonia*, *Nyctocalos* та *Hieris*, які досить добре вивчені з паліноморфологічної точки зору. Отже, представники родів *Oroxylum*, *Millingtonia* та *Hieris* характеризуються 3-борозними пилковими зернами з дрібносітчастою скульптурою (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979), що не суперечить віднесенню цих родів до даної триби. Однак, пилкові зерна роду *Nyctocalos* великих розмірів (75–105 мкм), мають 3-борозний тип апертур з бородавчастою (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979) й сітчасто-гранулярною скульптурою екзини (Ferguson, 1973), що суперечить віднесенню його до даної триби за останньою системою А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) та молекулярно-філогенетичними даними (Olmstead, 2012).

Триба *Escremocarpeae* вміщує рід *Escremocarpus*, пилкові зерна якого характеризуються 3-борозним типом апертур з гладенькою скульптурою. Такий комплекс паліноморфологічних ознак мають деякі представники триб *Tecomeae* та *Bignonieae* (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979).

До триби *Tourrettieae* включений рід *Tourrettia*. Пилкові зерна цього роду 3-борозні з характерною скульптурою борозних мембран (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979), що підтверджує включення його до окремої триби.

Пилкові зерна триби *Coleae*, зокрема роду *Ophiocolea* 3-борозні з дрібносітчастою скульптурою й подібні до таких представників більшості триб родини *Bignoniaceae* (Gentry, Tomb, 1979).

Триба *Crescentieae* охоплює роди *Parmentiera*, *Amphitecna* та *Crescentia*. Пилкові зерна роду *Parmentiera* 3-борозні з дрібносітчастою скульптурою й подібні до таких окремих представників триби *Tecomeae* (Buurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979). Пилкові зерна роду *Amphitecna* мають борозни й пори та дрібносітчасту скульптуру. Пилкові зерна роду *Crescentia* 6-борозні з особливим розташуванням борозен (Gentry, Tomb, 1979). Таким чином, паліноморфологічні дані представників триби *Crescentieae* свідчать про чітку відмінність на родовому рівні.

Родина *Lentibulariaceae* Rich.

Родина *Lentibulariaceae* налічує 4–5 родів і близько 300–310 видів, що поширені по всій земній кулі, за винятком полярних і посушливих районів. За новішими даними – 350 видів, що належать до 3 родів (Wicke et al., 2013; Olmstead, 2016). Традиційно родина *Lentibulariaceae* належала до порядку *Scrophulariales*. За сучасними системами (Takhtajan, 2009; APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012, Olmstead, 2012, 2016) розглядається в порядку *Lamiales*. Завдяки новітнім молекулярно-філогенетичним дослідженням виявлено як загальну філогенетичну картину у межах родини та її зв'язки з іншими родинami, так і детальнішу філогенію родів *Pinguicula*, *Utricularia* та *Genlisea* (Degtjareva et al., 2004, 2006; Cieslak et al., 2005; Jobson et al., 2003, Müller et al., 2004; Müller, Borsch, 2005; Wicke et al., 2013).

Аналіз літературних джерел та отримані нами дані показали, що пилкові зерна представників родини *Lentibulariaceae* 11–28-борозно-зливоорові, 3–5-борозно-орові (*Utricularia*), 4-борозно-орові (*Genlisea*) та 5(6–7)-борозно-орові (*Pinguicula*) зі згладженою, зморшкувато-перфорованою, зморшкувато-ямчастою та сітчастою скульптурою екзини (Thanikaimoni, 1966; Huynh, 1968; Алешина, 1978; Цимбалюк, 2006, 2012; Цимбалюк та ін., 2008). Пилкові зерна представників

роду *Utricularia*, що представлені у флорі України характеризуються комплексом ознак, на підставі якого вони віднесені до окремої групи. Інші представники роду *Utricularia*, що не поширені на території України, мають 3–5–борозно-оровий тип апертур. Пилкові зерна представників роду *Pinguicula* також віднесені до окремої групи. За комплексом паліноморфологічних ознак родина *Lentibulariaceae* відрізняється від інших родин порядку *Lamiales*.

Ми проаналізували морфологічні особливості пилкових зерен представників родин, що представлені у флорі України, за прагматичною класифікацією покритонасінних (Мосякін, 2013). С.Л. Мосякін відзначає, що родина *Plantaginaceae* у новому розумінні є надзвичайно морфологічно різноманітною і найбільш проблематичною й суперечливою стосовно складу її представників та пропонує визнавати сегрегатні родини, що філогенетично вкорінені серед *Plantaginaceae* s. l., лише умовно для практичних цілей.

Отримані нами дані показали, що пилкові зерна родини *Plantaginaceae* s. str., роду *Plantago* – 4–12-порові з шипикуватою, шипикувато-згладженогорбкуватою, шипикувато-дрібногорбкуватою, шипикувато-великогорбкуватою скульптурою і відрізняються від таких представників інших родів та родин (Цимбалюк, 2006; Цимбалюк, Мосякін, Безусько, 2006; Цимбалюк, Мосякін, 2008; Цимбалюк, Тарасевич, 2011).

Пилкові зерна родини *Callitrichaceae*, роду *Callitriche* – безапертурні, з сітчастою або сітчасто-зірчастою та гладенькою скульптурою, відрізняються від таких інших родів і родин (Цимбалюк, Мосякін, 2009).

Пилкові зерна родини *Hippuridaceae*, роду *Hippuris* – 4, 5-ругатні, з шипикуватою або шипикувато-горбкуватою скульптурою, відрізняються від таких представників інших родів та родин (Цимбалюк, 2009с; Цимбалюк, Мосякін, 2009).

Пилкові зерна родини *Globulariaceae*, роду *Globularia* – 3-борозно-орові, з шипикуватою скульптурою, відрізняються від таких інших родів та родин (Цимбалюк, 2011).

Пилкові зерна родини *Plantaginaceae*, роду *Gratiola* 3-борозно-орові, з гладенькою скульптурою, відмінності виявлено в будові апертур. Пилкові зерна представників триби *Antirrhineae* (роди *Antirrhinum*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria*, *Kickxia*, *Misopates*, *Linaria*) – 3-борозно-орові, з сітчастою скульптурою, відмінності виявлено в елементах будови апертур та скульптури (Цимбалюк, 2009а, б; Цимбалюк, 2010, 2013). Пилкові зерна роду *Digitalis* – 3-борозно-орові, з гладенькою, зморшкуватою, зморшкувато-ямчастою, сітчастою, струменястою, струменясто-сітчастою скульптурою (Цимбалюк, Мосякін, 2010; Цимбалюк, Мосякин, 2010); роду *Veronica* – 3-борозні та 3-борозно-орові, з гладенькою, зморшкуватою, ямчастою, зморшкувато-ямчастою, сітчастою, струменястою, струменясто-сітчастою, сітчасто-паличковою, гранулярною, шипикуватою скульптурою (Цимбалюк, Мосякин, 2007; Цимбалюк, 2008, 2011; Цимбалюк, Мосякин, Северова, 2009, 2011).

Пилкові зерна родини *Scrophulariaceae*, роду *Scrophularia* – 3-борозно-орові, зрідка 4-борозно-орові з сітчастою або переплетено-сітчастою скульптурою (Цимбалюк, 2010а; Цимбалюк, Северова, 2012); роду *Verbascum* – 3-борозно-орові, з сітчастою скульптурою (Цимбалюк, 2010б); роду *Limosella* – 3-борозно-орові, з сітчастою скульптурою. Пилкові зерна представників цих трьох родів подібні за основними ознаками пилкових зерен, відмінності на родовому та видовому рівнях виявлено в елементах будови сітки та розмірах пилкових зерен (Цимбалюк, Мосякін, 2013).

Пилкові зерна родини *Linderniaceae*, роду *Lindernia* – 3-борозно-орові, з сітчастою скульптурою (оригінальні дані).

Пилкові зерна родини *Phrymaceae*, рід *Mimulus* (= *Erythranthe*) – спіральні-борозні, чітко відрізняються від пилкових зерен інших родин (оригінальні дані).

Пилкові зерна родини *Paulowniaceae*, роду *Paulownia* – 3-борозно-орові, з сітчастою скульптурою, відрізняються від таких інших родин за комплексом ознак (форма, обриси, розміри, елементи будови апертур та скульптури) (Цимбалюк, 2014).

Пилкові зерна родини *Orobanchaceae*, роду *Melampyrum* – 3-борозні з переплетено-дрібносітчастою, переплетено-дрібносітчасто-горбкуватою, горбкуватою, зморшкувато-горбкуватою, різногорбкуватою скульптурою, відрізняються від пилкових зерен інших родів і родин за формою, розмірами та наявністю западин, що відрізняються за характером скульптури від всієї поверхні (Цимбалюк, Мосякін, 2012). Пилкові зерна роду *Odontites* – 3-борозні з переплетено-дрібносітчастою, зморшкуватою, зморшкувато-ямчастою скульптурою, подібні до пилкових зерен окремих представників роду *Rhinanthus* (Цимбалюк, 2011). Пилкові зерна роду *Orobanche* – 3-борозні (зрідка 2-борозні й 3-борозно-орові), 2-, 3-ругатні (поодинокі 4-борозні, 1-, 4-ругатні) та безапертурні з сітчасто-паличковою, сітчасто-паличково-зернистою, сітчасто-зморшкуватою, гранулярною, гранулярно-ямчастою, зернисто-бородавчастою, бородавчастою, бородавчасто-гемматною та гемматною скульптурою, відрізняються від пилкових зерен інших родів (Цимбалюк, Мосякін, 2013а, б). Пилкові зерна роду *Pedicularis* – 2-, 3-злитоборозні, 3-борозні з дрібнозернисто-горбкуватою, дрібнозернистою, дрібнозернисто-горбкуватою, дрібнозернисто-горбкувато-перфорованою, ямчастою, горбкувато-ямчастою, дрібнозернисто-перфорованою, сітчасто-паличковою скульптурою, відрізняються від пилкових зерен інших родів та родин (Цимбалюк, Перегрим, 2011; Peregrym, Tsybalyuk, Mosyakin, 2011). Роди, що представлені одним видом у флорі України, *Bartsia*, *Cymbocasma*, *Lathraea*, *Macrosyringion* мають 3-борозні пилкові зерна з сітчасто-паличковою скульптурою, відмінності виявлено за елементами будови скульптури. Пилкові зерна роду *Tozzia* – 3-борозні з зернисто-горбкувато-перфорованою скульптурою (Цимбалюк, 2011).

Пилкові зерна родини *Verbenaceae*, роду *Verbena* – 3-борозно-орові, з гладенькою або зморшкуватою скульптурою, мають відмінності в елементах будови апертур, чітко відрізняються на рівні роду та родини (Цимбалюк, Семироз, 2012).

Пилкові зерна родини *Pedaliaceae*, роду *Sesamum* – 12–14-борозні, з бородавчастою скульптурою, чітко відрізняються від пилкових зерен інших родин (оригінальні дані).

Пилкові зерна родини *Bignoniaceae*, роду *Campsis* – 3-, 4-борозні, з сітчастою скульптурою, мають відмінності в елементах будови апертур; роду *Catalpa* – тетради, безапертурні, з сітчастою скульптурою, чітко відрізняються від таких інших родин (Цимбалюк, 2014).

Пилкові зерна родини *Lentibulariaceae*, роду *Pinguicula* – 5–7-борозно-орові; роду *Utricularia* – 11–19-борозно-зливоорові, чітко відрізняються від пилкових зерен представників інших родин (Цимбалюк, Мосякін, Безусько, 2008; Цимбалюк, 2012).

Таким чином, порівняльний аналіз представників родин порядку *Lamiales* світової флори показав, що на рівні родин за комплексом паліноморфологічних ознак вирізняються родини *Acanthaceae*, *Byblidaceae*, *Gesneriaceae*, *Lentibulariaceae*, *Verbenaceae*, *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*, *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 родин *Retziaceae* до *Stilbaceae*, *Avicenniaceae* до *Acanthaceae* (APG II, 2003; APG III, 2009) не знаходить чіткого підтвердження за паліноморфологічними даними, тому необхідні 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).

Порівняльний аналіз представників родин порядку *Lamiales* флори України показав, що на рівні родин відрізняються пилкові зерна представників *Plantaginaceae* s. str., *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae*, *Globulariaceae*, *Phrymaceae*, *Paulowniaceae*, *Orobanchaceae*, *Verbenaceae*, *Pedaliaceae*. Такі ознаки як тип апертур та тип скульптури екзини перекриваються у пилкових зерен представників родини *Scrophulariaceae* (триба *Scrophularieae*) і таких 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*), *Scrophularia*, *Verbascum*, *Limosella* (родина *Scrophulariaceae*). Пилкові зерна видів роду *Lindernia* (родина *Linderniaceae*) подібні до таких деяких представників родини *Plantaginaceae* s. l.

На родовому рівні відрізняються пилкові зерна родів *Melampyrum*, *Orobanche*, *Pedicularis*, *Bartsia*, *Cymbocasma*, *Lathraea*, *Macrosyringion*, *Tozzia* (родина *Orobanchaceae*). Пилкові зерна видів роду *Odontites* подібні до таких деяких видів роду *Rhinanthus*. Також на родовому рівні відрізняються пилкові зерна родів *Campsis* та *Catalpa* (родина *Bignoniaceae*); родів *Pinguicula* та *Utricularia* (родина *Lentibulariaceae*). Детальний аналіз особливостей будови пилкових зерен представників окремих родів дозволив виявити 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. Вперше 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 наявність 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, що 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). Вперше 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 поділу роду на більшість 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, *V. orientale* (= *Celsia orientalis*)

чітко відрізняється від інших представників *Verbascum*, що підтверджує віднесення його 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 ізолюваність 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 кладі *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 *Buddlejaceae*, *Myoporaceae* та *Oftiaceae* до *Scrophulariaceae*. Рід *Brandisia*, (включався до *Scrophulariaceae*) за ознаками пилку виявляє подібність до *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: шипикувато-ямчастий, шипикувато-сітчастий, шипикуватий, горбкуватий та шипикувато-горбкуватий.
13. У родині *Scrophulariaceae* еволюція типів апертур імовірно 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 зливо-борозного 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* виявилось, що за комплексом паліноморфологічних 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 можуть перекриватися. Для родин *Calceolariaceae*, *Linderniaceae*, *Rehmanniaceae*, *Schlegeliaceae*, *Tetrachondraceae*, *Thomandersiaceae* необхідні додаткові паліноморфологічні дослідження.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРИ

1. Агабян В.Ш. Материалы к палиноморфологическому изучению некоторых родов семейства *Scrophulariaceae* / В.Ш. Агабян, А.В. Погосова // Биол. журн. Армении. – 1988. – Т.41, № 10. – С. 828–830.
2. Айрапетян А.М. Возможные направления эволюции апертурных типов пыльцы в порядке *Solanales* / А.М. Айрапетян // *Takhtajania*. – 2011. – 1. – С. 151–155.
3. Айрапетян А.М. Апертурные типы и возможные пути эволюции пыльцы в семействе *Solanaceae* / А.М. Айрапетян // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 8. – С. 1–9.
4. Архангельский Д.Б. Палинотаксономия *Thymelaeaceae* s.l. / Д.Б. Архангельский // Морфология пыльцы. – Л.: Наука, 1971. – С. 104–234.
5. Асеева Л.А. Система рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) флоры России / Л.А. Асеева // Нов. системат. высш. раст. – СПб, 2002. – 34. – С. 159–173.
6. Безусько Л.Г. Палеоботаніка та паліноморфологія /Л.Г. Безусько, З.М. Цимбалюк // Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (1921–2011). Віхи історії та сучасність. – К.: "Альтерпрес", 2011. – С. 55–61.
7. 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 // Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Національний гербарій України. – К.: "Альтерпрес", 2011. – С. 138–141.
8. Белкина К.В. Морфология пыльцы спайнолепестных (*Sympetalaе*) на примере трубкоцветных (*Tubiflorae*) флоры Якутии / К.В. Белкина // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1973. – 14 с.
9. Белкина К.В. Новые палинологические данные к систематики якутских видов *Pedicularis* L. / К.В. Белкина // Бот. журнал. – 1972. – Т. 57, № 7. – С. 822–825.

10. Беляева Т.Н. Род *Pedicularis* L. в горах южной Сибири (систематика, география, биология) / Т.Н. Беляева // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Томск, 1986. – 17 с.
11. Борисова А.Г. Род *Veronica* L. А.Г. Борисова // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 329–500.
12. Васильченко И.Т. Погремок – *Rhinanthus* L. / И.Т. Васильченко // Флора СССР. – М.;Л.: АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 659–685.
13. Викулова Н.В. Лаготис – *Lagotis* Gaertn. / Н.В. Викулова // Флора СССР. – М.;Л.: АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 500–511.
14. Горшкова С.Г. Норичник – *Scrophularia* L. / С.Г. Горшкова // Флора СССР. – М.;Л.: АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 229–308.
15. Горшкова С.Г. Род Марьянник – *Melampyrum* L. / С.Г. Горшкова // Флора СССР. – М.; Л.: АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 533–554.
16. Григорьева В.В. Морфология пыльцы рода *Tabebuia* Gomes ex A.P. De Candolle (*Bignoniaceae*) / В.В. Григорьева, П.И. Токарев // Палинология: теория и практика. Мат-лы XI Всерос. палинологической конференции. Москва, 2005. – С. 61–62.
17. Гриценко Н.В. Виды коровяка (*Verbascum* L.) секции *Isandra* Franch. в СССР / Н.В. Гриценко // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., – 1972. – 24 с.
18. Гусарова Г.Л. Конспект рода *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*) России и сопредельных государств / Г.Л. Гусарова // Бот. журн. – 2005. – Т. 90, № 7. – С. 1087–1115.
19. Еленевский А.Г. Система рода *Veronica* L. / А.Г. Еленевский // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1977. – Т. 82, № 1. – С. 149–160.
20. Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран / А.Г. Еленевский. – М.: Наука, 1978. – 258 с.
21. Еленевский А.Г. Вероника – *Veronica* L. / А.Г. Еленевский // Флора европ. части СССР. – Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 241–256.
22. Заклинская Е.Д. Морфологическое описание пыльцы травянистых и

- некоторых кустарниковых растений по семействам / Е.Д. Заклинская // Пыльцевой анализ. – М.: Изд-во геол. л-ры, 1950. – С. 286–355.
23. Иванина Л.И. Наперстянка – *Digitalis* L. / Л.И. Иванина // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 514–526.
24. Иванина Л.И. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. – Норичниковые / Л.И. Иванина // Флора европ. части СССР. – Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 201–311.
25. Иванина Л.И. Род Павлония – *Paulownia* Sieb. Et Zuss. / Л.И. Иванина // Флора европ. части СССР. Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 312–314.
26. Иванина Л.И. Система подрода *Verticillatae* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и прилежащих территорий / Л.И. Иванина, Т.Н. Попова // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 10. – С. 92–99.
27. Иконников С.С. *Verbenaceae* Laume – вербеновые / С.С. Иконников // Флора европ. части СССР. Л.: Наука, 1978. – Т. 3. – С. 118–124.
28. Карнаух Є.Д. Рід Вероніка – *Veronica* L. / Є.Д. Карнаух // Флора УРСР. – К.: АН УРСР, 1960. – Т. 9. – С. 476–539.
29. Карпова А.П. Палиноморфология рода *Stroganowia* и некоторых представителей родов *Lepidium* и *Stuebendorffia* (*Cruciferae*) / А.П. Карпова, В.В. Григорьева // Ботан. журн. – 2007. – Т. 92, № 9. – С. 1332–1340.
30. Карпова А.П. Естественный полиморфизм палиноморфологических признаков у *Stroganowia leventii* V.I. Dorof. (*Cruciferae*) / А.П. Карпова, В.В. Григорьева // Сб. науч. тр. XII Всерос. Палинол. конф. (29 сентября – 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург). – СПб.: ВНИГРИ, 2008. – Т. I. – С. 77–81.
31. Клоков М.В. О верониках колосистых / М.В. Клоков // Нов. системат. высш. и низш. раст. – К.: Наук. думка, 1976. – С. 92–173.
32. Косачев П.А. Конспект сем. *Scrophulariaceae* Juss. и *Pediculariaceae* Juss. Алтайской горной страны / П.А. Косачев // *Turczaninowia*. – 2010. – Vol. 13, No 1. – P. 19–102.
33. Косачев П.А. Система и конспект видов рода *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) Алтайской горной страны и Тянь-Шаня / П.А. Косачев // Биол. Вестник

- Мелитопольского гос. пед. ун-та им. Богдана Хмельницкого. – 2016. – Т. 6, № 1. – С. 115–166.
34. Котов М.И. Ранник – *Scrophularia* L. / М.И. Котов // Флора УРСР. – К.: АН УРСР, 1960. – Т. 9. – С. 455–469.
 35. Котов М.И. Рід Дивина – *Verbascum* L. / М.И. Котов // Флора УРСР. – К.: АН УРСР, 1960. – Т. 9. – С. 407–431.
 36. Котов М.И. Рід Цельзія – *Celsia* L. / М.И. Котов // Флора УРСР. – К.: АН УРСР, 1960. – Т. 9. – С. 431–432.
 37. Кравцова Т.И. Строение перикарпия у представителей семейства *Scrophulariaceae* / Т.И. Кравцова, Н.С. Котельникова // Бот. журн. – 2011. – Т. 96, № 3. – С. 384–388.
 38. Крестовская Т.В. Палинологическое изучение видов родов *Stachys* и *Betonica* (*Lamiaceae*) / Т.В. Крестовская, И.М. Васильева // Ботан. журн. – 1997. – Т. 82, № 11. – С. 30–40.
 39. Кречетович В.И. *Callitrichaceae* Lindl. / В.И. Кречетович // Флора СССР. – М., 1949. – Т. 14. – С. 495–503.
 40. Куприянова Л.А. *Linaria* Mill. / Л.А. Куприянова // Флора СССР. – М.; Л., 1955. – Т. 22. – С. 178–225.
 41. Куприянова Л.А. Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор / Л.А. Куприянова // Ботан. журн. – 1969. – Т. 54, № 10. – С. 1502–1512.
 42. Куприянова Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР / Л.А. Куприянова, Л.А. Алешина. – Л.: Наука, 1972. – Т. 1. – 170 с.
 43. Куприянова Л.А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae* – *Zygophyllaceae* / Л.А. Куприянова, Л.А. Алешина. – Л.: Наука, 1978. – Т. 2. – 183 с.
 44. Мейер-Меликян Н.Р. Происхождение и вероятные пути эволюции пыльцевого зерна / Н.Р. Мейер-Меликян // Ботан. журн. – 2000. – 85, № 7. – С. 69–75.
 45. Мейер-Меликян Н.Р. Атлас пыльцевых зерен астровых (*Asteraceae*). Палиноморфология и развитие спородермы представителей сем. *Asteraceae*

- / Н.Р. Мейер-Меликян, И.Ю. Бовина, Я.В. Косенко, С.В. Полевова, Е.Э. Северова, М.В. Теклева, П.И. Токарев. – М.: Т-во научн. изд. КМК, 2004. – 236 с.
46. Меницкий Ю.Л. Конспект кавказских видов *Linaria* (*Scrophulariaceae*). I. Секция *Linaria* / Ю.Л. Меницкий // Ботан. журн. – 1998. – Т. 83, № 12. – С. 122–132.
47. Моносзон М.Х. Морфология пыльцы видов рода *Plantago* L. (пособие для спорово-пыльцевого анализа) / М.Х. Моносзон // Палинотратиграфия мезозоя и кайнозоя Сибири. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 65–72.
48. Мосякін С.Л. Номенклатурно-таксономічні зміни, що стосуються деяких видів судинних рослин, занесених до "Червоної книги України" / С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 2. – С. 238–247.
49. Мосякін С.Л. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі / С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 3. – С. 289–307.
50. Мосякин С.Л. Предварительный филогенетический анализ палиноморфологических особенностей представителей семейства *Chenopodiaceae* Vent. / С.Л. Мосякин, З.Н. Цымбалюк // XI Всероссийская палинологическая конференция "Палинология: теория и практика". – М.: ПИН РАН. – 2005. – С. 172–173.
51. Мосякін С.Л. Філогенетичне значення паліноморфологічних особливостей представників родини *Chenopodiaceae* Vent. / С.Л. Мосякін, З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2006. – Т. 63, № 4. – С. 502–514.
52. Мосякин С.Л. Особенности пыльцевых зерен секции *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch рода *Veronica* L. / С.Л. Мосякин, З.Н. Цымбалюк // Сб. научн. тр. XII Всерос. палинол. конф. (29 сентября – 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург). – СПб.: ВНИГРИ, 2008. – Т. I. – С. 92–98.
53. Новопокровский И.В. Сем. Заразиховые – *Orobanchaceae* Lindl. / И.В. Новопокровский, Н.Н. Цвелев // Флора СССР. – М.; Л.: АН СССР, 1958. – Т. 23. – С. 19–115.

54. Определитель высших растений Украины / Д.Н. Доброчаева, М.И. Котов, Ю.Н. Прокудин и др. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
55. Перегрим О.М. Палиноморфологічна 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.
56. Перегрим О.М. Морфологія насінин видів секції *Edentulae* Benth. роду *Pedicularis* L. (*Orobanchaceae* Vent.) Східної Європи / О.М. Перегрим, О.А. Футорна // Modern Phytomorphology. – 2013. – Vol. 3. – P. 249–254.
57. Попова Т.Н. Таксономия и палиноморфология подрода *Sceptrum* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и сопредельных государств / Т.Н. Попова, В.Н. Косенко, Л.И. Иванина // Бот. журн. – 2005. – Т. 90, №2. – С. 257–263.
58. Пожидаев А.Е. Строение эскины пыльцевых зерен семейства *Lamiaceae* / А.Е. Пожидаев // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 10. – С. 1410–1422.
59. Пожидаев А.Е. К вопросу о происхождении трех- и шестибороздных пыльцевых зерен в семействе *Lamiaceae* / А.Е. Пожидаев // Бот. журн. – 1990. – Т. 75, № 6. – С. 832–835.
60. Северова Е.Э. Ультраскульптура пыльцевых зерен норичниковых в связи с филогенией и таксономией семейства / Е.Э. Северова // Мат-лы X Моск. совещ. по филог. раст. / Под ред. проф. Л.И. Лотовой и проф. А.П. Меликяна. – М.: Изд-во секц. ботан. Моск. о-ва испыт. природы и каф. морф. и систем. высш. раст. МГУ, 1999а. – С. 149–151.
61. Северова Е.Э. Палиноморфология семейства *Scrophulariaceae* / Е.Э. Северова // Акт. пробл. палинол. на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. – М.: ИГиРГИ, 1999б. – С. 263–264.
62. Тарасевич В.Ф. О родственных связях между *Byblis* (*Byblidaceae*) и *Roridula* (*Roridulaceae*) по палинологическим данным / В.Ф. Тарасевич // Ботан. журн. – 2004. – 89, № 11. – С. 1805–1813.
63. Тахтаджян А.Л. О принципах, методах и символах филогенетических

- построений в ботанике / А.Л. Тахтаджян // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 1947. – Т. LII. – Вып. 5. – С. 95–120.
64. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. – М. – Л.: Наука, 1966. – 611 с.
65. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов / А.Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
66. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни / Э.С. Терехин. – Л.: Наука, 1977. – 220 с.
67. Терехин Э.С. Определитель заразиховых флоры СССР (с атласом плодов и семян) / Э.С. Терехин, Г.В. Шибалкина, Н.Б. Серафимович, Т.И. Кравцова. – СПб.: Наука, 1993. – 127 с.
68. Тимонин А.К. Систематика высших растений / А.К. Тимонин, Д.Д. Соколов, А.Б. Шипунов // Ботаника: учебник для студ. высш. учебн. заведений, в 4 т. / Под ред. А.К. Тимонина. – М.: Издательский центр "Академия", 2009. – Т. 4, кн. 2. – 352 с.
69. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен / П.И. Токарев. – М.: Т-во научн. изд. КМК, 2002. – 51 с.
70. Токарев П.И. Некоторые закономерности эволюции пыльцевых зерен / П.И. Токарев // XI Всероссийская палинологическая конференция "Палинология: теория и практика". – М.: ПИН РАН, 2005. – С. 252–253.
71. Федченко Б.А. Род Коровяк – *Verbascum* L. / Б.А. Федченко // Флора СССР. – М.; Л.: АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 122–170.
72. Цвелев Н.Н. О видах рода *Linaria* Mill. (*Scrophulariaceae*) из родства *Linaria kurdica* Boiss. et Hohen. в Закавказье / Н.Н. Цвелев // Нов. системат. высш. раст. – М.; СПб.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. – Т. 38. – С. 215–225.
73. Цвелев Н.Н. Заметка о роде *Callitriche* L. в СССР / Н.Н. Цвелев // Нов. системат. высш. раст. – 1975. – 12. – С. 237–238.
74. Цвелев Н.Н. *Callitrichaceae* Link / Н.Н. Цвелев // Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1978. – Т. 3. – С. 209–213.
75. Цвелев Н.Н. Род Макросирингион – *Macrosyringion* Rothm. / Н.Н. Цвелев //

- Флора европ. части СССР. – Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 281.
76. Цвелев Н.Н. *Plantaginaceae* Juss. – Подорожниковые / Н.Н. Цвелев // Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 342–356.
77. Цвелев Н.Н. *Lentibulariaceae* Rich. – Пузырчатковые / Н.Н. Цвелев // Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 336–341.
78. Цвелев Н.Н. Сем. *Orobanchaceae* Vent. – Заразиховые / Н.Н. Цвелев // Флора европ. части СССР. – Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 317–336.
79. Цвелев Н.Н. Опред. сосудистых раст. Северо-Западной России / Н.Н. Цвелев. – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.
80. Цвелев Н.Н. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. – Норичниковые / Н.Н. Цвелев // Опред. сосудистых раст. Северо-Западной России. – СПб: Изд-во СПХФА, 2000. – С. 550–558.
81. Цимбалюк З.М. Морфологічні особливості пилоквих 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.
82. Цимбалюк З.М. Паліноморфологічні особливості родів *Pinguicula* L. та *Utricularia* L. (*Lentibulariaceae* Rich.) / З.М. Цимбалюк // I Міжнародна конф. мол. учених "Біологія: від молекули до біосфери" (21–23 листопада 2006 р., м. Харків). – Харків, 2006. – С. 51.
83. Цимбалюк З.Н. Скульптура пыльцевых зерен рода *Veronica* L. / З.Н. Цимбалюк // Мат-лы XV Российского симпозиума по растровой электронной микроскопии и аналитическим методам исследования твердых тел (Черноголовка, 4–7 июня 2007). – 2007. – С. 318–319.
84. Цимбалюк З.М. Паліноморфологія 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.
85. Цимбалюк З.М. Паліноморфологія видів родів *Kickxia*, *Antirrhinum*, *Misopates*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria* флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2009а. – Т. 66, № 2. – С. 191–201.
86. Цимбалюк З.М. Паліноморфологія роду *Linaria* Mill. флори України /

- З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2009б. – Т. 66, № 3. – С. 326–339.
- 87.Цимбалюк З.Н. Особенности скульптуры пыльцевых зерен родов *Callitriche* L. и *Hippuris* L. / З.Н. Цимбалюк // Мат-лы XVI Российского симпозиума по растровой электронной микроскопии и аналитическим методам исследования твердых тел (Черноголовка, 31 мая–3 июня 2009). – 2009с. – С. 251.
- 88.Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів роду *Scrophularia* L. (*Scrophulariaceae* s. str.) флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2010а. – Т. 67, № 2. – С. 261–272.
- 89.Цимбалюк З.М. Палиноморфологія роду *Verbascum* L. (*Scrophulariaceae* s. str.) флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2010б. – Т. 67, № 4. – С. 69–81.
- 90.Цимбалюк З.Н. Особенности пыльцевых зерен представителей трибы *Antirrhineae* Dumort. (*Scrophulariaceae* s. l.) / З.Н. Цимбалюк // Первые Междунар. Беккеровские чтения. Сборник научных трудов по материалам конференции. 27–29 мая 2010. – Волгоград. В 2 частях. – Часть I. Под ред. д.б.н., проф. В.А. Сагалаева. – С. 253–256.
- 91.Цимбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности рода *Rhinanthus* L. / З.Н. Цимбалюк // Эволюция жизни на Земле: Мат-лы IV Межд. симпозиума, 10–12 ноября 2010 г./ Отв. ред. В.М. Подобина. – Томск: ТМЛ-Пресс. 2010. – С. 117–120.
- 92.Цимбалюк З.Н. Особенности скульптуры пыльцевых зерен рода *Lagotis* Gaerth. / З.Н. Цимбалюк // Мат-лы XVII Российского симпозиума по растровой электронной микроскопии и аналитическим методам исследования твердых тел (Черноголовка, 31 мая – 4 июня 2010). – 2010. – С. 439.
- 93.Цимбалюк З.М. Порівняльне палиноморфологічне дослідження деяких родів *Orobanchaceae* флори України / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2011. – Т. 68, № 1. – С. 45–57.
- 94.Цимбалюк З.М. Палиноморфологія роду *Lagotis* Gaertn. у зв'язку з його

- таксономічним положенням / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2011. – Т. 68, № 5. – С. 45–57.
95. Цимбалюк З.М. Паліноморфологія представників роду *Veronica* L. / З.М. Цимбалюк // Мат-ли XIII з'їзду УБТ (19–23 вересня 2011 р., м. Львів). – Львів, 2011. – С. 91.
96. Цымбалюк З.Н. Палиноморфология представителей трибы *Rhinantheae* Wettst. флоры Украины / З.Н. Цымбалюк // Проблемы современной палинологии: Мат-лы XIII Рос. палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011. – С. 68–73.
97. Цимбалюк З.М. Паліноморфологічна характеристика видів роду *Pinguicula* L. флори України / З.М. Цимбалюк // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Мат-ли II Міжн. наук. конф. (9–12 жовтня 2012 р., м. Умань, Чекаська обл.). – Київ: ПАЛИВОДА А.В., 2012. – С. 183–185.
98. Цымбалюк З.Н. Сравнительное палиноморфологическое исследование представителей трибы *Antirrhineae* Dumort. (*Veronicaceae* Durande) / З.Н. Цымбалюк // Modern Phytomorphology. – 2013. – Vol. 3. – P. 189–194.
99. Цимбалюк З.М. Паліноморфологічні особливості деяких представників родини *Bignoniaceae* Juss. / З.М. Цимбалюк // Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія. – 2014. – Т. 158. – С. 28–33.
100. Цимбалюк З.М. Філогенетичне положення роду *Paulownia*: порівняльний аналіз паліноморфологічних свідчень / З.М. Цимбалюк // Укр. ботан. журн. – 2014. – Т. 71, № 6. – С. 660–664.
101. Цымбалюк З.Н. Палиноморфология семейства *Plantaginaceae* Juss. s. str. флоры Украины для целей пыльцевого анализа / З.Н. Цымбалюк, Л.Г. Безусько, А.Г. Безусько // XI Всероссийская палинологическая конференция "Палинология: теория и практика". – М.: ПИН РАН, 2005. – С. 269–270.
102. 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.
103. Цымбалюк З.Н. Особенности морфологии пыльцевых зерен рода *Plantago* L. / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // Нов. палеонтол. и стратиграфии. Вып. 10–11: Приложение к журналу "Геология и геофизика". – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. – С. 69–72.
 104. 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.
 105. Цимбалюк З.М. Палиноморфологічні особливості роду *Digitalis* L. (*Scrophulariaceae* s.l.) / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 1. – С. 79–92.
 106. Цымбалюк З.Н. Палиноморфологические особенности представителей *Digitalis* L. в свете молекулярной филогении рода / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // XII Московское совещание по филогении растений, посв. 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Мат-лы (Москва, 2–7 февраля 2010 г.) / ред. А.К. Тимонин и др.: Т-во науч. изд. КМК. – М., 2010. – С. 321–324.
 107. 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.
 108. Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів *Orobanche* L. subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev (*Orobanchaceae*) флори України / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2013а. – Т. 70, № 5. – С. 600–609.
 109. Цимбалюк З.М. Палиноморфологія видів *Orobanche* L. підроду *Orobanche* (*Orobanchaceae*) флори України / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2013б. – Т. 70, № 6. – С. 723–731.
 110. Цимбалюк З.М. Атлас пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae* / З.М. Цимбалюк, С.Л. Мосякін. – К.:

ТОВ “Наш формат”, 2013. – 276 с.

111. 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.
112. 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.). – Київ, 2014 – С. 136–138.
113. Цымбалюк З.Н. Палиноморфология представителей семейства *Scrophulariaceae* Juss. / З.Н. Цымбалюк, С.Л. Мосякин // Методы палео-экологических исследований. Тезисы докладов палинол. школы-конф. с междун. участием / Ред. А.А. Величко, Н.С. Болиховская, Е.Ю. Новенко, С.С. Фаустов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2014. – С. 92–93.
114. 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.
115. 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.
116. 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.
117. 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.
118. Цымбалюк З.Н. Особенности скульптуры пыльцевых зерен рода *Pedicularis* L. / З.Н. Цымбалюк, Е.Н. Перегрим // Мат-лы XVIII Российского симпозиума по растровой электронной микроскопии и аналитическим методам исследования твердых тел. (Черноголовка, 30 мая–2 июня 2011). – 2011. – С. 268.
119. 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.
120. 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.
121. 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.
122. Шипунов А.Б. Новые сведения о распространении некоторых видов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*) в Восточной Европе / А.Б. Шипунов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1997. – Т. 102. – Вып. 3. – С. 64.
123. Шипунов А.Б. Подорожники (роды *Plantago* L. и *Psyllium* Mill., *Plantaginaceae*) Европейской России и сопредельных территорий / А.Б. Шипунов: Дисс. ... канд. биол. наук. – 1998а. – 289 с.
124. Шипунов А.Б. Значение скульптуры поверхности семян для систематики родов *Plantago* L. и *Psyllium* Mill. (*Plantaginaceae*) / А.Б. Шипунов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1998б. – Т. 103. – Вып. 4. – С. 41–51.

125. Шипунов А.Б. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов / А.Б. Шипунов // Журн. общ. биол. – 2003. – 64, № 6. – С. 499–507.
126. Федорова Р.С. К морфологии пыльцы рода *Euphrasia* юго-востока СССР / Р.С. Федорова // В кн.: Почвы и растительность юго-востока СССР. – Саратов: Изд-во Саратовского университета, 1970. – С. 150–151.
127. Abbas Azimi R. The potential value of phytochemical and micromorphological characters in taxonomic treatment of genus *Vitex* L. (*Lamiaceae*) / R. Abbas Azimi, Z. Jamzad, F. Sefidkon, Gh. Bakhshi-Khaniki // Iran. Journ. Bot. – 2006. – Vol. 12, No 1. – P. 15–35.
128. Abu-Asab M.S. Pollen morphology of *Trichostema* (*Labiatae*) and its systematic implications / M.S. Abu-Asab, P.D. Cantino // Syst. Bot. – 1989. – Vol. 14. – 359–369.
129. Abu-Asab M.S. Pollen morphology in subfamily *Lamioideae* (*Labiatae*) and its phylogenetic implications / M.S. Abu-Asab, P.D. Cantino // Roy. Bot. Gard., Kew. – 1992. – P. 97–112.
130. Abu-Asab M.S. Phylogenetic implications of pollen morphology in tribe *Aquegae* (*Labiatae*) / M.S. Abu-Asab, P.D. Cantino // Syst. Bot. – 1993a. – Vol. 18, No 1. – P. 100–122.
131. Abu-Asab M.S. Systematics implications of pollen morphology in tribe *Prostanthereae* (*Labiatae*) / M.S. Abu-Asab, P.D. Cantino // Syst. Bot. – 1993b. – Vol. 18. – P. – 563–574.
132. Abu-Asab M.S. Systematic implications of pollen morphology in subfamilies *Lamioideae* and *Pogostemonoideae* (*Labiatae*) / M.S. Abu-Asab, P.D. Cantino // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1994. – Vol. 81. – P. 653–686.
133. Abu-Asab M.S. Systematic implications of pollen morphology in *Caryopteris* (*Labiatae*) / M.S. Abu-Asab, P.D. Cantino, J.W. Nowicke, T. Sang // Syst. Bot. – 1993. – Vol. 18, No 3. – P. 502–515.
134. Abu Sbaih H.A. Pollen morphology of the genus *Orobanche* L. (*Orobanchaceae*) / H.A. Abu Sbaih, D.M. Keith-Lucas, S.L. Jury // Bot. J. Linn.

- Soc. – 1994. – Vol. 116. – P. 305–313.
135. Ahedor A.R. Seed morphology and its taxonomic significance in the subtribe Gratiolinae (Plantaginaceae) / A.R. Ahedor, W. Elisens // Syst. Bot. – 2015. – Vol. 40, No 3. – P. 845–852.
 136. Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants: APG / APG // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1998. – 85. – P. 531–553.
 137. Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II / APG II // Bot. J. Linnaean Soc. – 2003. – 141. – P. 399–436.
 138. Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III / APG III // Bot. J. Linnean Soc. – 2009. – 161. – P. 105–121.
 139. Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV / APG IV // Bot. J. Linnean Soc. – 2009. – 181. – P. 1–20.
 140. Albach D.C. Evolution of *Veronica* (Plantaginaceae) on the Balkan Peninsula / D.C. Albach // Phytologia Balcanica. – 2006. – Vol. 12, No 2. – P. 231–244.
 141. Albach D.C. Amplified fragment length polymorphisms and sequence data in the phylogenetic analysis of polyploids: multiple origins of *Veronica cymbalaria* (Plantaginaceae) / D.C. Albach // New Phytologist. – 2007. – Vol. 176. – P. 481–498.
 142. Albach D.C. Further arguments for the rejection of paraphyletic taxa: *Veronica* subgen. *Pseudolysimachium* (Plantaginaceae) / D.C. Albach // Taxon. – 2008. – Vol. 57, No 1. – P. 1–6.
 143. Albach D.C. Phylogenetic analysis of Australian species of *Veronica* (V. section *Labiatooides*; Plantaginaceae) / D.C. Albach, B.G. Briggs // Aust. Syst. Bot. – 2012. – Vol. 25. – P. 353–363.
 144. Albach D.C. Paraphyly of *Veronica* (Veroniceae; Scrophulariaceae):

- evidence from the internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA / D.C. Albach, M.W. Chase // J. Plant Res. – 2001. – Vol. 114. – P. 9–18.
145. Albach D.C. Incongruence in *Veroniceae* (*Plantaginaceae*): evidence from two plastid and a nuclear ribosomal DNA region / D.C. Albach, M.W. Chase // Mol. Phylog. Evol. – 2004. – Vol. 32. – P. 183–197.
 146. Albach D.C. *Veronica*: chemical characters for the support of phylogenetic relationships based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequence data / D.C. Albach, S.R. Jensen, F. Özgökce, R.J. Grayer // Biochem. Syst. Ecol. – 2005a. – Vol. 33. – P. 1087–1106.
 147. Albach D.C. *Veronica*: parallel morphological evolution and phylogeography in the Mediterranean / D.C. Albach, M.M. Martínez-Ortega, M.W. Chase // Pl. Syst. Evol. – 2004a. – Vol. 246. – P. 177–194.
 148. Albach D.C. Evolution of *Veroniceae*: a phylogenetic perspective / D.C. Albach, M.M. Martínez-Ortega, M.A. Fischer, M.W. Chase // Ann. Missouri Bot. Gard. – 2004b. – Vol. 91. – P. 275–302.
 149. Albach D.C. A new classification of the tribe *Veroniceae*-problems and a possible solution / D.C. Albach, M. Martínez-Ortega, M.A. Fischer, M.W. Chase // Taxon. – 2004c. – Vol. 53. – P. 429–452.
 150. Albach D.C. Chromosome numbers in *Veroniceae* (*Plantaginaceae*): review and several new counts / D.C. Albach, M.M. Martínez-Ortega, L. Delgado, M.H. Schneeweiss, F. Özgökce, M.A. Fischer // Ann. Missouri Bot. Gard. – 2008. – Vol. 95. – P. 543–566.
 151. Albach D.C. Piecing together the "new" *Plantaginaceae* / D.C. Albach, H.M. Meudt, B. Oxelman // Amer. J. Bot. – 2005b. – Vol. 92, No 2. – P. 297–315.
 152. Albach D.C. Phylogeny of *Veronica* in the Southern and Northern hemispheres based on plastid, nuclear ribosomal and nuclear low-copy DNA / D.C. Albach, H.M. Meudt // Mol. Phylogen. Evol. – 2010. – Vol. 54. – P. 457–471.

153. Albach D.C. Origin of *Veroniceae* (*Plantaginaceae*, formerly *Scrophulariaceae*) on New Guinea / D.C. Albach, T. Utteridge, S.J. Wagstaff // Syst. Bot. – 2005c. – Vol. 30, No 2. – P. 412–423.
154. Al-Quran S.A. Pollen morphology of *Plantaginaceae* in Jordan / S.A. Al-Quran // Pakistan J. Biol. Sci. – 2004. – Vol. 7, No 9. – P. 1594–1602.
155. Al-Watban A.A. Pollen morphology of six species of subfamily *Stachyoideae* (*Lamiaceae*) in Saudi Arabia / A.A. Al-Watban, A.R. Doaigey, M. El-Zaidy // Afr. J. Plant Sci. – 2015. – P. 239–243.
156. Andersson S. On the phylogeny of the genus *Calceolaria* (*Calceolariaceae*) as inferred from ITS and plastid *matK* sequences / S. Andersson // Taxon. – 2006. – Vol. 55. – P. – 125–137.
157. Andrzejewska-Golec E. The hairs in species of *Plantago* L. section *Palaeopsyllium* Pilg. (*Plantaginaceae*) / E. Andrzejewska-Golec // Feddes Repert. – 2000. – Vol. 111. – P. 9–14.
158. Andrzejewska-Golec E. The hairs of *Plantago reniformis* Beck, section *Eremopsyllium* Pilg. (*Plantaginaceae*) / E. Andrzejewska-Golec // Feddes Repert. – 2003. – Vol. 115. – P. 204–207.
159. Andrzejewska-Golec E. The morphology of hairs in species of *Plantago* L. sectio *Coronopus* DC / E. Andrzejewska-Golec, J. Swietosławski // Acta Soc. Bot. Polon. – 1987. – Vol. 56. – P. 367–379.
160. Andrzejewska-Golec E. Hair anatomy in *Plantago* subg. *Psyllium* (*Plantaginaceae*) / E. Andrzejewska-Golec, J. Swietosławski // Plant Syst. Evol. – 1993. – Vol. 184. – P. 113–123.
161. Archibald J.K. Phylogenetic relationships within *Zaluzianskya* (*Scrophulariaceae* s.s., tribe *Manuleeae*): classification based on DNA sequences from multiple genomes and implications for character evolution and biogeography / J.K. Archibald, M.E. Mort, A.D. Wolfe // Syst. Bot. – 2005. – Vol. 30. – P. 196–215.
162. Argue C.L. Pollen morphology in the genus *Mimulus* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance / C.L. Argue // Amer. J. Bot. – 1980. – Vol. 67,

No 1. – P. 68–87.

163. Argue C.L. The taxonomic implications of pollen morphology in some South American species of *Mimulus* (*Scrophulariaceae*) / C.L. Argue // Amer. J. Bot. – 1981. – Vol. 68, No 2. – P. 200–205.
164. Argue C.L. A biometric and taxonomic study of pollen character variation in *Berendtiella* and *Hemichaena* (*Scrophulariaceae*) / C.L. Argue // Can. J. Bot. – 1983. – Vol. 61. – P. 53–62.
165. Argue C.L. Pollen morphology in *Dodartia*, *Lancea*, *Leucocarpus*, and *Mazus* and an analysis of pollen morphotypes in the *Mimuleae* (*Scrophulariaceae*) / C.L. Argue // Can. J. Bot. – 1984. – Vol. 62. – P. 1287–1297.
166. Argue C.L. Pollen morphology in the genera *Monttea* and *Melosperma* (*Scrophulariaceae*) / C.L. Argue // Amer. J. Bot. – 1985. – Vol. 72, No 8. – P. 1248–1255.
167. Argue C.L. Pollen morphology of *Amphianthus*, *Artanema*, *Curanga*, *Glossostigma*, and *Peplidium* (*Scrophulariaceae* – *Gratioleae*) / C.L. Argue // Amer. J. Bot. – 1986. – Vol. 73, No 11. – P. 1570–1576.
168. Argue C.L. Pollen morphology of *Deinostema*, *Geochorda*, *Gratiola*, *Ildefonsia*, *Sophoronanthe*, and *Tragiola* (*Scrophulariaceae*, *Gratioleae*, *Gratiolineae*) / C.L. Argue // Can. J. Bot. – 1990. – Vol. 68. – P. 1651–1660.
169. Argue C.L. Pollen morphology in the *Selagineae*, *Manuleae* (*Scrophulariaceae*), and selected *Globulariaceae*, and its taxonomic significance / C.L. Argue // Amer. J. Bot. – 1993. – Vol. 80, No 6. – P. 723–733.
170. Argue C.L. Pollen morphology of *Lagotis* (*Scrophulariaceae*) / C.L. Argue // Can. J. Bot. – 1995. – Vol. 73, No 5. – P. 701–709.
171. Argue C.L. Pollen morphology in *Lyperia* (*Scrophulariaceae*) and related taxa with a multivariate analysis of the major patterns of pollen character variation in tribe *Manuleae* / C.L. Argue // Can. J. Bot. – 2000. – Vol. 78, No 2. – P. 208–220.

172. Arogundade O.O. Pollen grain morphology of three species and a variety of *Osimum* Linn. (*Lamiaceae*) in southwestern Nigeria / O.O. Arogundade, O. Adedeji // J. Sci. Technology. – 2009. – Vol. 29, No 3. – P. 1–7.
173. Ather A. The seed atlas of Pakistan-IX. *Orobanchaceae* / A. Ather, R. Abid, M. Qaiser // Pak. J. Bot. – 2013. – Vol 45, No 5. – P. 1677–1692.
174. Attar F. Micromorphology studies on *Verbascum* (*Scrophulariaceae*) in Iran with emphasis on seed surface, capsule ornamentation and trichomes / F. Attar, A. Keshvari, A. Ghahreman, S. Zarre, F. Aghabeigi // Flora. – 2007. – Vol. 202. – P. 169–175.
175. Asmat T. Studies on the pollen morphology the genus *Kickxia*, *Scrophularia* and *Veronica* (*Scrophulariaceae*) from Dir Valley, Pakistan / T. Asmat, M.A. Khan, M. Ahmad, M. Zafar // In. J. Life Sci. Med. Sci. – 2011a. – Vol. 1, Iss. 1. – P. 9–12.
176. Asmat T. Pollen morphology of selected species of *Scrophulariaceae* of District Dir Upper, Pakistan / T. Asmat, M.A. Khan, M. Ahmad, M. Zafar, F. Manzoor, M. Munir, K. Akhtar, S. Bashir, T. Mukhtar, M. Ambreen, S.N. Abbasi // J. Med. Plants Res. – 2011b. – Vol 5, No 28. – P. 6423–6428.
177. Bakker F.T. DNA sequence evolution in fast evolving mitochondrial DNA *nad1* exons in *Geraniaceae* and *Plantaginaceae* / F.T. Bakker, F. Breman, V. Merckx // Taxon. – 2006. – Vol. 55, No 4. – P. 887–896.
178. Baldwin B.G. Phylogenetic perspectives on diversitication, biogeography, and floral evolution of *Collinsia* and *Tonella* (*Plantaginaceae*) / B.G. Baldwin, S. Kalisz, W.S. Armbruster // Amer. J. Bot. – 2011. – Vol. 98, No 4. – P. 731–753.
179. Bano A. Pollen morphology of four endemic species of *Pedicularis* L. from alpine zone of the Deosai Plateau, Himalayan range / A. Bano, M. Ahmad, M.A. Khan, M. Zafar, S. Sultana, Z. Ullah // Bangladesh J. Plant Taxon. – 2012. – Vol. 19, No 1. – P. 1–5.
180. Barber J.C. Origin of Macaronesian *Sideritis* L. (*Lamioideae: Lamiaceae*) inferred from nuclear and chloroplast sequence datasets / J.C. Barber, J. Francisco-Ortega, A. Santos-Guerra, K.G. Turner, R.K. Jansen // Mol.

- Phylogen. Evol. – 2002. – Vol. 23. – P. 293–306.
181. Barber J.C. Hybridization in Macaronesian *Sideritis* (*Lamiaceae*): evidence from incongruence of multiple independent nuclear and chloroplast sequence / J.C. Barber, C.C. Finch, J. Francisco-Ortega, A. Santos-Guerra, R.K. Jansen // Taxon. – 2007. – Vol. 56, No 1. – P. 74–88.
 182. Bardy K.E. Extensive gene flow blurs species boundaries among *Veronica barrelieri*, *V. orchidea* and *V. spicata* (*Plantaginaceae*) in southeastern Europe / K.E. Bardy, P. Schönswetter, G.M. Schneeweiss, M.A. Fisher, D.C. Albach // Taxon. – 2011. – Vol. 60, No 1. – P. 108–121.
 183. Barker W.R. A taxonomic conspectus of *Phrymaceae*: a narrowed circumscription for *Mimulus*, new and resurrected genera, and new names and combinations / W.R. Barker, G.L. Nesom, P.M. Beardsley, N.S. Fraga // Phytoneuron. – 2012. – 39. – P. 1–60.
 184. Barringer K. Five new tribes in the *Scrophulariaceae* / K. Barringer // Novon. – 1993. – 3. – P. 15–17.
 185. Basset I.J. Pollen morphology and chromosome numbers of the family *Plantaginaceae* in North America / I.J. Basset, C.W. Crompton // Can. J. Bot. – 1968. – Vol. 46. – P. 349–361.
 186. Beardsley P.M. Patterns of evolution in Australian *Mimulus* and related genera (*Phrymaceae*-*Scrophulariaceae*): molecular phylogeny using chloroplast and nuclear sequence data / P.M. Beardsley, W.R. Barker // Aust. Syst. Bot. – 2005. – Vol. 18. – P. 61–73.
 187. Beardsley P.M. Redefining *Phrymaceae*: the placement of *Mimulus*, tribe *Mimuleae*, and *Phryma* / P.M. Beardsley, R.G. Olmstead // Amer. J. Bot. – 2002. – Vol. 89, No 7. – P. 1093–1102.
 188. Beardsley P.M. AFLP phylogeny of *Mimulus* section *Erythranthe* and the evolution of hummingbird pollination / P.M. Beardsley, A. Yen, R.G. Olmstead // Evolution. – 2003. – Vol. 57, No 6. – P. 1397–1410.
 189. Beardsley P.M. Patterns of evolution in western North American *Mimulus* (*Phrymaceae*) / P.M. Beardsley, S. Schoenig, J.B. Whittall, R.G. Olmstead //

- Amer. J. Bot. – 2004. – Vol. 91. – P. 474–489.
190. Beck von Mannagetta G.R. Monographie der Gattung *Orobanche* / G.R. Beck von Mannagetta // Bibliotheca Botanica. – 1890. – Bd. 4, Heft 19. – 275 S.
 191. [Beck von Mannagetta G.R.] Beck-Mannagetta G. *Orobanchaceae* / G.R. Beck von Mannagetta // A. Engler (ed.). Das Pflanzenreich. – Leipzig: Verlag Wilhelm Engelmann, 1930. – IV. 261, Heft 96. – 348 S.
 192. Bello M.A. The páramo endemic *Aragoa* is the sister genus of *Plantago* (*Plantaginaceae*; *Lamiales*): evidence from plastid *rbcL* and nuclear ribosomal ITS sequence data / M.A. Bello, M.W. Chase, R. Olmstead, N. Rønsted, D. Albach // Kew Bull. – 2002. – Vol. 57. – P. 585–597.
 193. Bello M.A. Floral morphology and development in *Aragoa* (*Plantaginaceae*) and related members of the order *Lamiales* / M.A. Bello, P.J. Rudall, F. González, J.L. Fernández-Alonso // Intern. J. Plant Sci. – 2004. – Vol. 165. – P. 723–738.
 194. Bendiksby M. Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Lamium* L. (*Lamiaceae*): disentangling origins of presumed allotetraploids / M. Bendiksby, A.K. Brysting, L. Thorbek, G. Gussarova, O. Ryding // Taxon. – 2011a. – Vol. 60, No 4. – P. 986–1000.
 195. Bendiksby M. An updated phylogeny and classification of *Lamiaceae* subfamily *Lamioideae* / M. Bendiksby, L. Thorbek, A.-C. Scheen, C. Lindqvist, O. Ryding // Taxon. – 2011b. – Vol. 60, No 2. – P. 471–484.
 196. Bennett J.R. Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A / J.R. Bennett, S. Mathews // Amer. J. Bot. – 2006. – Vol. 93, No 7. – P. 1039–1051.
 197. Bessey C.E. The phylogenetic taxonomy of flowering plants / C.E. Bessey // Ann. Missouri Bot. Garden. – 1915. – Vol. 1. – P. 109–165.
 198. Bigazzi M. Pollen morphology and ultrastructure of the Old World *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) / M. Bigazzi, M. Tardelli // Grana. – 1990. – Vol. 29. – P. 257–275.
 199. Bolliger M. The pollen morphology of *Odontites* (*Scrophulariaceae*) and

- its taxonomic significance / M. Bolliger, L. Wick // *Pl. Syst. Evol.* – 1990. – Vol. 173. – P. 159–178.
200. Bove C.P. Pollen morphology of the *Bignoniaceae* from a south Brazilian Atlantic forest / C.P. Bove // *Grana.* – 1993. – Vol. 32. – P. 330–337.
201. Bräuchler C. Molecular phylogeny of the genera *Digitalis* L. and *Isoplexis* (Lindley) Loudon (*Veronicaceae*) based on ITS- and *trnL-F* sequences / C. Bräuchler, H. Meimberg, G. Heubl // *Plant Syst. Evol.* – 2004. – Vol. 248. – P. 111–128.
202. Bräuchler C. Polyphyly of the genus *Micromeria* (*Lamiaceae*): evidence from cpDNA sequence data / C. Bräuchler, H. Meimberg, T. Abele, G. Heubl // *Taxon.* – 2005. – Vol. 54. – P. 639–650.
203. Bräuchler C. New names in Old World *Clinopodium* – the transfer of the species of *Micromeria* sect. *Pseudomelissa* to *Clinopodium* / C. Bräuchler, H. Meimberg, G. Heubl // *Taxon.* – 2006. – Vol. 55, No 4. – P. 977–981.
204. Bremer K. A phylogenetic analysis of 100+ genera and 50+ families of euasterids based on morphological and molecular data with notes on possible higher level morphological synapomorphies / K. Bremer, A. Backlund, B. Sennblad, U. Swenson, K. Andreassen, M. Hjertson, J. Lundberg, M. Backlund, B. Bremer //
205. Bretting P.K. Pollen morphology of the *Martyniaceae* and its systematic implications / P.K. Bretting, S. Nilsson // *Syst. Bot.* – 1988. – Vol. 13, No 1. – P. 51–59.
206. Buchmann S.L. The ecology of oil flowers and their bees / S.L. Buchmann // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1987. – Vol. 18. – P. 343–369.
207. Bukhari N.A.-W. Pollen morphology of some *Plantago* species native to Saudi Arabia and their taxonomic implication / N.A.-W. Bukhari // *Biol. Div. Conserv.* – 2009. – Vol. 2/3. – P. 1–6.
208. Bunsawat J. Phylogenetics of *Mentha* (*Lamiaceae*): evidence from chloroplast DNA sequences / J. Bunsawat, N.E. Elliott, K.L. Hertweck, E. Sproles, L.A. Alice // *Syst. Bot.* – 2004. – Vol. 29, No 4. – P. 959–964.

209. Buurman J. Contribution to the pollen morphology of the *Bignoniaceae*, with special reference to the tricolpate type / J. Buurman // Pollen et Spores. – 1977. – Vol. 19, No 4. – P. 447–519.
210. Canne J.H. A light and scanning electron microscope study of seed morphology in *Agalinis* (*Scrtophulariaceae*) and its taxonomic significance / J.H. Canne // Syst. Bot. – 1979. – Vol. 4. – P. 281–296.
211. Canne J.H. Seed surface features in *Aureolaria*, *Brachystigma*, *Tomanthera*, and certain South American *Agalinis* (*Scrtophulariaceae*) / J.H. Canne // Syst. Bot. – 1980. – Vol. 5. – P. 241–252.
212. Canne-Hilliker J.M. Patterns of floral development in *Agalinis* and allies (*Scrtophulariaceae*) II. Floral development of *Agalinis densiflora* / J.M. Canne-Hilliker // Amer. J. Bot. – 1987. – Vol. 74. – P. 1419–1430.
213. Cantino P.D. A comparison of phylogenetic nomenclature with the current system: a botanical case study / P.D. Cantino, R.G. Olmstead, S.J. Wagstaff // Syst. Bot. – 1997. – Vol. 46, No 2. – P. 313–331.
214. Cantino P.D. *Caryopteris* (*Lamiaceae*) and the conflict between phylogenetic and pragmatic considerations in botanical nomenclature / P.D. Cantino, S.J. Wagstaff, R.G. Olmstead // Syst. Bot. – 1999. – Vol. 23, No 3. – P. 369–386.
215. Çelebi A. Taxonomic relationships in Turkish *Verbascum* L. group A (*Scrophulariaceae*): evidence from SDS-PAGE of seed proteins and a numerical taxonomic study / A. Çelebi, F.A. Karavelioğulları, L. Açıık, F. Celep // Turk. J. Biochem. – 2009. – Vol. 34, No 4. – P. 234–241.
216. Celenk S. A palynological study of the genus *Mentha* L. (*Lamiaceae*) / S. Celenk, G. Tarımcılar, A. Bıçakcı, G. Kaynak, H. Malyer // Bot. J. Linn. Soc. – 2008a. – Vol. 157. – P. 141–154.
217. Celenk S. A palynological study of the genus *Nepeta* L. (*Lamiaceae*) / S. Celenk, T. Dirmenci, H. Malyer, A. Bıçakcı // Plant Syst. Evol. – 2008b. – Vol. 276. – P. 105–123.
218. Chadwell T.B. Pollen morphology of *Phryma* and some putative relatives

- / T.B. Chadwell, S.J. Wagstaff // Syst. Bot. – 1992. – Vol. 17, No 2. – P. 210–219.
219. Chen S. Molecular phylogeny of *Incarvillea* (*Bignoniaceae*) based on ITS and *trnL-F* sequences / S. Chen, K. Guan, Z. Zhou, R. Olmstead, Q. Cronk // Amer. J. Bot. – 2005. – Vol. 92, No 4 – P. 625–633.
220. Chen Y.-P. Resolving the phylogenetic position of *Ombrocharis* (*Lamiaceae*), with reference to the molecular phylogeny of tribe *Elsholtzieae* / Y.-P. Chen, B.T. Drew, B. Li, D.E. Soltis, P.S. Soltis, C.-L. Xiang // Taxon. – 2016. – Vol. 65, No 1. – P. 123–136.
221. Chen Z. Preliminary study on the pollen morphology of *Paulownia* / Z. Chen // J. Wuhan Bot. Res. – 1983. – Vol. 1. – P. 144–146.
222. Chinnock R.J. *Eremophila* and allied genera: a monograph of the plant family *Myoporaceae* / R.J. Chinnock // Rosenberg Publishing Pty Ltd., NSW. – 2007. – 704 pp.
223. Cho W.-B. Development of microsatellite markers for the endangered *Pedicularis ishidoyana* (*Orobanchaceae*) using next-generation sequencing / W.-B. Cho, I.-S. Choi, B.-H. Choi // Applicat. Pl. Sci. – 2015. – Vol. 3, No 12. – P. 1–3.
224. Chuang T.-I. Systematic significance of seed-surface features in *Orthocarpus* (*Scrophulariaceae*-subtribe *Castillejinae*) / T.-I. Chuang, L.R. Heckard // Amer. J. Bot. – 1983. – Vol. 70. – P. 877–890.
225. Chuang T.-I. Generic realignment and synopsis of subtribe *Castillejinae* (*Scrophulariaceae*-tribe *Pedicularae*) / T.-I. Chuang, L.R. Heckard // Syst. Bot. – 1991. – Vol. 16. – P. 644–666.
226. Chuang T.-I. Chromosome numbers of some North American *Scrophulariaceae*, mostly Californian / T.-I. Chuang, L.R. Heckard // Madroño. – 1992a. – Vol. 39. – P. 137–149.
227. Chuang T.-I. New species of bee-pollinated *Castilleja* from Peru, with a taxonomic revision of South American members of subg. *Colacus* / T.-I. Chuang, L.R. Heckard // Syst. Bot. – 1992b. – Vol. 17. – P. 417–431.

228. Chung S.-W. *Phacellanthus* (Orobanchaceae), a newly recorded genus in Taiwan / S.-W. Chung, T.-C. Hsu, C.-I. Peng // Bot. Stud. – 2010. – Vol. 51. – P. 531–536.
229. Cieslak T. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations / T. Cieslak, J.S. Polepalli, A. White et al. // Amer. J. Bot. – 2005. – Vol. 92, No 10. – P. 1723–1736.
230. Clarke G.C.S. *Plantaginaceae* / G.C.S. Clarke, M.R. Jones // Review Paleobot. Palynol. – 1977. – Vol. 24. – P. 129 – 154.
231. Cooper R.L. Comparative pollen morphology and ultrastructure of the *Callitrichaceae* / R.L. Cooper, J.M. Osborn, C.T. Philbrick // Amer. J. Bot. – 2000. – Vol. 87, No 2. – P. 161–175.
232. Cosacov A. New insights into the phylogenetic relationships, character evolution, and phytogeographic patterns of *Calceolaria* (Calceolariaceae) / A. Cosacov, A.N. Sérsic, V. Sosa, J.A. De-Nova, S. Nylander, A.A. Cocucci // Amer. J. Bot. 2009. – Vol. 96. – P. 2240–2255.
233. Crisp M.D. Do early branching lineages signify ancestral traits? / M.D. Crisp, L.G. Cook // Trends Ecol. Evol. – 2005. – Vol. 20, No 3. – P. 122–128.
234. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants/ A. Cronquist. – New York: Columbia University Press, 1981. – xviii + 1262 p.
235. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants / A. Cronquist. – 2nd edition. – Bronx, New York: New York Botanical Garden, 1988. – viii + 555 p.
236. Cronquist A. A commentary on the general system of classification of flowering plants / A. Cronquist // Flora of North America north of Mexico. – New York; Oxford: Oxford University Press, 1993. – Vol. 1. – P. 272–293.
237. Cunningham C.W. Some limitations of ancestral character-state reconstruction when testing evolutionary hypotheses / C.W. Cunningham // Syst. Biol. – 1999. – Vol. 48. – P. 665–674.
238. Cunningham C.W. Reconstructing ancestral character states: a critical

- reappraisal / C.W. Cunningham, K.E. Omland, T.H. Oakley // Trends Ecol. Evol. – 1998. – Vol 13. – P. 361–366.
239. Dahlgren R.M.T. A revised system of classification of the angiosperms / R.M.T. Dahlgren // Bot. J. Linnaean Soc. – 1980. – Vol. 80. – P. 91–124.
240. Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics / R. Dahlgren // Nordic J. Bot. – 1983. – Vol. 3. – P. 119–149.
241. Dahlgren R. The genus *Oftia* Adans, and its systematic position / R. Dahlgren, V.S. Rao // Bot. Notiser. – 1971. – Vol. 124. – P. 451–472.
242. Daniel T.F. Pollen morphology of Mexican *Acanthaceae*: diversity and systematic significance / T.F. Daniel // Proc. Calif. Acad. Sci. – 1998. – Vol. 50. – P. 217–256.
243. D'Arcy W.G. The affinities of *Lithophytum*: a transfer from *Solanaceae* to *Verbenaceae* / W.G. D'Arcy, R.C. Keating // Brittonia. – 1973. – Vol. 25. – P. 213–225.
244. Datson P.M. Climate and the evolution of annual/perennial life-histories in *Nemesia* (*Scrophulariaceae*) / P.M. Datson, B.G. Murray, K.E. Steiner // Plant Syst. Evol. – 2008. – Vol. 270. – P. 39–57.
245. Datwyler S.L. Phylogenetic relationships and morphological evolution in *Penstemon* subg. *Dasanthera* (*Veronicaceae*) / S.L. Datwyler, A.D. Wolfe // Syst. Bot. – 2004. – Vol. 29. – P. 165–176.
246. Davies B. Flower development: the *Antirrhinum* perspective / B. Davies, M. Cartolano, Z. Schwarz-Sommer // Adv. Bot. Res. – 2006. – Vol. 44. – P. 279–321.
247. Degtjareva G.V. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (*Lentibulariaceae*) and its relation to taxonomy and phylogeny / G.V. Degtjareva, J. Casper, F. Hellwig, D.D. Sokoloff // Bot. Jahrb. Syst. – 2004. – Vol. 125. – P. 431–452.
248. Degtjareva G.V. Morphology and *nrITS* phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (*Lentibulariaceae*), with special attention to embryo evolution / G.V. Degtjareva, J. Casper, F. Hellwig, D.D. Sokoloff // Plant Biol. (Stuttg.). –

2006. – Vol. 8, No 6. – P. 778–790.
249. Dereboylyu A.E. Anatomical and palynological characteristics of *Salvia willeana* (Holmboe) Hedge and *Salvia veneris* Hedge endemic to Ciprus / A.E. Dereboylyu, N. Sengonca, A. Guvensen, S. Gucl // Afr. J. Biotech. – 2010. – Vol. 9, No 14. – P. 2076–2088.
 250. Dietrich H. Uber die Aussagekraft pollen morphologischer Fakten bei stenopalynen Verwandtschaftsbereichen am Beispiel der *Plantaginaceae* / H. Dietrich // Feddes Rept. – 1969. – Bd. 79. – H. 6. – S. 347–353.
 251. Dietrich H. Blütenmorphologische und palynologische Untersuchungen an *Littorella* / H. Dietrich // Feddes Rept. – 1971. – Bd. 82. – H. 2. – S. 155–165.
 252. Dong L.-N. Phylogenetic relationships in the *Pterygiella* complex (*Orobanchaceae*) inferred from molecular and morphological evidence / L.-N. Dong, H. Wang, A.H. Wortley, L. Lu, D.-Z. Li // Bot. J. Linn. Soc. – 2013. – Vol. 17. – P. 491–507.
 253. Doweld A.B. Prosyllabus Tracheophytorum: tentamen systematis plantarum vascularium / A.B. Doweld. [Доуэльд А. Prosyllabus Tracheophytorum. Опыт системы сосудистых растений (Tracheophyta).] – Moscow: GEOS, 2001. – LXXX + 110 p.
 254. Dunbar-Co S. Molecular phylogeny and adaptive radiation of the endemic Hawaiian *Plantago* species (*Plantaginaceae*) / S. Dunbar-Co, A.M. Wieczorek, C.W. Morden // Amer. J. Bot. – 2008. – Vol. 95. – P. 1177–1188.
 255. Elias T.S. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (*Bignoniaceae*) / T.S. Elias, H. Gelband // Amer. J. Bot. – 1976. – Vol. 63. – P. 1349–1353.
 256. Elisens W.J. The systematic significance of seed coat anatomy among New World species of tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) / W.J. Elisens // Syst. Bot. – 1985. – Vol. 10. – P. 282–299.
 257. Elisens W.J. Pollen morphology and systematic relationships among New World species in tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) / W.J. Elisens // Amer. J. Bot. – 1986. – Vol. 73, No 9. – P. 1298–1311.

258. Elisens W.J. Seed morphology in New World *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*). Systematic and phylogenetic implications / W.J. Elisens, A.S. Tomb // Plant Syst. Evol. – 1983. – Vol. 142. – P. 23–47.
259. Emboden W.A. Pollen morphology of the genus *Salvia* section *Audibertia* / W.A. Emboden // Pollen Spores. – 1964. – Vol. 6. – P. 527–536.
260. Erdtman G. An introduction in to pollen analysis / G. Erdtman. – Waltham, Mass.: The Chronica Botanica Co., 1943. – 239 p.
261. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms / G. Erdtman. – Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. – 539 p.
262. Estes D. Two new species of *Gratiola* (*Plantaginaceae*) from eastern North America and an updated circumscription for *Gratiola neglecta* / D. Estes, R.L. Small // J. Bot. Res. Inst. Texas. – 2007. – Vol 1, No 1. – P. 149–170.
263. Estes D. Phylogenetic relationships of the monotypic genus *Amphyanthus* (*Plantaginaceae* tribe *Gratioleae*) inferred from chloroplast DNA sequences / D. Estes, R.L. Small // Syst. Bot. – 2008. – Vol. 33, No 1. – P. 176–182.
264. Faegri K. Textbook of pollen analysis / K. Faegri, J. Iversen. – Oxford: Blackwell, 1964. – 237 p.
265. Ferguson I.K. *Verbascum* L. (incl. *Celsia* L.) / I.K. Ferguson // Flora Europaea. – 1972. – Vol. 3. – P. 205–216.
266. Ferguson I.K. Notes on the pollen morphology of some Asiatic *Bignoniaceae* / I.K. Ferguson, T. Santisuk // Kew Bull. – 1973. – Vol 28, No 2. – P. 187–194.
267. Figueiredo E. Pollen morphology of *Brachystephanus* (*Acanthaceae-Justicieae*) / E. Figueiredo, M. Keith-Lucas // Grana. – 1996. – Vol. 35. – P. 65–73.
268. Fischer E. *Scrophulariaceae*. In: K. KUBITZKI (ed.). The families and genera of vascular plants / E. Fischer. – Springer, Berlin, 2004 – P. 333–432.
269. Fischer E. The phylogeny of *Linderniaceae* – the new genus *Linderniella*, and new combination within *Bonnaya*, *Craterostigma*, *Lindernia*, *Micranthemum*, *Torenia* and *Vandellia* / E. Fischer, B. Schäferhoff, K. Müller // Willdenowia. –

2013. – Vol. 43. – P. 209–238.
270. Flora Europaea. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1972. – Vol. 3. – P. 385.
271. Foley M.J.Y. *Orobanchaceae* in the ‘Flora iberica’ area: new taxa, excluded taxa, and typification / M.J.Y. Foley // An. Jard. Bot. Madrid. – 2001. – Vol. 58, No 2. – P. 223–233.
272. Fritze K.J. The taxonomic significance of pollen morphology in the *Columnea* alliance (*Gesneriaceae: Gesnerioideae*) / K.J. Fritze, N.H. Williams // Ann. Mis. Bot. Gard. – 1988. – Vol. 75. – P. 168–191.
273. Furness C.A. Pollen aperture evolution – a crucial factor for eudicot success? / C.A. Furness, P.J. Rudall // Trends Plant. Sci. – 2004. – Vol. 9, No 3. – P. 154–158.
274. Gándara E. Testing the monophyly and position of the North American shrubby desert genus *Leucophyllum* (*Scrophulariaceae: Leucophylleae*) / E. Gándara, V. Sosa // Bot. J. Linnean Soc. – 2013. – Vol. 171. – No 3. – P. 508–518.
275. Gándara E. Spatio-temporal evolution of *Leucophyllum pringlei* and allies (*Scrophulariaceae*): A group endemic to North American xeric regions / E. Gándara, V. Sosa // Molec. Phylog. Evol. – 2014. – Vol. 76. – P. 93–101.
276. Garnock-Jones P.J. Phylogeny of the *Hebe* complex (*Scrophulariaceae: Veroniceae*) / P.J. Garnock-Jones // Aust. Syst. Bot. – 1993. – Vol. 6. – P. 457–479.
277. Garnock-Jones P. Botanical names in Southern Hemisphere *Veronica* (*Plantaginaceae*): sect. *Detzneria*, sect. *Hebe*, and sect. *Labiatooides* / P. Garnock-Jones, D. Albach, B.G. Briggs // Taxon. – 2007. – Vol. 56, No 2. – P. 571–582.
278. Gasparino E.C. Pollen morphology in Brazilian species of *Codonanthe* (Mart.) Hanst. and *Nematanthus* Schrader (*Gesneriaceae*) / E.C. Gasparino, M.A.V. Da Cruz-Barros, A. Chautems // Grana. – 2013. – Vol. 52. – P. 258–274.
279. Gentry A.H. Taxonomic implications of *Bignoniaceae* palynology / A.H. Gentry, A.S. Tomb // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1979. – Vol. 66. – P. 756–777.

280. Gess S.K. Pollen wasps and flowers in southern Africa / S.K. Gess, F.W. Gess // SANBI Biodiversity Series. – 2010. – Vol. 18. – P. 147. (SANBI Biodiversity Series 18). – Pretoria: SANBI.
281. Ghebrehiwet M. Phylogeny of the tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) based on morphological and *ndhF* sequence data / M. Ghebrehiwet, B. Bremer, M. Thulin // Plant Syst. Evol. – 2000. – Vol. 220. – P. 223–239.
282. Goldblatt P. Chromosome cytology, pollen structure, and relationships of *Retzia capensis* / P. Goldblatt, R.C. Keating // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1976. – Vol. 63. – P. 321–325.
283. Gormley I.C. Phylogeny of *Pedaliaceae* and *Martyniaceae* and the placement of *Trapella* in *Plantaginaceae* / I.C. Gormley, D. Bedigian, R.G. Olmstead // Syst. Bot. – 2015. – Vol. 40, No 1. – P. 259–268.
284. Gussarova G.L. *Euphrasia amurensis*, *E. hirtella* var. *ramosa* and var. *karoiana* (*Orobanchaceae*) / G.L. Gussarova, E. Vitek // Bot. J. Linn. Soc. – 2007. – Vol. 154. – P. 215–223.
285. Gussarova G. Molecular phylogeny and biogeography of the bipolar *Euphrasia* (*Orobanchaceae*): recent radiations in an old genus / G. Gussarova, M. Popp, E. Vitek, C. Brochmann // Mol. Phylogen. Evol. – 2008. – Vol. 48. – P. 444–460.
286. Halamski A.T. *Orobanche hederæ* Vaucher ex Duby (*Orobanchaceae*) – plasticité phénotypique et micro-morphologie des graines / A.T. Halamski // Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon. – 2011. – Vol. 80, No 7–8. – P. 170–178.
287. Halbritter H. *Melampyrum arvense* / H. Halbritter // Buchner R., Weber M. PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet <http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112934&system=1&permalink=114102> [accessed 2012–07–11].
288. Halbritter H. *Melampyrum barbatum* / H. Halbritter // Buchner R., Weber M. PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet

<http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112936&system=1&permalink=116522> [accessed 2012–07–11].

289. Halbritter H. *Melampyrum nemorosum* / H. Halbritter // Buchner R., Weber M. PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet <http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112944&system=1&permalink=116940> [accessed 2012–07–11].
290. Halbritter H. *Melampyrum pratense* / H. Halbritter // Buchner R., Weber M. PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet <http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112946&system=1&permalink=115992> [accessed 2012–07–11].
291. Halbritter H. *Melampyrum subalpinum* / H. Halbritter // Buchner R., Weber M. PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet <http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112948&system=1&permalink=116944> [accessed 2012–07–11].
292. Halbritter H. *Melampyrum sylvaticum* / H. Halbritter // Buchner R., Weber M. PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet <http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112958&system=1&permalink=114461> [accessed 2012–07–11].
293. Halbritter H. *Pinguicula ehlerse* / H. Halbritter // Buchner R. & Weber M. PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet <http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112958&system=1&permalink=114461> [accessed 2012–07–11].
294. Halbritter H. *Paulownia tomentosa* / H. Halbritter // Buchner R., Weber M. / PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. – 2000 onwards. – Published on the Internet

<http://www.palдат.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=112958&system=1&permalink=114461> [accessed 2012–07–11].

295. Halbritter H. The convergent evolution of exine shields in angiosperm pollen / H. Halbritter, M. Hesse // Grana. – 1995. – Vol. 34. – P. 108–119.
296. Hallier H. L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique / H. Hallier // Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat. – 1912. – Ser. 3, No 1. – P. 146–234.
297. Hanife Akyalçin. Pollen morphology of *Origanum* L. (*Labiatae*) taxons in Türkiye / Hanife Akyalçin // Asian J. Pl. Sci. – 2003. – Vol. 2, No 1. – P. 28–41.
298. Harley M.M. The potential value of pollen morphology as an additional taxonomic character in subtribe *Ociminae* (*Ocimeae*: *Nepetoideae*: *Labiatae*) / M.M. Harley // Roy. Bot. Gard., Kew. – 1992. – P. 125–138.
299. Harley M.M. Pollen morphology of two new East African species of *Fernandoa* (*Bignoniaceae*) / M.M. Harley, H.I. Banks // Kew Bull. – 1994. – Vol. 49. – P. 391–400.
300. Harley M.M. Pollen morphological studies in tribe *Ocimeae* (*Nepetoideae*: *Labiatae*) I. *Ocimum* L. / M.M. Harley, A. Paton, R.M. Harley, P.G. Cade // Grana. – 1992. – Vol. 31. – P. 161–176.
301. Hassan N. Pollen types of the Egyptian species of the genus *Salvia* (*Lamiaceae*) / N. Hassan, A.K. Osman, I.A. El Garf // Feddes Repert. – 2009. – Vol. 120. – P. 394–404.
302. Hedberg O. A cytogenetic study of the genus *Sibthorpia* L. (*Scrophulariaceae*) / O. Hedberg // Caryologia. – 1975. – Vol. 28, No 2. – P. 252–260.
303. Henderson D.M. Pollen morphology of *Salvia* and some related genera / D.M. Henderson, H. Prentice, I.C. Hedge // Grana Palynol. – 1968. – Vol. 8. – P. 70–85.
304. Henrickson J. Systematics of *Leucophyllum* and *Eremogeton* (*Scrophulariaceae*) / J. Henrickson, L.D. Flyr // Sida. – 1985. – Vol. 11. – P. 107–172.

305. Herl V. Using progesterone 5 β -reductase, a gene encoding a key enzyme in the cardenolide biosynthesis, to infer the phylogeny of the genus *Digitalis* / V. Herl, D.C. Albach, F. Müller-Uri, C. Bräuchler, G. Heubl, W. Kreis // Plant Syst. Evol. – 2008. – Vol. 271. – P. 65–78.
306. Heywood V.H. *Digitalis* L. / V.H. Heywood // Flora Europaea. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1972a. – Vol. 3. – P. 239–241.
307. Heywood V.H. Flora Europaea notulae systematicae ad floram europaeam spectantes No 13. *Scrophulariaceae: Digitalis* L. / V.H. Heywood // Bot. J. Linn. Soc. – 1972b. – Vol. 65, No 4. – P. 357.
308. Heywood V.H. Flowering plant families of the world / V.H. Heywood, R.K. Brummitt, A. Culham, O. Seberg (eds.). – Royal Botanic Gardens, Kew, 2007. – 424 p.
309. Hoggard R.K. Molecular systematics and biogeography of the amphibious genus *Littorella* (*Plantaginaceae*) / R.K. Hoggard, P.J. Kores, M. Molvray, G.D. Hoggard, D.A. Broughton // Amer. J. Bot. – 2003. – Vol. 90, No 3. – P. 429–435.
310. Hong D.-Y. Taxonomy and evolution of the *Veroniceae* (*Scrophulariaceae*) with special reference to palynology / D.-Y. Hong // Opera Bot. – 1984. – Vol. 75. – P. 1–60.
311. Hong D.-Y. On pollen shape in some groups of dicotyledons / D.-Y. Hong // Grana. – 1983. – Vol. 22. – P. 73–78.
312. Hong D.-Y. On the validity of the genus *Cochlidiosperma* Reichenb. (*Scrophulariaceae*) as supported by additional palynological evidence / D.-Y. Hong, S. Nilsson // Acta Phytotaxon. Sin. – 1983. – Vol. 21. – P. 146–150.
313. Hong D.-Y. *Scrophulariaceae* / D.-Y. Hong, Yang-Hanbi, Lin Cunli, Noel H. Holmgren // Flora of China. – 1998. – Vol. 18. – P. 1–212.
314. Huang S.-Q. Absence of long-proboscis pollinators for long-corolla-tubed Himalayan *Pedicularis* species: implications for the evolution of corolla length / S.-Q. Huang, C.B. Fenster // Intern. J. Plant Sci. – 2007. – Vol. 168, No 3. – P. 325–331.
315. Hufford L. Morphological evolution and systematics of *Synthyris* and

- Besseyia* (*Veronicaceae*): a phylogenetic analysis / L. Hufford, M. McMahon // Syst. Bot. – 2004. – Vol. 29, No 3. – P. 716–736.
316. Huynh K.-L. Étude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. / K.-L. Huynh // Pollen et Spores. – 1968. – Vol. 10, No 1. – P. 11–55.
317. Iles W.J.D. Molecular phylogenetics of *Hydatellaceae* (*Nymphaeales*): sexual-system homoplasy and a new sectional classification / W.J.D. Iles, P.J. Rudall, D.D. Sokoloff, M.V. Remizowa, T.D. Macfarlane, M.D. Logacheva, S.W. Graham // Amer. J. Bot. – 2012. – Vol. 99, No 4. – P. 663–676.
318. Inceoğlu Ö. Pollen grains in some Turkish *Rinanthaeae* (*Scrophulariaceae*) / Ö. Inceoğlu // Grana. – 1982. – Vol. 21. – P. 83–96.
319. Jamzad Z. Phylogenetic relationships in *Nepeta* L. (*Lamiaceae*) and related genera based on ITS sequence data / Z. Jamzad, M.W. Chase, M. Ingrouille, M.S.J. Simmonds, A. Jalili // Taxon. – 2003. – Vol. 52. – P. 21–32.
320. Jobson R.W. Molecular phylogenetics of *Lentibulariaceae* inferred from plastid *rps16* intron and *trnL-F* DNA sequences: implications for character evolution and biogeography / R.W. Jobson, J. Playford, K.M. Cameron, V.A. Albert // Syst. Bot. – 2003. – Vol. 28, No 1. – P. 157–171.
321. Juan R. Morphological and anatomical studies on fruits of *Veronica* from south-west Spain / R. Juan, I. Fernández, J. Pastor // Bot. J. Linn. Soc. – 1997. – Vol. 123. – P. 157–171.
322. Juan R. Estudio de microcaracteres en frutos, semillas y polen de *Sibthorpia europaea* L. (*Scrophulariaceae*) / R. Juan, I. Fernández, J. Pastor // Lagasalia. – 1999. – Vol. 21, No 1. – P. 53–60.
323. Juan R. SEM and light microscope observations on fruit and seed in *Scrophulariaceae* from south-west Spain and their systematic significance / R. Juan, J. Pastor, I. Fernández // Ann. Bot. – 2000. – Vol. 86. – P. 323–338.
324. Judd W.S. Plant systematics: a phylogenetic approach / W.S. Judd, C.S. Campbell, E.A. Kellogg, P.F. Stevens. – Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, Inc., 1999. – xvi + 464 p.

325. Judd W.S. Plant systematics: a phylogenetic approach. 3rd ed. / W.S. Judd, C.S. Campbell, E.A. Kellogg, P.F. Stevens., M.J. Donoghue. – Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, Inc., 2007. – 565 p.
326. Kahraman A. Comparative morphology, anatomy and palynology of two *Salvia* L. species (*Lamiaceae*) and their taxonomic implications / A. Kahraman, F. Celep, M. Dogan // Bangladesh J. Pl. Taxon. – 2009. – Vol 16, No 1. – P. 73–82.
327. Kahraman A. Anatomy, trichome morphology and palynology of *Salvia chrysophylla* Stapf (*Lamiaceae*) / A. Kahraman, F. Celep, M. Dogan // S. Afr. J. Bot. – 2010. – Vol. 76. – P. 187–195.
328. Kampny C.M. Pollination and flower diversity in *Scrophulariaceae* / C.M. Kampny // Bot. Rev. – 1995. – Vol. 61, No 4. – P. 350–366.
329. Kampny C.M. Patterns of floral development in *Agalinis* and allies (*Scrophulariaceae*) I. Floral development of *Agalinis fasciculata* and *A. tenuifolia* / C.M. Kampny, J.M. Canne-Hilliker // Can. J. Bot. – 1987. – Vol. 65. – P. 2255–2262.
330. Kampny C.M. Evolution of flower shape in *Veroniceae* (*Scrophulariaceae*) / C.M. Kampny, N.G. Dengler // Plant Syst. Evol. – 1997. – Vol. 205. – P. 1–25.
331. Kampny C.M. Quantitative comparison of floral development in *Veronica chamaedrys* and *Veronicastrum virginicum* (*Scrophulariaceae*) / C.M. Kampny, T.A. Dickinson, N.G. Dengler // Amer. J. Bot. – 1993. – Vol. 80. – P. 449–460.
332. Kampny C.M. Quantitative floral development in *Pseudolysimachion* (*Scrophulariaceae*): intraspecific variation and comparison with *Veronica* and *Veronicastrum* / C.M. Kampny, T.A. Dickinson, N.G. Dengler // Amer. J. Bot. – 1994. – Vol. 81. – P. 1343–1353.
333. Kaplan A. Morphological, anatomical and palynological properties of some Turkish *Veronica* L. species (*Scrophulariaceae*) / A. Kaplan, A. Hasanoğlu, I.A. Ince // Int. J. Bot. – 2007. – Vol. 3, No 1. – P. 23–32.
334. Karim F.M. Palynological studies in the family *Scrophulariaceae* from Jordan and Iraq / F.M. Karim, A.A. El-Oqlan // Pollen et Spores. – 1989. – Vol.

31. – P. 203–214.
335. Kataoka H. Pollen morphology of *Trapella sinensis* Oliver (*Trapellaceae*) / H. Kataoka, N. Miyoshi // J. Palynol. – 2002. – Vol.48, No 1. – P. 19–23.
336. Kay M.K. The disintegration of the *Scrophulariaceae* and the biological control of *Buddleja davidii* / M.K. Kay, B. Gresham, R.L. Hill, X. Zhang // XII Intern. Symposium on Biol. Control of Weeds. – 2008. – P. 287–291.
337. Keenan J. Notes on *Buddleja*. II. Pollen / J. Keenan // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. – 1969. – Vol. 29. – P. 199–203.
338. Kheiri J. Pollen morphology of some species of *Verbascum* (*Scrophulariaceae*) in Urmia / J. Kheiri, M. Khayami, S.K. Osaloo, A. Mahmoodzadeh // Pakistan J. of Biol. Sci. – 2006. – Vol. 9, No 3. – P. 434–436.
339. Klimko M. Pollen morphology of *Plantago* species native to Poland and their taxonomic implications / M. Klimko, K. Idzikowska, M. Truchan, A. Kreft // Acta Soc. Bot. Pol. – 2004. – Vol. 73, No 4. – P. 315–325.
340. Kordofani M.A.Y. Palynological study on the family *Pedaliaceae* in Sudan / M.A.Y. Kordofani, M.S.Y EL Hakim // J. Chem. Pharm. Res. – 2013. – Vol. 5, No 1. – P. 306–313.
341. Kornhall P. Phylogenetic studies in the *Lamiales* with special focus on *Scrophulariaceae* and *Stilbaceae* / P. Kornhall. – Uppsala: Acta Universitatis Upsaliensis, 2004. – 35 p.
342. Kornhall P. New circumscription of the tribe *Limoselleae* (*Scrophulariaceae*) that includes the taxa of the tribe *Manuleeae* / P. Kornhall, B. Bremer // Bot. J. Linn. Soc. – 2004. – Vol. 146. – P. 453–467.
343. Kornhall P. *Selagineae* and *Manuleeae*, two tribes or one? Phylogenetic studies in the *Scrophulariaceae* / P. Kornhall, N. Heidari, B. Bremer // Plant. Syst. Evol. – 2001. – Vol. 228. – P. 199–218.
344. Kuijt J. Morphological observations on leaf haustoria and related organs of the South African genus *Hyobanche* (*Scrophulariaceae*) / J. Kuijt, J.H. Visser, H.C. Weber // Can. J. Bot. – 1978. – Vol. 56. – P. 2981–2986.

345. Li G.-D. Molecular phylogeny and biogeography of the arctic-alpine genus *Lagotis* (*Plantaginaceae*) / G.-D. Li, C. Kim, H.-G. Zha, Z. Zhou, Z.-L. Nie, H. Sun // *Taxon*. – 2014. – Vol. 63, No 1. – P. 103–115.
346. Li H-L. A revision of the genus *Pedicularis* in China. Part 1. / H-L. Li. // *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. – 1948. – Vol. 100. – P. 205–378.
347. Li H-L. A revision of the genus *Pedicularis* in China. Part 2. / H-L. Li. // *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. – 1949. – Vol. 101. – P. 1–214.
348. Li J. Phylogeny of *Catalpa* (*Bignoniaceae*) inferred from sequences of chloroplast *ndhF* and nuclear ribosomal DNA / J. Li // *J. Syst. Evol.* – 2008. – Vol. 46, No 3. – P. 341–348.
349. Li X.-D. A numerical taxonomy of the genera *Rehmannia* and *Triaenophora* / X.-D. Li, Y.-Y. Zan, J.-Q. Li, S.-Z. Yang // *J. Syst. Evol.* – 2008. – Vol. 46, No 5. – P. 730–737.
350. Limpricht W. Studien über die Gattung *Pedicularis* / W. Limpricht // *Feddes Repert.* – 1924. – Bd. 20. – S. 161–265.
351. Lindqvist C. Origin of the Hawaiian endemic mints within North American *Stachys* (*Lamiaceae*) / C. Lindqvist, V.A. Albert // *Amer. J. Bot.* – 2002. – Vol. 89. – P. 1709–1724.
352. Lindqvist C. Cladogenesis and reticulation in the Hawaiian endemic mints (*Lamiaceae*) / C. Lindqvist, T.J. Motley, J.J. Jeffery, V.A. Albert // *Cladistics*. – 2003. – Vol. 19. – P. 480–495.
353. Liu M.-L. Seed morphological diversity of *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) and its taxonomic significance / M.-L. Liu, W.-B. Yu, D.-Z. Li, R. Mill, H. Wang // *Plant Syst. Evol.* – 2013. – Vol. 299. – P. 1645–1657.
354. Liu M.-L. *Pedicularis wanghongiae* (*Orobanchaceae*), a new species from Yunnan, southwestern China / M.-L. Liu, W.-B. Yu // *Phytotaxa*. – 2015. – Vol. 217, No 1. – P. 53–62.
355. Lobreau-Callen D. Morphologie et ultrastructure du pollen dans le genre *Utricularia* L. (*Lentibulariaceae*) / D. Lobreau-Callen, J. Jérémie, M. Suarez-Cervera // *Can. J. Bot.* – 1999. – Vol. 77, No 5. – P. 744–767.

356. Luegmayer E. Pollen characters of Old World *Gesneriaceae* (*Cyrtandroideae*) / E. Luegmayer // Grana. – 1993. – Vol. 32, No 4–5. – P. 221–232.
357. Lu Lu. Pollen morphology of the tribe *Rhinantheae* (*Orobanchaceae*) and its systematic significances / Lu Lu, H. Wang, S. Blackmore, D.-Z. Li, L.-N. Dong // Plant Syst. Evol. – 2007. – Vol. 268. – P. 177–198.
358. Lu Lu. Evolution of angiosperm pollen. 2. The basal ngiosperms / Lu Lu., A.H. Wortley, De-zhu Li, H. Wang, S. Blackmore // Ann. Missouri Bot. Gard. – 2015. – Vol. 100. – P. 227–269.
359. Lu-Irving P. Investigating the evolution of *Lantaneae* (*Verbenaceae*) using multiple loci / P. Lu-Irving, R.G. Olmstead // Bot. J. Linn. Soc. – 2013. – Vol. 171. – P. 103–119.
360. Lu-Irving P. Resolving the genera *Aloysia* and *Acantholippia* tribe *Lantaneae* (*Verbenaceae*) using chloroplast and nuclear sequences / P. Lu-Irving, O’Leary N., O’Brien A., R.G. Olmstead // Syst. Bot. – 2014. – Vol. 39, No 2. – P. 644–655.
361. Mabberley D.J. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. [ed. 2] / D.J. Mabberley. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. – 858 p.
362. Mabberley D.J. Mabberley’s plant-book. A portable dictionary of plants, their classifications, and uses. 3rd ed. / D.J. Mabberley. – London: Cambridge University Press, 2008. – 1040 p.
363. Martínez-Ortega M.M. Seed morphology and its systematic significance in some *Veronica* species (*Scrophulariaceae*) mainly from the Western Mediterranean / M.M. Martínez-Ortega, E. Rico // Plant Syst. Evol. – 2001a. – Vol. 228. – P. 15–32.
364. Martínez-Ortega M.M., Sánchez Sánchez J., Rico E. Palynological study of *Veronica* L. sect. *Veronica* and sect. *Veronicastrum* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance / M.M. Martínez-Ortega, J. Sánchez Sánchez, E. Rico // Grana. – 2000. – Vol. 39. – P. 21–31.

365. Martinsson K. The pollen of Swedish *Callitriche* (*Callitrichaceae*) – trends towards submergence / K. Martinsson // Grana. – 1993. – Vol. 32. – P. 198–209.
366. Marx H.E. A molecular phylogeny and classification of *Verbenaceae* / H.E. Marx, N. O'Leary, Yao Wu Yuan, P. Lu-Irving, D.C. Tank, M.E. Múlgura, R.G. Olmstead // Am. J. Bot. – 2010. – Vol. 97, No 10. – P. 1647–1663.
367. Mayr E.M. *Calceolariaceae*: floral development and systematic implications / E.M. Mayr, A. Weber // Am. J. Bot. – 2006. – Vol. 93, No 3. – P. 327–343.
368. McNeal J.R. Phylogeny and origins of holoparasitism in *Orobanchaceae* / J.R. McNeal, J.R. Bennett, A.D. Wolfe, S. Mathews // Am. J. Bot. – 2013. – Vol. 100. – P. 971–983.
369. Melhelm T. Pollen morphological studies in *Gesneriaceae* / T. Melhelm, C. Mauro // Hoehnea. – 1973. – Vol. 3. – P. 13–27.
370. Meudt H.M. Phylogenetic analysis of morphological characters in *Ourisia* (*Plantaginaceae*): taxonomic and evolutionary implications / H.M. Meudt, B.B. Simpson // Ann. Missouri Bot. Gard. – 2007. – Vol. 94. – P. 554–570.
371. Minkin J.P. Pollen morphology of the *Orobanchaceae* and rhinanthoid *Scrophulariaceae* / J.P. Minkin, W.H. Eshbaugh // Grana. – 1989. – Vol. 28. – P. 1–18.
372. Moon H.-K. Pollen morphology of the genus *Lycopus* (*Lamiaceae*) / H.-K. Moon, S.-P. Hong // Ann. Bot. Fennici. – 2003. – Vol. 40. – P. 191–198.
373. Moon H.-K. Phylogeny of tribe *Mentheae* (*Lamiaceae*): the story of molecules and micromorphological characters / H.-K. Moon, E. Smets, S. Huysmans // Taxon. – 2010. – Vol. 59, No 4. – P. 1065–1076.
374. Moore P.D. An illustrated guide to pollen analysis / P.D. Moore, J.A. Webb. – London, Sydney; Auckland; Toronto, 1983. – 133 p.
375. Morawetz J.J. Assessing the monophyly of *Alectra* and its relationship to *Melasma* (*Orobanchaceae*) / J.J. Morawetz, A.D. Wolfe // Syst. Bot. – 2009. – Vol. 34. – P. 561–569.
376. Morawetz J.J. Phylogenetic relationships within the tropical clade of

- Orobanchaceae* / J.J. Morawetz, C.P. Randle, A.D. Wolfe // *Taxon*. – 2010. – Vol. 59. – P. 416–426.
377. Moro F.V. A scanning electron microscopy study of the seed and post-seminal development in *Angelonia salicariifolia* Bonpl. (*Scrophulariaceae*) / F.V. Moro, A.C.R. Pintno, J.M. Dos Santos, C.F. Damiao Filho // *Ann. Bot.* – 2001. – Vol. 88. – P. 499–506.
378. Mosyakin S.L. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S.L. Mosyakin, M.M. Fedoronchuk. – Kiev, 1999. – xxiv + 345 p.
379. 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*. – 2015a. – 45. – P. 65–75.
380. 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*. – 2015b. – 45. – P. 209–222.
381. Mourad M.M. Diversity and evolutionary trends in the floral characters of some taxa of *Scrophulariaceae* sensu lato / M.M. Mourad, U.K. Abdel-Hameed, I.H. Mariam, M.E. Tantawy // *Adansonia*. – 2015. – Sér. 3, 37, No 1. – P. 149–159.
382. Muñoz-Centeno L.M. Systematic significance of seed morphology in *Veronica* (*Plantaginaceae*): a phylogenetic perspective / L.M. Muñoz-Centeno, D.C. Albach, J.A. Sánchez-Agudo, M.M. Martínez-Ortega // *Ann. Bot.* – 2006. – Vol. 98. – P. 335–350.
383. Muñoz-Centeno L.M. Taxonomy of *Veronica* L. subsect. *Veronica* (*Plantaginaceae*) in the western Mediterranean / L.M. Muñoz-Centeno, L. Delgado-Sanchez, M. Santos-Vicente, M.M. Martínez-Ortega // *Bot. J. Linn. Soc.* – 2007. – Vol. 155. – P. 65–81.
384. Munsif S. Comparative pollen studies of the genera *Lantana*, *Verbena* and *Vitex* of family *Verbenaceae* from Pakistan / S. Munsif, M.A. Khan, M. Ahmad, M. Zafar, G.M. Shah, G. Yasmin // *Int. J. Agri. Biol.* – 2007. – Vol. 9, No. 4. – P.

- 545–549.
385. Müller K. Evolution of carnivory in *Lentibulariaceae* and the *Lamiales* / K. Müller, T. Borsch, L. Legendre, S. Porembski, I. Theisen, W. Barthlott // *Plant Biol.* – 2004. – Vol. 6. – P. 1–14.
 386. Müller K. Phylogenetics of *Utricularia* (*Lentibulariaceae*) and molecular evolution of the trnK intron in a lineage with high substitutional rates / K. Müller, T. Borsch // *Plant Syst. Evol.* – 2005. – Vol. 250. – P. 39–67.
 387. Muller J. Significance of fossil pollen for angiosperm history / J. Muller // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1984. – Vol. 71, No 2. – P. 419–443.
 388. Nesom G.L. Infrageneric classification of *Verbena* (*Verbenaceae*) / G.L. Nesom // *Phytoneuron.* – 2010. – Vol. 11. – P. 1–15.
 389. Nesom G.L. Recognition and synopsis of *Mimulus* sect. *Tropanthus* and sect. *Leucocarpus* (*Phrymaceae*) / G.L. Nesom // *Phytoneuron.* – 2011. – Vol. 28. – P. 1–8.
 390. Nickrent D.L. Molecular studies of parasitic plants using ribosomal DNA / D.L. Nickrent, R.J. Duff. – In: Moreno M.T., Cubero J.I., Berner D., Joel D., Musselman L.J., Parker C. (eds), *Advances in parasitic plant research*, Junta de Andalucía, Dirección General de Investigación Agraria, Cordoba, Spain, 1996. – P. 28–52.
 391. Niezgoda Ch.J. Systematic palynology of tribe *Leucophylleae* (*Scrophulariaceae*) and selected *Myoporaceae* / Ch.J. Niezgoda, A.S. Tomb // *Pollen et Spores.* – 1975. – Vol. 17, No. 4. – P. 495–516.
 392. Nilsson S. The taxonomic significance of Aragoa-pollen (*Scrophulariaceae*) / S. Nilsson, D.-Y. Hong // *Opera Bot.* – 1993. – Vol. 121. – P. 275–278.
 393. Nowicke J.W. Pollen morphology: the potential influence in higher order systematics / J.W. Nowicke, J.J. Skvarla // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1979. – Vol. 66, No 4. – P. 633–700.
 394. O'Leary N. Evolution of morphological traits in *Verbenaceae* / N. O'Leary, C.I. Calviño, S. Martínez, P. Lu-Irving, R.G. Olmstead, M.E. Múlgura // *Amer. J.*

- Bot. – 2012. – Vol. 99, No 11. – P. 1778–1792.
395. Olmstead R.G. Phylogeny, phenotypic evolution, and biogeography of the *Scutellaria angustifolia* complex (*Lamiaceae*): inference from morphological and molecular data / R.G. Olmstead // Syst. Bot. – 1989. – Vol. 14. – P. 320–338.
 396. Olmstead R.G. Whatever happened to the *Scrophulariaceae*? / R.G. Olmstead // Fremontia. – 2002. – Vol. 30, No 2. – P. 13–22.
 397. Olmstead R. (with the help of: D. Albach, B. Bremer, P. Cantino et al.) A synoptical classification of the *Lamiales* / R.G. Olmstead. Version 2.4 (updated 26 July, 2012) (<http://depts.washington.edu/phylo/Classification.pdf>)
 398. Olmstead R. (with the help of: D. Albach, P. Beardsley, D. Bedigian et al.) A synoptical classification of the *Lamiales* / R.G. Olmstead. Version 2.6.2 (updated 12 April, 2016) (<http://depts.washington.edu/phylo/Classification.pdf>)
 399. Olmstead R.G. Phylogeny and biogeography in *Solanaceae*, *Verbenaceae* and *Bignoniaceae*: a comparison of continental and inter continental diversification patterns / R.G. Olmstead // Bot. J. Linn. Soc. – 2013. – Vol. 171. – P. 80–102.
 400. Olmstead R.G. Evidence for the polyphyly of the *Scrophulariaceae* based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences / R.G. Olmstead, P.A. Reeves // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1995. – Vol. 82, No 2. – P. 176–193.
 401. Olmstead R.G. Confirmation of a monophyletic *Chloanthoideae* (*Lamiaceae*) comprising tribes *Chloanthae* and *Prostanthereae* / R.G. Olmstead, P.A. Reeves, B.J. Lepschi // Lamiales Newslett. – 1998. – Vol. 6. – P. 7–10.
 402. Olmstead R.G. Disintegration of the *Scrophulariaceae* / R.G. Olmstead, C.W. DePamphilis, A.D. Wolfe, N.D. Young, W.J. Elisons, P.A. Reeves // Amer. J. Bot. – 2001. – Vol. 88, No 2. – P. 348–361.
 403. Olmstead R.G. A molecular phylogeny and classification of *Bignoniaceae* / R.G. Olmstead, M.L. Zjnra, L.G. Lohmann, S.O. Grose, A.J. Eckert // Amer. J. Bot. – 2009. – Vol. 96, No 9. – P. 1731–1743.
 404. Osborn J.M. Comparative pollen structure and pollination biology in the *Callitrichaceae* / J.M. Osborn, C.T. Philbrick // Acta Bot. Gallica. – 1994. – Vol.

141. – P. 257–266.
405. Osborn J.M. Development of the exineless pollen wall in *Callitriche truncata* (*Callitrichaceae*) and the evolution of underwater pollination / J.M. Osborn, G. El-Ghazaly, R.L. Cooper // *Plant Syst. Evol.* – 2001. – Vol. 228. – P. 81–87.
406. Oxelman B. Relationships of the *Buddlejaceae* s.l. investigated using parsimony jackknife and branch support analysis of chloroplast *ndhF* and *rbcL* sequence data / B. Oxelman, M. Backlund, B. Bremer // *Syst. Bot.* – 1999. – Vol. 24. – P. 164–182.
407. Oxelman B. Further disintegration of the *Scrophulariaceae* / B. Oxelman, P. Kornhall, R.G. Olmstead, B. Bremer // *Taxon.* – 2005. – Vol. 54. – P. 411–425.
408. Oyama R.K. Phylogenetic relationships of North American *Antirrhinum* (*Veronicaceae*) / R.K. Oyama, D.A. Baum // *Amer. J. Bot.* – 2004. – Vol. 91. – P. 918–925.
409. Pace M.R. Wood anatomy of major *Bignoniaceae* clades / M.R. Pace, L.G. Lohmann, R.G. Olmstead, V. Angyalossy // *Plant Syst. Evol.* – 2015. – Vol. 301. – P. 967–995.
410. Park J.-M. Horizontal gene transfer of a plastid gene in the non-photosynthetic flowering plants *Orobanche* and *Phelipanche* (*Orobanchaceae*) / J.-M. Park, J.-F. Manen, G.M. Schneeweiss // *Mol. Phylog. Evol.* – 2007. – Vol. 43. – P. 974–985.
411. Pauw A. Inversostyly: a new styler polymorphism in an oil-secreting plant, *Hemimeris racemosa* (*Scrophulariaceae*) / A. Pauw // *Amer. J. Bot.* – 2005. – Vol. 92, No 11. – P. 1878–1886.
412. Pehlivan S. Pollen morphology of the genus *Verbascum* (Group A) in Turkey / S. Pehlivan, B. Bassar, F.A. Karavelioğullari // *Biol. Diversity Conserv.* – 2008. – Vol. 1/2. – P. 1–24.

413. Peregrym O.M. Pollen morphology of Ukrainian species of the genus *Pedicularis* L. (*Orobanchaceae* Vent.) / O.M. Peregrym, Z.M. Tsymbalyuk, S.L. Mosyakin // Biodiv. Res. Conserv. – 2011. – Vol. 24. – P. 5–12.
414. Perveen A. Pollen flora of Pakistan – XXXVIII. *Plantaginaceae* / A. Perveen, M. Qaiser // Pak. J. Bot. – 2004. – Vol. 36, No 1. – P. 19–24.
415. Philbrick C.T. Pollen tube growth within vegetative tissues of *Callitriche* (*Callitrichaceae*) / C.T. Philbrick // Amer. J. Bot. – 1984. – Vol. 71. – P. 882–886.
416. Philbrick C.T. Underwater cross-pollination in *Callitriche hermaphroditica* (*Callitrichaceae*): evidence from random amplified polymorphic DNA markers / C.T. Philbrick // Amer. J. Bot. – 1993. – Vol. 80. – P. 391–394.
417. Philbrick C.T. Pollination biology in the *Callitrichaceae* / C.T. Philbrick, G.J. Anderson // Syst. Bot. – 1992. – Vol. 17. – P. 282–292.
418. Philbrick C.T. Phylogenetic studies of North American *Callitriche* (*Callitrichaceae*) using chloroplast DNA restriction fragment analysis / C.T. Philbrick, R.K. Jansen // Syst. Bot. – 1991. – Vol. 16. – P. 478–491.
419. Philbrick C.T. Phylogenetic studies in *Callitriche*: implications for interpretation of ecological, karyological and pollination system evolution / C.T. Philbrick, D.H. Les // Aquatic Bot. – 2000. – Vol. 68. – P. 123–141.
420. Philbrick C.T. Exine reduction in underwater flowering *Callitriche* (*Callitrichaceae*): implications for the evolution of hypohydrophily / C.T. Philbrick, J.M. Osborn // Rhodora. – 1994. – Vol. 96. – P. 370–381.
421. Piednoël M. Next-generation sequencing reveals the impact of repetitive DNA across phylogenetically closely related genomes of *Orobanchaceae* / M. Piednoël, A.J. Aberer, G.M. Schneeweiss, J. Macas, P. Novak, H. Gundlach, E.M. Temsch, S.S. Renner // Mol. Biol. Evol. – 2012. – Vol. 29, No 11. – P. 3601–3611.
422. Pinto-Carrasco D. Development of 14 microsatellite markers in *Odontites vernus* s.l. (*Orobanchaceae*) and cross-amplification in related taxa / D. Pinto-

- Carrasco, J. Košnar, N. López-González, P. Koutecký, J. Těšitel, E. Rico, M.M. Martínez-Ortega // Applications Pl. Sci. – 2016. – Vol. 4, No 3. – P. 1–10.
423. Piwowarczyk R. Micromorphological intraspecific differentiation of nectar guides and landing platform for pollinators in the Iberian parasitic plant *Cistanche phelypea* (Orobanchaceae) / R. Piwowarczyk, L. Carlon, J. Kasinska, S. Tofil, P. Furmanczyk // Botany Letters. – 2016. – P. 1–9.
424. Piwowarczyk R. Intra-specific diversity of seed productivity and morphological features in parasitic species *Orobanche bartlingii* Griseb. (Orobanchaceae) / R. Piwowarczyk, M. Jankowska-Blaszczuk // Pol. J. Ecol. – 2014. – Vol. 62. – P. 723–738.
425. Piwowarczyk R. Pollen morphology of the Central European broomrapes (Orobanchaceae: *Orobanche*, *Phelipanche* and *Orobanchella*) and its taxonomical implications / R. Piwowarczyk, J. Madeja, M. Nobis // Plant Syst. Evol. – 2015. – Vol. 301. – P. 795–808.
- 426.
427. Plaza L. Micromorphological studies on seeds of *Orobanche* species from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands, and their systematic significance / L. Plaza, I. Fernández, R. Juan, J. Pastor, A. Pujadas // Ann. Bot. – 2004. – Vol. 94. – P. 167–178.
428. Pragłowski J. An elucidation of the microreticulate structure of the exine / J. Pragłowski, W. Punt // Grana. – 1973. – Vol. 13. – P. 45–50.
429. Prasad M.G. Taxonomic identity of *Torenia leucosiphon* (Linderniaceae) and its resurrection from the synonymy of *Torenia travancorica* / M.G. Prasad, P. Sunojkumar // Phytotaxa. – 2015. – Vol. 219, No 2. – P. 144–154.
430. Punt W. Glossary of pollen and spore terminology / W. Punt, S. Blackmore, S. Nilsson, A. Le Thomas. – Utrecht: LPP Foundation, 1994. – 71 p.
431. Punt W. Pollen morphology and taxonomy in the *Loganiaceae* / W. Punt, P.W. Leenhouts // Grana Palynologica. – 1967. – Vol. 7, No 2–3. – P. 469–515.
432. Rahmanzadeh R. The *Linderniaceae* and *Gratiolaceae* are further lineages distinct from the *Scrophulariaceae* (Lamiales) / R. Rahmanzadeh, K. Müller, E.

- Fischer, D. Bartels, T. Borsch // *Plant Biol.* – 2005. – Vol. 7. – P. 1–12.
433. Rahn K. A phylogenetic study of the *Plantaginaceae* / K. Rahn // *Bot. J. Linnean. Soc.* – 1996. – Vol. 120, No 2. – P. 145–198.
434. Raj B. Pollen morphological studies in the *Acanthaceae* / B. Raj // *Grana Palynol.* – 1961. – Vol. 3. – P. 3–108.
435. Raj B. Further contribution to the pollen morphology of the *Acanthaceae* / B. Raj // *J. Palynol.* – 1973. – Vol. 9. – P. 91–141.
436. Raj B. Pollen morphology of Indian *Labiatae* 1. Tribes *Ocimoideae* and *Satureineae* / B. Raj // *J. Palynol.* – 1974. – Vol. 10. P. 89–105.
437. Raj B. A contribution to the pollen morphology of *Verbenaceae* / B. Raj // *Rev. Palaebot. Palynol.* – 1983a. – Vol. 39, No. 3–4. – P. 343–422.
438. Raj B. A contribution to the pollen morphology of *Stilbaceae* Kunth / B. Raj // *Pollen et Spores.* – 1983b. – Vol. 25, No 3–4. – P. 395–408.
439. Raj B. A contribution to the pollen morphology of *Chloanthaceae* / B. Raj // *Grana.* – 1984a. – Vol. 23. – P. 139–156.
440. Raj B. A contribution to the pollen morphology of *Symphoremaceae* / B. Raj // *Pollen et Spores.* – 1984b. – Vol. 26, No 3–4. – P. 363–384.
441. Raj B. A contribution to the pollen morphology of *Nesogenaceae* and *Cyclocheilaceae* / B. Raj // *Pollen et Spores.* – 1985. – Vol. 27, No 3–4. – P. 295–306.
442. Raj B. Pollen morphology of three monotypic genera of *Verbenaceae* / B. Raj // *Pollen et Spores.* – 1987. – Vol. 29, No 4. – P. 353–358.
443. Raj B. Morphology and taxonomic application of orbicules (ubisch bodies) in *Chloanthaceae* / B. Raj, G. El-Ghazaly // *Pollen et Spores.* – 1987. – Vol. 29, No 2–3. – P. 151–166.
444. Raj B. A contribution to the pollen morphology of *Chloanthaceae* / B. Raj, E. Grafström // *Grana.* – 1984. – Vol. 23. – P. 139–156.
445. Randle C.P. The evolution and expression of *rbcL* in holoparasitic sister-genera *Harveya* and *Hyobanche* (*Orobanchaceae*) / C.P. Randle, A.D. Wolfe // *Amer. J. Bot.* – 2005. – Vol. 92. – P. 1575–1585.

446. Ree R.H. Phylogeny and evolution of the floral diversity in *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) / R.H. Ree // Int. J. Plant Sci. – 2005. – Vol. 166, No 4. – P. 595–613.
447. Reeves P.A. Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (*Scrophulariaceae*) / P.A. Reeves, R.G. Olmstead // Amer. J. Bot. – 1998. – Vol. 85, No 9. – P. 1047–1056.
448. Refulio-Rodriguez N.F. Phylogeny of *Lamiidae* / N.F. Refulio-Rodriguez, R.G. Olmstead // Amer. J. Bot. – 2014. – Vol. 101, No 2. – P. 287–299.
449. Renner S.S. The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees / S.S. Renner, H. Schaefer // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2010. – Vol. 365. – P. 423–435.
450. Reveal J.L. (1812–1813) Proposals to conserve the name *Veronicaceae* (*Magnoliophyta*), and conserve it against *Plantaginaceae*, a "superconservation" proposal / J.L. Reveal, R. Olmstead, W.S. Judd // Taxon. – 2008. – Vol. 57, No 2. – P. 643–644.
451. Reveal J.L. Summary of recent systems of angiosperm classification / J.L. Reveal // Kew Bull. – 2011. – Vol. 66. – P. 5–48.
452. Reveal J.L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants / J.L. Reveal // Phytoneuron. – 2012. – 2012-37. – P. 1–221.
453. Rico E. Reassessing the *Odontites purpureus* group (*Orobanchaceae*) from south-east Spain and north-west Africa / E. Rico, L. Delgado, A. Herrero // Bot. J. Linn. Soc. – 2008. – Vol. 158. – P. 701–708.
454. Roalson E.H. A morphological cladistic analysis of the neotropical flowering plant genus *Gasteranthus* (*Gesneriaceae*) / E.H. Roalson, A.E. Senter, L.E. Skog, E.A. Zimmer // Syst. Bot. – 2002. – Vol. 27, No 3. – P. 573–591.
455. Roalson E.H. Phylogenetic relationships and the diversification of floral form in *Achimenes* (*Gesneriaceae*) / E.H. Roalson, L.E. Skog, E.A. Zimmer // Syst. Bot. – 2003. – Vol. 28, No 3. – P. 593–608.
456. Roalson E.H. Untangling *Gloxinieae* (*Gesneriaceae*) I. Phylogenetic patterns and generic boundaries inferred from nuclear, chloroplast, and

- morphological cladistic datasets / E.H. Roalson, J.K. Boggan, L.E. Skog, E.A. Zimmer // *Taxon*. – 2005. – Vol. 54. – P. 389–410.
457. Rodrigues A.G. Molecular systematics of the parasitic genus *Conopholis* (*Orobanchaceae*) inferred from plastid and nuclear sequences / A.G. Rodrigues, A.E.L. Colwell, S. Stefanović // *Amer. J. Bot.* – 2011. – Vol. 98, No 5. – P. 896–908.
458. Rodrigues A. Morphometric analyses and taxonomic revision of the North American holoparasitic genus *Conopholis* (*Orobanchaceae*) / A. Rodrigues, Shana Shaya, T.A. Dickinson, S. Stefanović // *Syst. Bot.* – 2013. – Vol. 38, No 3. – P. 795–804.
459. Roland F. Étude de l'ultrastructure des apertures: pollens a pores / F. Roland // *Pollen et Spores*. – 1966. – Vol. 8, No 3. – P. 409–419.
460. Rønsted N. Phylogenetic relationships within *Plantago* (*Plantaginaceae*): evidence from nuclear ribosomal ITS and plastid *trnL-F* sequence data / N. Rønsted, M.W. Chase, D.C. Albach, M.A. Bello // *Bot. J. Linnean Soc.* – 2002. – Vol. 139. – P. 323–338.
461. Rønsted N. Chemotaxonomy and evolution of *Plantago* L. / N. Rønsted, H. Franzyk, P. Mølgaard, J.W. Jaroszewski, S.R. Jensen // *Plant Syst. Evol.* – 2003. – Vol. 242. – P. 63–82.
462. Rudall P.J. Leaf anatomy of the subtribe *Hyptidinae* (*Labiatae*) / P.J. Rudall // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1980a. – Vol. 80. – P. 319–340.
463. Rudall P.J. Pollen morphology in the subtribe *Hyptidinae* (*Labiatae*) / P.J. Rudall // *Kew Bull.* – 1980b. – Vol. 35. – P. 453–457.
464. Rudall P.J. Wood anatomy in the *Hyptidinae* (*Labiatae*) / P.J. Rudall // *Kew Bull.* – 1981a. – P. 35. – P. 735–741.
465. Rudall P.J. Flower anatomy of the subtribe *Hyptidinae* (*Labiatae*) / P.J. Rudall // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1981b. – Vol. 83. – P. 251–262.
466. Rudall P.J. Leaf anatomy of *Hyptis* sect. *Pachyphyllae* (*Labiatae*) and related species / P.J. Rudall // *Kew Bull.* – 1986. – Vol. 41. – P. 1017–1025.
467. Saad S.I. Palynological studies in the genus *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) /

- S.I. Saad // Pollen et Spores. – 1986. – Vol. 28. – P. 43–60.
468. Saarela J.M. *Hydatellaceae* identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree / J.M. Saarela, H.S. Rai, S.A. Doyle et al. // Nature. – 2007. – Vol. 446. – P. 312–315.
469. Saeidi-Mehrvarz S. A palynological study of the genus *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) in Iran / S. Saeidi-Mehrvarz, S.P. Panah, M.B. Faghir // Willdenowia. – 2013. – Vol. 43. – P. 279–285.
470. Saeidi-Mehrvarz S. Comparative morphological, anatomical and palynological investigations of the genus *Euphrasia* L. (*Orobanchaceae*) in Iran / S. Saeidi-Mehrvarz, S. Roohi, I. Mehrgan, E. Roudi // Wulfenia. – 2012. – Vol. 19. – P. 23–37.
471. Saeidi-Mehrvarz S. Pollen morphology of some species of the genus *Veronica* (*Scrophulariaceae*) in Iran / S. Saeidi-Mehrvarz, M. Zarrei // Wulfenia. – 2006. – Vol. 13. – P. 1–9.
472. Schemske D.W. Pollinator preference and evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*) / D.W. Schemske, H.D. Bradshaw // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 1999. – Vol. 96, No 21. – P. 11910–11915.
473. Schäferhoff B. Towards resolving *Lamiales* relationships: insights from rapidly evolving chloroplast sequences / B. Schäferhoff, A. Fleischmann, E. Fischer, D.C. Albach, T. Borsch, G. Heubl, K.F. Müller // BMC Evolutionary Biology. – 2010. – Vol. 10. – P. 352–374.
474. Schneeweiss G.M. Phylogeny of holoparasitic *Orobanche* (*Orobanchaceae*) inferred from nuclear ITS sequences / G.M. Schneeweiss, A. Codwell, J.-Mi Park, C.-Gee Lang, T.F. Stuessy // Mol. Phylog. Evol. – 2004. – Vol. 30. – P. 465–478.
475. Schneeweiss G.M. Chromosome numbers and karyotype evolution in holoparasitic *Orobanche* (*Orobanchaceae*) and related genera / G.M. Schneeweiss, T. Palomeque, A. Codwell, H. Weiss-Schneeweiss // Amer. J. Bot. – 2004. – Vol. 91, No 3. – P. 439–448.
476. Scotland R.W. Systematics, similarity and *Acanthaceae* pollen morphology

- / R.W. Scotland // Bot. J. Linn. Soc. – 1992. – Vol. 109. – P. 529–541.
477. Scotland R.W. Pollen morphology of *Contortae* (*Acanthaceae*) / R.W. Scotland // Bot. J. Linn. Soc. – 1993. – Vol. 111. – P. 471–504.
478. Selvi S. Some evidence for infrageneric classification in *Ziziphora* L. (*Lamiaceae: Mentheae*) / S. Selvi, F. Satil, E. Martin, S. Celenk, T. Dirmenci // Pl. Biosys. – 2015. – Vol. 149, No 2. – P. 415–423.
479. Shavvon R.S. Pollen and seed morphology of the genus *Cistanche* (*Orobanchaceae*) in Iran / R.S. Shavvon, S.Saeidi-Mehrvarz // Biologia. – 2010. – Vol. 65, No 4. – P. 615–620.
480. Shehata A.A. On the taxonomy of *Plantaginaceae* Juss. sensu lato: evidence from SEM of the seed coat / A.A. Shehata, M.H.A. Loutfy // Turk. J. Bot. – 2006. – Vol. 30. – P. 71–84.
481. Shipunov A.B. Systema angiospermarum. Version 5.8, January 3, 2013. <<http://herba.msu.ru/shipunov/ang/current/syang.pdf>> Accessed 24 January 2013
482. Soo R. De. *Rhinanthus* L. / R. De Soo, D.A. Webb // Flora Europaea. – 1972. – Vol. 3. – P. 276–280.
483. Spangler R.E. Phylogenetic analysis of *Bignoniaceae* based on the cpDNA gene sequences *rbcL* and *ndhF* / R.E. Spangler, R.G. Olmstead // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1999. – Vol. 86, No 1. – P. 33–46.
484. Steiner K.E. The *Diascia* (*Scrophulariaceae*) window: an orientation cue for oil-collecting bees / K.E. Steiner // Bot. J. Linn. Soc. – 1990. – Vol. 102. – P. 175–195.
485. Steiner K.E. Chromosome number and relationships in tribe *Hemimerideae* (*Scrophulariaceae*) / K.E. Steiner // Syst. Bot. – 1995. – Vol. 21, No 1. – P. 63–76.
486. Steiner K.E. Two new species of *Nemesia* (*Scrophulariaceae*) from southern Africa / K.E. Steiner // Bothalia. – 2006. – Vol. 36, No 1. – P. 39–44.
487. Steiner K.E. Three new species of *Diascia* (*Scrophulariaceae*) from the Western Cape, South Africa / K.E. Steiner // Bothalia. – 2009. – Vol. 39, No 1. – P. 11–17.

488. Steiner K.E. Pollinator adaptation to oil-secreting flowers *Rediviva* and *Diascia* / K.E. Steiner, V.B. Whitehead // Evolution. – 1990. – Vol. 44. – P. 1701–1707.
489. Steiner K.E. Oil flowers and oil bees: further evidence for pollinator adaptation / K.E. Steiner, V.B. Whitehead // Evolution. – 1991. – Vol. 45. – P. 1493–1501.
490. Steiner K.E. Oil secretion and the pollination of *Colpias mollis* (*Scrophulariaceae*) K.E. Steiner, V.B. Whitehead // Pl. Syst. Evol. – 2002. – Vol. 235. – P. 53–66.
491. Steven Ch. Monographia *Pedicularis*. Mèm. Soc. Imper. Naturalistes / Ch. Steven. – Moscow. – 1823. – Vol. 6. – P. 1–60.
492. Stevens P.F. (2012–onwards) Angiosperm phylogeny website, version 12, July 2012 – onwards / P.F. Stevens. Available at <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
493. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants / A.L. Takhtajan. – New York: Columbia Univ. Press, 1997. – 663 p.
494. Takhtajan A. Flowering Plants / A. Takhtajan. – Springer Verlag, 2009. – 871 p.
495. Tanaka N. Correlation between pollen morphology and pollination mechanisms in the *Hydrocharitaceae* / N. Tanaka, K. Uehara, J. Murata // J. Plant Res. – 2004. – Vol. 117. – P. 265–276.
496. Tank D.C. Review of the systematics of *Scrophulariaceae* s.l. and their current disposition / D.C. Tank, P.M. Beardsley, S.A. Kelchner, R.G. Olmstead // Austral. Syst. Bot. – 2006. – Vol. 19. – P. 289–307.
497. Tank D.C. Phylogenetic classification of subtribe *Castillejinae* (*Orobanchaceae*) / D.C. Tank, J.M. Egger, R.G. Olmstead // Syst. Bot. – 2009. – Vol. 34, No 1. – P. 182–197.
498. Taskova R.M. Chemotaxonomy of *Veroniceae* and its allies in the *Plantaginaceae* / R.M. Taskova, C.H. Gotfredsen, S.R. Jensen // Phytochemistry. – 2006. – Vol. 67. – P. 286–301.

499. Taskova R.M. Iridoid glucosides of the genus *Veronica* s.l. and their systematic significance / R.M. Taskova, D. Peev, N. Handjieva // Plant Syst. Evol. – 2002. – Vol. 231. – P. 1–17.
500. Těšitel J. Phylogeny, life history, evolution and biogeography of the rhinanthoid *Orobanchaceae* / J. Těšitel, P. Říha, Š. Svobodová, T. Malinová, M. Štech // Folia Geobotanica. – 2010. – Vol. 45, No 4. – P. 347–367.
501. Thanikaimoni G. Pollen morphology of the genus *Utricularia* / G. Thanikaimoni // Pollen et Spores. – 1966. – Vol. 8, No 2. – P. 265–284.
502. Thorne R.F. A phylogenetic classification of the Angiospermae / R.F. Thorne // Evol. Biol. – 1976. – Vol. 9. – P. 35–106.
503. Thorne R.F. Plate tectonics and angiosperm distribution / R.F. Thorne // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. – 1978. – Vol. 36. – P. 297–316.
504. Thorne R.F. Proposed new realignments in the angiosperms / R.F. Thorne // Nordic J. Bot. – 1983. – Vol. 3. – P. 85–117.
505. Thorne R.F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class *Angiospermae* (subclasses *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Asteridae*, and *Lamiidae*) / R.F. Thorne // Bot. Rev. – 2000. – Vol. 66, No 4. – P. 441–647.
506. Thorne R.F. An updated classification of the class Magnoliopsida (“Angiospermae”) / R.F. Thorne, J.L. Reveal // Bot. Rev. – 2007. – Vol. 73. – P. 67–181.
507. Tóth P. Floral volatiles in parasitic plants of the *Orobanchaceae*. Ecological and taxonomic implications / P. Toth, A.K. Undas, F. Verstappen, H. Bouwmeester // Frontiers Pl. Sci. – 2016. – Vol. 7.
508. Tkach N. High mountain origin, phylogenetics, evolution, and niche conservatism of arctic lineages in the hemiparasitic genus *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) / N. Tkach, R.H. Ree, P. Kuss, M. Roser, M.H. Hoffmann // Molecul. Phylog. Evol. – 2014. – Vol. 76. – P. 75–92.
509. Trávníček B. Karyo-taxonomic study of the genus *Pseudolysimachium* (*Scrophulariaceae*) in the Czech Republic and Slovakia / B.Trávníček, M.A.

- Lysák, J. Číhalíková, J. Doležel // *Folia Geobotanica*. – 2004. – Vol. 39. – P. 173–203.
510. Trigo M.M. Contribución al estudio polínico de especies ornamentales: *Bignoniaceae* / M.M. Trigo // *Acta Bot. Malacitna*. – 1991. – Vol. 16, No 2. – P. 455–466.
511. Trudel M.C.G. Pollen morphology and taxonomy in North American *Labiatae* / M.C.G. Trudel, J.K. Morton // *Can. J. Bot.* – 1992. – Vol. 70. – P. 975–995.
512. Tsoong P.C. A new system for the genus *Pedicularis* / P.C. Tsoong // *Acta Phytotax. Sin.* – 1955. – Vol. 4. – P. 71–147.
513. Tsoong P.C. A new system for the genus *Pedicularis* / P.C. Tsoong // *Acta Phytotax. Sin.* – 1956. – Vol. 5. – P. 19–74.
514. Tsymbalyuk Z.M. Palynomorphological peculiarities of representatives of *Plantaginaceae* s. str.: a phylogenetic perspective // 7th European Palaeobotany-Palynology Conference, Prague, Czech Republic (6-11 September 2006) / Z.M. Tsymbalyuk, S.L. Mosyakin. – Abstracts. Prague, 2006. – P. 144–145.
515. Ugbabe G.E. Ultrastructure of the pollen grains in the family *Bignoniaceae* Juss. in Nigeria / G.E. Ugbabe, A.E. Ayodele, S.J. Kalpana, J.I. Okogun // *Int. J. Med. Plants. Res.* – 2013. – Vol. 2, No 9. – P. 254–260.
516. Vargas P. Molecular evidence for naturalness of genera in the tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*) and three independent evolutionary lineages from the New World and the Old / P. Vargas, J.A. Rosselló, R. Oyama, J. Güemes // *Plant Syst. Evol.* – 2004. – Vol. 249. – P. 151–172.
517. Wagstaff S.J. A phylogenetic interpretation of pollen morphology in tribe *Mentheae* (*Labiatae*) / S.J. Wagstaff // *Roy. Bot. Gard. Kew.* – 1992. – P. 113–124.
518. Wagstaff S.J. Phylogeny of *Labiatae* and *Verbenaceae* inferred from *rbcL* sequences / S.J. Wagstaff, R.G. Olmstead // *Syst. Bot.* – 1997. – Vol. 22, No 1. – P. 165–179.
519. Wagstaff S.J. Classification, origin, and diversification of the New

- Zealand Hebes (*Scrophulariaceae*) / S.J. Wagstaff, M.S. Bayly, P.J. Garnock-Jones, D.C. Albach // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 2002. – Vol. 89, No 1. – P. 38–63.
520. Walker J.W. The bases of angiosperm phylogeny: palynology / J.W. Walker, J.A. Doyle // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1975. – Vol. 62, No 3. – P. 664–723.
521. Wang H. Pollen morphology and infrageneric evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) / H. Wang, R.R. Mill, S. Blackmore // *Plant Syst. Evol.* – 2003. – Vol. 237. – P. 1–17.
522. Wang H. Pollen morphology in relation to floral types and pollination syndromes in *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) / H. Wang, W.B. Yu, J.Q. Chen, S. Blackmore // *Plant Syst. Evol.* – 2009. – Vol. 277. – P. 153–162.
523. Weber A. *Gesneriaceae* and *Scrophulariaceae*: Robert Brown and now / A. Weber // *Telopea*. – 2004. – Vol. 10, No 2. – P. 543–571.
524. Webster G.L. The saga of the spurges: a review of classification and relationships in the *Euphorbiales* / G.L. Webster // *Bot. J. Linnean Soc.* – 2008. – Vol. 94, No 1–2. – P. 3–46.
525. Wei Z.X. Pollen morphology of *Wightia* and its taxonomic significance / Z.X. Wei // *Acta Bot. Yun.* – 1989. – Vol. 1. – P. 65–70.
526. Werner K. Taxonomie und phylogenie der gattungen *Isoplexis* (Lindl.) Benth. und *Digitalis* L. / K. Werner // *Fed. Rep.* – 1965. – Bd. 70, H 1–3. – S. 109–135.
527. Wester P. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species / P. Wester, R. Claßen-Bockhoff // *Ann. Bot.* – 2007. – Vol. 100. – P. 401–421.
528. Wester P. Pollination syndromes of New World *Salvia* species with special reference to bird pollination / P. Wester, R. Claßen-Bockhoff // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 2011. – Vol. 98. – P. 101–155.
529. Westerkamp Ch. Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? / Ch. Westerkamp, R. Claßen-Bockhoff // *Ann. Bot.* – 2007. – Vol. 100. – P. 361–374.

530. Westwood J.H. The evolution of parasitism in plants / J.H. Westwood, J.I. Yoder, M.P. Timko, C.W. dePamphilis // *Trend Plant Sci.* – 2010. – Vol. 15. – P. 227–235.
531. Wicke S. Disproportional plastome-wide increase of substitution rates and relaxed purifying selection in genes of carnivorous *Lentibulariaceae* / S. Wicke, B. Schäferhoff, C.W. dePamphilis, K.F. Müller // *Mol. Biol. Evol.* – 2013. – Vol. 31, No 3. – P. 529–545.
532. Williams N.H. Pollen structure and the systematics of the neotropical *Gesneriaceae* // *Selbyana.* – 1978. – Vol. 2. – P. 310–322.
533. Wodehouse R.P. Pollen grains / R.P. Wodehouse. – New York: McGraw-Hill, 1935. – 574 p.
534. Wolfe A.D. Using restriction-site variation of PCR-amplified cpDNA genes for phylogenetic analysis of tribe *Cheloneae* (*Scrophulariaceae*) / A.D. Wolfe, W.J. Elisens, L.E. Watson, C.W. dePamphilis // *Amer. J. Bot.* – 1997. – Vol. 84, No 4. – P. 555–564.
535. Wortley A.H. How much data are needed to resolve a difficult phylogeny? Case study in *Lamiales* / A.H. Wortley, P.J. Rudall, D.J. Harris, R.W. Scotland // *Syst. Biol.* – 2005. – Vol. 54, No 5. – P. 697–709.
536. Wortley A.H. Evolution of angiosperms pollen. 1. Introduction / A.H. Wortley, H. Wang, L. Lu, D.-Z. Li, S. Blackmore // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 2015. – Vol. 100. – P. 177–226.
537. Wu Z.-Y. Synopsis of a new "polyphyletic-polychronic-polytopic" system of the angiosperms / Z.-Y. Wu, A.-M. Lu, Y.-Ch. Tang, Z.-D. Chen, D.-Z. Li // *Acta Phytotaxonomica Sinica.* – 2002. – Vol. 40. – P. 289–322.
538. Yang F.-S. Extensive length variation in the cpDNA *trnT-trnF* region of hemiparasitic *Pedicularis* and its phylogenetic implications / F.-S. Yang, X.-Q. Wang // *Plant Syst. Evol.* 2007. – Vol. 264. – P. 251–264.
539. Yifeng Y. Pollen morphology of selected tundra plants from the high Arctic of Ny-Ålesund, Svalbard / Y. Yifeng, Z. Qi, B. Subir, L. Xiaoli, L. Chengsen // *Adv. Polar Sci.* – 2012. – Vol. 23, No 2. – P. 103–115.

540. Young N.D. The evolution of parasitism in *Scrophulariaceae/Orobanchaceae*: plastid gene sequences refute an evolutionary transition series / N.D. Young, K.E. Steiner, C.W. dePamphilis // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1999. – Vol. 86, No 4. – P. 876–893.
541. Yu W.-B. Towards a comprehensive phylogeny of the large temperate genus *Pedicularis* (*Orobanchaceae*), with an emphasis on species from the Himalaya-Hengduan Mountains / W.-B. Yu, M.-L. Liu, H. Wang, R.R. Mill, R.H. Ree, J.-B. Yang, D.-Z. Li // BMC Pl. Biol. – 2015. – Vol. 15. – P. 176.
542. Yuan Y.-W. Further disintegration and redefinition of *Clerodendrum* (*Lamiaceae*): implications for the understanding of the evolution of an intriguing breeding strategy / Y.-W. Yuan, D.S. Mabberley, D.A. Steane, R.G. Olmstead // Taxon. – 2010. – Vol 59, No 1. – P. 125–133.
543. Xia Z. Familial placement and relations of *Rehmannia* and *Triaenophora* (*Scrophulariaceae* s.l.) inferred from five gene regions / Z. Xia, Yin-Zheng, J.F. Smith // Amer. J. Bot. – 2009. – Vol. 96, No 2. – P. 519–530.
544. Zare G. Pollen morphology and evolution in the genus *Orobanche* L. s.l. and its allied genera (*Orobancheae/Orobanchaceae*) in Turkey / G. Zare, A.A. Dönmez, E.O. Dönmez // Plant Syst. Evol. – 2014. – Vol. 300, No 5. – P. 783–802.
545. Zhou Q.-M. Familial placement of *Wightia* (*Lamiales*) / Q.-M. Zhou, G.-L. Liu, S. Wang, H.-Q. Li // Plant Syst. Evol. – 2014. – Vol. 300, No 9. – P. 2009–2017.
546. Zimmer E.A. Phylogenetic relationships in the *Gesnerioideae* (*Gesneriaceae*) based on nrDNA ITS and cpDNA *trnL-F* and *trnE-T* spacer region sequences / E.A. Zimmer, E.H. Roalson, L.E. Skog, J.K. Boggan, A. Idnurm // Amer. J. Bot. – 2002. – Vol. 89, No 2. – P. 296–311.

ДОДАТОК А
СПИСОК ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ

1. *Agalinis tenuifolia* (Vahl) Raf.
2. *Alonsoa unilabiata* (L.f.) Steudel
3. *Aloysia virgata* (Ruiz et Pavón) A.L. Juss.
4. *Anticharis inplicata* Schinz
5. *Anticharis linearis* Hochst. ex Asch.
6. *Antirrhinum majus* L.
7. *Aptosimum indivisum* Burch. ex Benth.
8. *Aptosimum spinescens* (Thunb.) Weber

9. *Bartsia alpina* L.
10. *Bellardia trixago* (L.) All.
11. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.
12. *Brandisia hancei* Hook. f.
13. *Buddleja asiatica* Lour.
14. *Bungea trifida* (Vahl) C.A. Mey.

15. *Calceolaria leptantha* Pennel
16. *Callitriche cophocarpa* Sendtner
17. *Callitriche hermaphroditica* L.
18. *Callitriche palustris* L.
19. *Callitriche stagnalis* Scop.
20. *Campsis radicans* (L.) Seem.
21. *Campylanthus salsoloides* (L.f.) Roth
22. *Castilleja applegatei* Fern.
23. *Castilleja elegans* Malte
24. *Castilleja pallida* (L.) Spreng.
25. *Castilleja septentrionalis* Lindley

26. *Catalpa bignonioides* Walter
27. *Catalpa ovata* G. Don
28. *Catalpa speciosa* (Warder ex Barney) Warder ex Engelm.
29. *Celsia heterophylla* Desf.
30. *Celsia persica* C.A. Mey.
31. *Celsia suworowiana* C. Koch
32. *Chaenorhinum klokovii* Kotov
33. *Chaenorhinum minus* (L.) Lange
34. *Chelone glabra* L.
35. *Cistanche tubulosa* (Schenk) R. Wight
36. *Cistanche salsa* C.A. Mey.
37. *Clerodendrum bungei* Steud.
38. *Collinsia grandiflora* Douglas ex Lindley
39. *Colpias mollis* E. Mey. ex Benth.
40. *Cordylanthus maritimus* Nutt. ex Benth.
41. *Cordylanthus pilosus* Gray.
42. *Cycnium adonense* ssp. *camporum* (Engl.) O.I. Hansen
43. *Cymbalaria muralis* Gaertn., Mey. et Scherb.
44. *Cymbaria dahurica* L.
45. *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov & Zoz

46. *Diascia capsularis* Benth.
47. *Diascia elongata* Benth.
48. *Diclis ovata* Benth.
49. *Digitalis ciliata* Trautv.
50. *Digitalis ferruginea* L.
51. *Digitalis grandiflora* Mill.
52. *Digitalis laevigata* Waldst. et Kit.
53. *Digitalis lanata* Ehrh.
54. *Digitalis lutea* L.

55.*Digitalis nervosa* Steud. et Nochst. ex Benth.

56.*Digitalis obscura* L.

57.*Digitalis purpurea* L.

58.*Digitalis viridiflora* Lindley

59.*Dodartia orientalis* L.

60.*Ellisiophyllum pinnatum* (Benth.) Makino

61.*Emorya suaveolens* Torr.

62.*Epifagus virginiana* (L.) Bart.

63.*Eremophila elderi* F. Muell.

64.*Erinus alpinus* L.

65.*Escobedia grandiflora* (L. f.) Kuntze

66.*Erythranthe guttata* (Fisch. ex DC.) G.L. Nesom

67.*Freylinia lanceolata* (L. f.) G. Don

68.*Freylinia tropica* S. Moore

69.*Globularia aphyllantes* Crantz

70.*Gomphostigma virgatum* (L.f.) Baill.

71.*Gratiola officinalis* L.

72.*Hebe pimerioides* var. *papestris* Chr. et Allan

73.*Hebe salicifolia* var. *alkinsonii* Chr. et Allan

74.*Hebe speciosa* (R. Cunn. ex A. Cunn.) Andersen

75.*Hebe traversii* Chr. et Allan

76.*Hemimeris montana* L. f.

77.*Hemimeris sabulosa* L. f.

78.*Hemiphragma heterophyllum* Wallich

79.*Hippuris vulgaris* L.

80.*Incarvillea olgae* Regel

81. *Kickxia caucasica* (Mussin.) Kuprian.
82. *Kickxia elatine* (L.) Dum.
83. *Kickxia spuria* (L.) Dum.

84. *Lagotis decumbens* Rupr.
85. *Lagotis integrifolia* (Willd.) Schischk.
86. *Lagotis korolkovii* (Regel et Schmalh.) Maxim.
87. *Lagotis stolonifera* (Koch.) Maxim.
88. *Lamourouxia rhinanthifolia* H. B. K.
89. *Lathraea squamaria* L.
90. *Limosella aquatica* L.
91. *Linaria bessarabica* Kotov
92. *Linaria bieberstenii* Bess.
93. *Linaria bipartita* (Vent.) Willd.
94. *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng.
95. *Linaria duclis* Klok.
96. *Linaria euxina* Velen.
97. *Linaria genistifolia* (L.) Mill.
98. *Linaria incompleta* Kuprian.
99. *Linaria macroura* (Bieb.) Bieb.
100. *Linaria maeotica* Klok.
101. *Linaria pontica* Kuprian.
102. *Linaria sabulosa* Czern. ex Klok.
103. *Linaria simplex* (Willd.) DC.
104. *Lindenbergia philippensis* (Cham.) Benth.
105. *Lindenbergia sinaica* Benth.
106. *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb.

107. *Macrosyringion glutinosum* (Bieb.) Rothm.
108. *Mannagettaea hummelii* H. Smith

- 109. *Mazus japonicus* (Thun.) Kuntze
- 110. *Melampyrum argyrocomum* (Fisch. ex Ledeb.) Kos.-Pol.
- 111. *Melampyrum arvense* L.
- 112. *Melampyrum cristatum* L.
- 113. *Melampyrum herbihii* Woł.
- 114. *Melampyrum nemorosum* L.
- 115. *Melampyrum polonicum* (Beauverd) Soó
- 116. *Melampyrum pratense* L.
- 117. *Melampyrum saxosum* Baumg.
- 118. *Melampyrum sylvaticum* L.
- 119. *Melampyrum vulgatum* Pers.
- 120. *Melasma rhinanthoides*
- 121. *Melasma scabrum* Berg.
- 122. *Misopates orontium* (L.) Raf.
- 123. *Myoporum oppositifolium* R. Br.

- 124. *Nemesia cheiranthus* E. Mey. ex Benth.
- 125. *Nemesia strumosa* Benth.
- 126. *Niedzwedzkia semiretschenskia* B. Fedtsch.

- 127. *Odontites litoralis* (Fries) Fries
- 128. *Odontites luteus* (L.) Clairv.
- 129. *Odontites salina* (Kotov) Kotov
- 130. *Odontites serotina* Dumort.
- 131. *Odontites verna* (Bell.) Dumort.
- 132. *Odontites vulgaris* Moench
- 133. *Oftia africana* Bocq.
- 134. *Oftia revoluta* (E. Mey.) Bocq.
- 135. *Orobanche aegyptiaca* Pers.
- 136. *Orobanche alba* Steph.

137. *Orobanche alsatica* Kirschl.
138. *Orobanche arenaria* Borkh.
139. *Orobanche brassicae* (Novopokr.) Novopokr.
140. *Orobanche caesia* Rchb.
141. *Orobanche caryophyllacea* Smith
142. *Orobanche cernua* Loebl.
143. *Orobanche coerulescens* Steph.
144. *Orobanche crenata* Forsk.
145. *Orobanche cumana* Wallr.
146. *Orobanche dalmatica* (G. Beck) Tzvelev
147. *Orobanche flava* C. Mart. ex F. Schultz
148. *Orobanche gracilis* Smith
149. *Orobanche hederæ* Duby
150. *Orobanche libanotidis* (Rupr.) Tzvelev
151. *Orobanche lutea* Baumg.
152. *Orobanche major* L.
153. *Orobanche mutellii* F. Schultz
154. *Orobanche nana* (Reut.) Noë ex G. Beck
155. *Orobanche oxyloba* (Reut.) G. Beck
156. *Orobanche pallidiflora* Wimm.
157. *Orobanche pubescens* D'Urv
158. *Orobanche purpurea* Jacq.
159. *Orobanche ramosa* L.
160. *Orobanche reticulata* Wallr.
161. *Orobanche sarmatica* Kotov
162. *Orobanche vulgaris* Poir.
163. *Orthocarpus tolmiei* H. & A.
164. *Ourisia chamaedrifolia* Benth.
165. *Ourisia integrifolia* R. Br.
166. *Parentucellia flaviflora* (Boiss.) Nevski

- 167. *Parentucellia latifolia* (L.) Caruel in Parl.
- 168. *Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud.
- 169. *Pedicularis sceptrum-carolinum* L.
- 170. *Pedicularis dasystachys* Schrenk
- 171. *Pedicularis exaltata* Besser
- 172. *Pedicularis hacquetii* Graf
- 173. *Pedicularis kaufmannii* Pinzg.
- 174. *Pedicularis oederi* Vahl
- 175. *Pedicularis palustris* L.
- 176. *Pedicularis sibthorpii* Boiss.
- 177. *Pedicularis sylvatica* L.
- 178. *Pedicularis verticillata* L.
- 179. *Peliostomum leucorrhizum*
- 180. *Peliostomum virgatum* E. Mey. ex Benth.
- 181. *Penstemon digitalis* A. Gray
- 182. *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir.
- 183. *Phelypaea tournefortii* Desf.
- 184. *Phryma leptostachya* L.
- 185. *Phtheirospermum chinense* Bunge
- 186. *Phygelius aequalis* Harvey ex Hiern
- 187. *Phygelius capensis* Mey. ex Benth.
- 188. *Pinguicula alpina* L.
- 189. *Pinguicula villosa* L.
- 190. *Pinguicula vulgaris* L.
- 191. *Plantago albicans* L.
- 192. *Plantago alpina* L.
- 193. *Plantago altissima* L.
- 194. *Plantago amplexicaulis* Cav.
- 195. *Plantago arenaria* Waldst. & Kit.
- 196. *Plantago asiatica* L.

197. *Plantago atrata* Hoppe subsp. *carpatica* (Soó) Soó
198. *Plantago bellardii* All.
199. *Plantago cornuti* Gouan
200. *Plantago coronopus* L.
201. *Plantago crassifolia* Forssk.
202. *Plantago cretica* L.
203. *Plantago depressa* Schlecht.
204. *Plantago intermedia* DC.
205. *Plantago lagopus* L.
206. *Plantago lanceolata* L.
207. *Plantago lanceolata* L. subsp. *lanuginosa* (Bast.) Arcang.
208. *Plantago major* L.
209. *Plantago maxima* Juss. & Jacq.
210. *Plantago media* L.
211. *Plantago montana* Lam.
212. *Plantago neumannii* Opiz
213. *Plantago notata* Lag.
214. *Plantago ovata* Forssk.
215. *Plantago salsa* Pall.
216. *Plantago saxatilis* M. Bieb.
217. *Plantago sempervirens* Crantz
218. *Plantago shwarzenbergiana* Schur
219. *Plantago squarrosa* Murr.
220. *Plantago tenuiflora* Waldst. & Kit.
221. *Plantago uniflora* L.
222. *Plantago urvillei* Opiz
223. *Proboscidea louisianica* (Mill.) Thell.

224. *Radamea montana* Benth.
225. *Rhinanthus alpinus* Baumg.

- 226. *Rhinanthus apterus* (Fr.) Ostenf.
- 227. *Rhinanthus cretaceus* Vass.
- 228. *Rhinanthus major* Ehrh.
- 229. *Rhinanthus minor* L.
- 230. *Rhinanthus serotinus* (Schoenh.) Oborny
- 231. *Rhinanthus songaricus* (Sterneck) Fedtsch.
- 232. *Rhinanthus vassilczenkoi* Ivanina & Karasjuk
- 233. *Rhinanthus vernalis* (Zing.) Schischk. & Serg.
- 234. *Rhynchocorys orientalis* (L.) Benth.
- 235. *Russelia equisetiformis* Schltdl. et Cham.
- 236. *Russelia retrorsa* Greene

- 237. *Scoparia annua* Schinz & Champ.
- 238. *Scrophularia bicolor* Smith
- 239. *Scrophularia cretacea* Fisch. ex Spreng.
- 240. *Scrophularia donetzica* Kotov
- 241. *Scrophularia goldeana* Juz.
- 242. *Scrophularia nodosa* L.
- 243. *Scrophularia rupestris* Bieb. ex Willd.
- 244. *Scrophularia scopolii* Hoppe ex Pers.
- 245. *Scrophularia umbrosa* Dumort.
- 246. *Scrophularia vernalis* L.
- 247. *Sesamum indicum* L.
- 248. *Sibthorpia repens* (Mutis ex L.) O. Kuntze
- 249. *Siphonostegia chinensis* Benth.
- 250. *Sutera linifolia* O. K.
- 251. *Sutera rotunolifolia* O. Kuntze
- 252. *Sutera caerulea* Hiern.

- 253. *Teedia lucida* (Sol.) Rudolphi

- 254. *Tozzia carpatica* Wołoszcz.
- 255. *Tryphysaria eriantha* (Benth.) T.I. Chuang & Heckard ssp. *eriantha*

- 256. *Uroskinnera hirtiflora* Hemsl. var. *hirtiflora*
- 257. *Utricularia australis* R. Br.
- 258. *Utricularia intermedia* Hayne
- 259. *Utricularia minor* L.
- 260. *Utricularia vulgaris* L.

- 261. *Verbascum banaticum* Schrad.
- 262. *Verbascum blattaria* L.
- 263. *Verbascum chaxii* Vill.
- 264. *Verbascum densiflorum* Bertol.
- 265. *Verbascum lanatum* Schrad.
- 266. *Verbascum lychnitis* L.
- 267. *Verbascum nigrum* L.
- 268. *Verbascum orientale* (L.) All.
- 269. *Verbascum ovalifolium* Donn ex Sims.
- 270. *Verbascum phlomoides* L.
- 271. *Verbascum phoeniceum* L.
- 272. *Verbascum pinnatifidum* Vahl
- 273. *Verbascum pyramidatum* M. Bieb.
- 274. *Verbascum sinuatum* L.
- 275. *Verbascum speciosum* Schrad.
- 276. *Verbascum spectabile* M. Bieb.
- 277. *Verbascum thapsus* L.
- 278. *Verbena canadensis* (L.) Britt.
- 279. *Verbena officinalis* L.
- 280. *Verbena supina* L.
- 281. *Verbena urticifolia* L.

- 282. *Veronica alpina* L.
- 283. *Veronica anagallis-aquatica* L.
- 284. *Veronica anagalloides* Guss.
- 285. *Veronica aphylla* L.
- 286. *Veronica arvensis* L.
- 287. *Veronica austriaca* L.
- 288. *Veronica barrelieri* Schott
- 289. *Veronica beccabunga* L.
- 290. *Veronica chamaedrys* L.
- 291. *Veronica dillenii* Crantz
- 292. *Veronica filiformis* Smith
- 293. *Veronica fruticans* Jacq.
- 294. *Veronica gentianoides* Vahl.
- 295. *Veronica gryniana* Klokov
- 296. *Veronica hederifolia* L.
- 297. *Veronica incana* L.
- 298. *Veronica jacquinii* Baumg.
- 299. *Veronica longifolia* L.
- 300. *Veronica maeotica* Klokov
- 301. *Veronica multifida* L.
- 302. *Veronica officinalis* L.
- 303. *Veronica opaca* Fr.
- 304. *Veronica orchidea* Crantz
- 305. *Veronica paczoskiana* Klokov
- 306. *Veronica peregrina* L.
- 307. *Veronica persica* Poir.
- 308. *Veronica polita* Fr.
- 309. *Veronica praecox* All.
- 310. *Veronica prostrata* L.
- 311. *Veronica pseudoorchidea* (Pacz.) Klokov

- 312. *Veronica scutellata* L.
- 313. *Veronica serpyllifolia* L.
- 314. *Veronica spicata* L.
- 315. *Veronica spuria* L.
- 316. *Veronica steppacea* Kotov
- 317. *Veronica taurica* Willd.
- 318. *Veronica teucrium* L.
- 319. *Veronica triphyllos* L.
- 320. *Veronica urticifolia* Jacq.
- 321. *Veronica verna* L.
- 322. *Veronica viscosula* Klovov
- 323. *Vitex agnus-castus* L.

- 324. *Wightia speciosissima* (D. Don) Merr.
- 325. *Wulfenia carinthiaca* Jacq.

- 326. *Xylocalyx carteriae* Thulin

- 327. *Zaluzianskya capensis* (L.) Walp.

ДОДАТОК Б

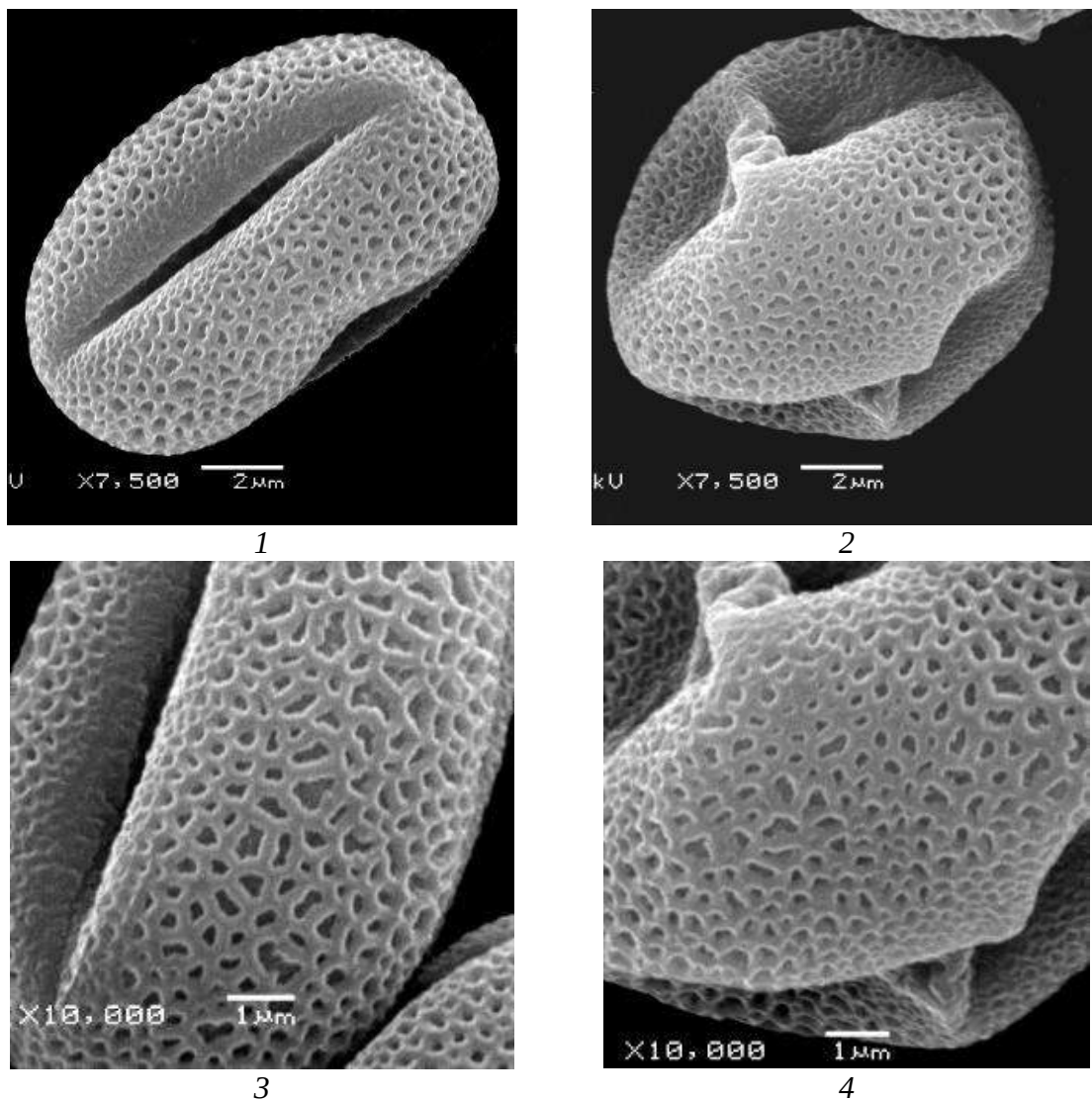
АТЛАС ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВНИКІВ *OROVANCHACEAE* ТА
СПОРІДНЕНИХ РОДИН

Рис. 1. Пилкові зерна роду *Calceolaria* (СЕМ): 1–4 – *C. leptantha*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – сітчаста скульптура

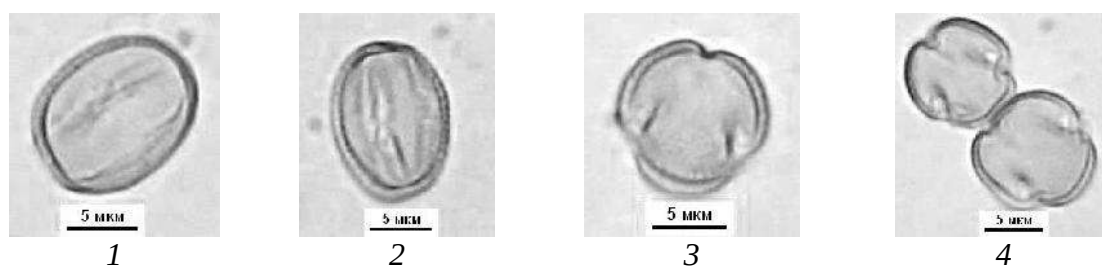


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Calceolaria* (СМ): 1–4 – *C. leptantha*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

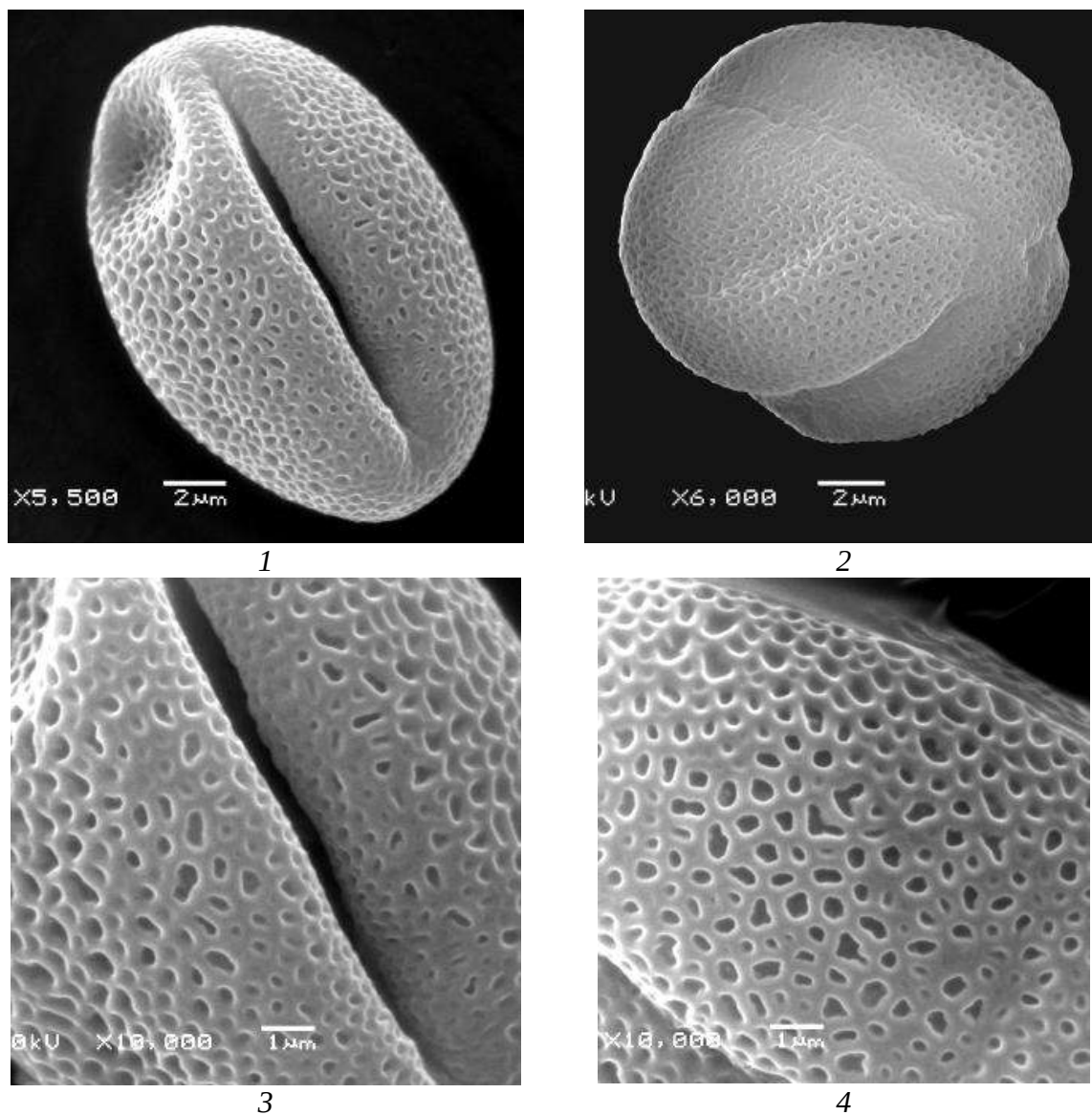


Рис. 3. Пилкові зерна роду *Lindernia* (СЕМ): 1–4 – *L. procumbens*; 1 – вигляд з екватора; 2 – вигляд з екватора і полюса; 3, 4 – сітчаста скульптура

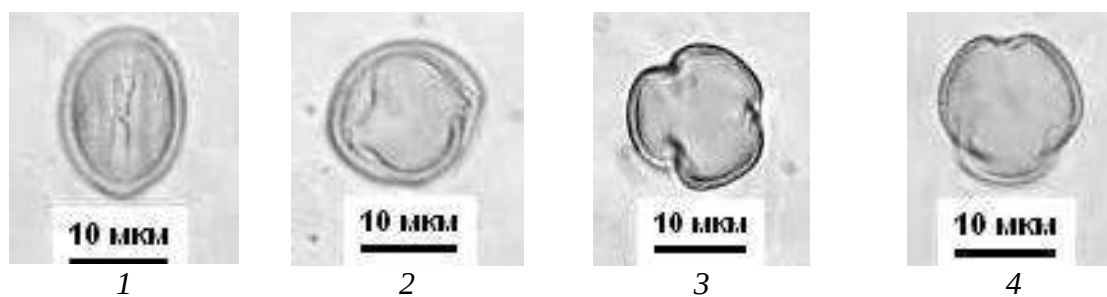


Рис. 4. Пилкові зерна роду *Lindernia* (СМ): 1–4 – *L. procumbens*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

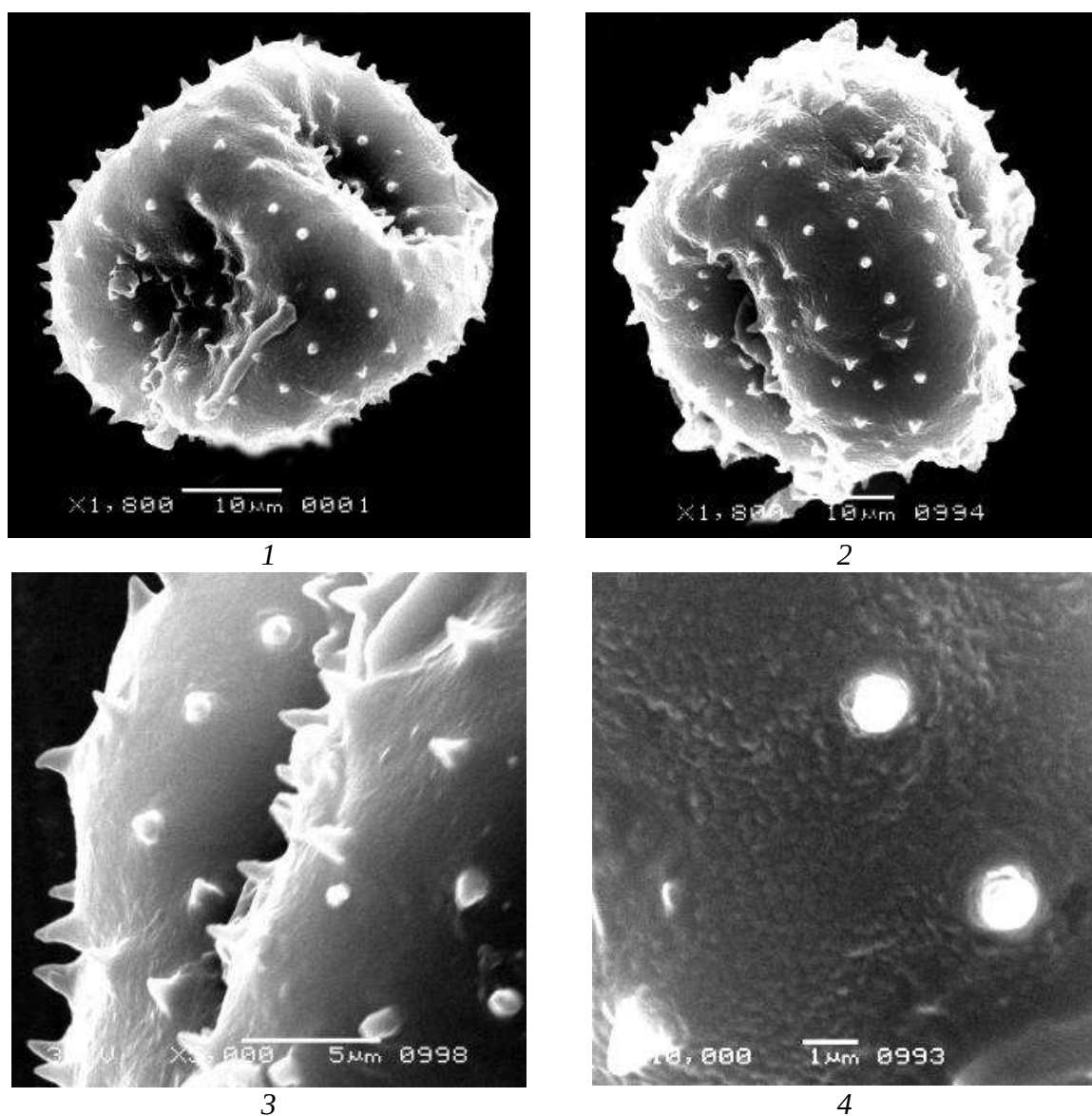


Рис. 5. Пилкові зерна роду *Clerodendrum* (СЕМ): 1–4 – *C. bungei*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – шипикувата скульптура

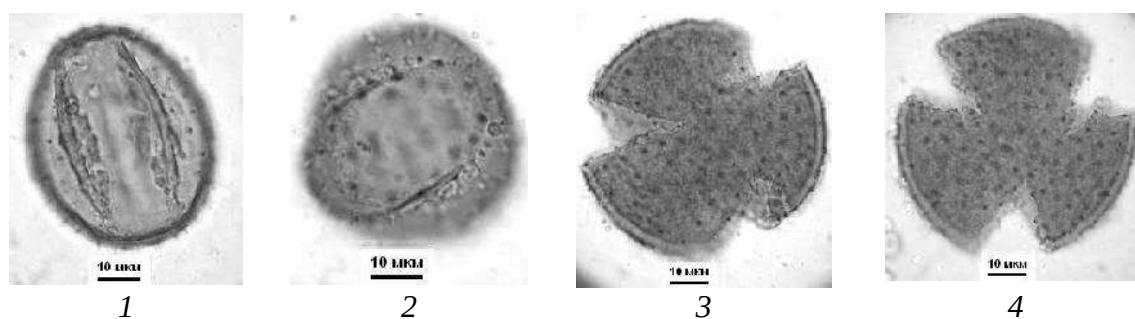


Рис. 6. Пилкові зерна роду *Clerodendrum* (СМ): 1–4 – *C. bungei*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

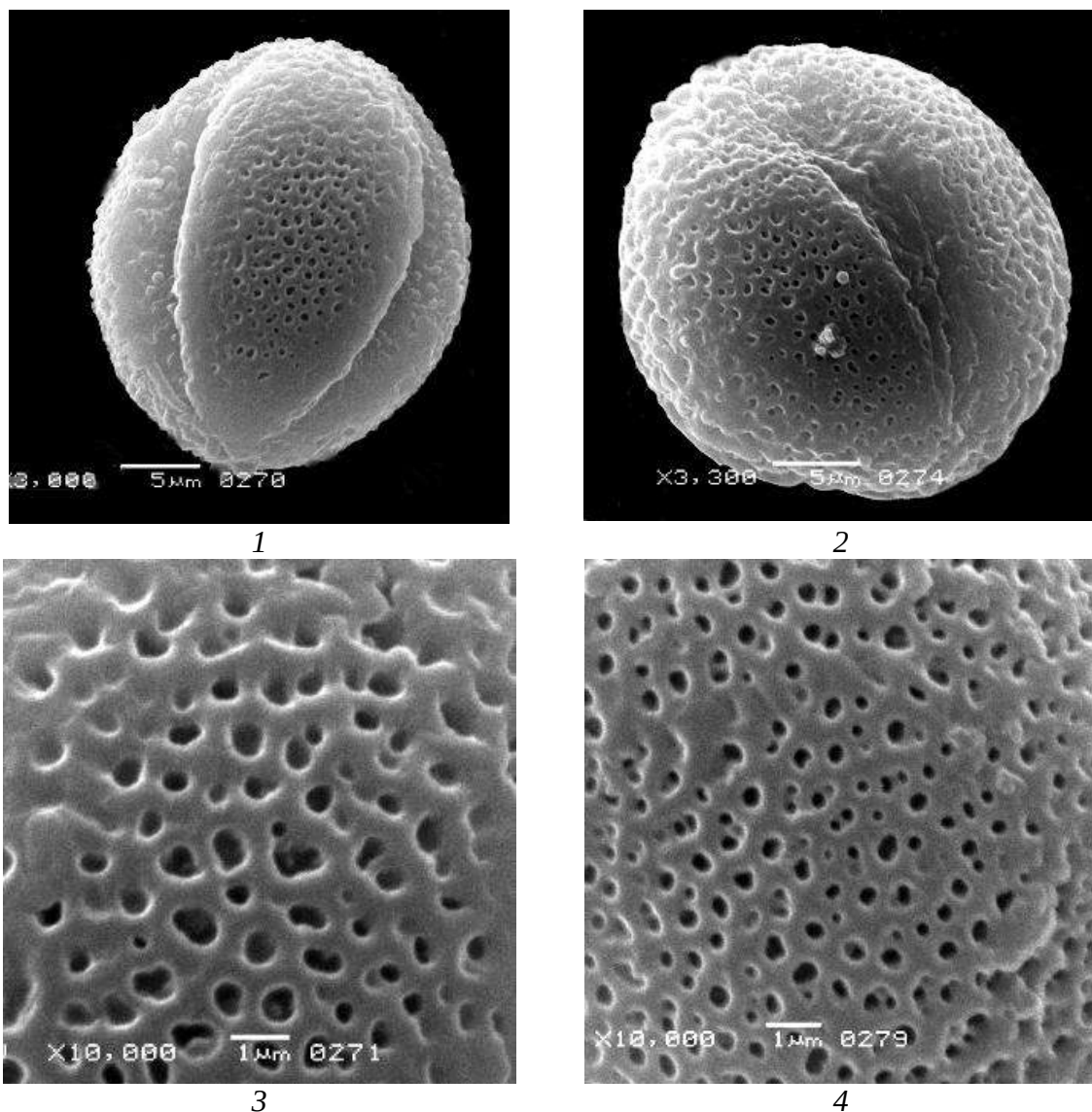


Рис. 7. Пилкові зерна роду *Vitex* (СЕМ): 1–4 – *V. agnus-castus*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – сітчаста скульптура

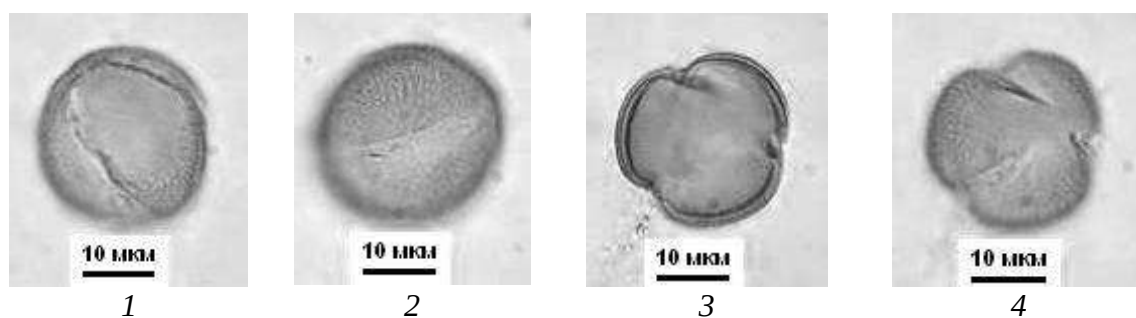


Рис. 8. Пилкові зерна роду *Vitex* (СМ): 1–4 – *V. agnus-castus*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

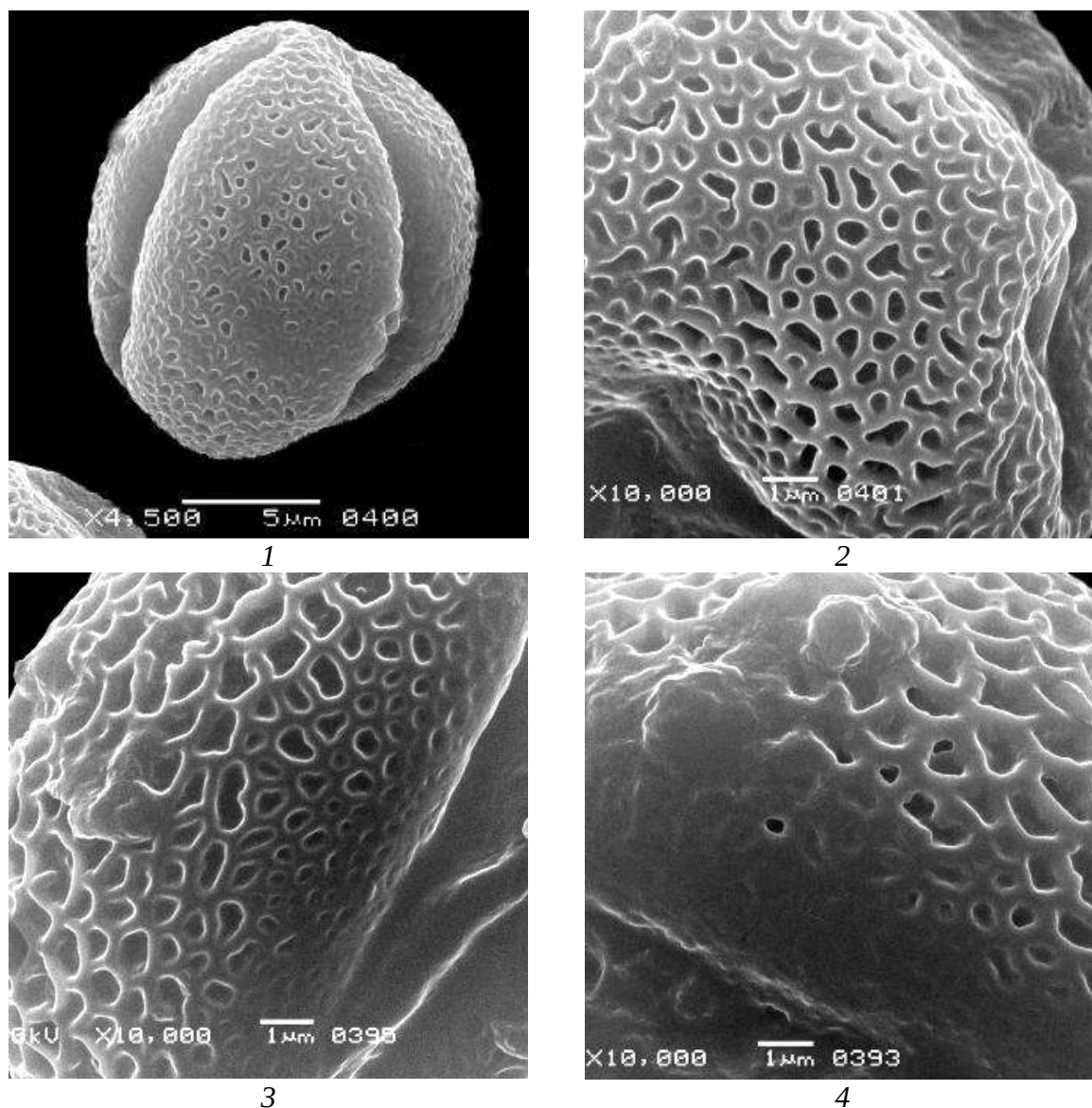


Рис. 9. Пилкові зерна роду *Dodartia* (СЕМ): 1–4 – *D. orientalis*; 1 – вигляд з екватора; 2–4 – сітчаста скульптура

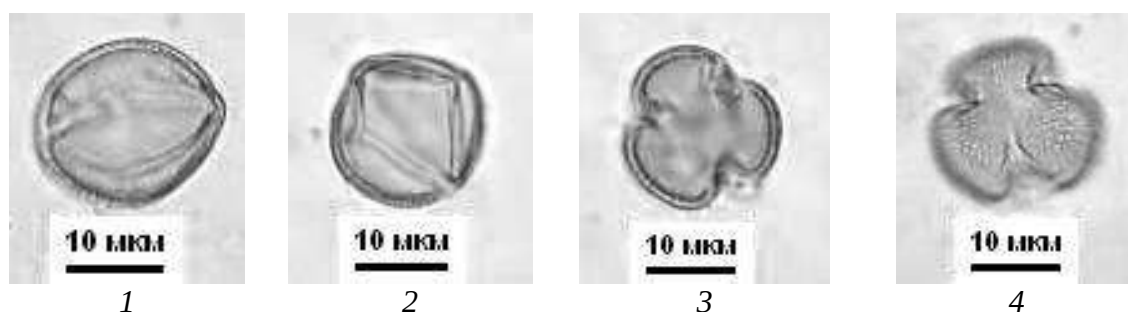


Рис. 10. Пилкові зерна роду *Dodartia* (СМ): 1–4 – *D. orientalis*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

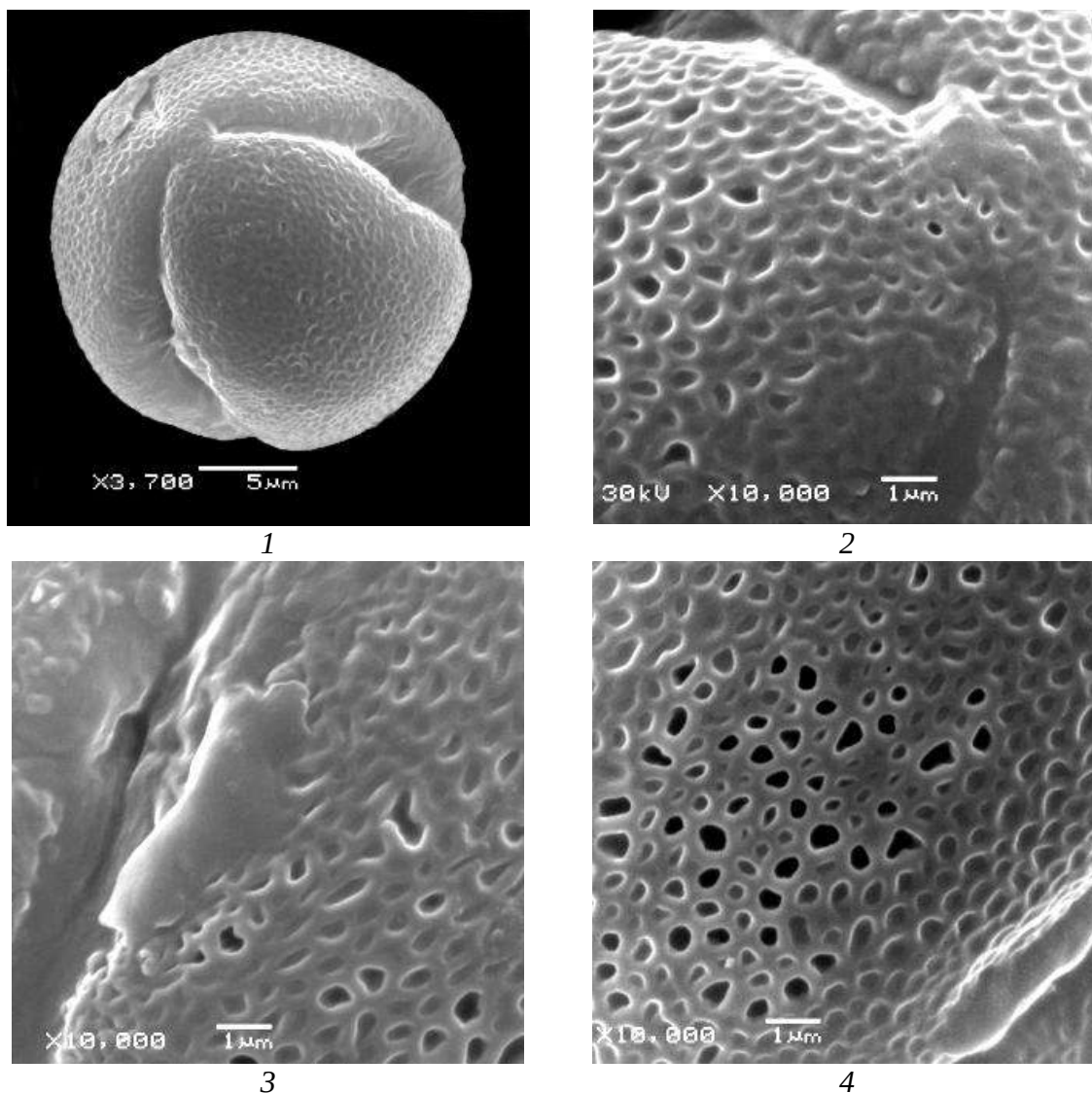


Рис. 11. Пилкові зерна роду *Mazus* (СЕМ): 1–4 – *M. japonicus*; 1 – вигляд з полюса; 2–4 – сітчаста скульптура

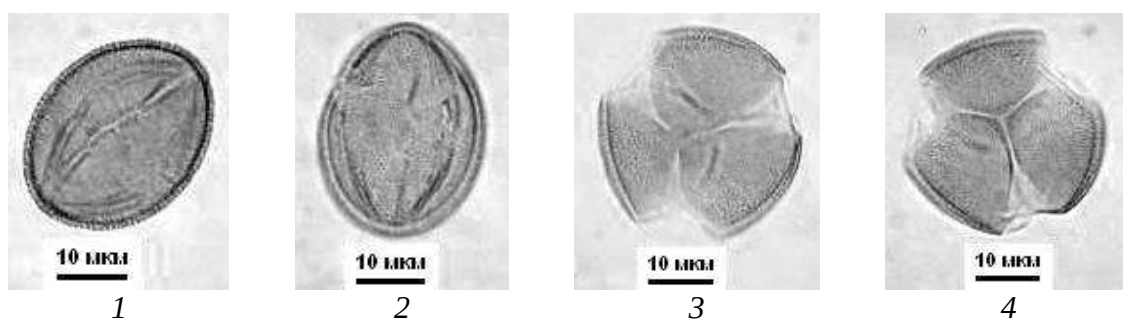


Рис. 12. Пилкові зерна роду *Mazus* (СМ): 1–4 – *M. japonicus*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

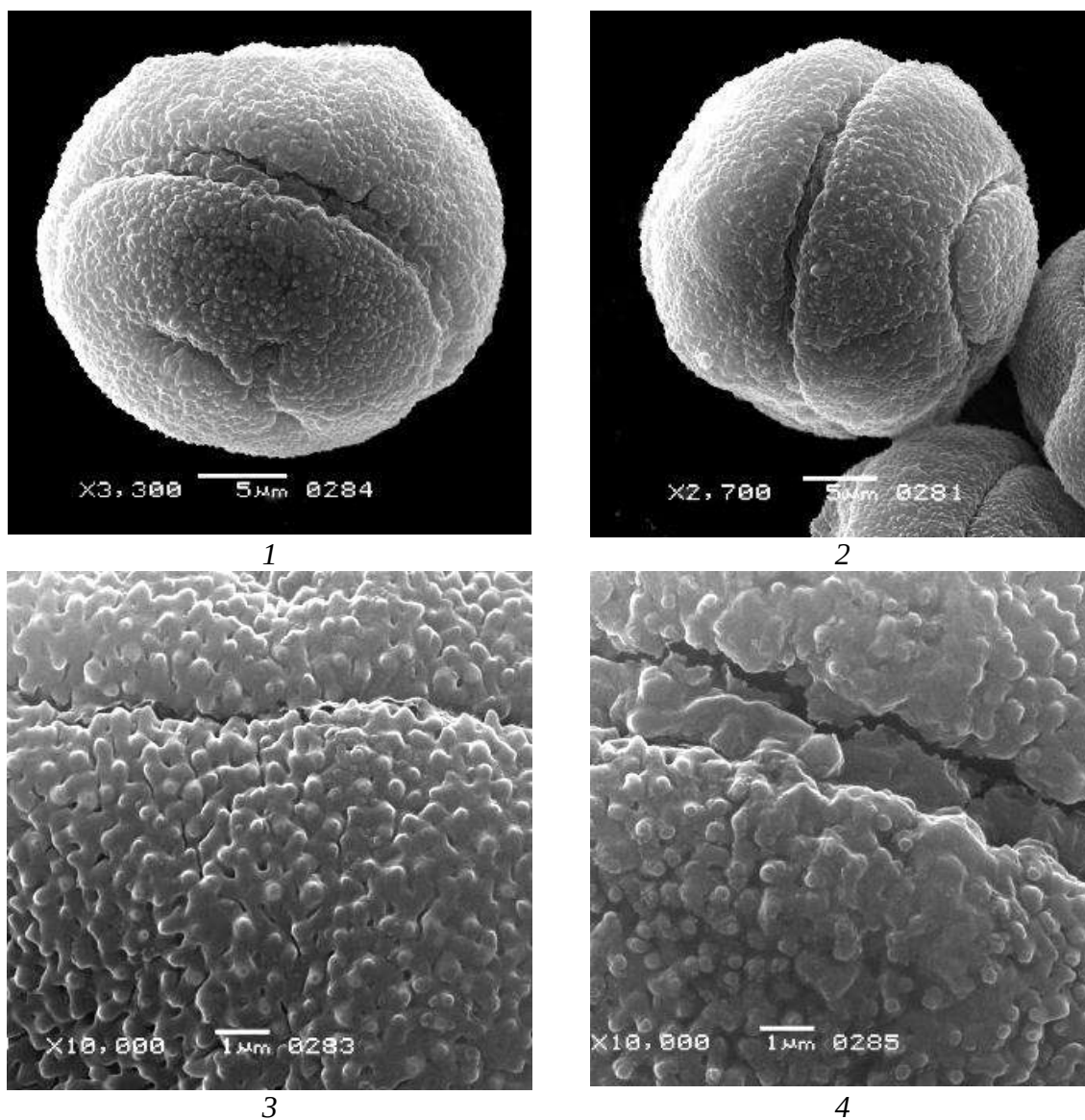


Рис. 13. Пилкові зерна роду *Erythanthe* (СЕМ): 1–4 – *E. guttata*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – перфоровано-шипикувата скульптура

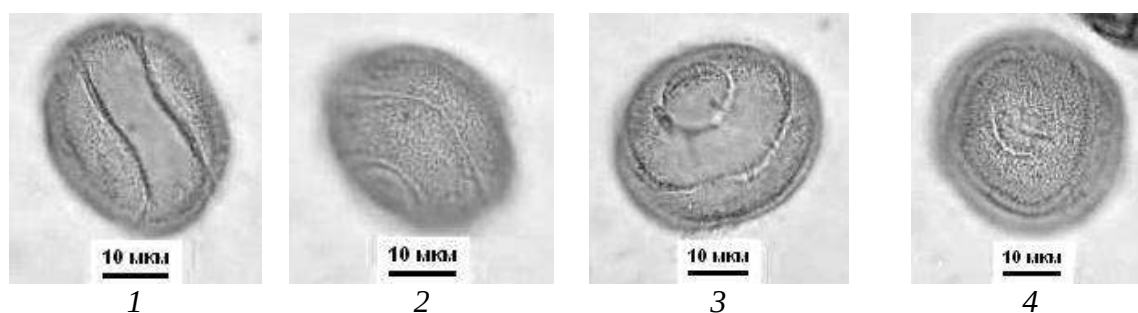


Рис. 14. Пилкові зерна роду *Erythanthe* (СМ): 1–4 – *E. guttata*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

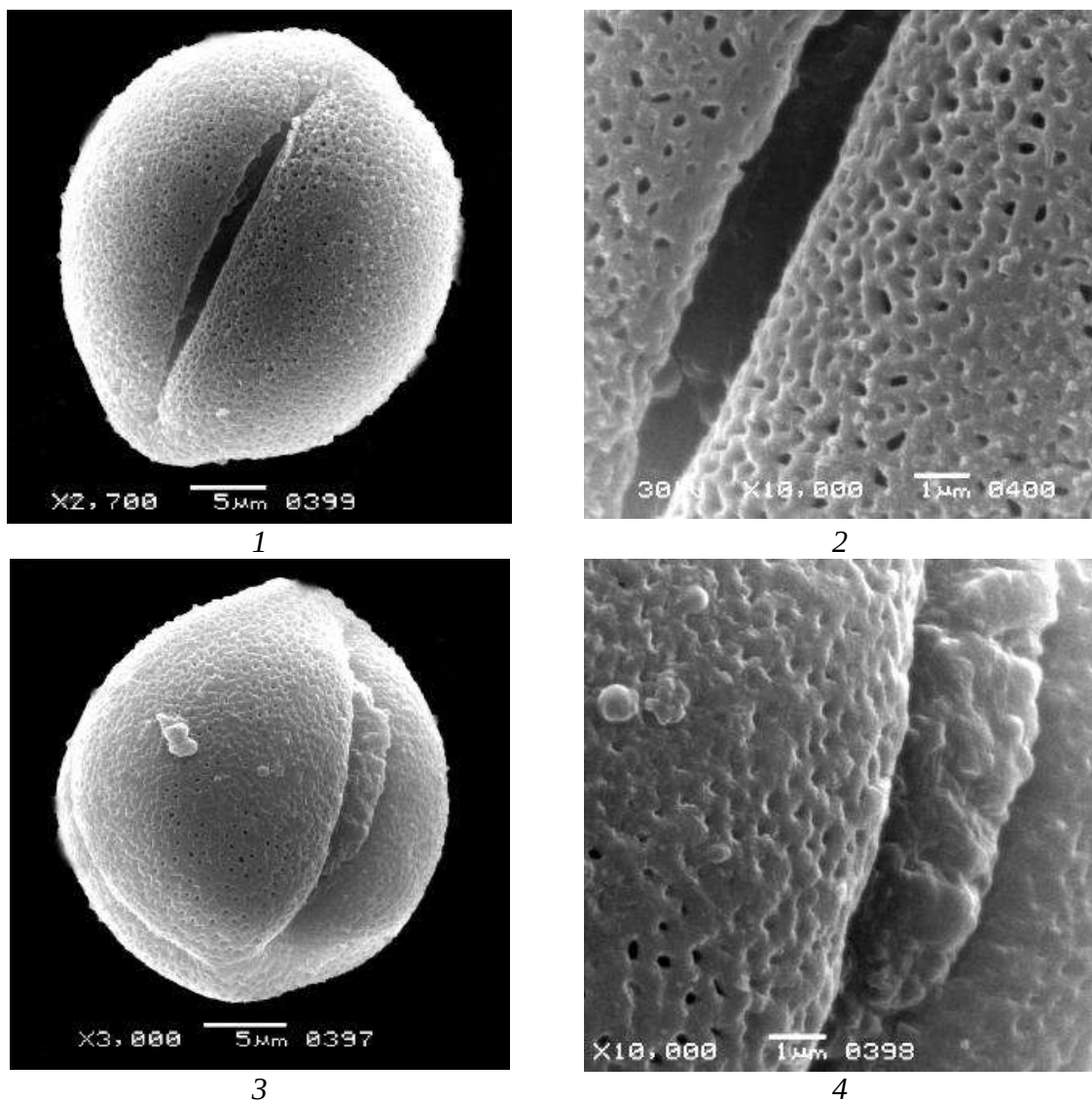


Рис. 15. Пилкові зерна роду *Phryma* (СЕМ): 1–4 – *P. leptostachya*; 1, 3 – вигляд з екватора; 2, 4 – дрібносітчаста скульптура

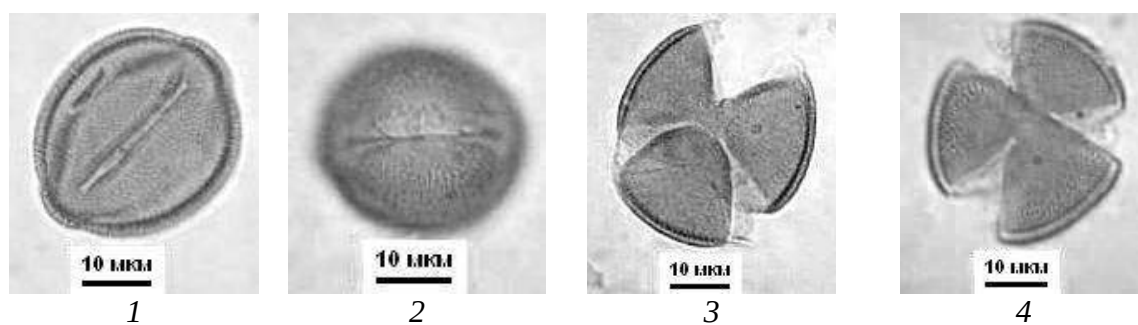


Рис. 16. Пилкові зерна роду *Phryma* (СМ): 1–4 – *P. leptostachya*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

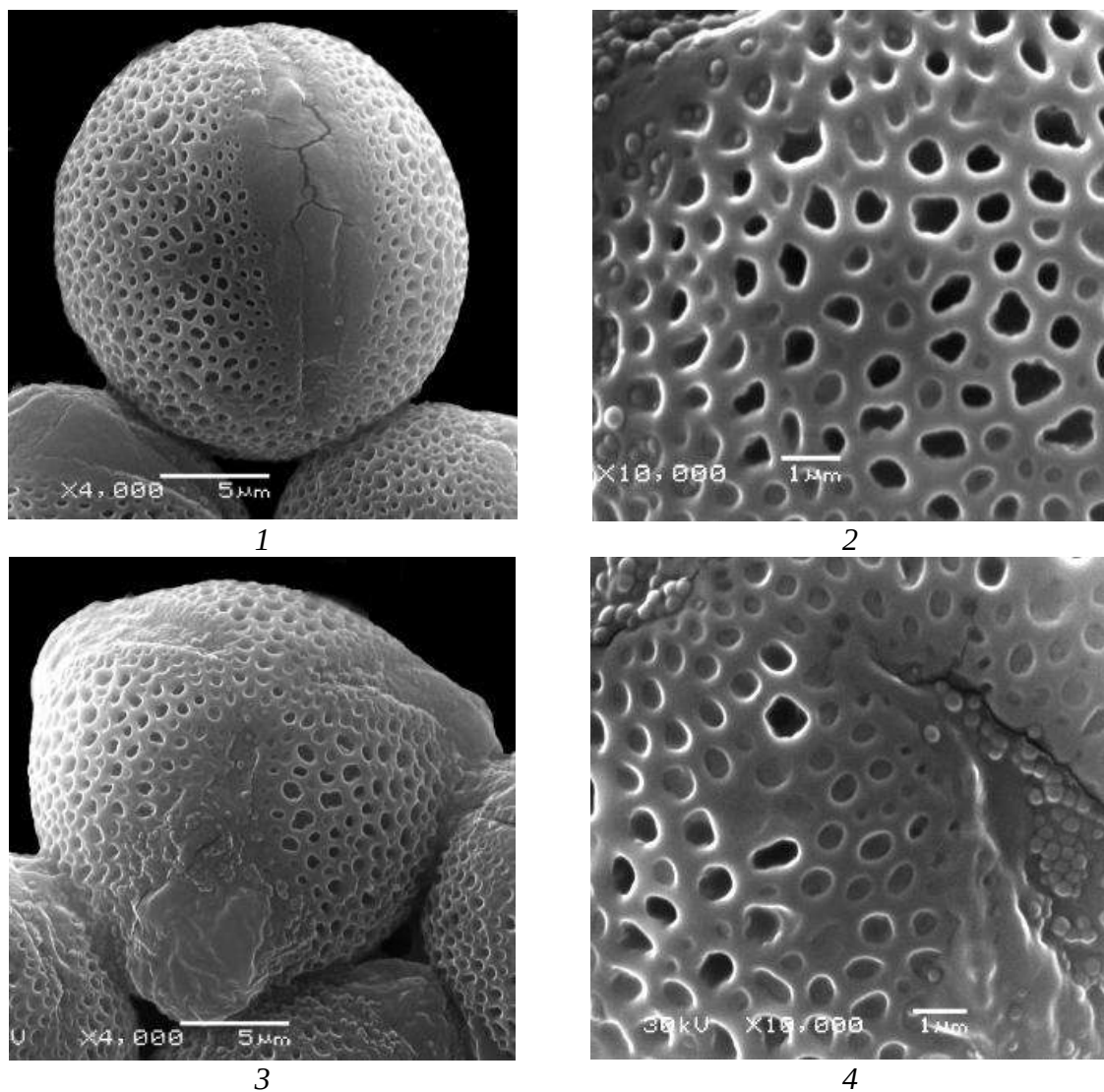


Рис. 17. Пилкові зерна роду *Paulownia* (СЕМ): 1–4 – *P. tomentosa*; 1 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса; 2, 4 – сітчаста скульптура

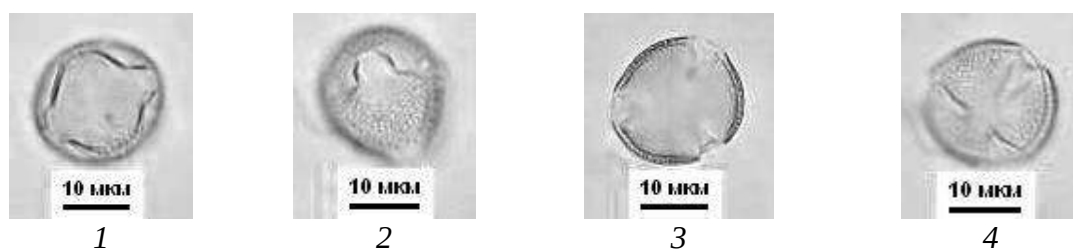


Рис. 18. Пилкові зерна роду *Paulownia* (СМ): 1–4 – *P. tomentosa*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

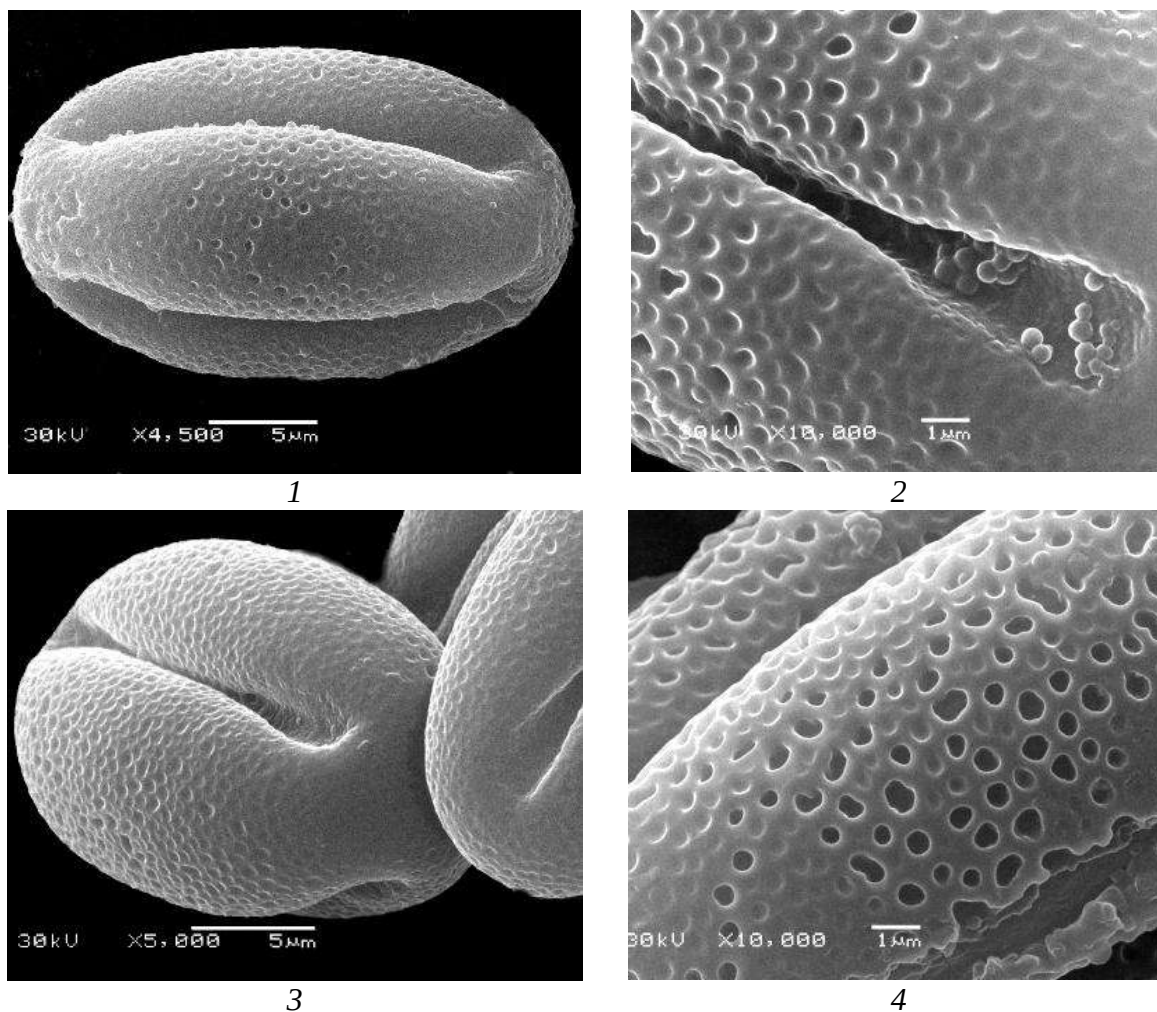


Рис. 19. Пилкові зерна роду *Wightia* (СЕМ): 1–4 – *W. speciosissima*; 1 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса та екватора; 2, 4 – сітчаста скульптура

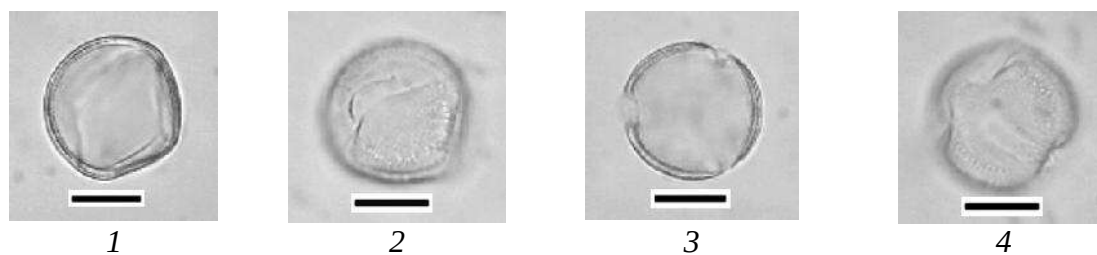


Рис. 20. Пилкові зерна роду *Wightia* (СМ): 1–4 – *W. speciosissima*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса. Масштабна лінійка – 10 мкм.

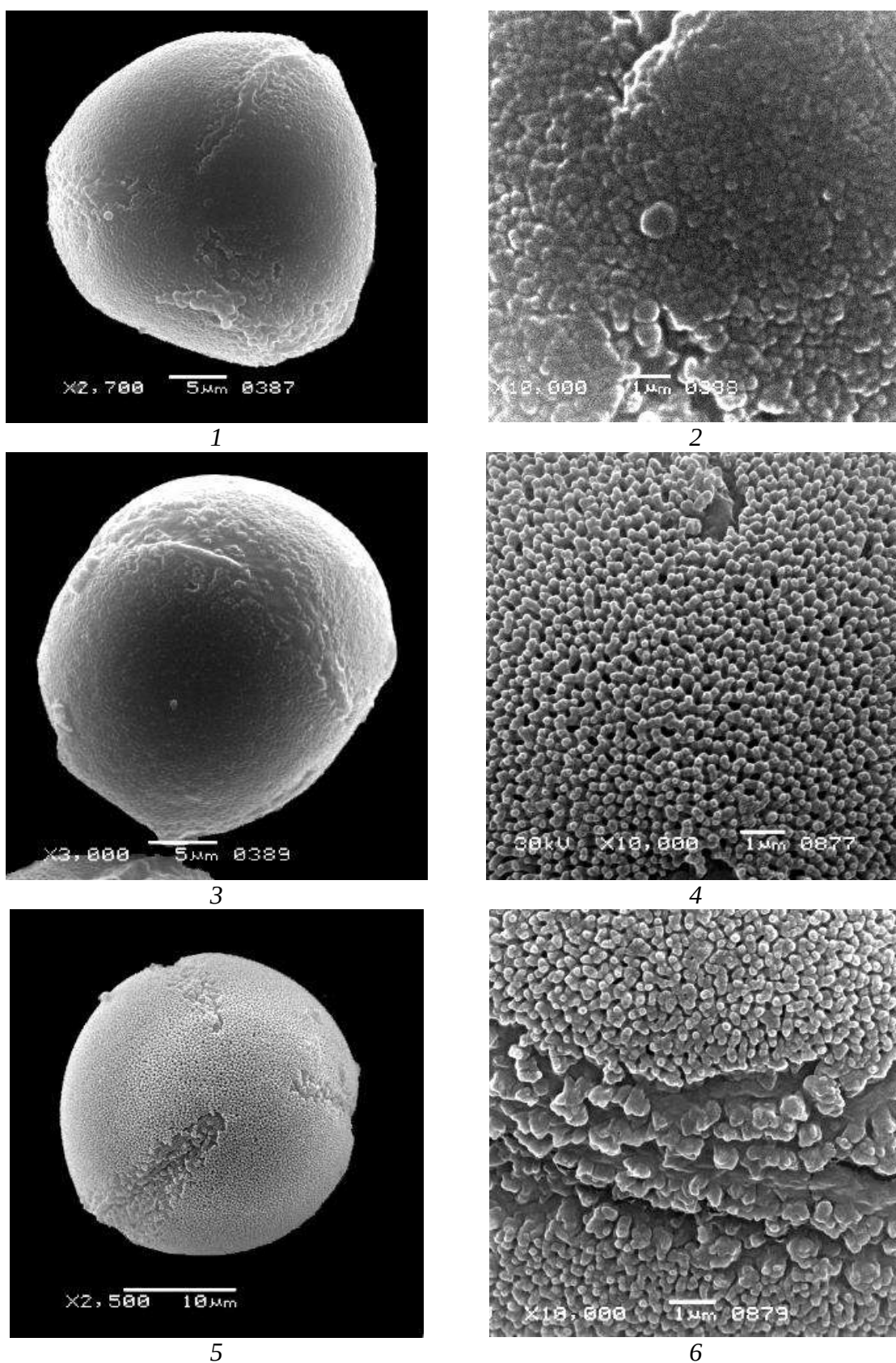


Рис. 21. Пилкові зерна родів *Agalinis* та *Bartsia* (СЕМ): 1–3 – *A. tenuifolia*; 4–6 – *B. alpina*; 1, 5 – вигляд з полюса; 3 – вигляд з екватора; 2, 4, 6 – сітчасто-паличкова скульптура

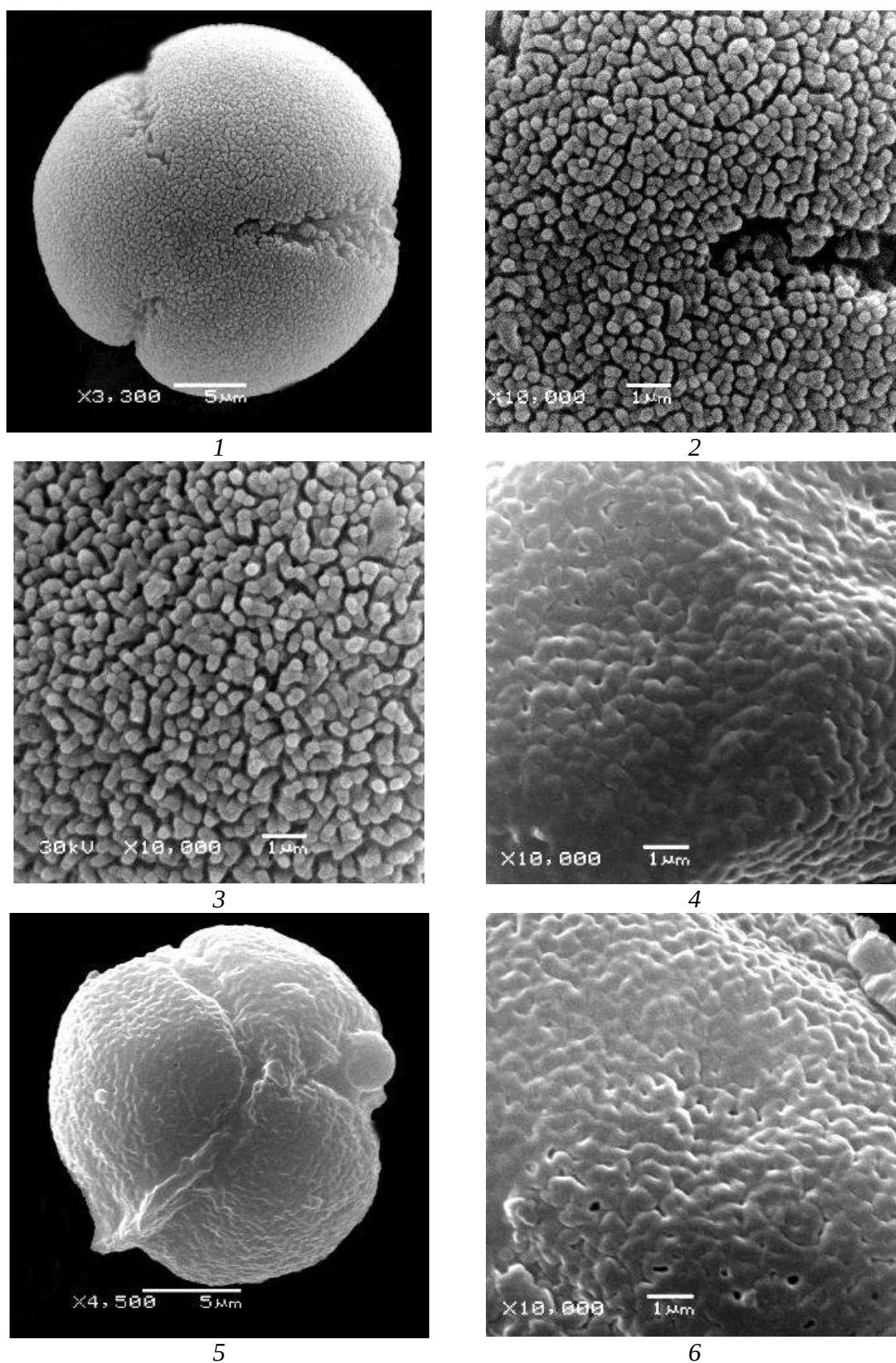
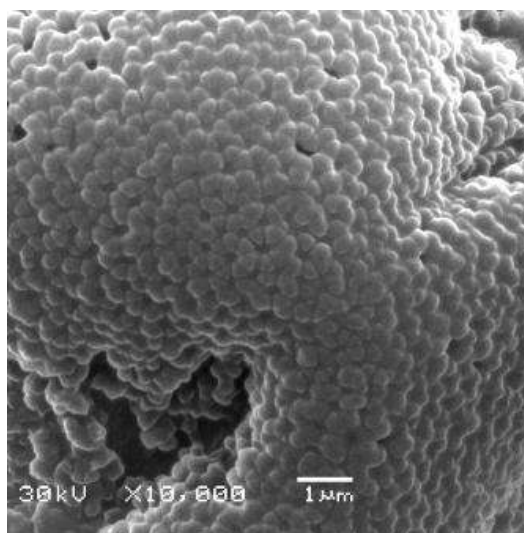


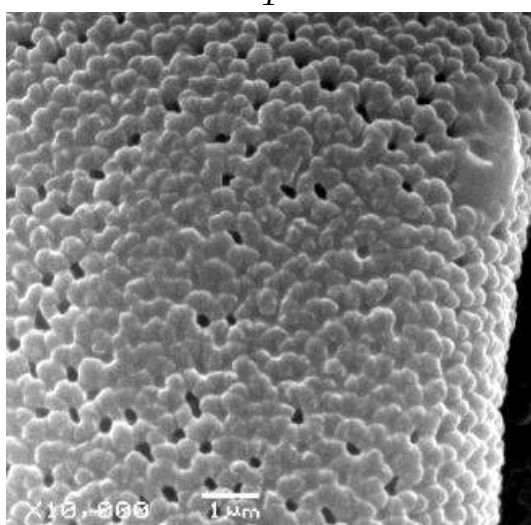
Рис. 22. Пилкові зерна родів *Bellardia* та *Boschniakia* (СЕМ): 1–3 – *B. trixago*; 4–6 – *B. rossica*; 1, 5 – вигляд з полюса; скульптура: 2, 3 – сітчасто-зморшківата; 4, 6 – сітчасто-паличкова



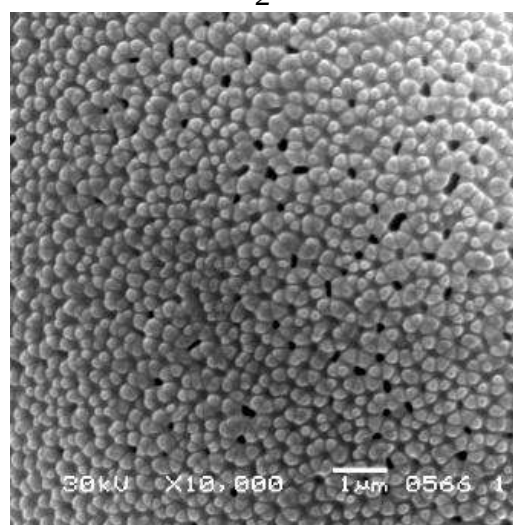
1



2



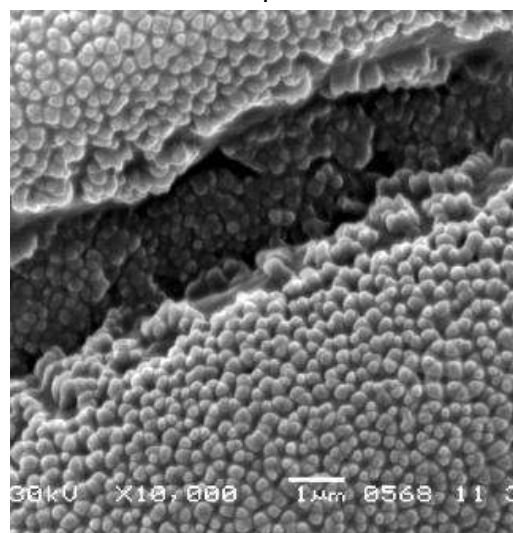
3



4



5



6

Рис. 23. Пилкові зерна родів *Brandisia* та *Bungea* (СЕМ): 1–3 – *B. hancei*; 4–6 – *B. trifida*; 1, 5 – вигляд з екватора; 2–4, 6 – сітчасто-паличкова скульптура

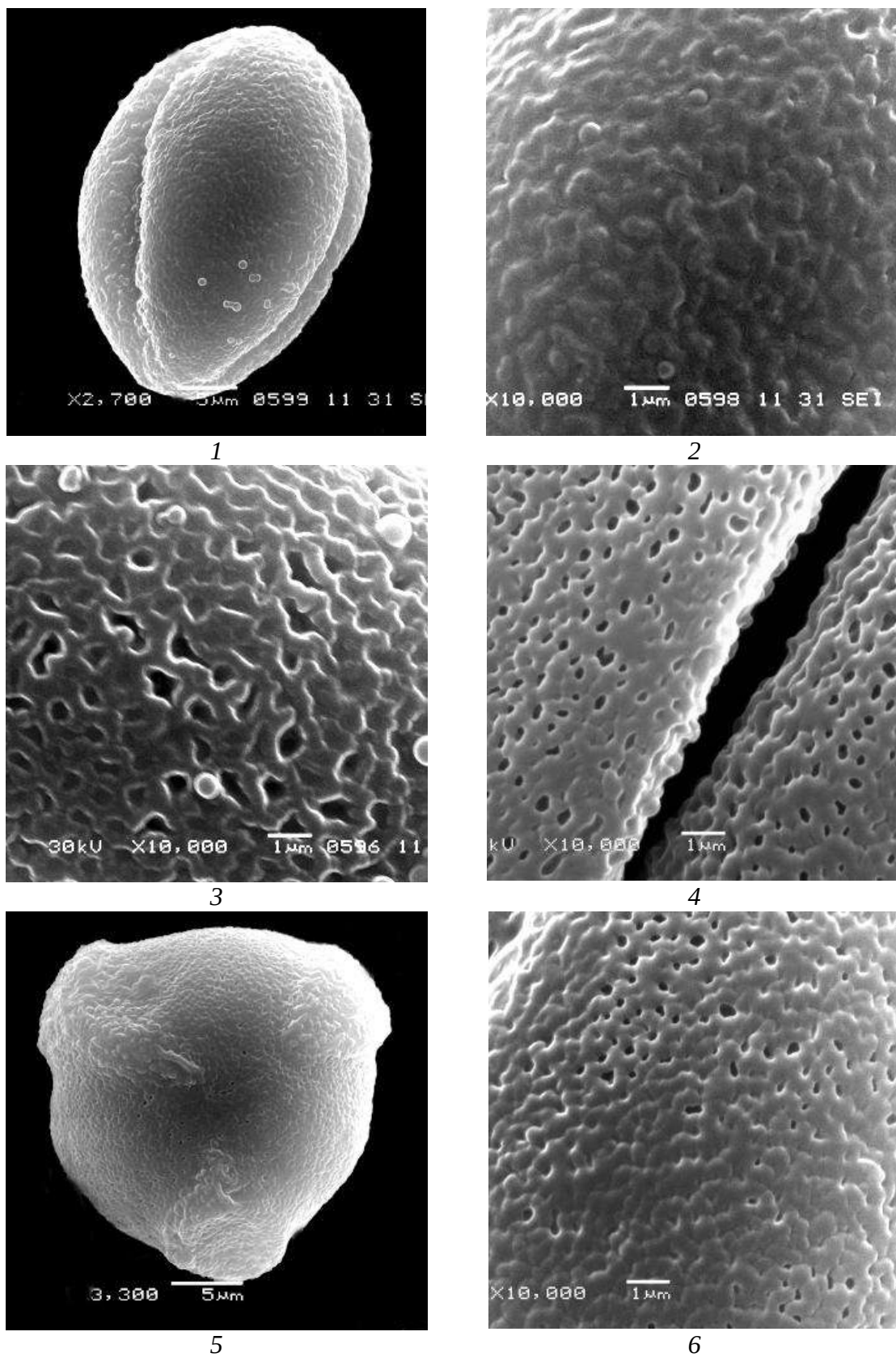


Рис. 24. Пилкові зерна родів *Castilleja* (СЕМ): 1–3 – *C. applegatei*; 4–6 – *C. elegans*; 1 – вигляд з екватора; 5 – вигляд з полюса; скульптура: 2 – зморшкувата; 3 – зморшкувато-сітчаста; 4, 6 – сітчасто-паличкова

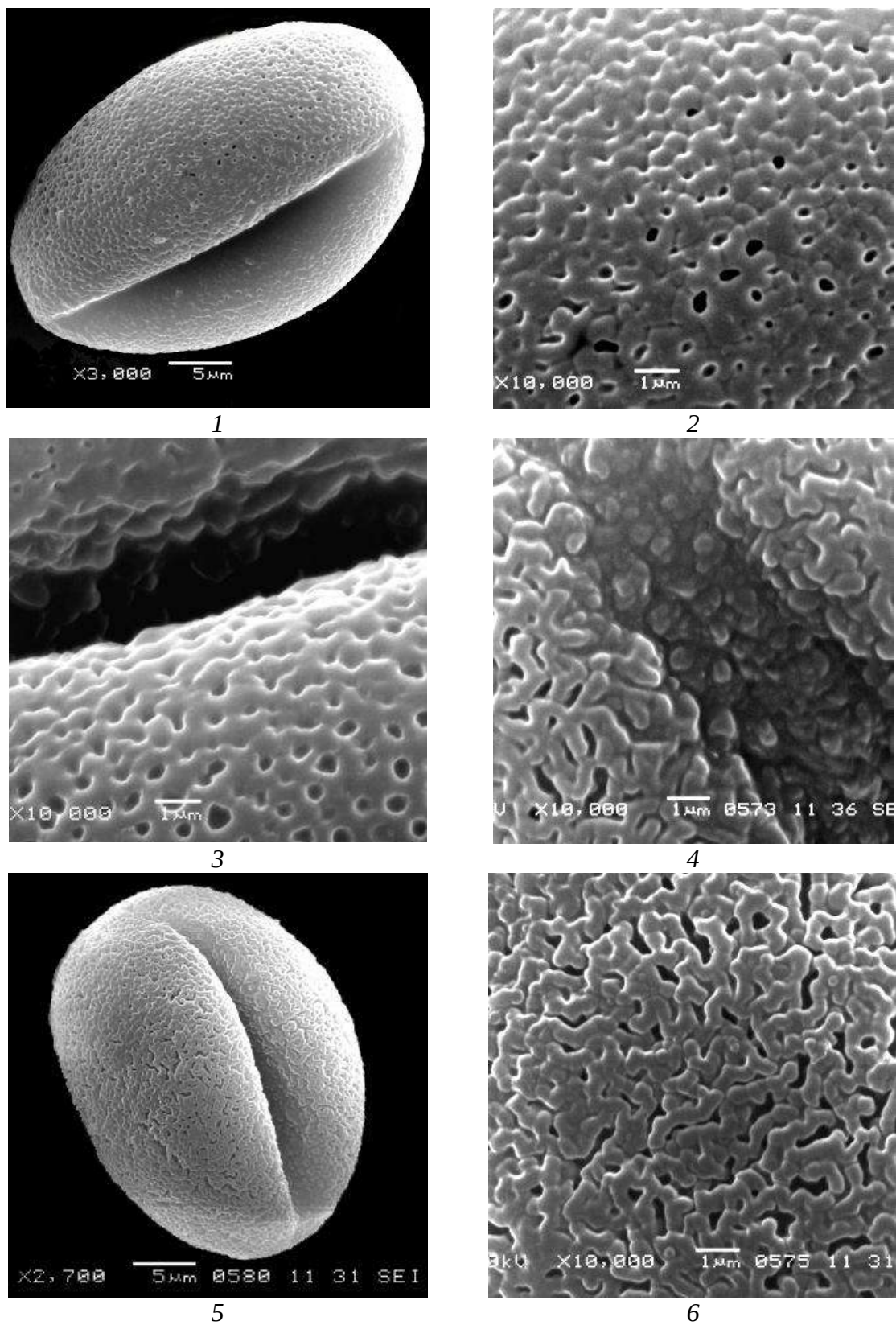


Рис. 25. Пилкові зерна роду *Castilleja* (СЕМ): 1–3 – *C. pallida*; 4–6 – *C. septentrionalis*; 1, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2, 3 – сітчасто-паличкова; 4, 6 – зморшкувато-сітчаста

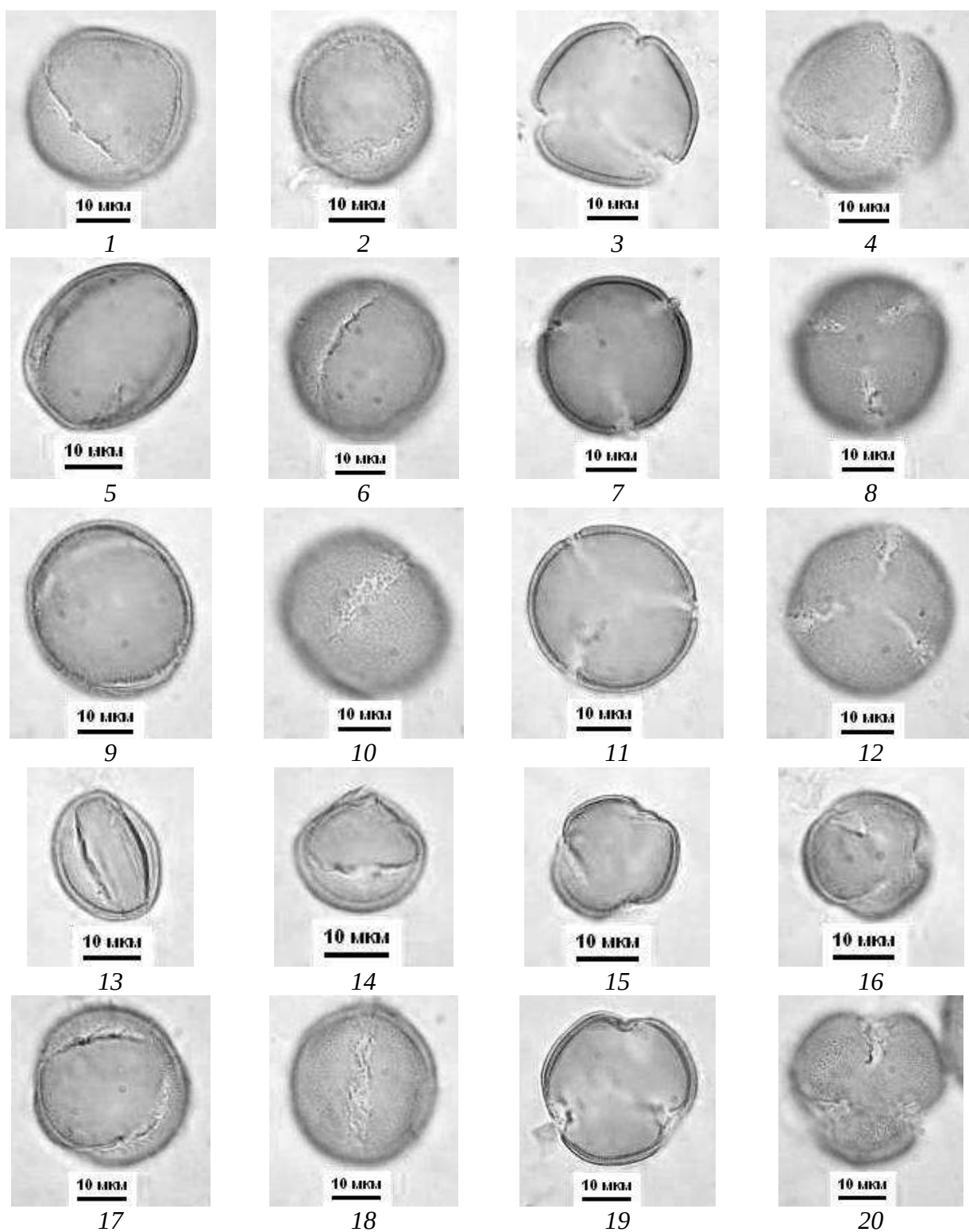


Рис. 26. Пилкові зерна родів *Agalinis*, *Bartsia*, *Bellardia*, *Boschniakia* та *Brandisia* (СМ): 1–4 – *A. tenuifolia*; 5–8 – *B. alpina*; 9–12 – *B. trixago*; 13–16 – *B. rossica*; 17–20 – *B. hancei*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

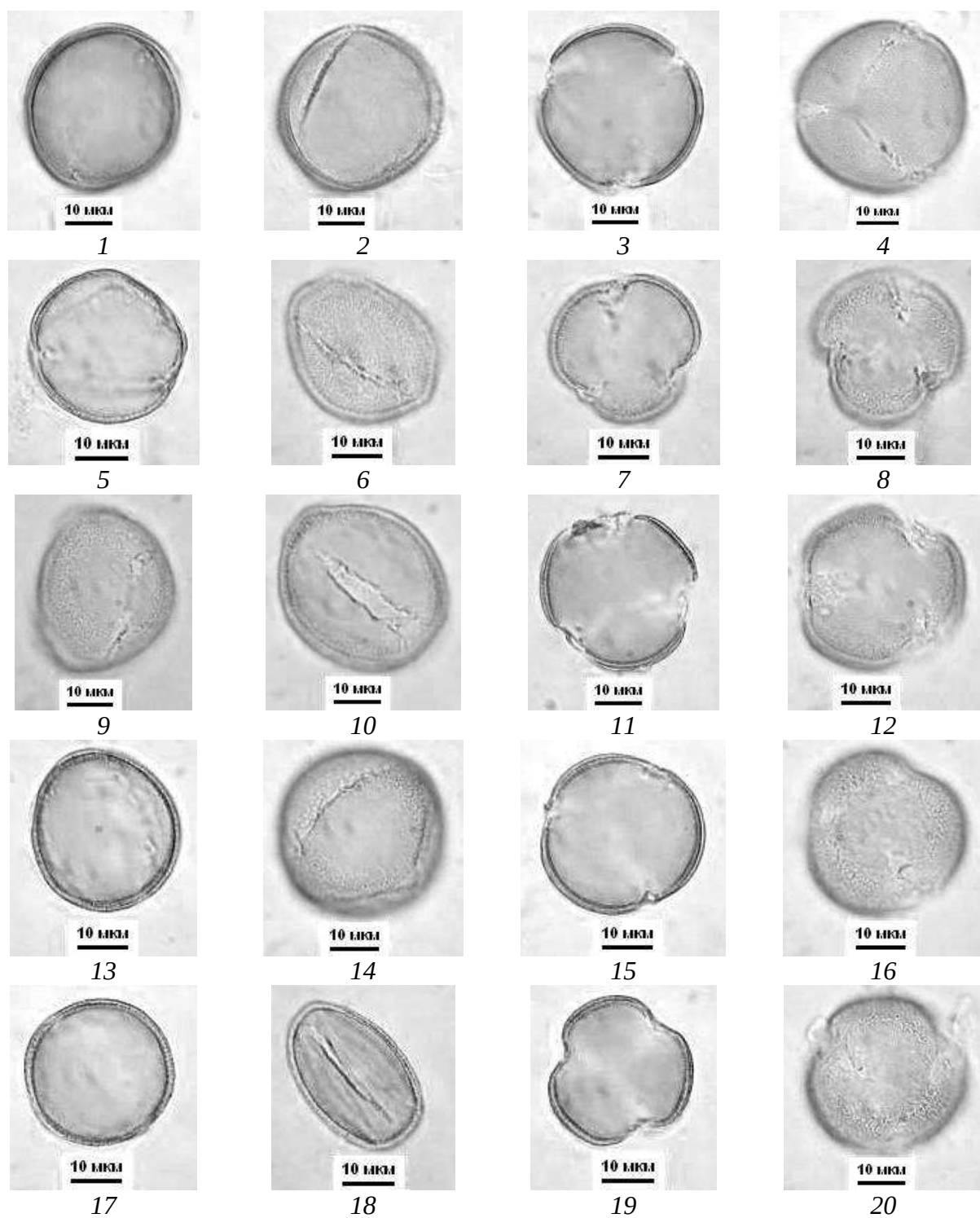


Рис. 27. Пилкові зерна родів *Bungea* та *Castilleja* (СМ): 1–4 – *B. trifida*; 5–8 – *C. applegatei*; 9–12 – *C. elegans*; 13–16 – *C. pallida*; 17–20 – *C. septentrionalis*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

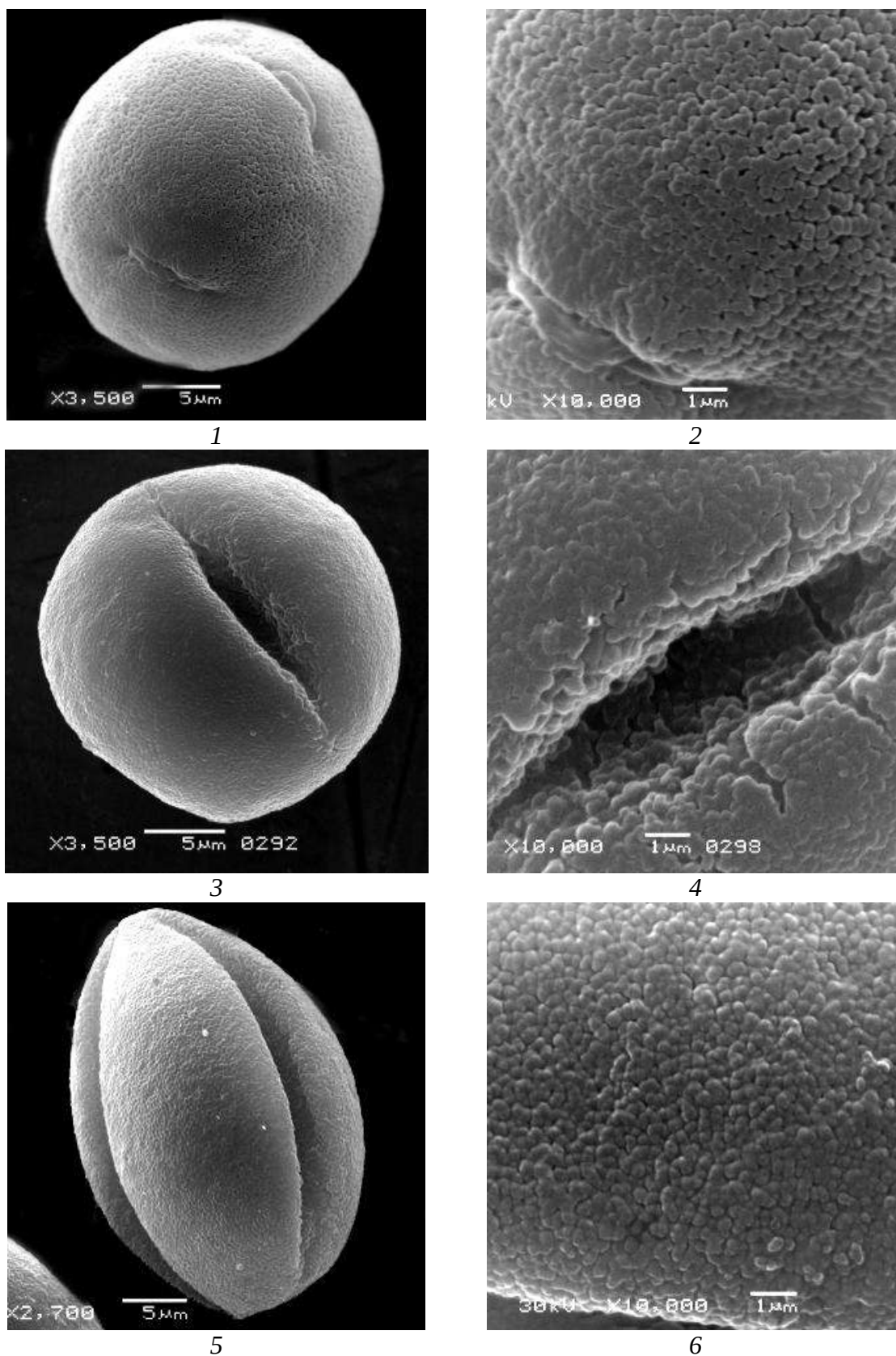


Рис. 28. Пилкові зерна родів *Cicnium* та *Cistanche* (СЕМ): 1, 2 – *C. adonense*; 3, 4 – *Cistanche tubulosa*; 5, 6 – *C. salsa*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; 2, 4, 6 – сітчасто-паличкова скульптура

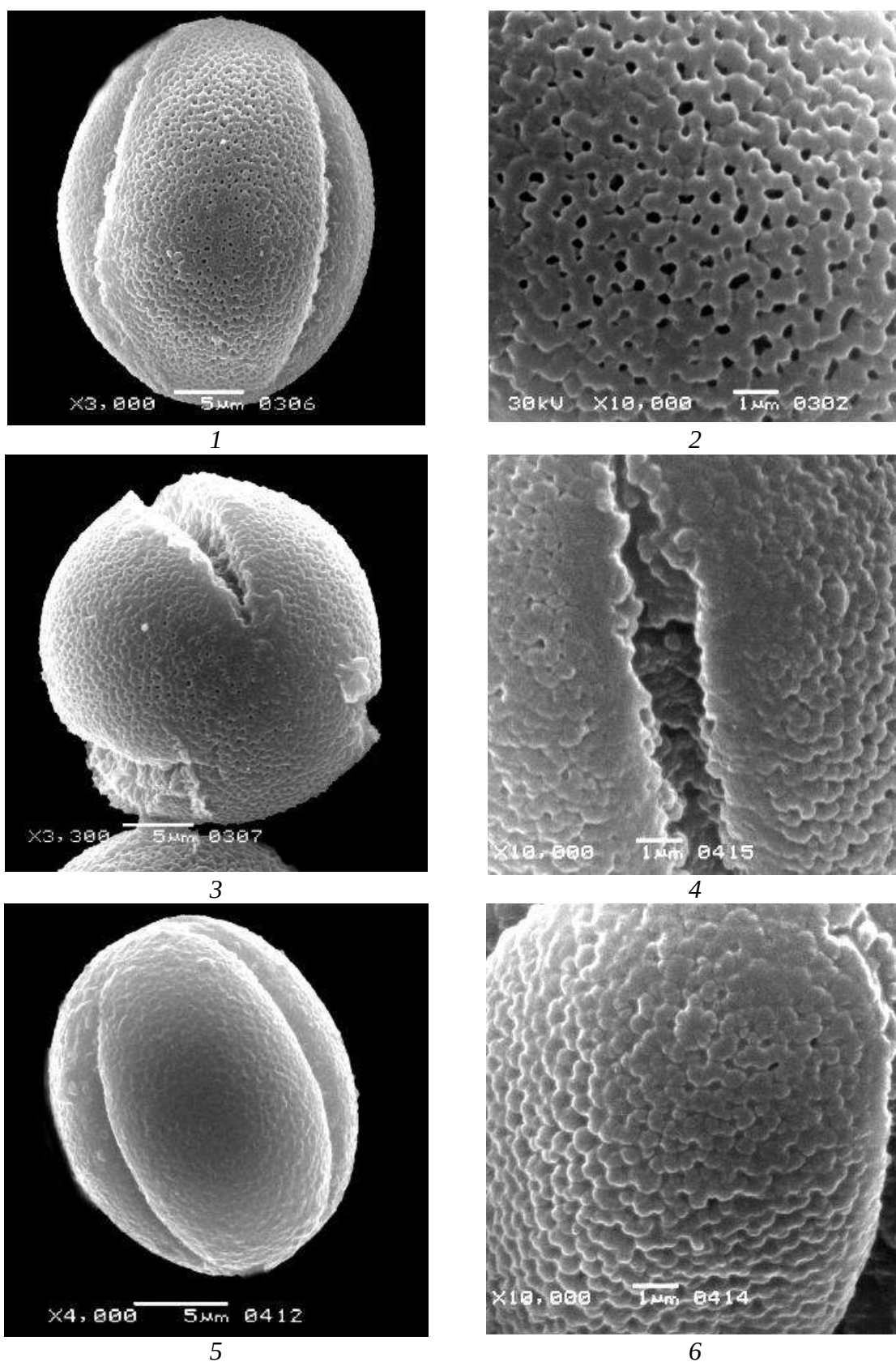


Рис. 29. Пилкові зерна роду *Cordylanthus* (СЕМ): 1–3 – *C. maritimus*; 4–6 – *C. pilosus*; 1, 5 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса; 2, 4, 6 – сітчасто-паличкова скульптура

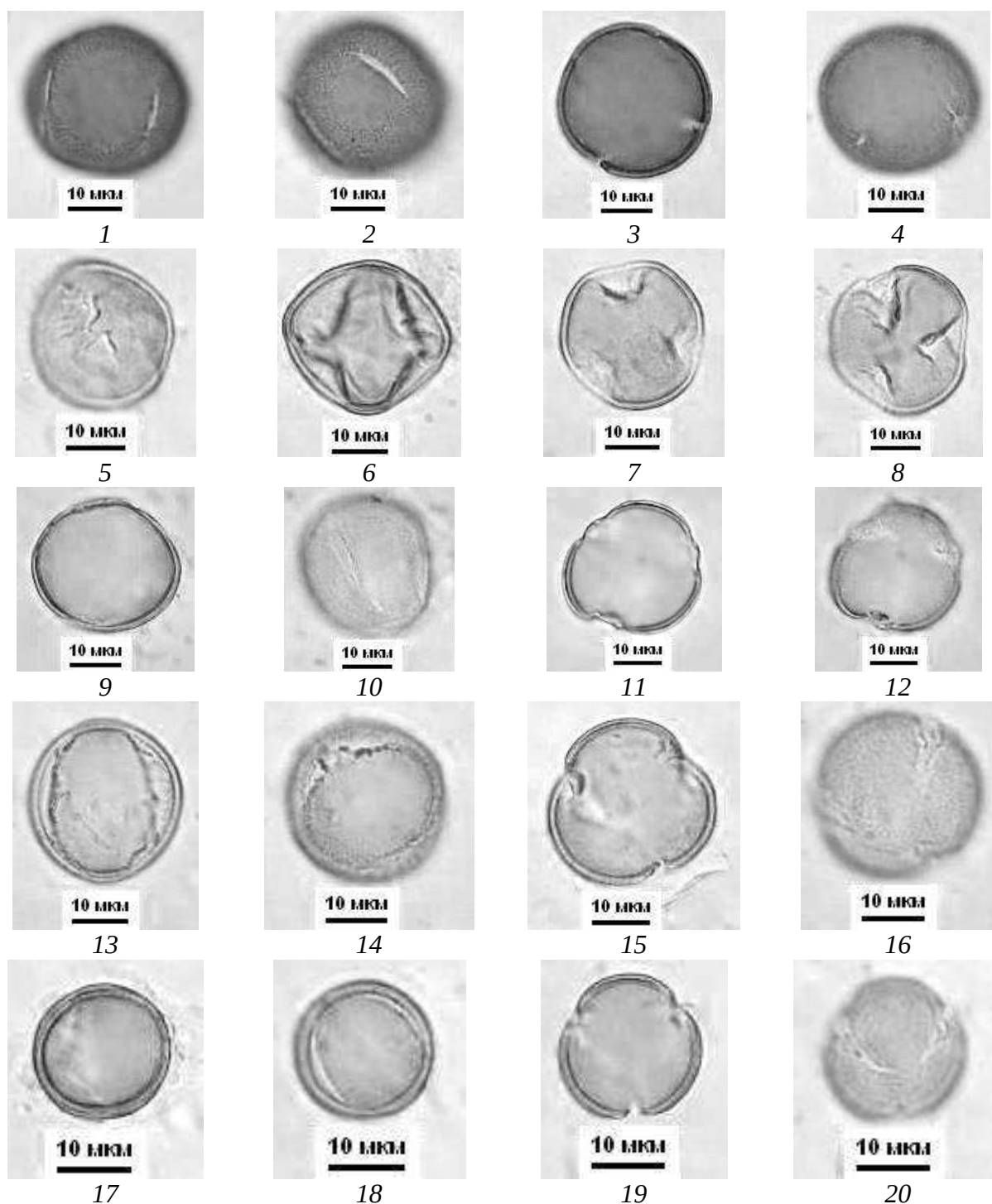


Рис. 30. Пилкові зерна родів *Cicnium*, *Cistanche* та *Cordylanthus* (СМ): 1–4 – *Cicnium adonense*; 5–8 – *Cistanche tubulosa*; 9–12 – *C. salsa*; 13–16 – *Cordylanthus maritimus*; 17–20 – *C. pilosus*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

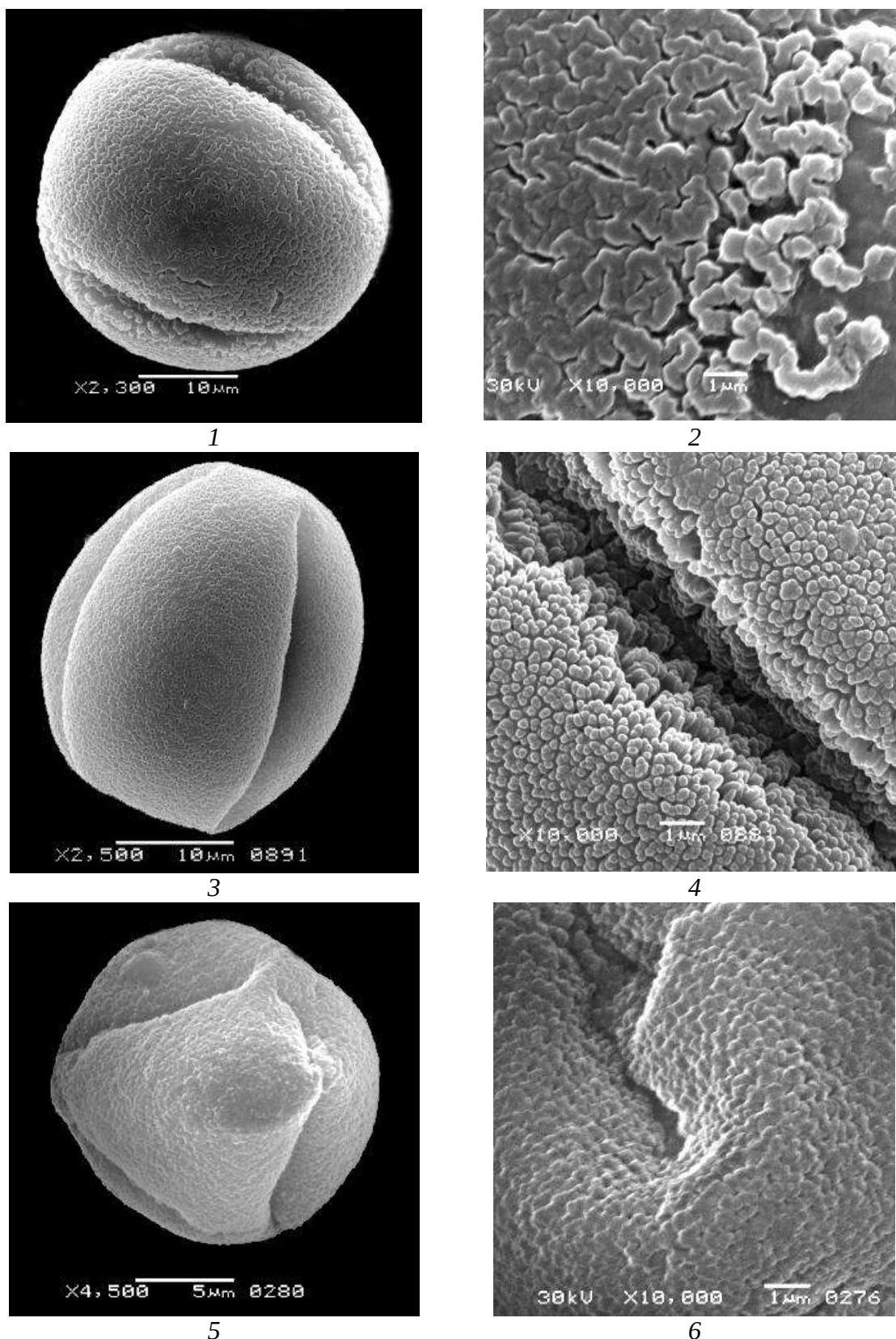


Рис. 31. Пилкові зерна родів *Cymbaria*, *Cymbochasma* та *Epifagus* (СЕМ): 1, 2 – *C. dahurica*; 3, 4 – *C. borysthenica*; 5, 6 – *E. virginiana*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2 – зморшкувато-сітчаста; 4, 6 – сітчасто-паличкова

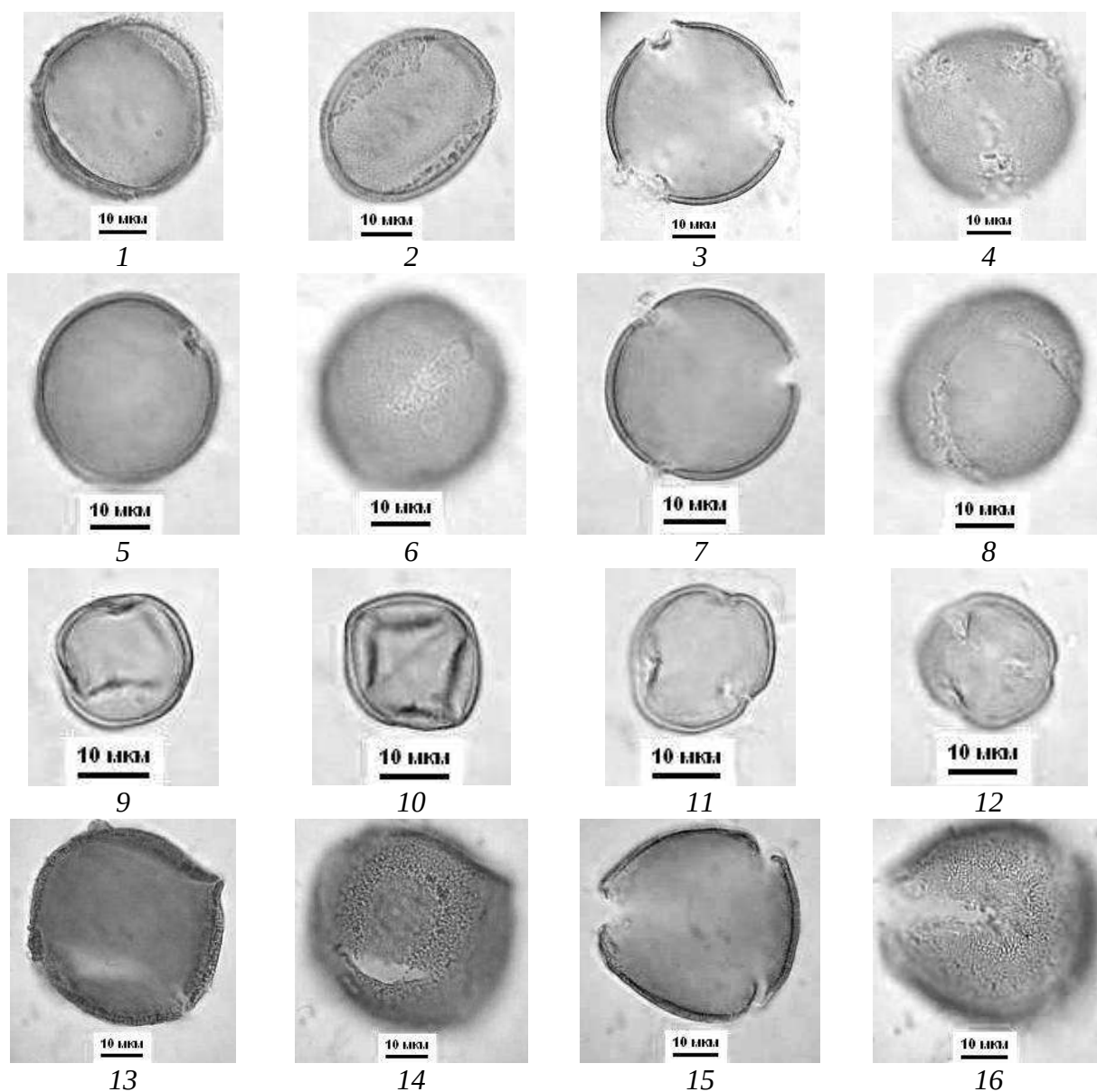


Рис. 32. Пилкові зерна родів *Cymbaria*, *Cymbochasma*, *Epifagus* та *Escobedia* (СМ):
 1–4 – *C. dahurica*; 5–8 – *C. borysthenica*; 9–12 – *E. virginiana*; 13–16 –
E. grandiflora; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16 –
 вигляд з полюса

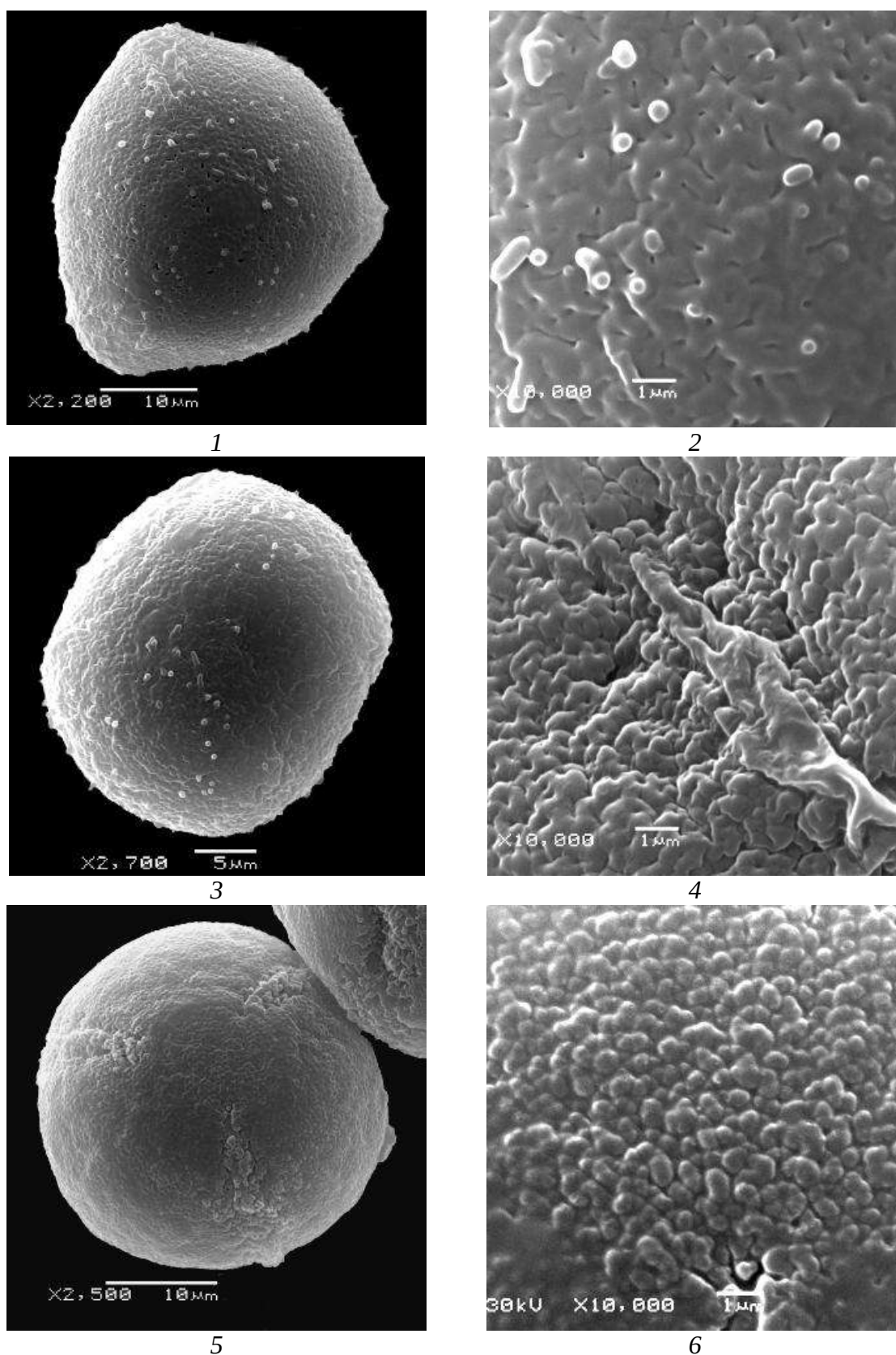


Рис. 33. Пилкові зерна родів *Escobedia* та *Lamourouxia* (SEM): 1–4 – *E. grandiflora*; 5, 6 – *L. rhinanthifolia*; 1, 3, 5 – вигляд з полюса; скульптура: 2 – ямчасто-зморшкувато-зерниста; 4 – ямчасто-зморшкувата; 6 – сітчасто-паличкова

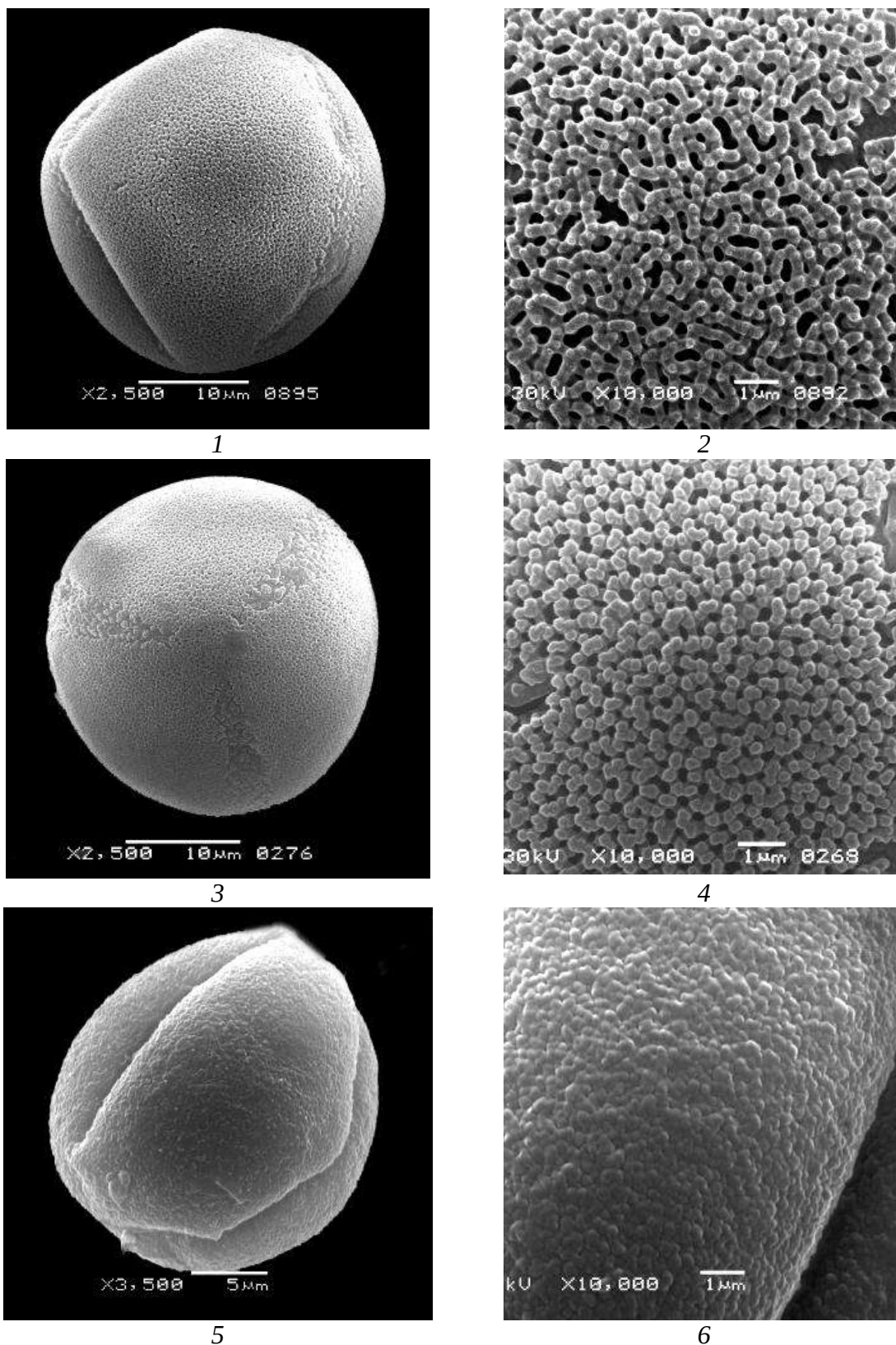


Рис. 34. Пилкові зерна родів *Lathraea*, *Macrosyringion* та *Mannagettaea* (СЕМ): 1, 2 – *L. squamaria*; 3, 4 – *M. glutinosum*; 5, 6 – *M. hummelii*; 1, 5 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса; скульптура: 2 – сітчасто-зморшкувата; 4, 6 – сітчасто-паличкова

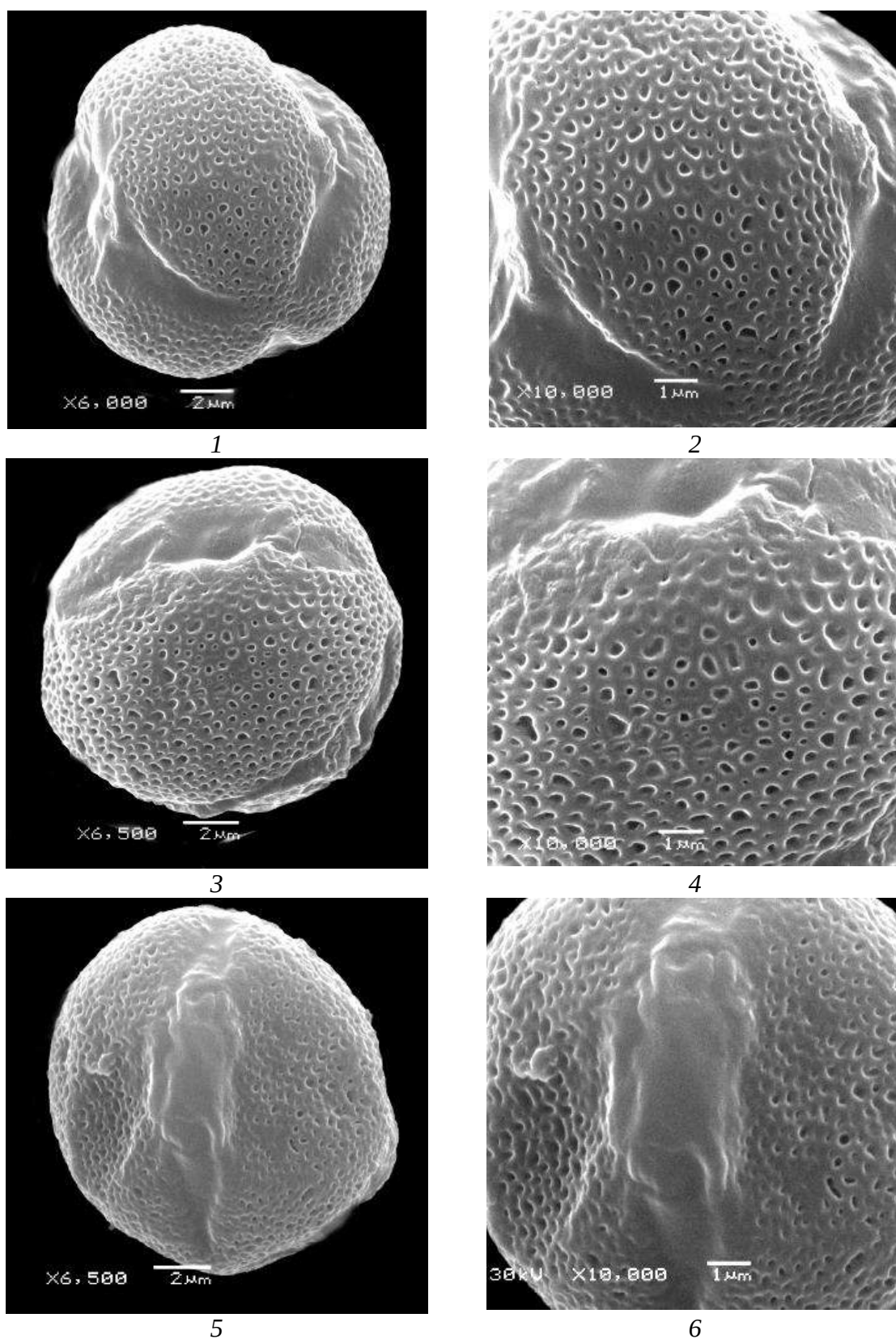


Рис. 35. Пилкові зерна роду *Lindenbergia* (СЕМ): 1–4 – *L. philippensis*; 5, 6 – *L. sinica*; 1 – вигляд з полюса; 3, 5 – вигляд з екватора; 2, 4, 6 – сітчаста скульптура

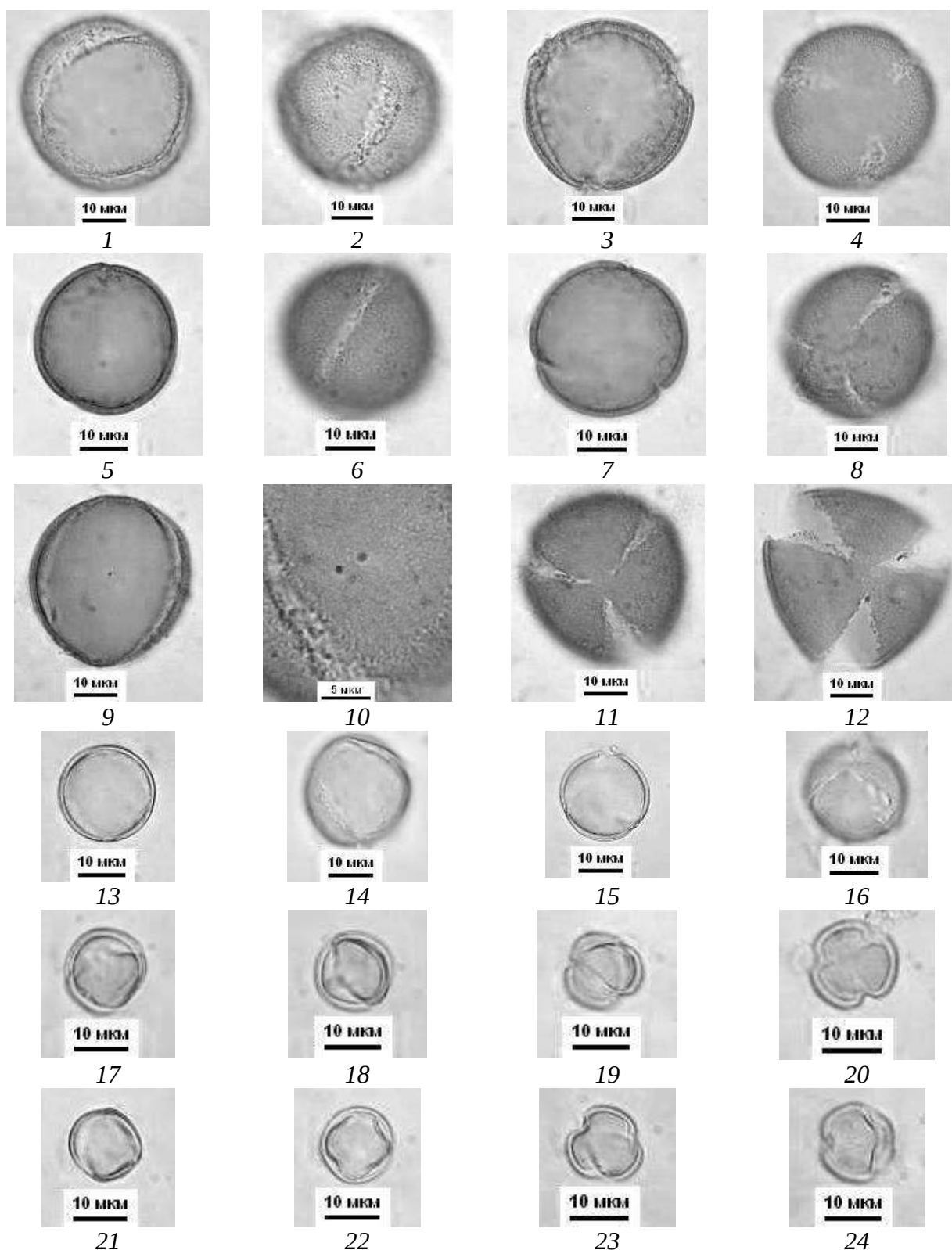


Рис. 36. Пилкові зерна родів *Lamourouxia*, *Lathraea*, *Macrogyringion* *Mannagettaea* та *Lindenbergia* (CM): 1–4 – *L. rhinanthifolia*; 5–8 – *L. squamaria*; 9–12 – *M. glutinosum*; 13–16 – *M. hummelii*; 17–20 – *L. philippensis*; 21–24 – *L. sinaica*; 1, 2, 5, 6, 9, 13, 14, 17, 18, 21, 22 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20, 23, 24 – вигляд з полюса; 10 – скульптура поверхні

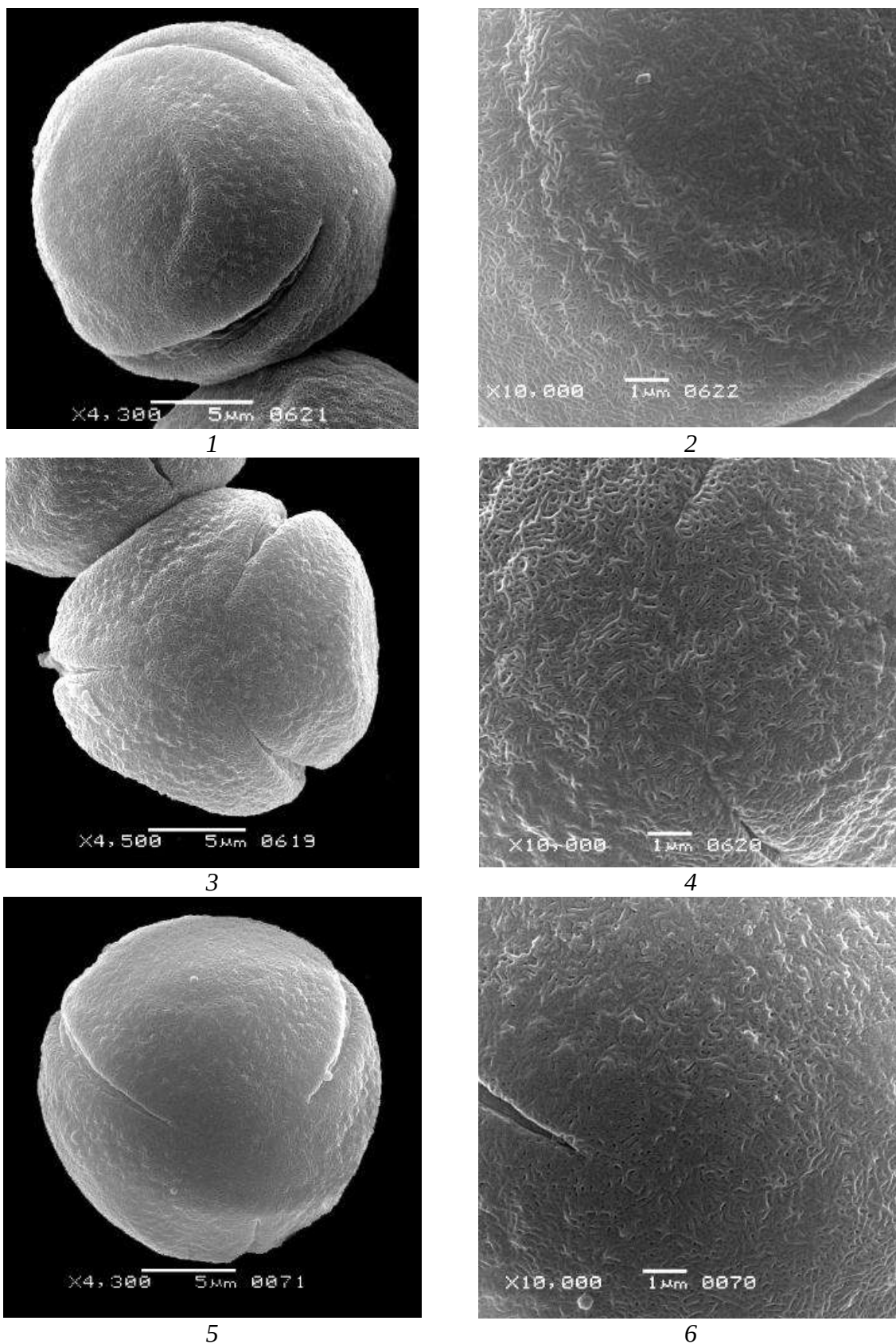


Рис. 37. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СЕМ): 1–4 – *M. sylvaticum*; 5, 6 – *M. herbihii*; 1 – вигляд з екватора і полюса; 3, 5 – вигляд з полюса; 2, 4, 6 – переплетено-дрібносітчаста скульптура

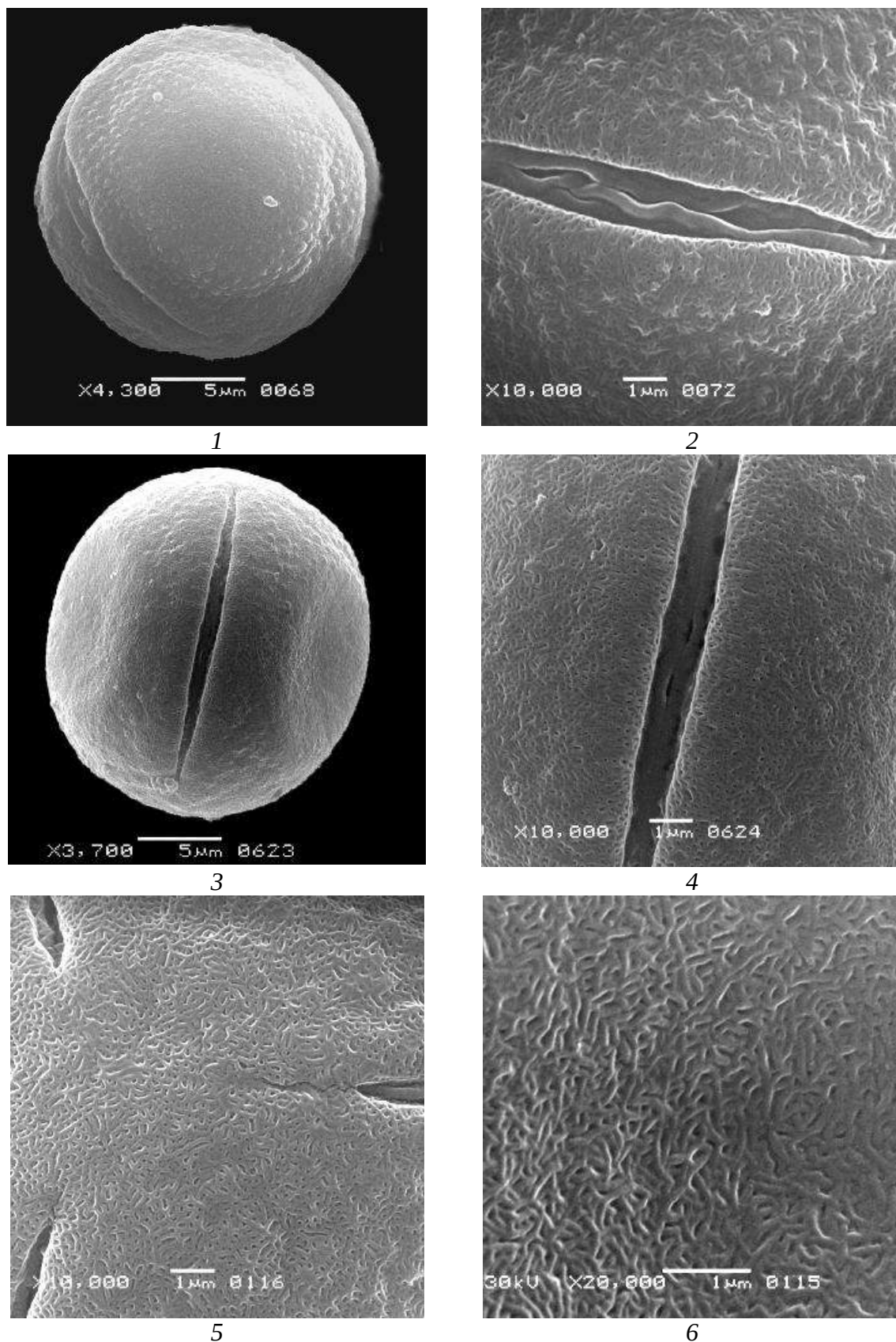
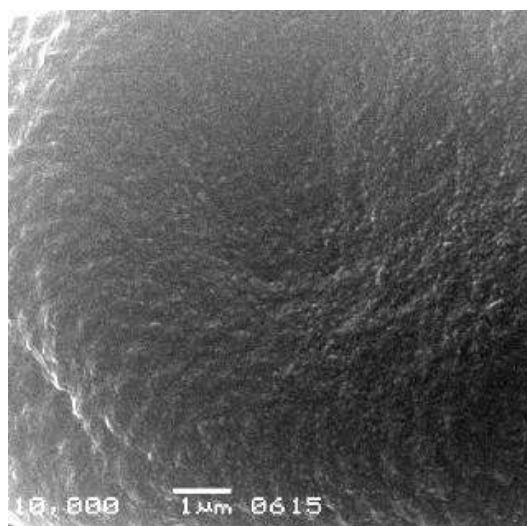


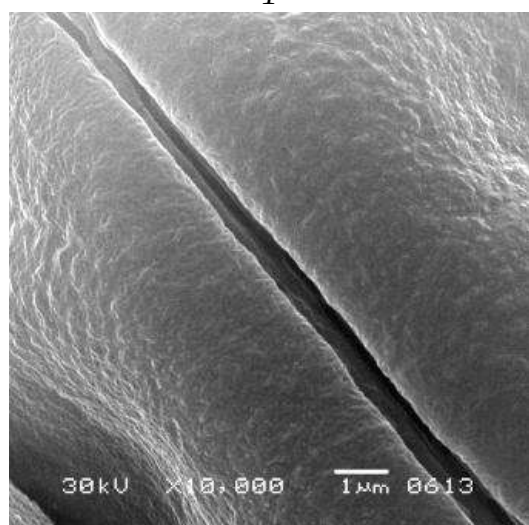
Рис. 38. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СЕМ): 1, 2 – *M. herbihii*; 3–6 – *M. saxosum*; 1, 3 – вигляд з екватора; 2, 4–6 – переплетено-дрібносітчаста скульптура



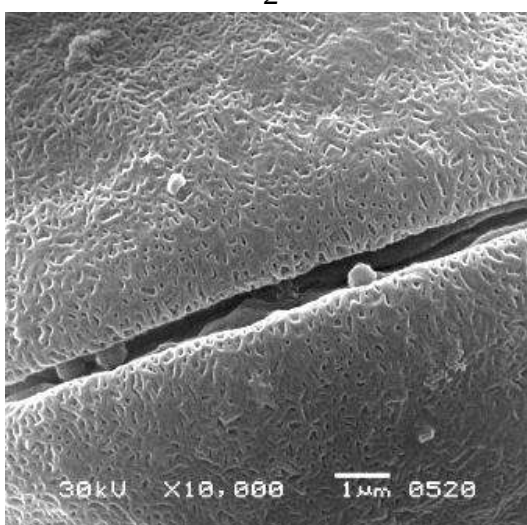
1



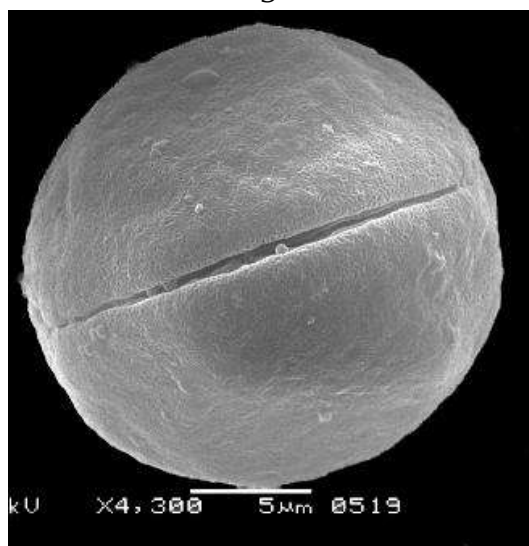
2



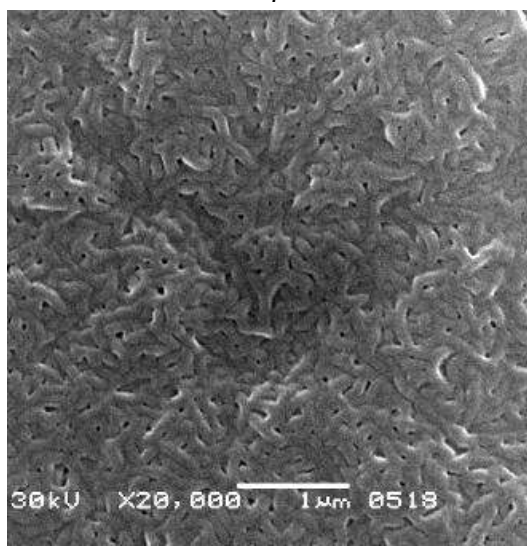
3



4



5



6

Рис. 39. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СЕМ): 1–3 – *M. pratense*; 4–6 – *M. vulgatum*; 1, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2 – дрібнозерниста на западинах, 3– переплетено-дрібносітчасто-горбкувата; 4, 6 – переплетено-дрібносітчаста

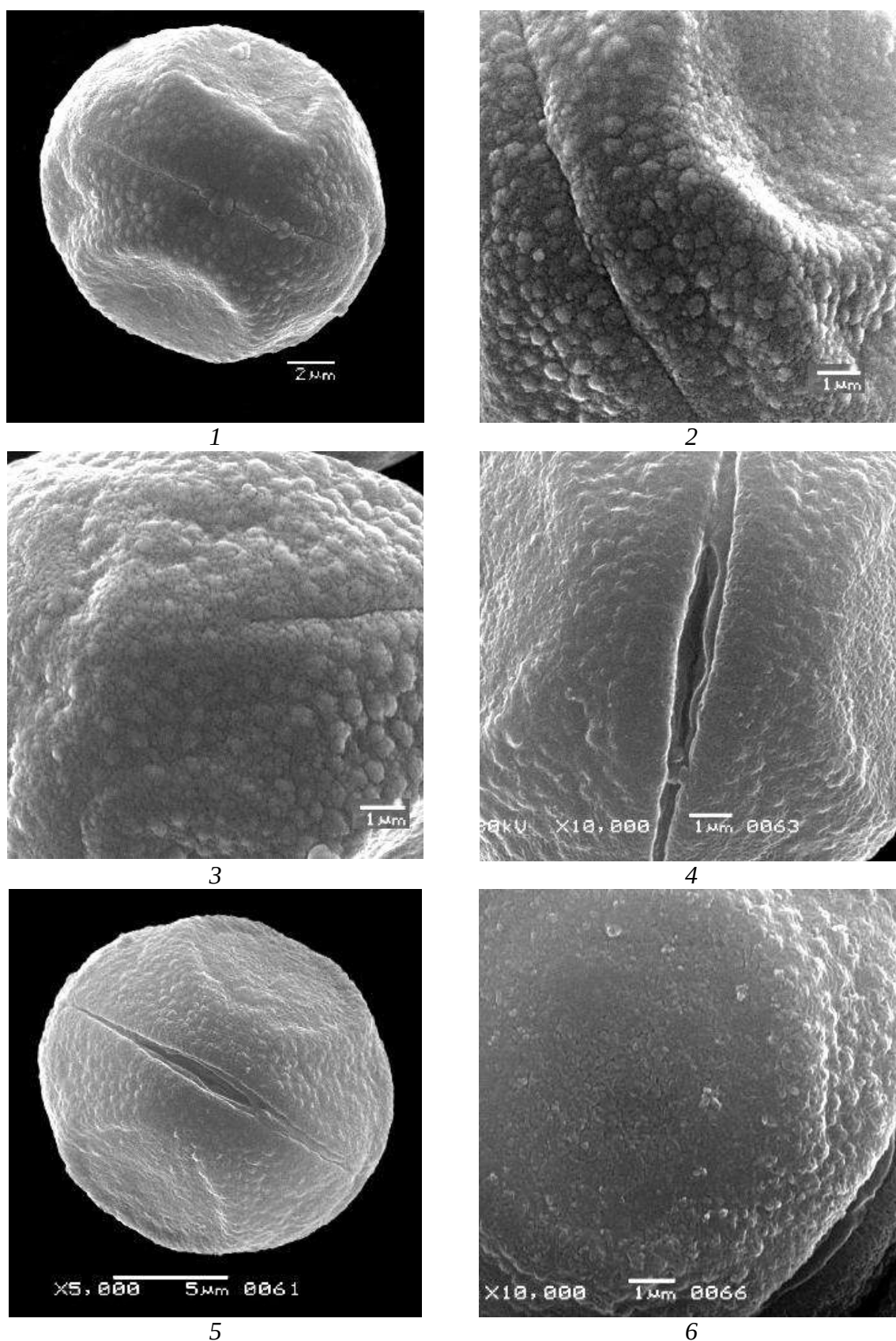


Рис. 40. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СЕМ): 1–3 – *M. polonicum*; 4–6 – *M. nemorosum*; 1, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2–4 – зморшкувато-горбкувата на поверхні; 6 – зморшкувата на западинах

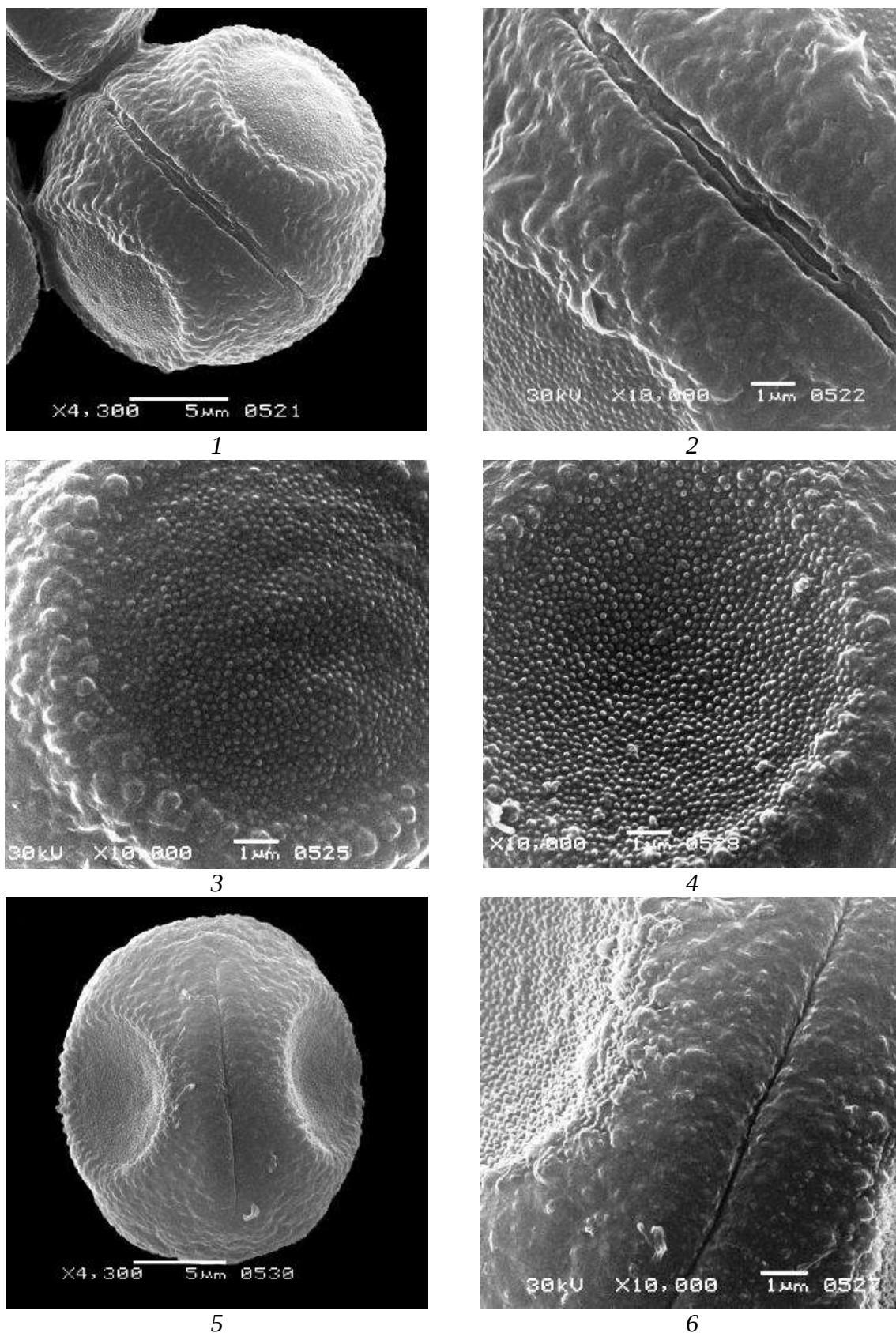


Рис. 41. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СЕМ): 1–3 – *M. arvense*; 4–6 – *M. argyrosomum*; 1, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2, 6 – горбкувата на поверхні; 3, 4 – зерниста на западинах

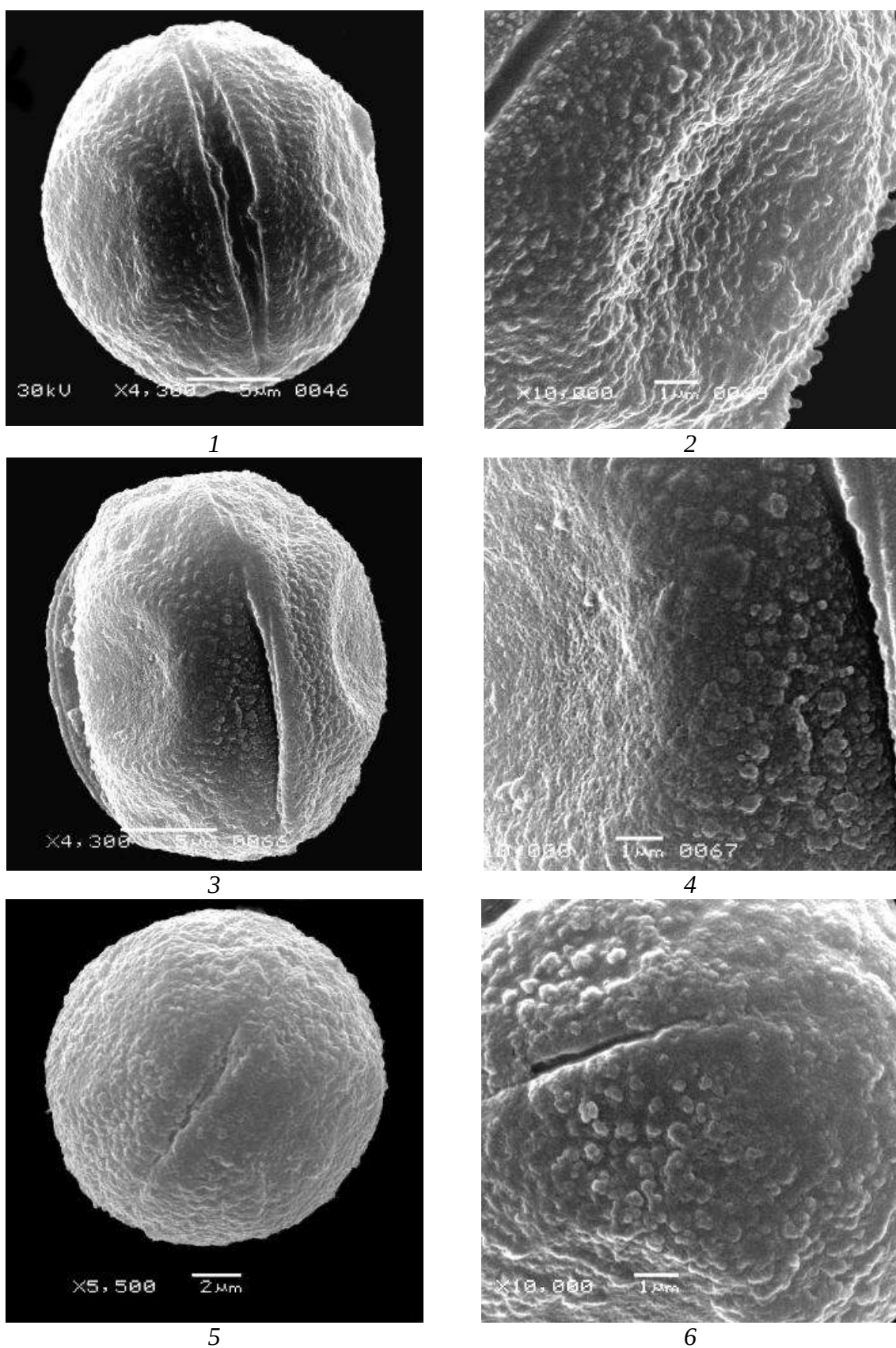


Рис. 42. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СЕМ): 1–6 – *M. cristatum*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; 2, 4, 6 – різногорбкувата скульптура

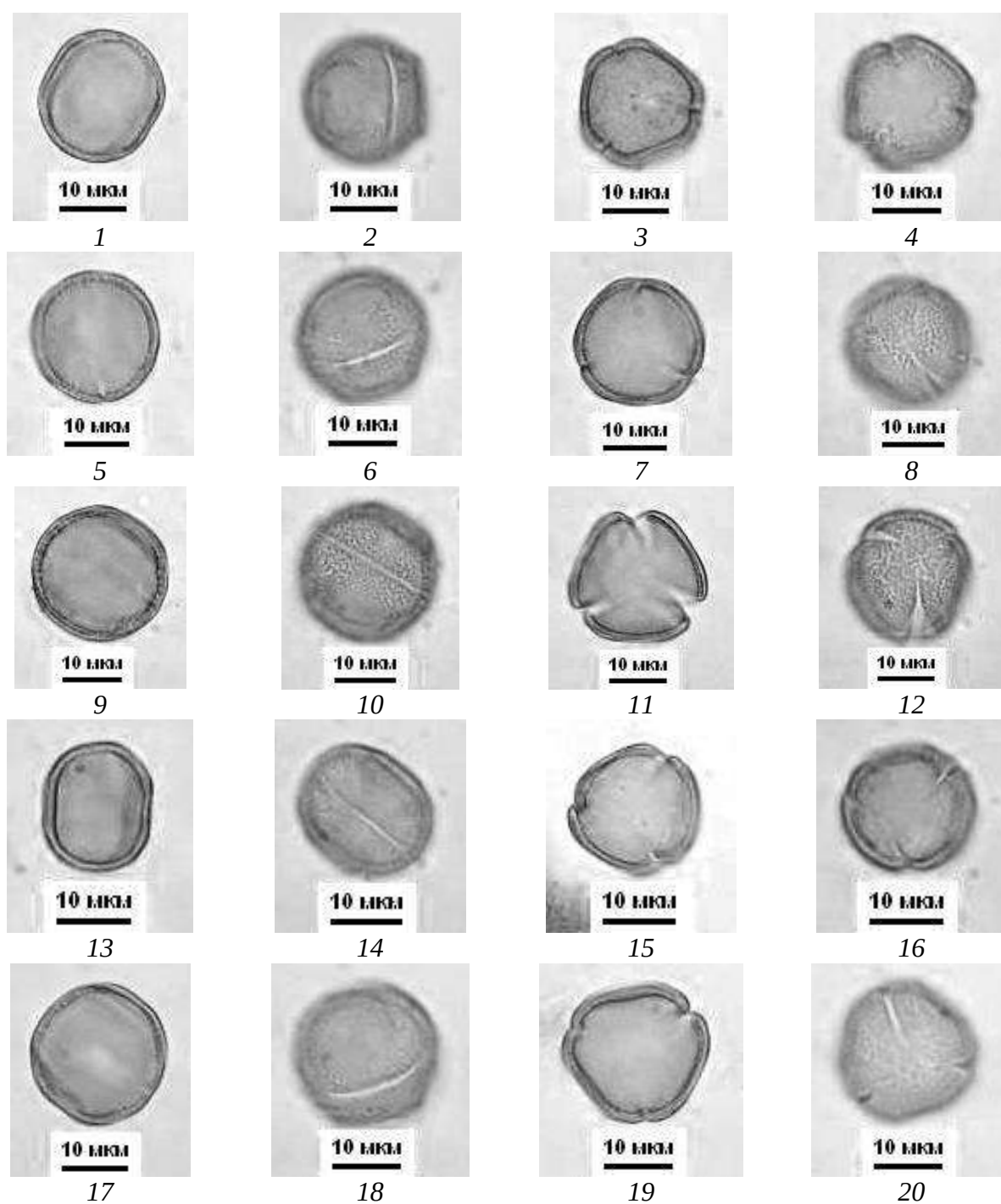


Рис. 43. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СМ): 1–4 – *M. sylvaticum*; 5–8 – *M. herbihii*; 9–12 – *M. saxosum*; 13–16 – *M. pratense*; 17–20 – *M. vulgatum*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

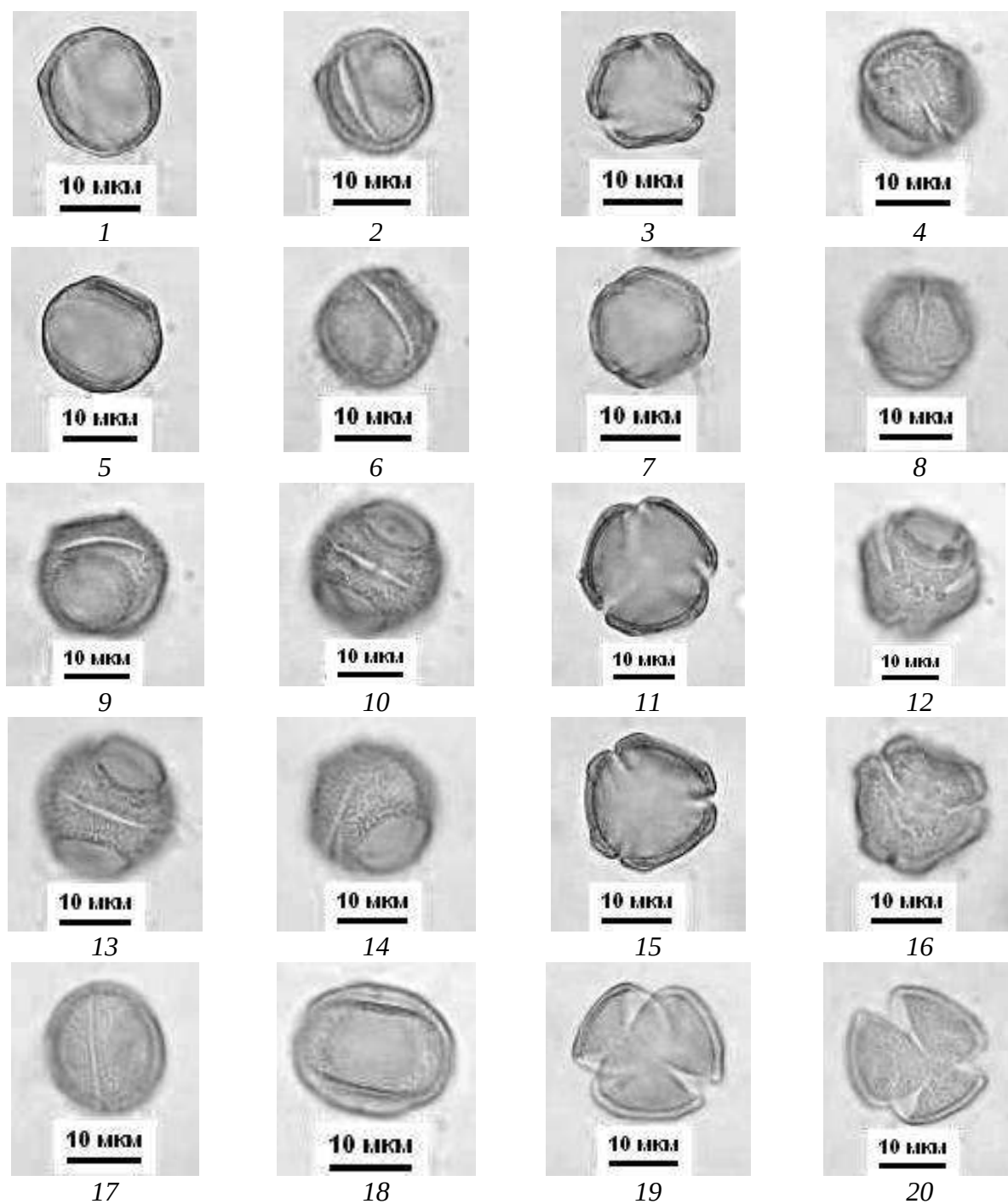


Рис. 44. Пилкові зерна роду *Melampyrum* (СМ): 1–4 – *M. polonicum*; 5–8 – *M. nemorosum*; 9–12 – *M. arvense*; 13–16 – *M. argyrocomum*; 17–20 – *M. cristatum*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

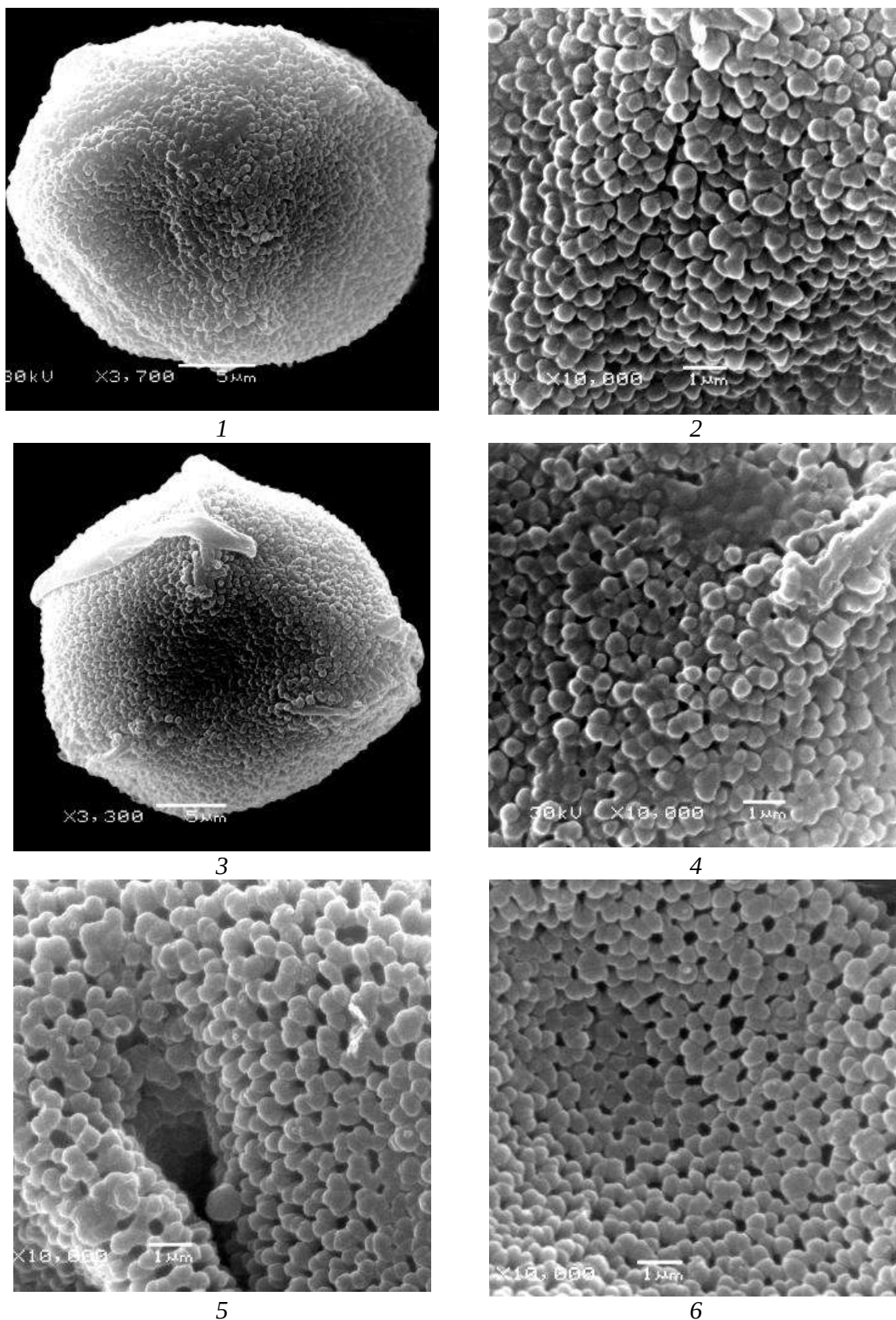


Рис. 45. Пилкові зерна роду *Melasma* (СЕМ): 1–4 – *M. rhinanthoides*; 5, 6 – *M. scabrum*; 1, 3 – вигляд з полюса; скульптура: 2, 4 – сітчасто-паличкова; 5, 6 – сітчасто-зірчаста

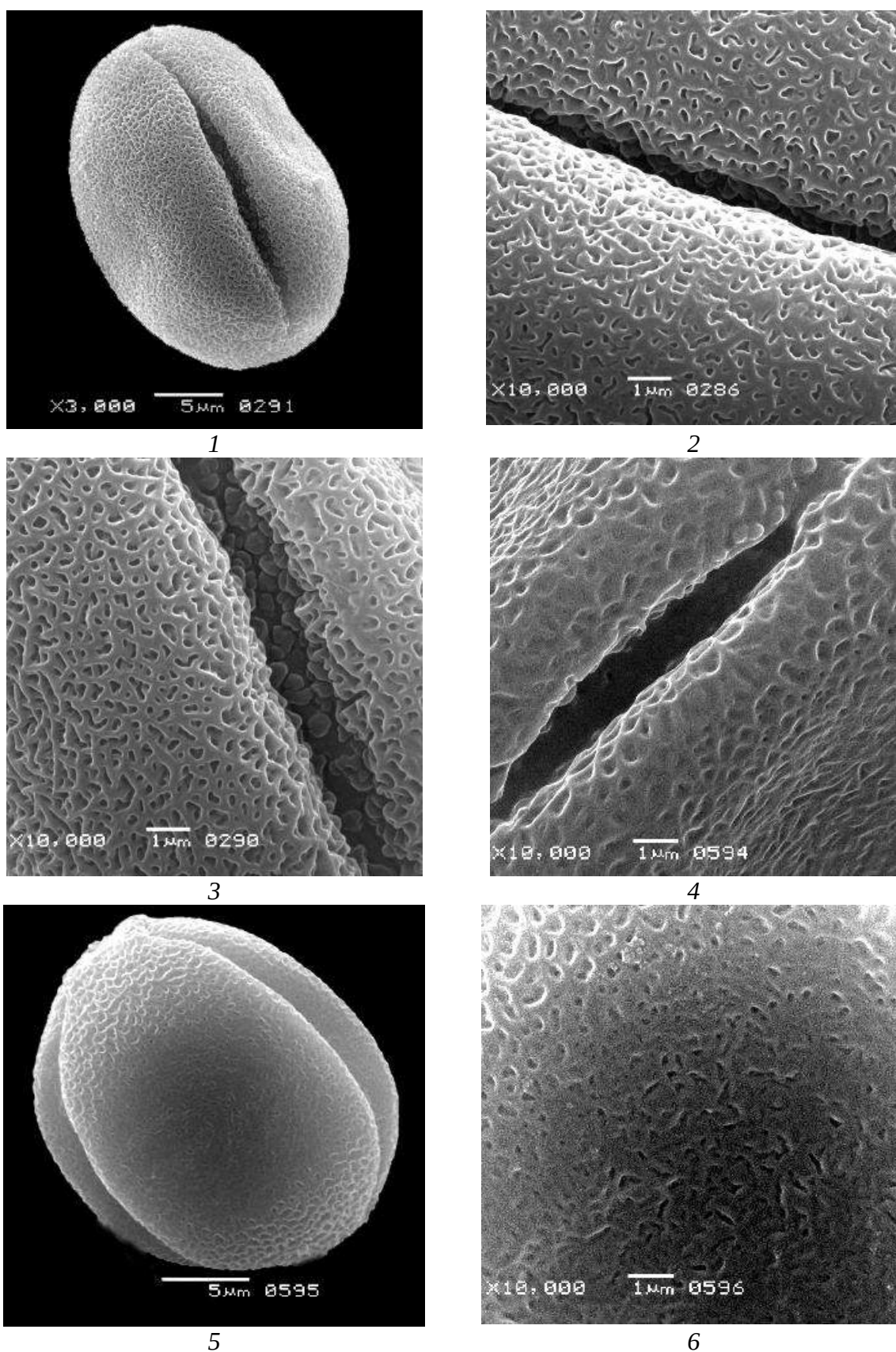


Рис. 46. Пилкові зерна роду *Odontites* (CEM): 1–3 – *O. litoralis*; 4–6 – *O. luteus*; 1, 5 – вигляд з екватора; 2–4, 6 – переплетено-дрібносітчаста скульптура

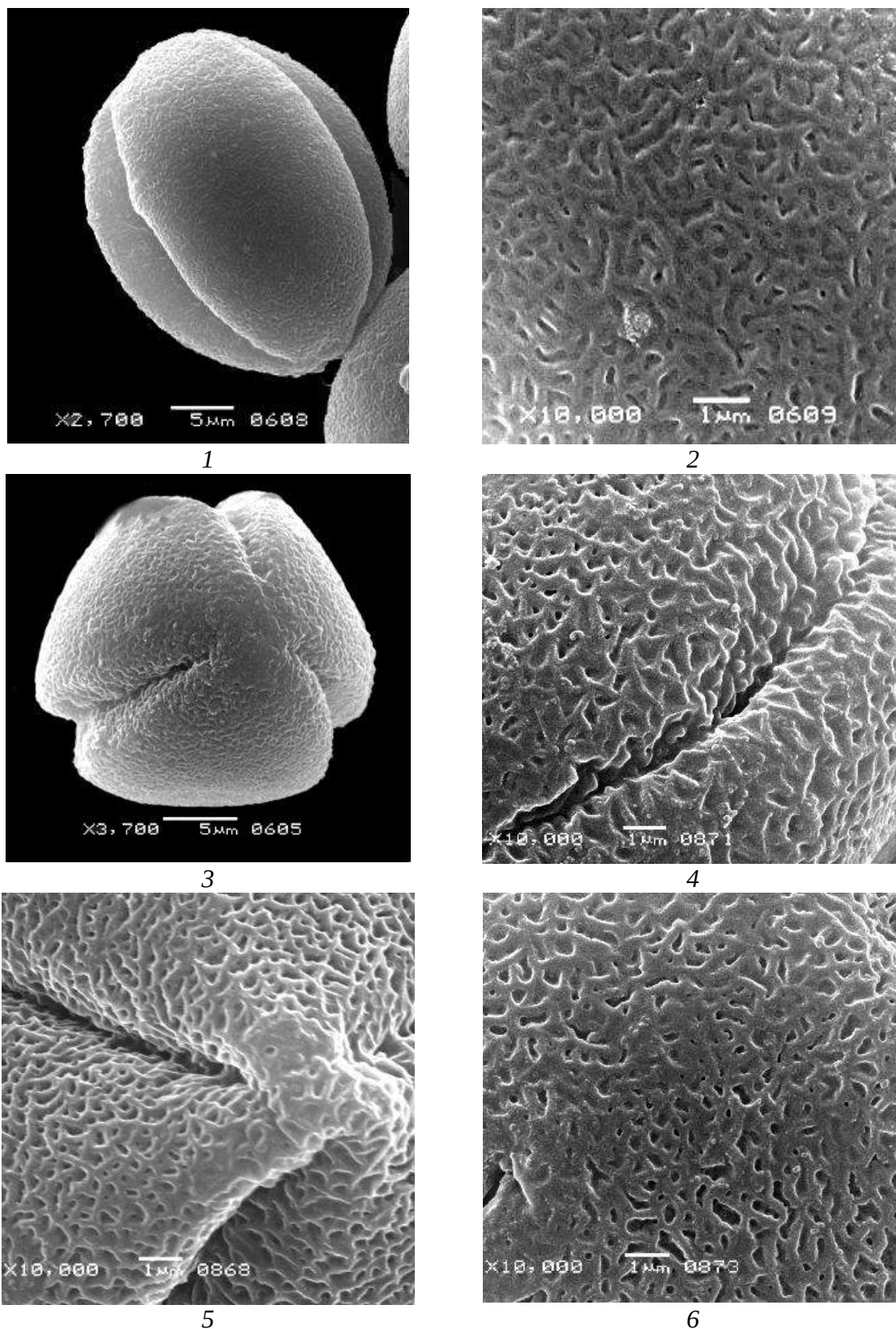


Рис. 47. Пилкові зерна роду *Odontites* (SEM): 1–3 – *O. salina*; 4–6 – *O. serotina*; 1 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса; скульптура: 2 – зморшкувато-ямчаста; 4–6 – переплетено-дрібносітчаста

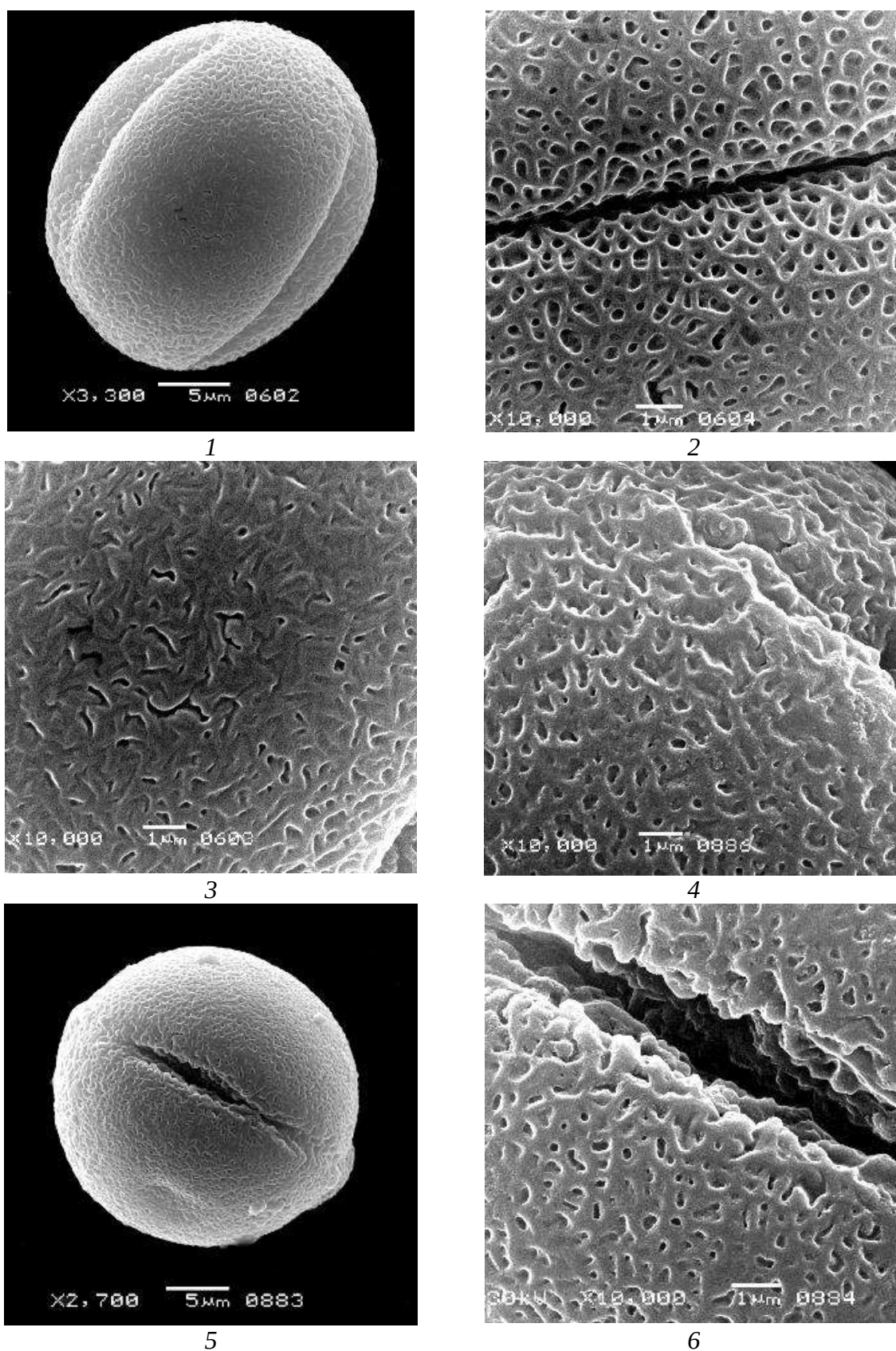


Рис. 48. Пилкові зерна роду *Odontites* (SEM): 1–3 – *O. verna*; 4–6 – *O. vulgaris*; 1, 5 – вигляд з екватора; 2–4, 6 – переплетено-дрібносітчаста скульптура

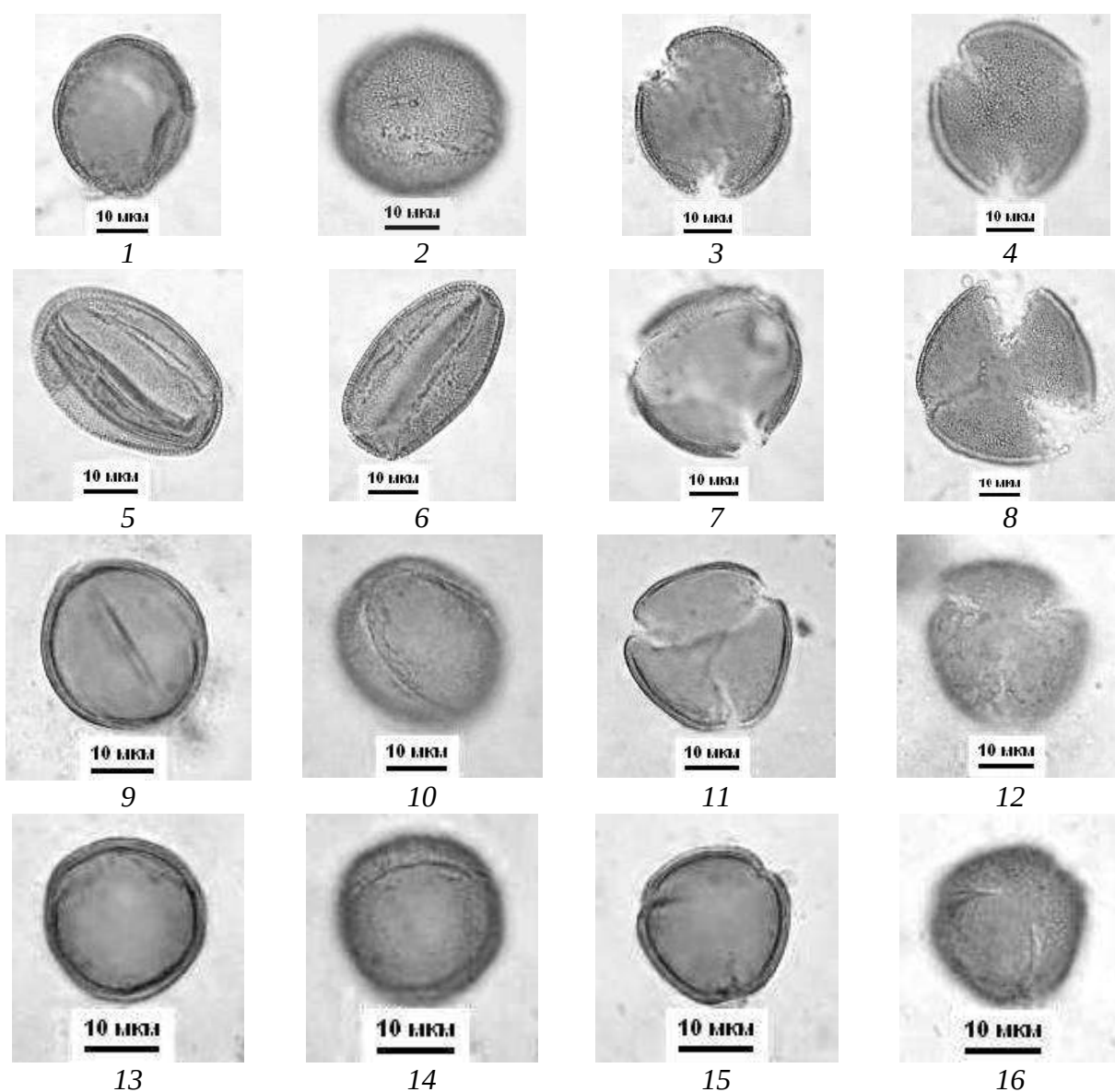


Рис. 49. Пилкові зерна родів *Melasma* та *Odontites* (СМ): 1–4 – *M. rhinanthoides*; 5–8 – *M. scabrum*; 9–12 – *O. litoralis*; 13–16 – *O. luteus*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16 – вигляд з полюса

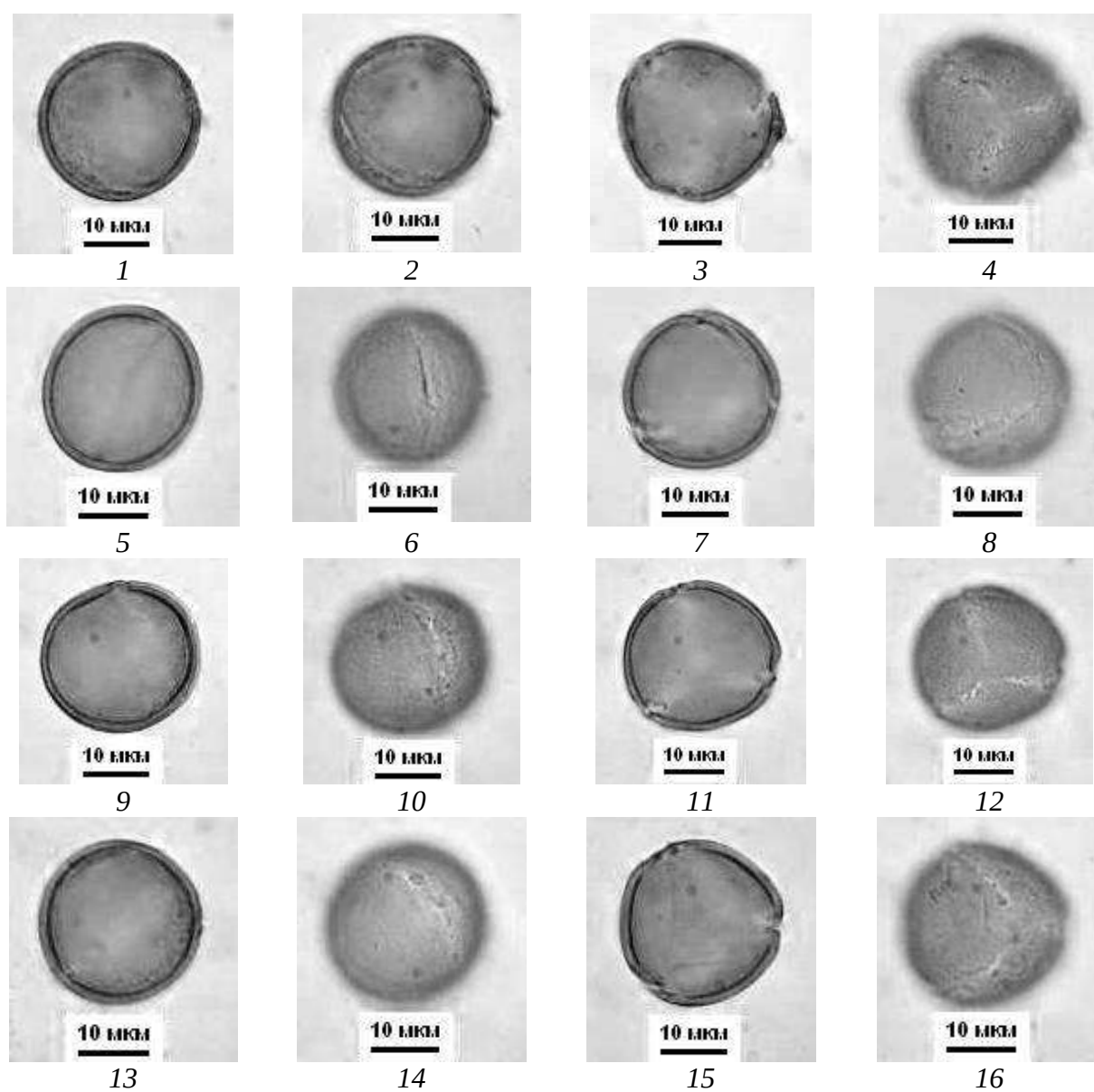


Рис. 50. Пилкові зерна роду *Odontites* (СМ): 1–4 – *O. salina*; 5–8 – *O. serotina*; 9–12 – *O. verna*; 13–16 – *O. vulgaris*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16 – вигляд з полюса

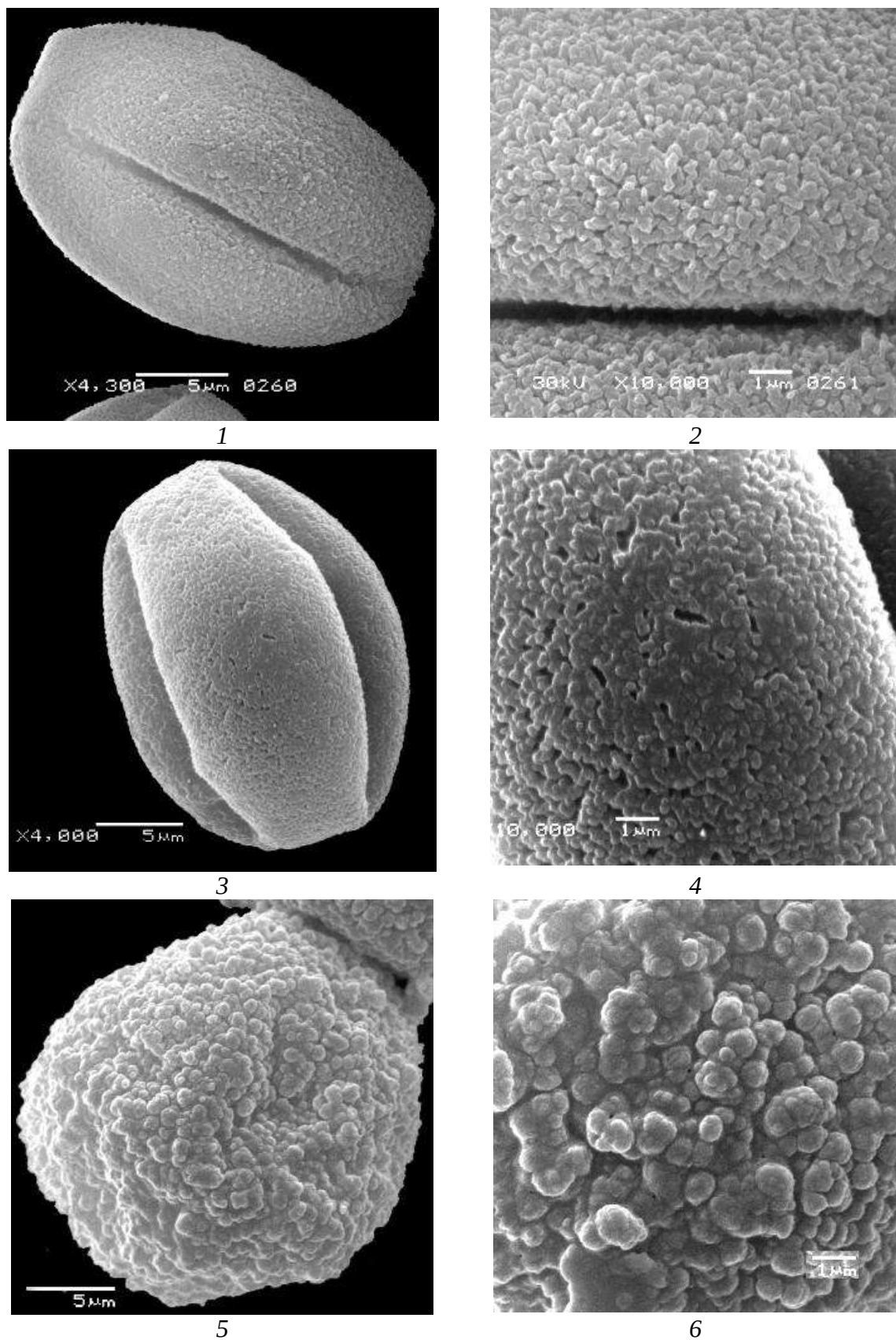


Рис. 51. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1, 2 – *O. ramosa*; 3–6 – *O. oxyloba*; 1, 3 – вигляд з екватора; 5 – загальний вигляд; скульптура: 2 – сітчасто-паличково-зерниста; 4 – сітчасто-паличкова; 6 – зернисто-бородавчаста

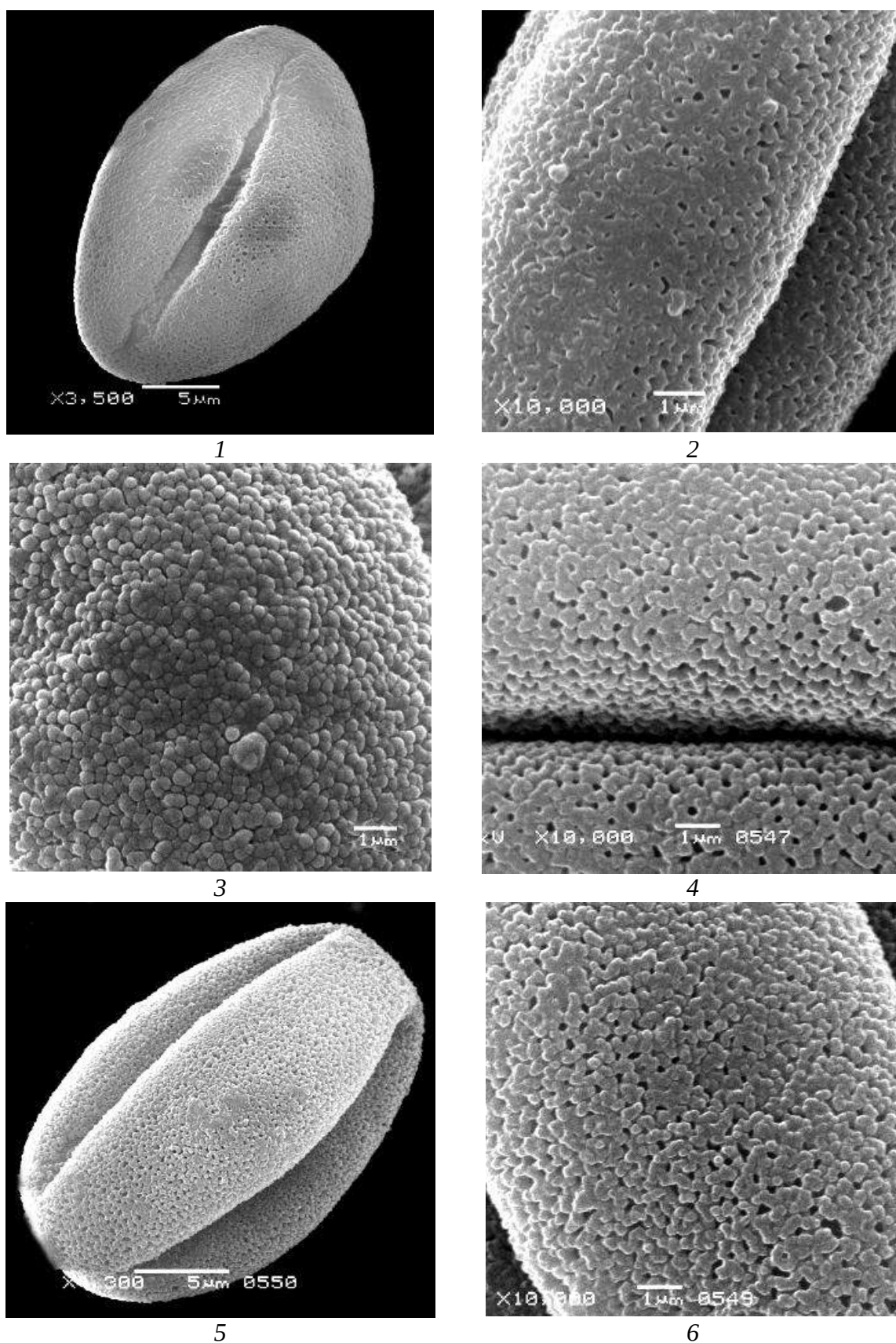


Рис. 52. Пилкові зерна роду *Orobancha* (СЕМ): 1–3 – *O. nana*; 4–6 – *O. dalmatica*; 1, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2, 4, 6 – сітчасто-паличкова, 3 – гранулярна

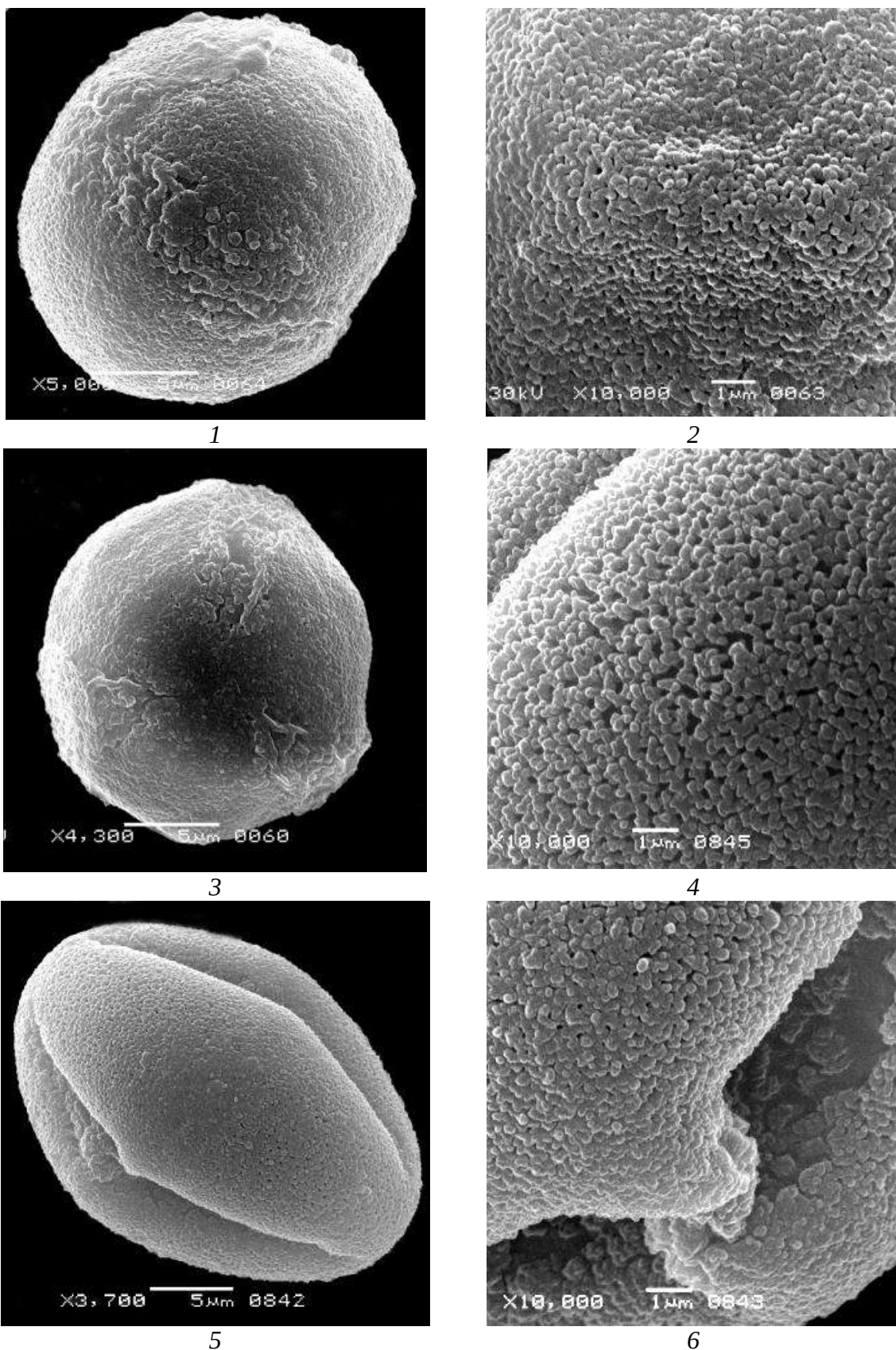


Рис. 53. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1–3 – *O. aegyptiaca*; 4–6 – *O. arenaria*; 1, 5 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса; скульптура: 2 – сітчасто-паличкова, 4, 6 – сітчасто-паличково-зерниста

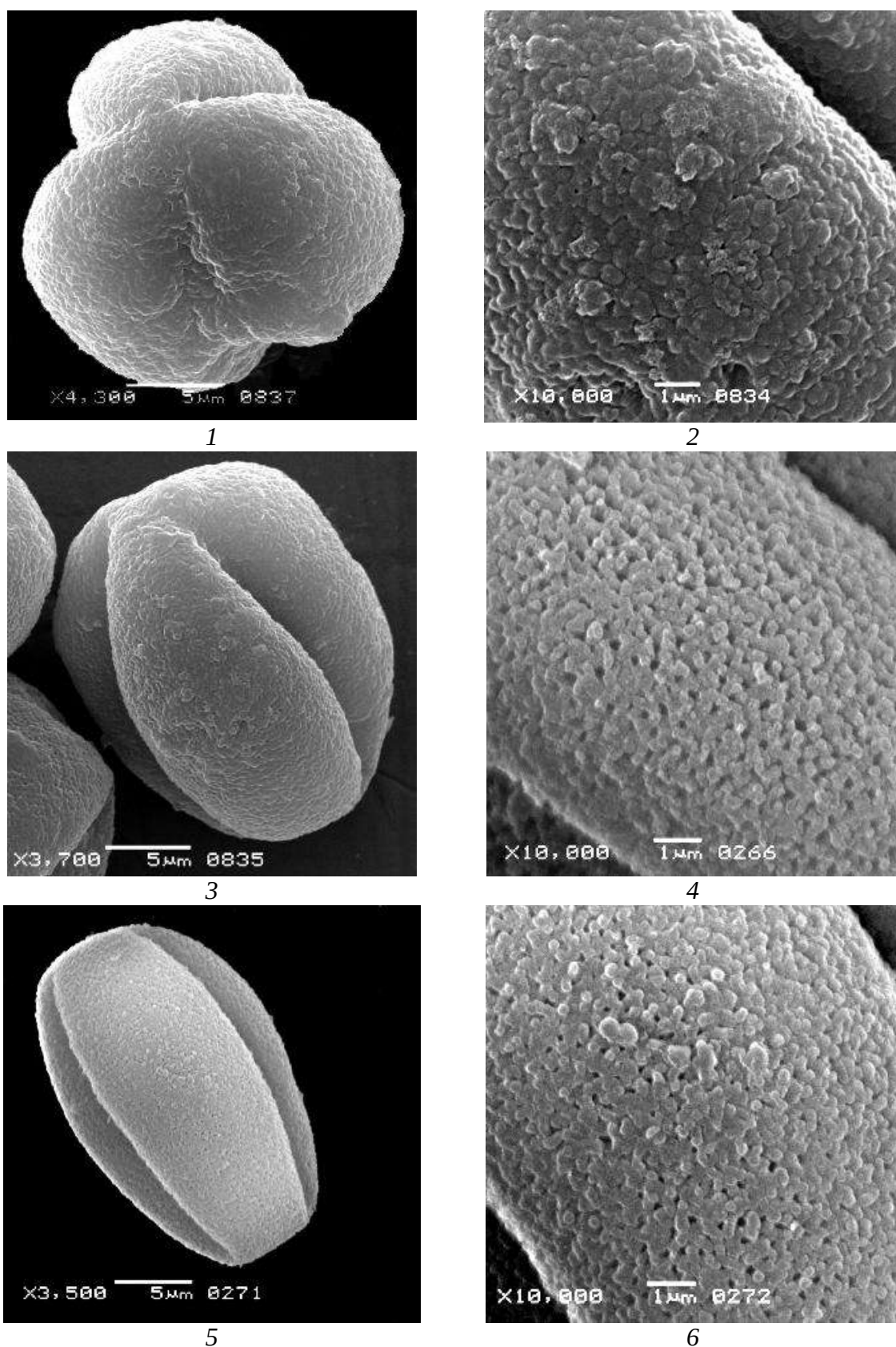


Рис. 54. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1–3 – *O. caesia*; 4–6 – *O. purpurea*; 1 – вигляд з полюса; 3, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2 – сітчасто-паличкова, 4, 6 – сітчасто-паличково-зерниста

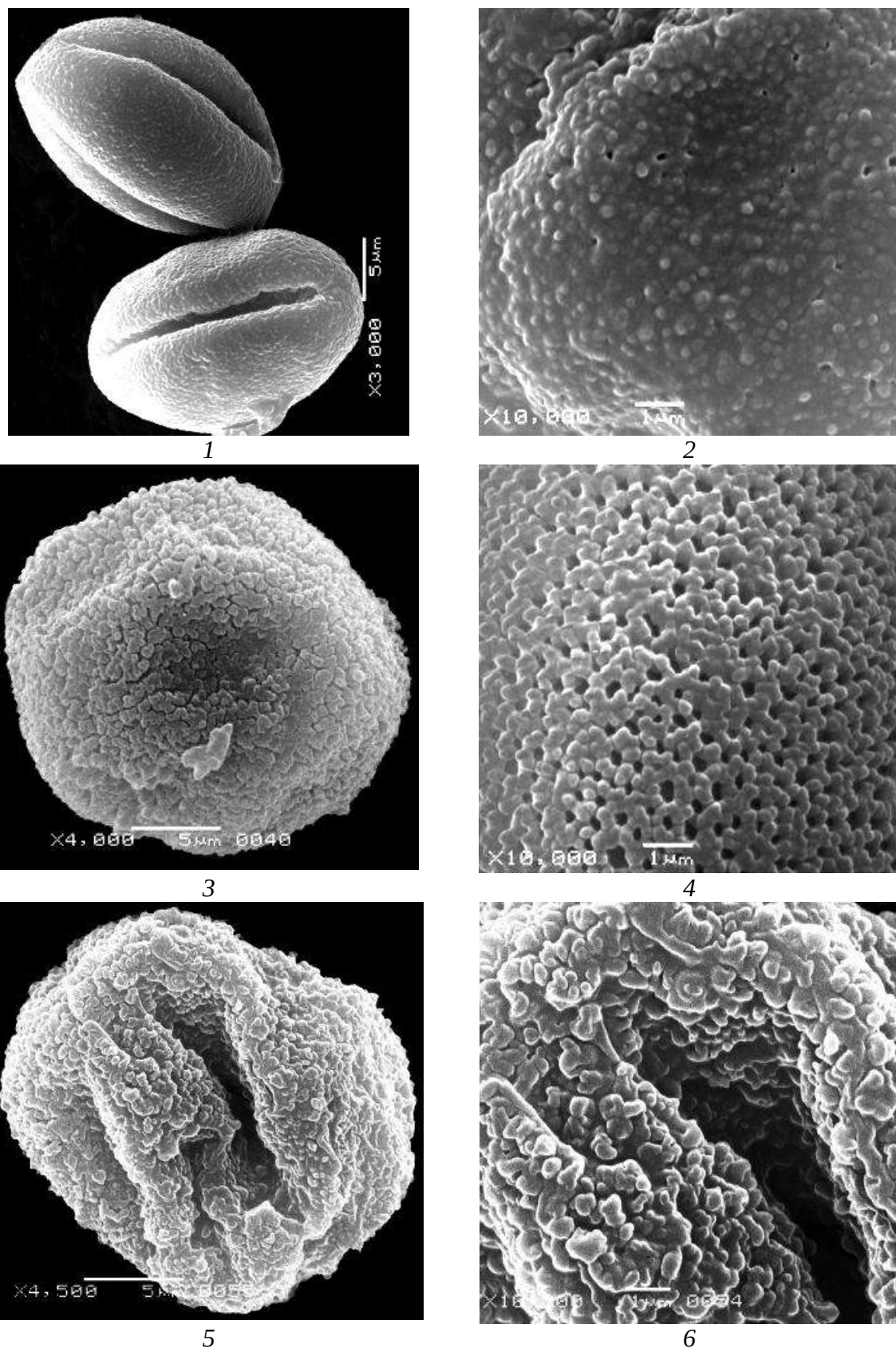


Рис. 55. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1, 2, 4 – *O. mutelii*; 3, 5, 6 – *O. brassicae*; 1 – вигляд з екватора; 3, 5 – загальний вигляд; скульптура: 2 – гранулярно-ямчаста; 4 – сітчасто-паличкова; 6 – бородавчаста

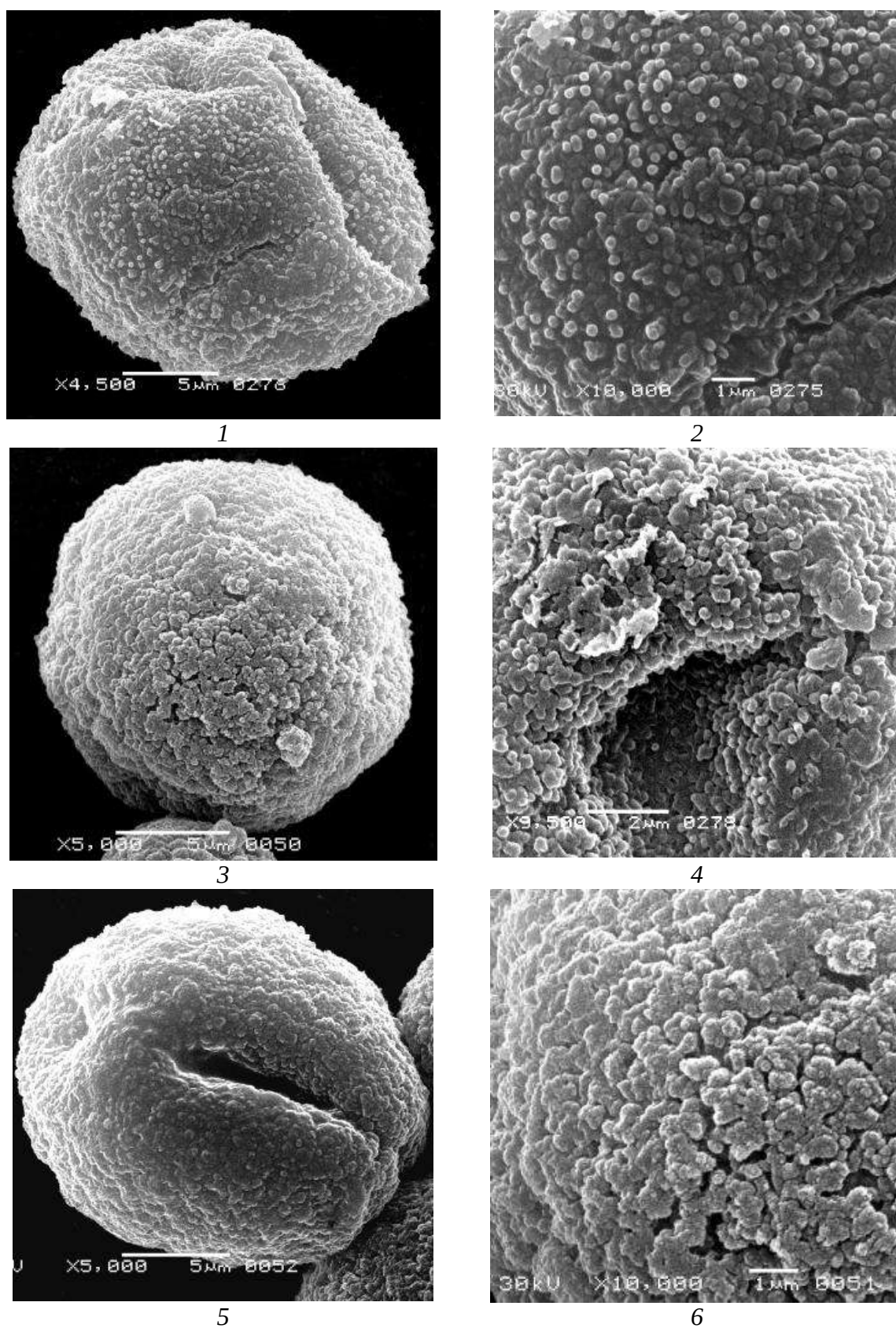


Рис. 56. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1, 2, 4 – *O. coerulescens*; 3, 5, 6 – *O. cernua*; 1, 3, 5 – загальний вигляд; 2, 4, 6 – зернисто-бородавчаста скульптура

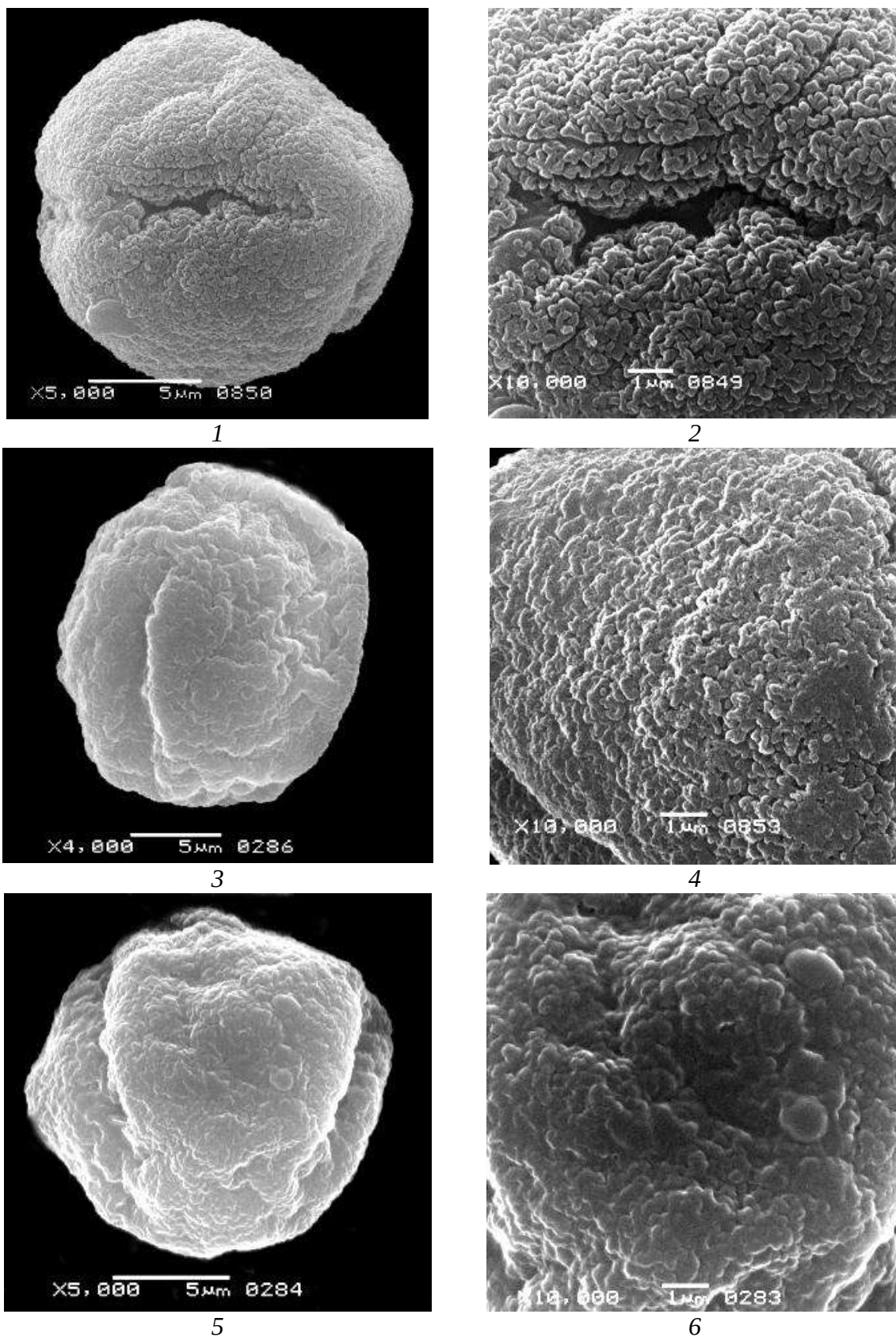


Рис. 57. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1, 2, 4 – *O. cumana*; 3, 5, 6 – *O. sarmatica*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2 – сітчасто-зморшкувата; 4, 6 – бородавчаста

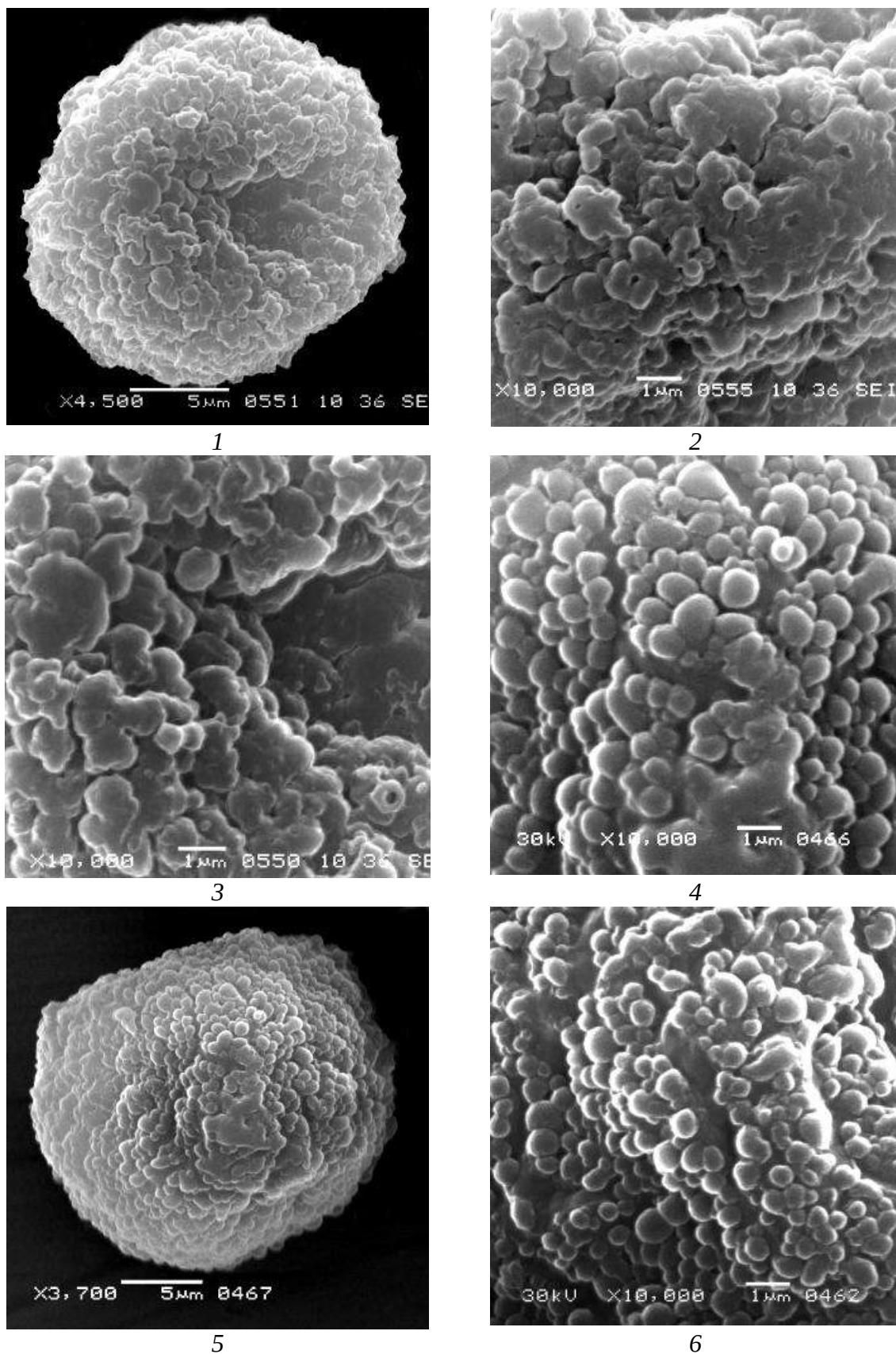


Рис. 58. Пилкові зерна роду *Orobanche* (SEM): 1–3 – *O. hederace*; 4–6 – *O. pubescens*; 1, 5 – загальний вигляд; скульптура: 2, 3 – бородавчаста; 4, 6 – гемматна

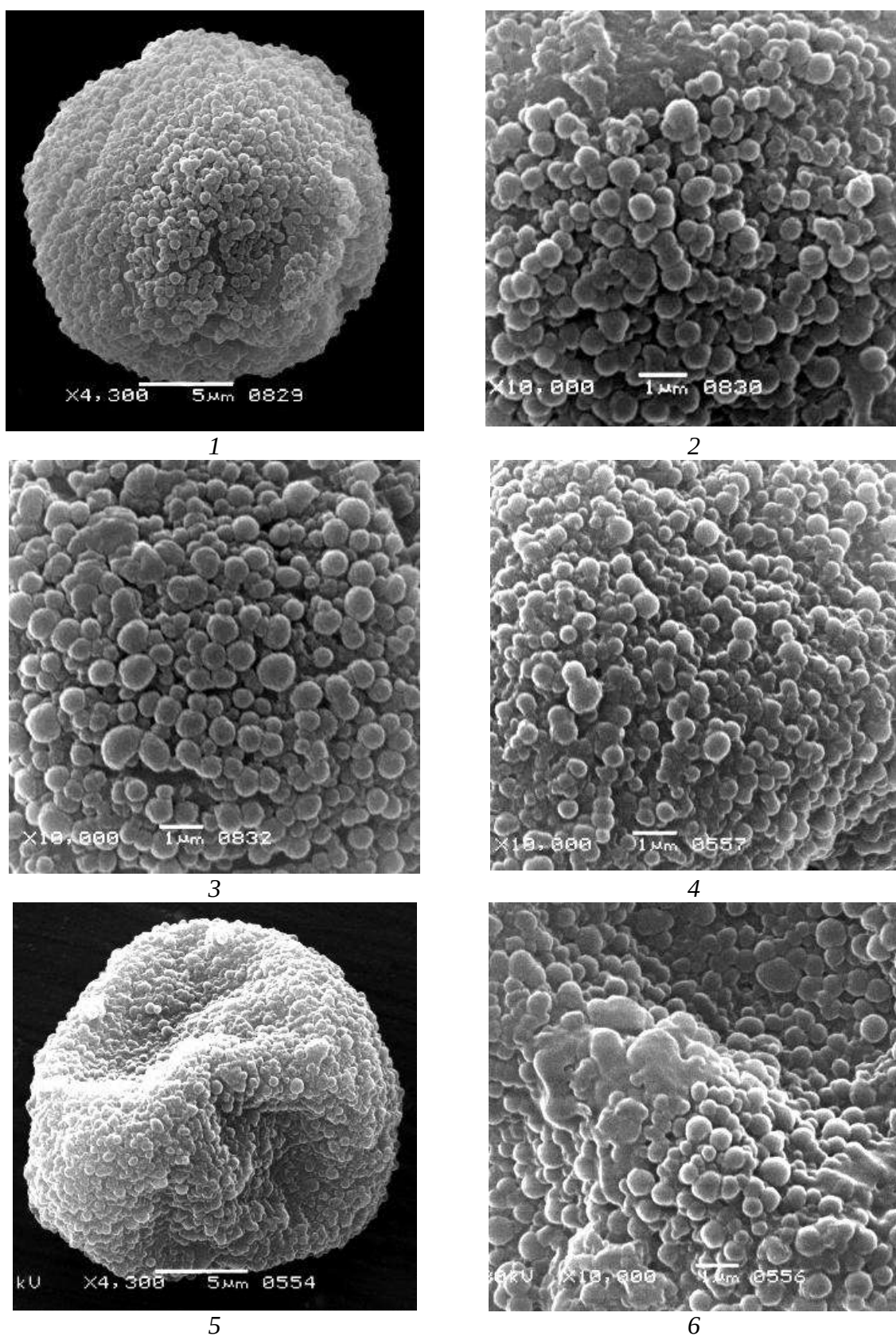


Рис. 59. Пилкові зерна роду *Orobanche* (CEM): 1–3 – *O. crenata*; 4–6 – *O. alba*; 1, 5 – загальний вигляд; 2–4, 6 – гемматна скульптура

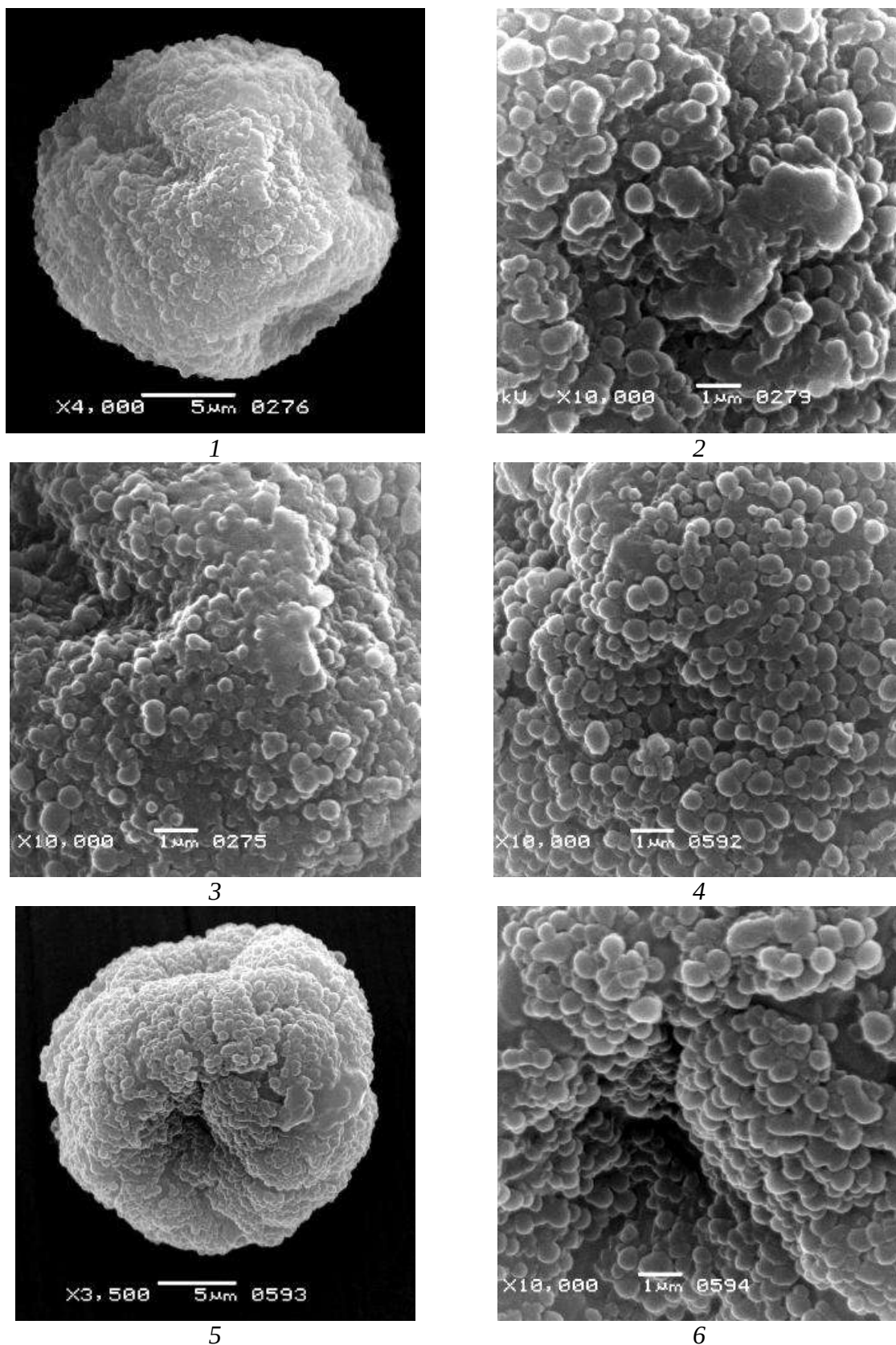


Рис. 60. Пилкові зерна роду *Orobanche* (SEM): 1–3 – *O. reticulata*; 4–6 – *O. pallidiflora*; 1, 5 – загальний вигляд; 2–4, 6 – гемматна скульптура

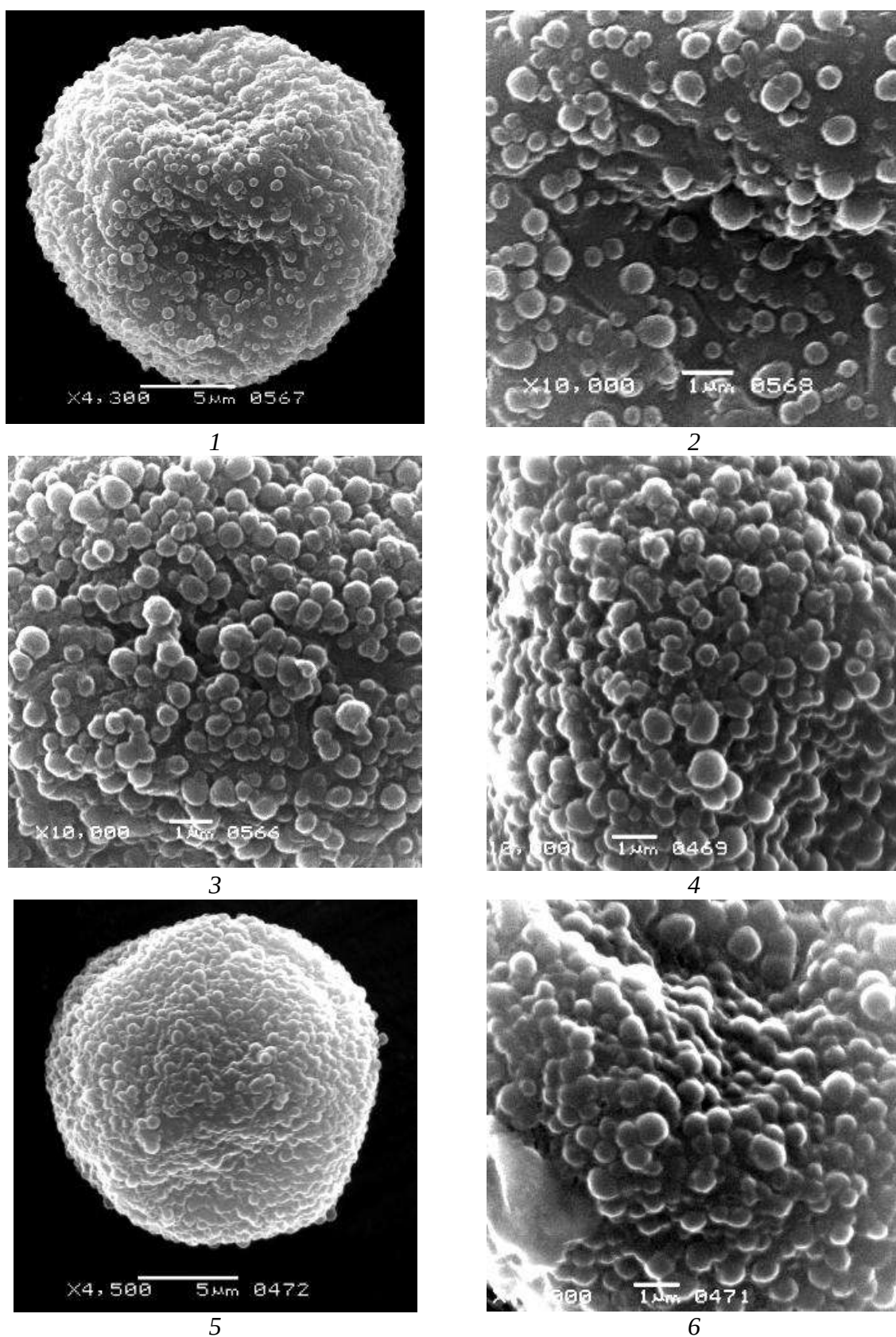


Рис. 61. Пилкові зерна роду *Orobanchaceae* (SEM): 1–3 – *O. lutea*; 4–6 – *O. vulgaris*; 1, 5 – загальний вигляд; 2–4, 6 – гемматна скульптура

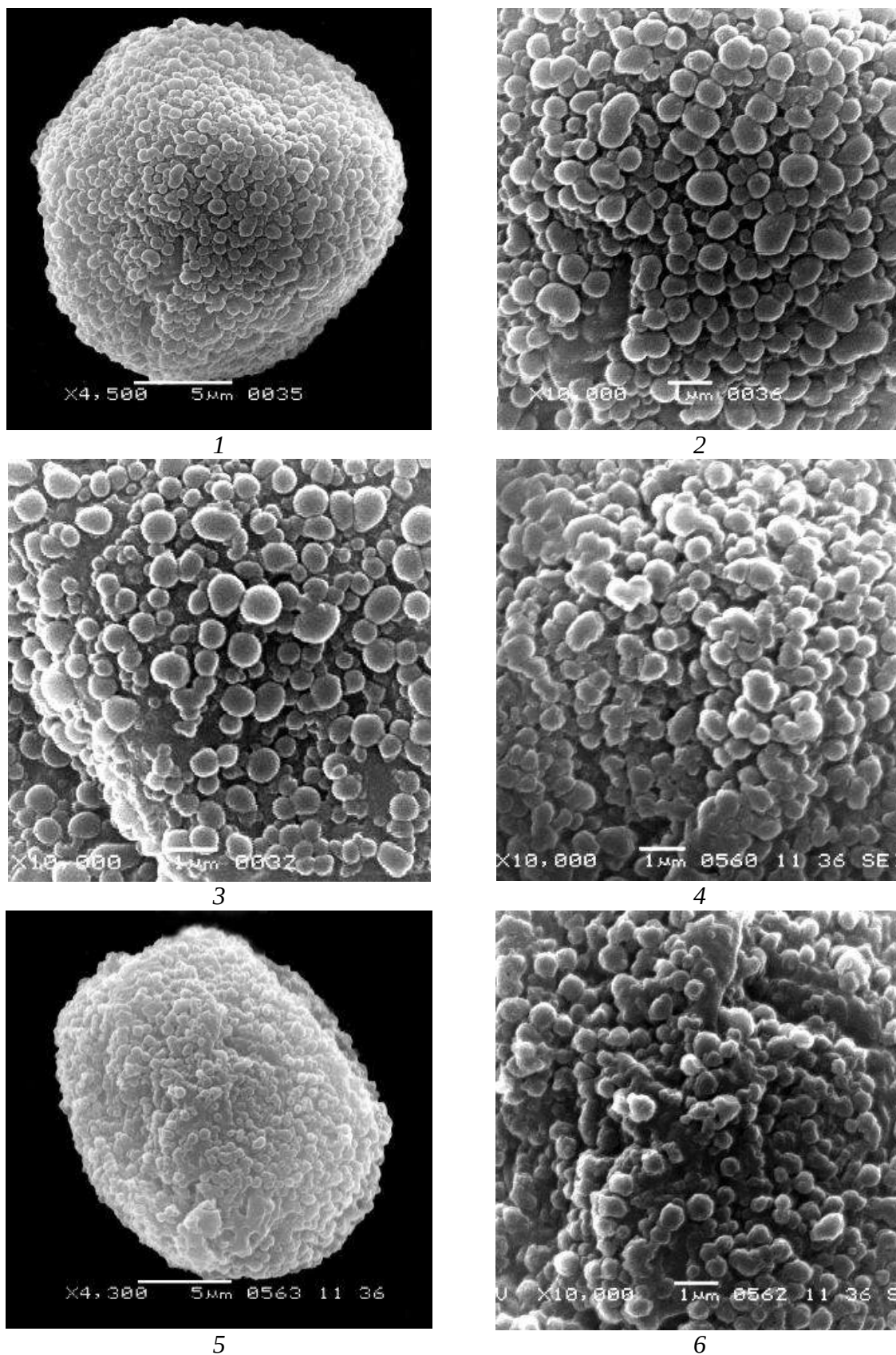


Рис. 62. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1–3 – *O. caryophyllacea*; 4–6 – *O. major*; 1, 5 – загальний вигляд; 2–4, 6 – гемматна скульптура

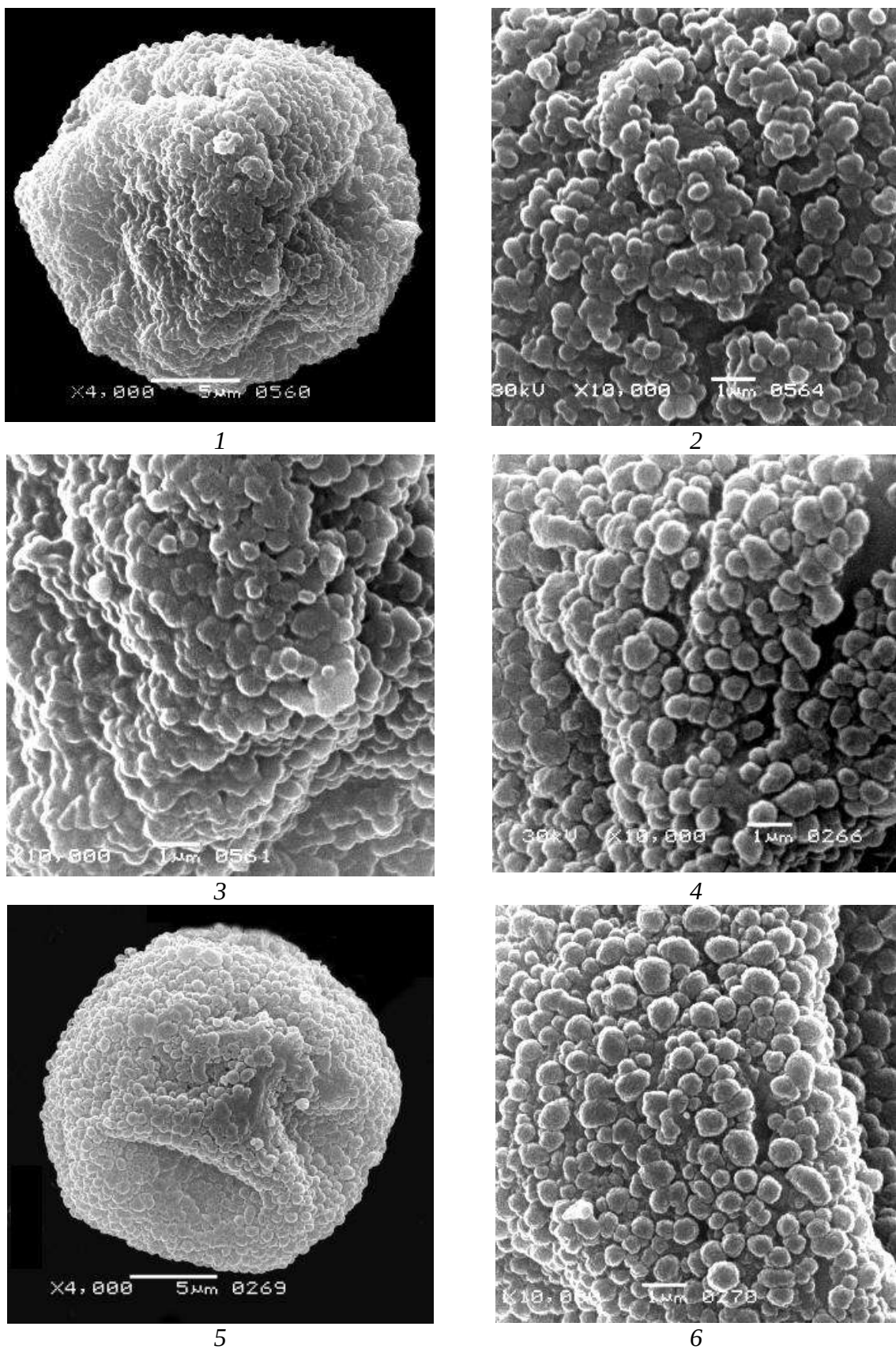


Рис. 63. Пилкові зерна роду *Orobanche* (CEM): 1–3 – *O. flava*; 4–6 – *O. alsatica*; 1, 5 – загальний вигляд; 2–4, 6 – гемматна скульптура

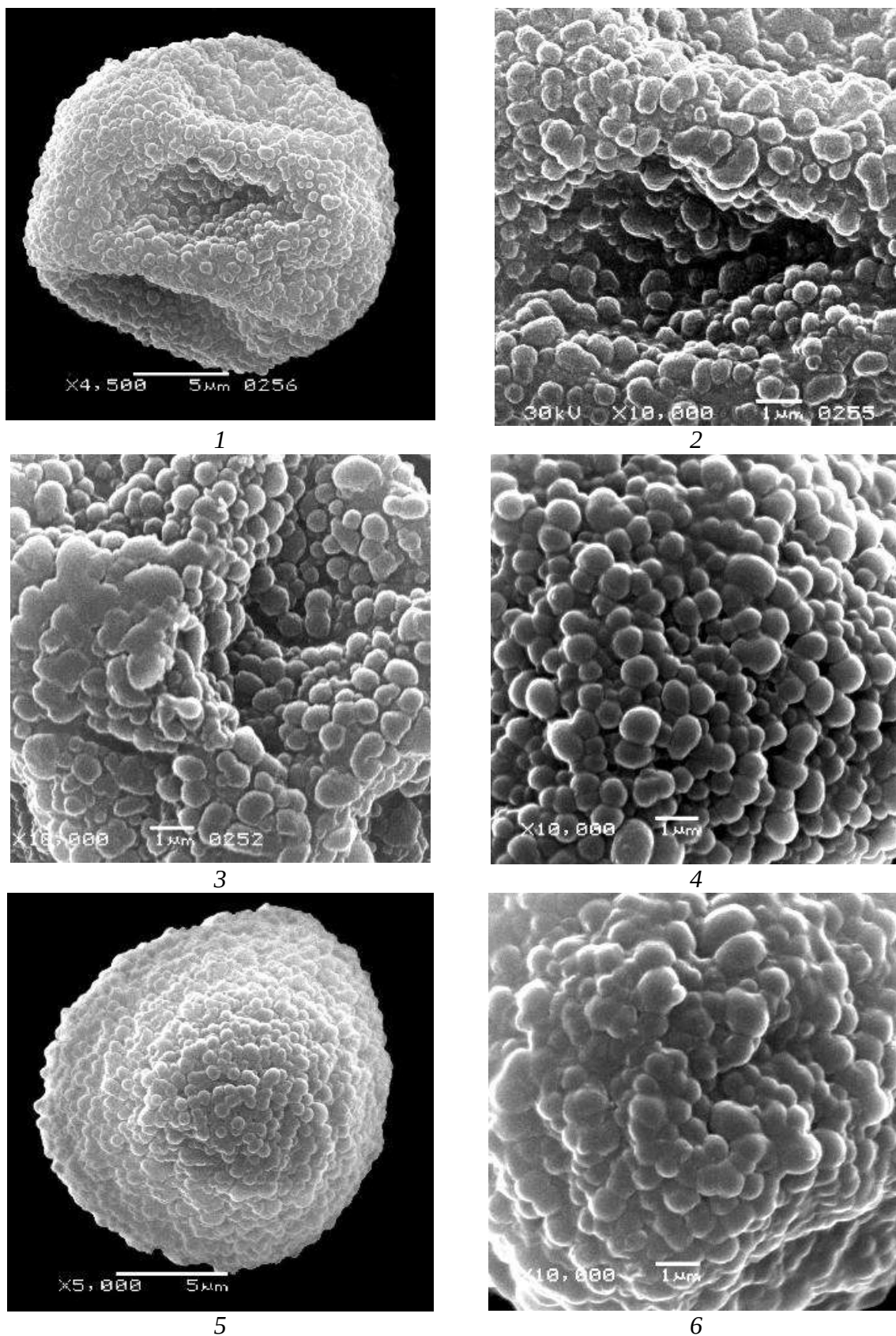


Рис. 64. Пилкові зерна роду *Orobanche* (СЕМ): 1–3 – *O. libanotidis*; 4–6 – *O. gracilis*; 1, 5 – загальний вигляд; 2–4, 6 – гемматна скульптура

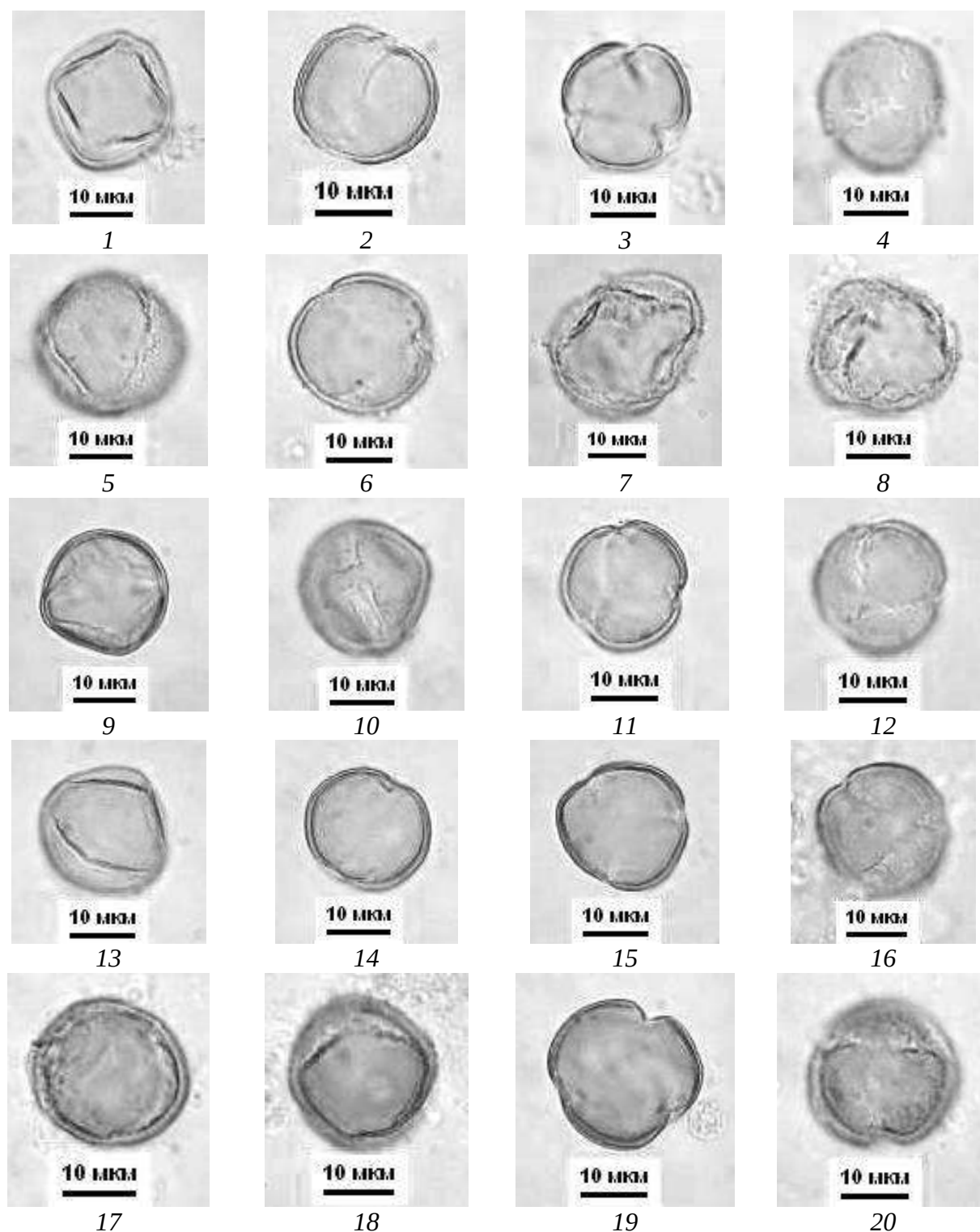


Рис. 65. Пилкові зерна роду *Orobanche* підроду *Phelipanche* (СМ): 1–4 – *O. ramosa*; 5–8 – *O. oxyloba*; 9–12 – *O. nana*; 13–16 – *O. dalmatica*; 17–20 – *O. aegyptica*; 1, 2, 5, 7–10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 6, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

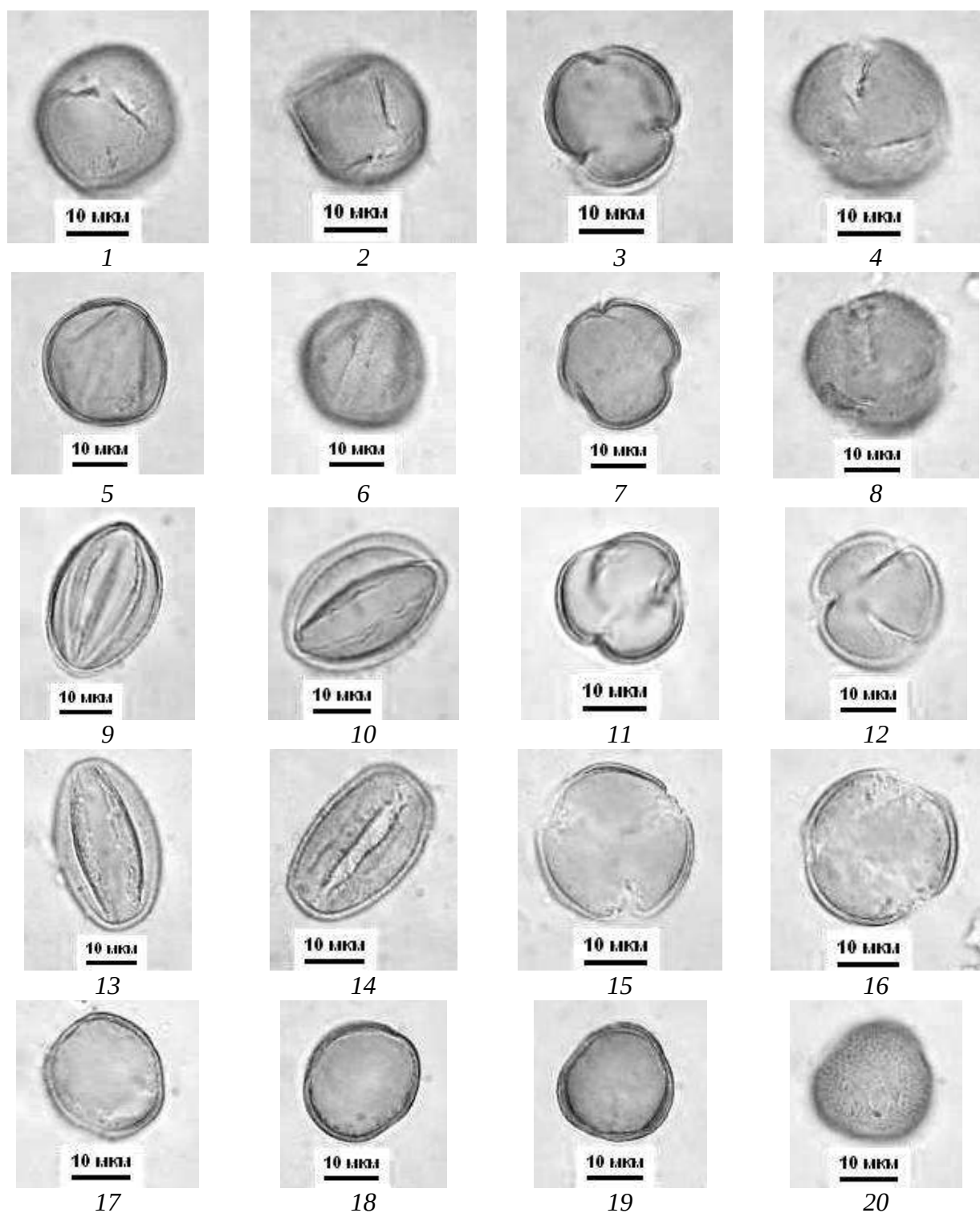


Рис. 66. Пилкові зерна роду *Orobanche* підроду *Phelipanche* (СМ): 1–4 – *O. arenaria*; 5–8 – *O. caesia*; 9–12 – *O. purpurea*; 13–16 – *O. mutelii*; 17–20 – *O. brassicae*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

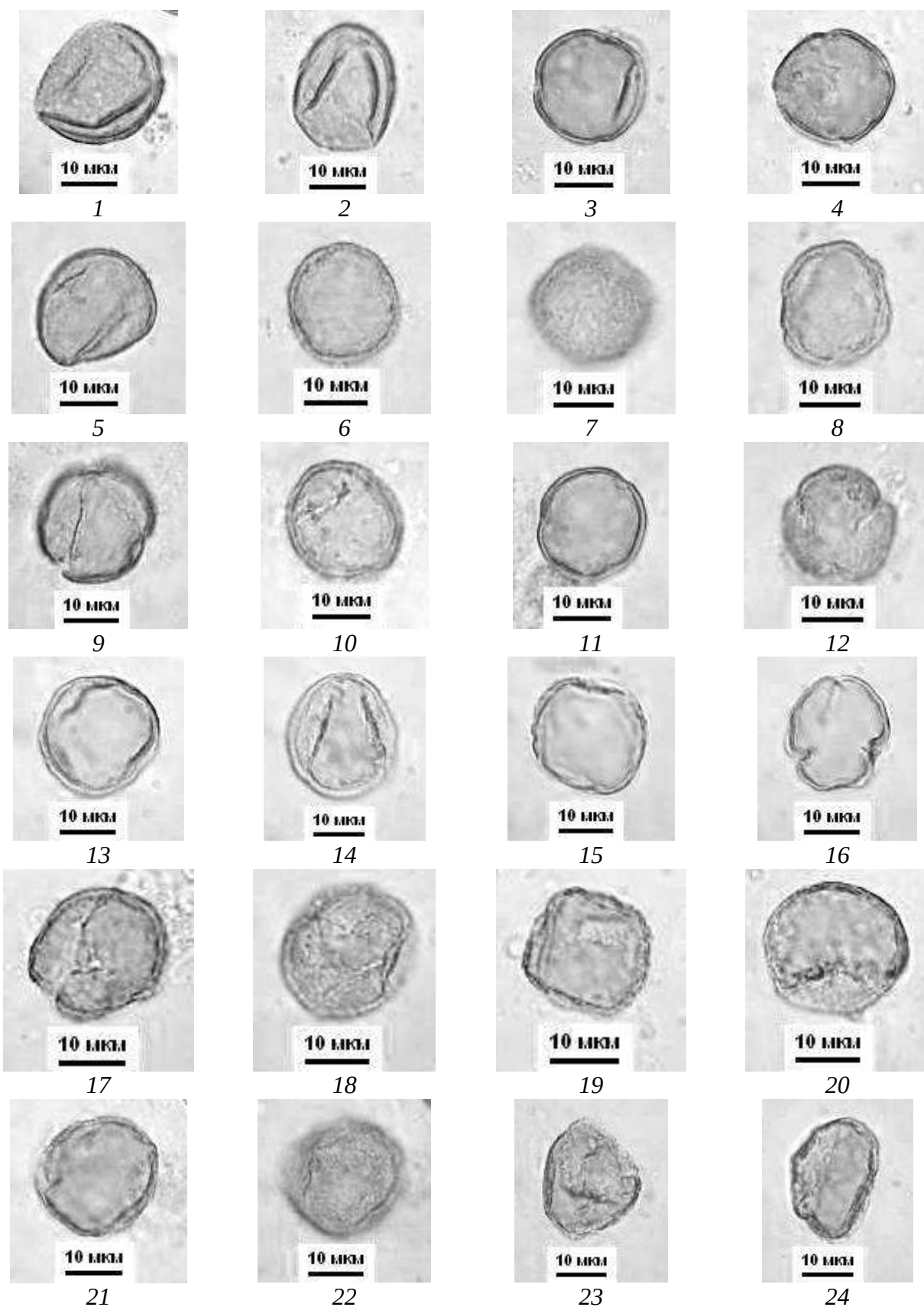


Рис. 67. Пилкові зерна роду *Orobanche* підроду *Orobanche* (СМ): 1–4 – *O. coerulescens*; 5–8 – *O. cernua*; 9–12 – *O. cumana*; 13–16 – *O. sarmatica*; 17–20 – *O. hederæ*; 21–24 – *O. pubescens*

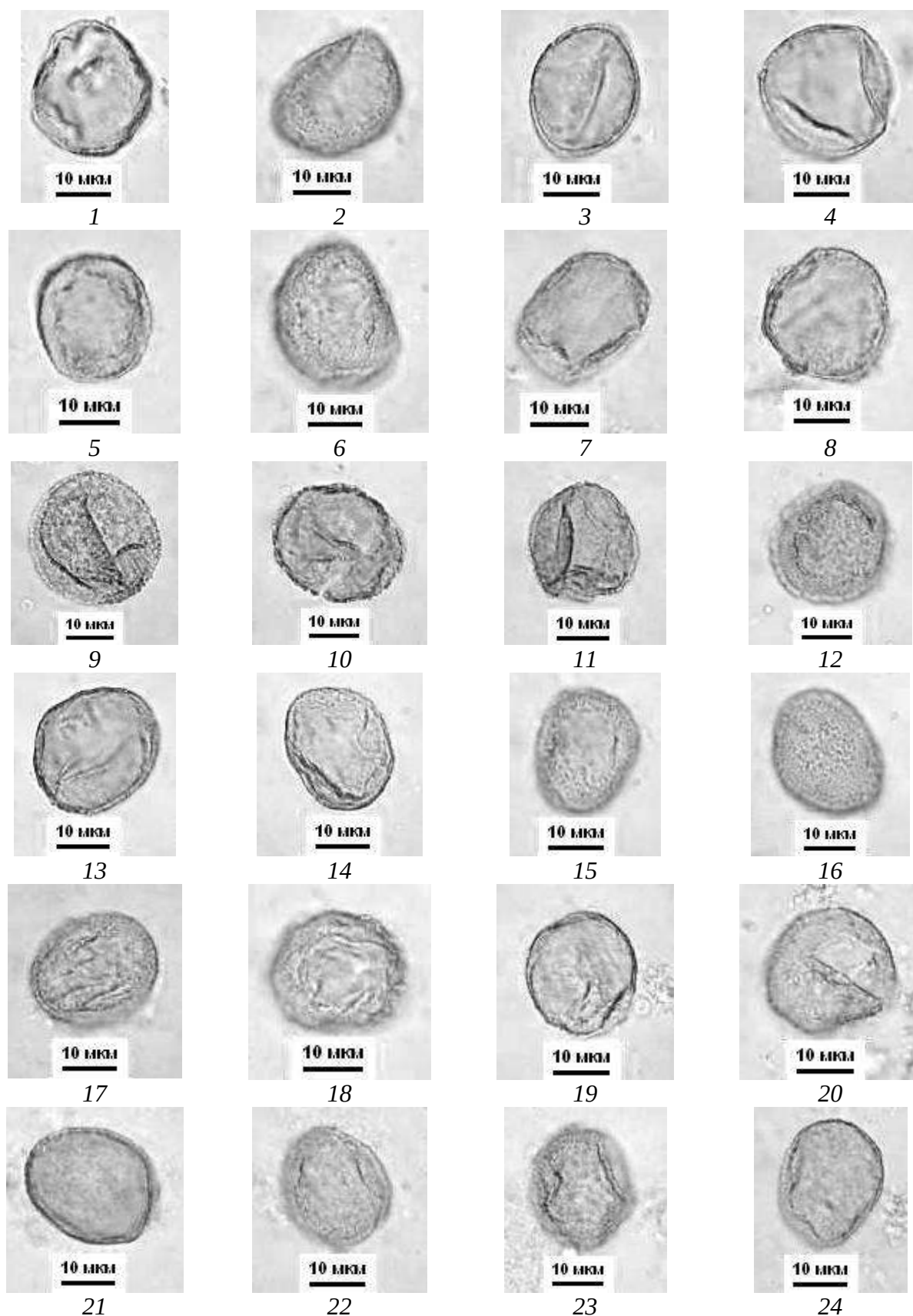


Рис. 68. Пилкові зерна роду *Orobanche* підроду *Orobanche* (CM): 1–4 – *O. crenata*; 5–8 – *O. alba*; 9–12 – *O. reticulata*; 13–16 – *O. pallidiflora*; 17–20 – *O. lutea*; 21–24 – *O. vulgaris*

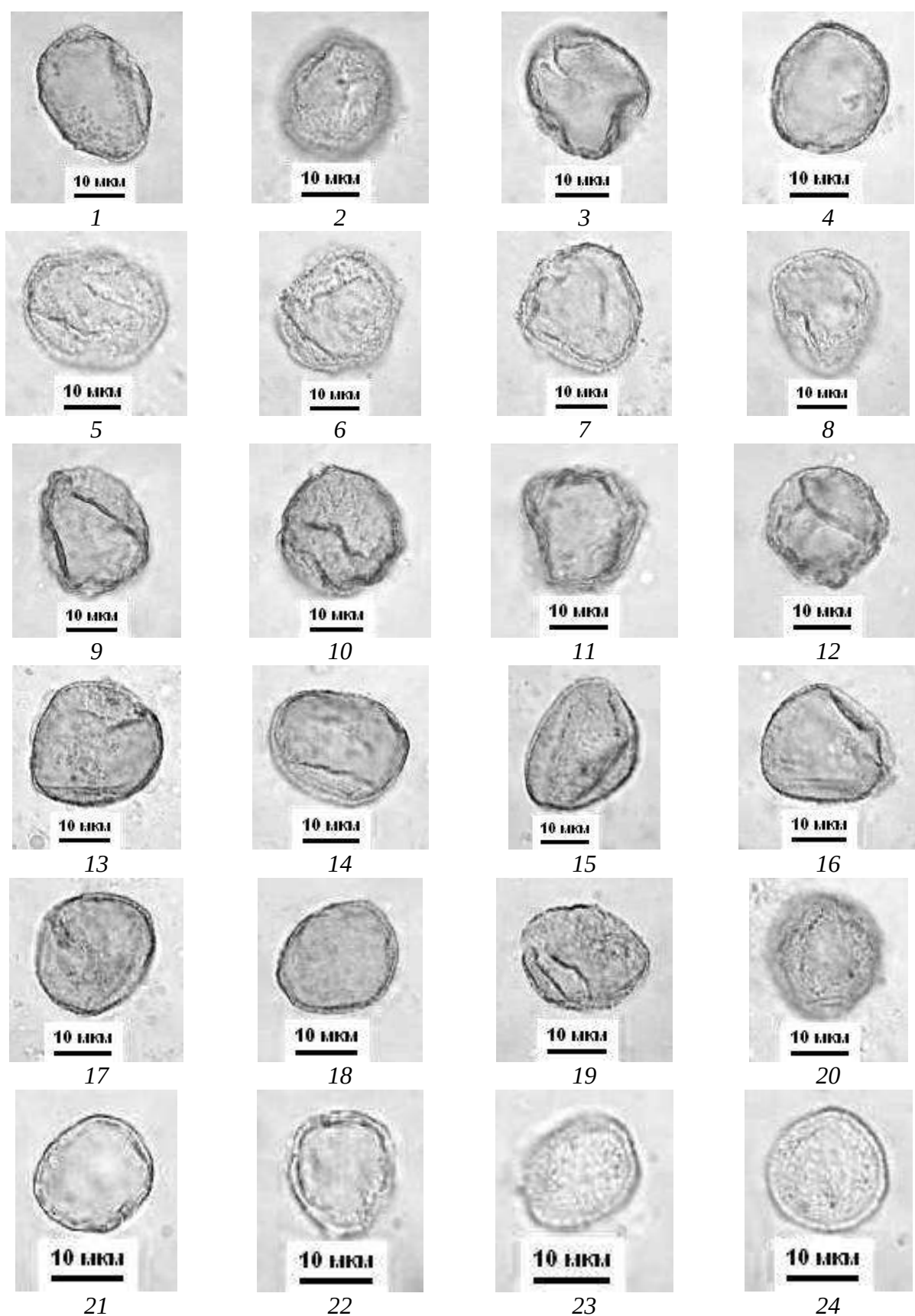


Рис. 69. Пилкові зерна роду *Orobanche* підроду *Orobanche* (СМ): 1–4 – *O. caryophyllacea*; 5–8 – *O. major*; 9–12 – *O. flava*; 13–16 – *O. alsatica*; 17–20 – *O. libanotidis*; 21–24 – *O. gracilis*

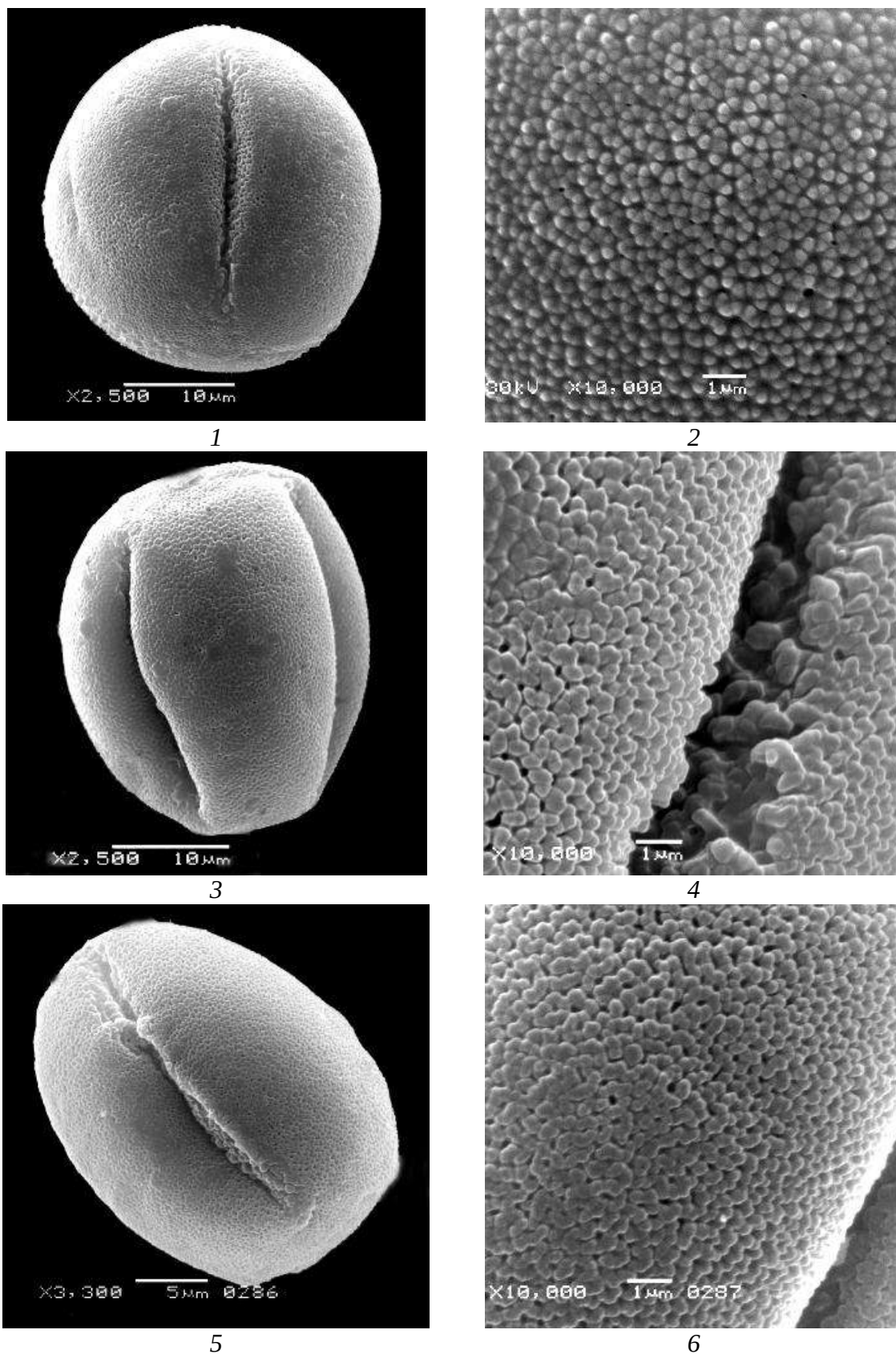


Рис. 70. Пилкові зерна родів *Orthocarpus* та *Parentucellia* (СЕМ): 1, 2 – *O. tolmiei*; 3, 4 – *P. flaviflora*; 5, 6 – *P. latifolia*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; 2, 4, 6 – сітчасто-паличкова скульптура

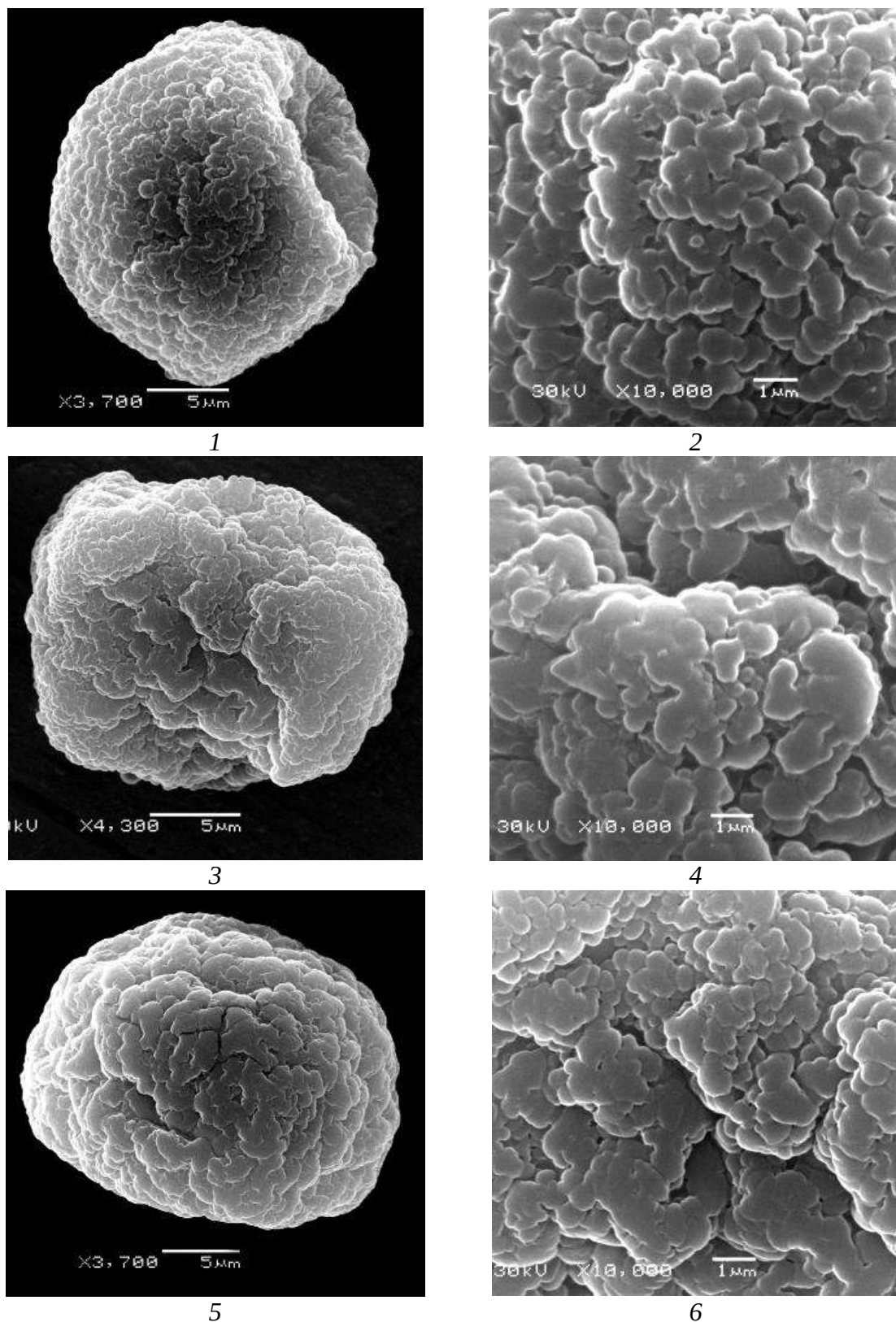


Рис. 71. Пилкові зерна роду *Phelyraea* (СЕМ): 1, 2, 4 – *Ph. coccinea*; 3, 5, 6 – *Ph. tournefortii*; 1, 3, 5 – загальний вигляд; 2, 4, 6 – бородавчасто-гемматна скульптура

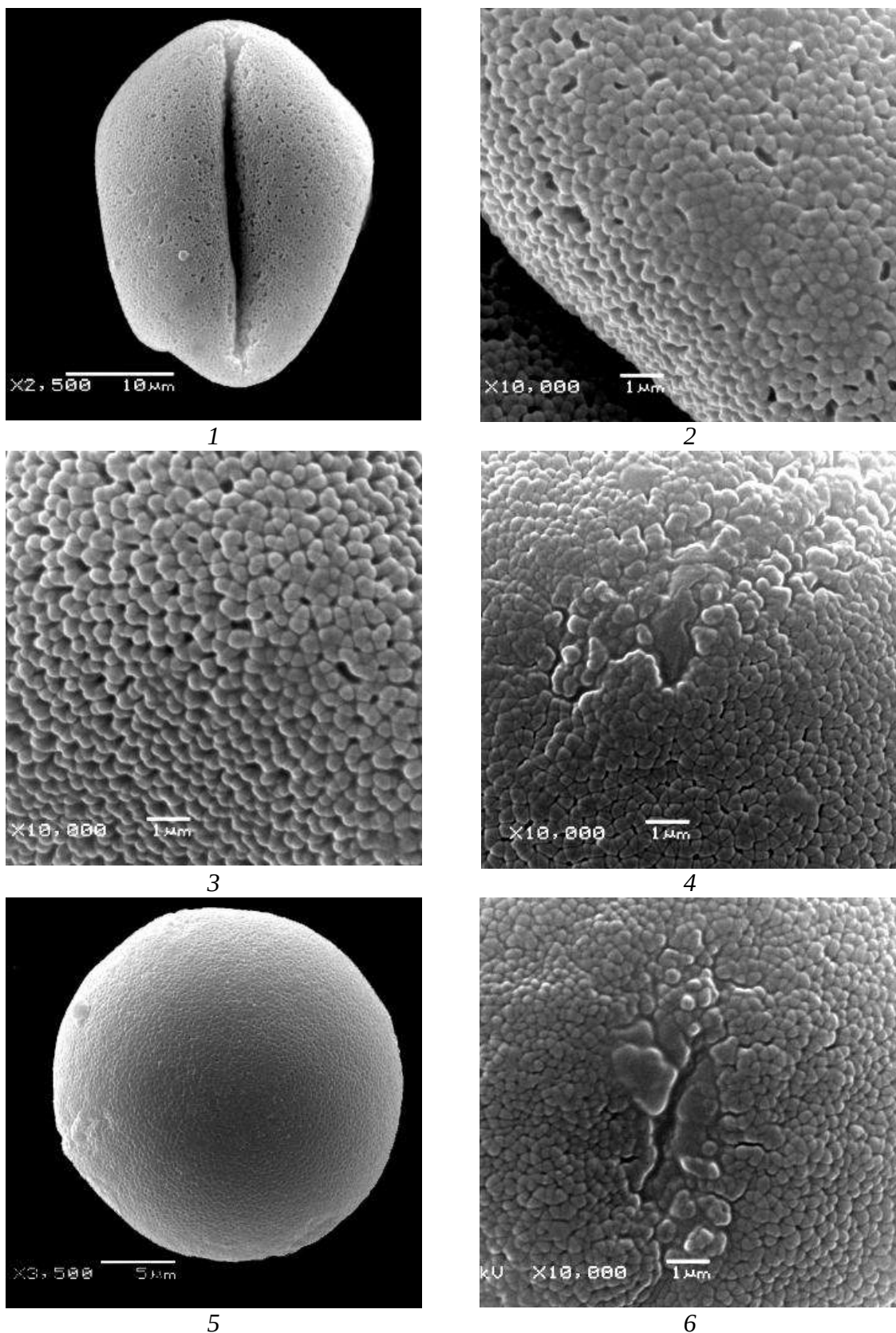


Рис. 72. Пилкові зерна родів *Phtheiospermum* та *Radamea* (СЕМ): 1–3 – *Ph. chinense*; 4–6 – *R. montana*; 1 – вигляд з екватора; 5 – вигляд з полюса; 2–4, 6 – сітчасто-паличкова скульптура

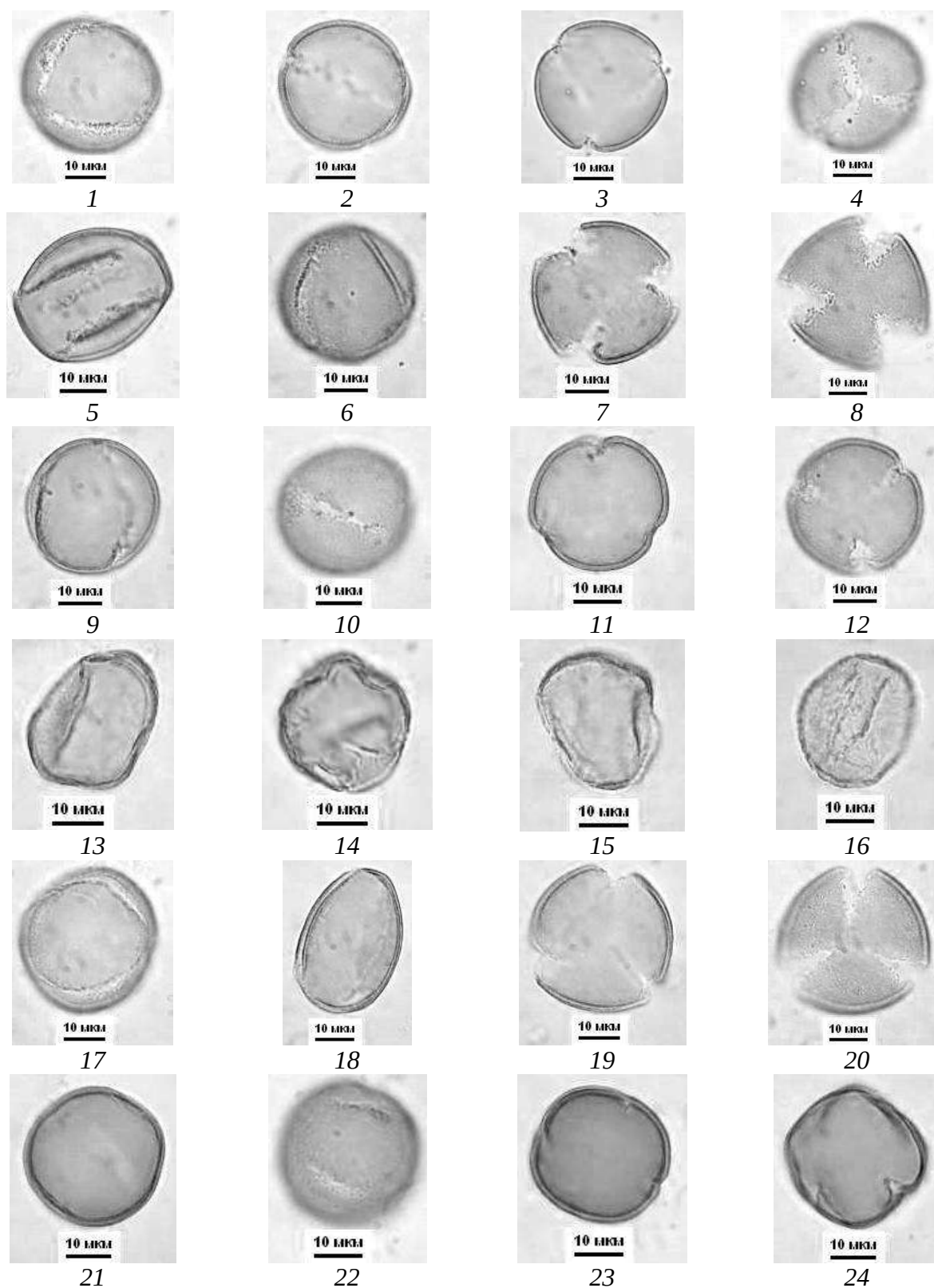


Рис. 73. Пилкові зерна родів *Orthocarpus*, *Parentucellia*, *Phelypaea*, *Phtheirospermum* та *Radamea* (СМ): 1–4 – *O. tolmiei*; 5–8 – *P. flaviflora*; 9–12 – *P. latifolia*; 13, 14 – *Ph. coccinea*; 15, 16 – *Ph. tournefortii*; 17–20 – *Ph. chinense*; 21–24 – *R. montana*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 17, 18, 21, 22 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 19, 20, 23, 24 – вигляд з полюса; 13–16 – загальний вигляд

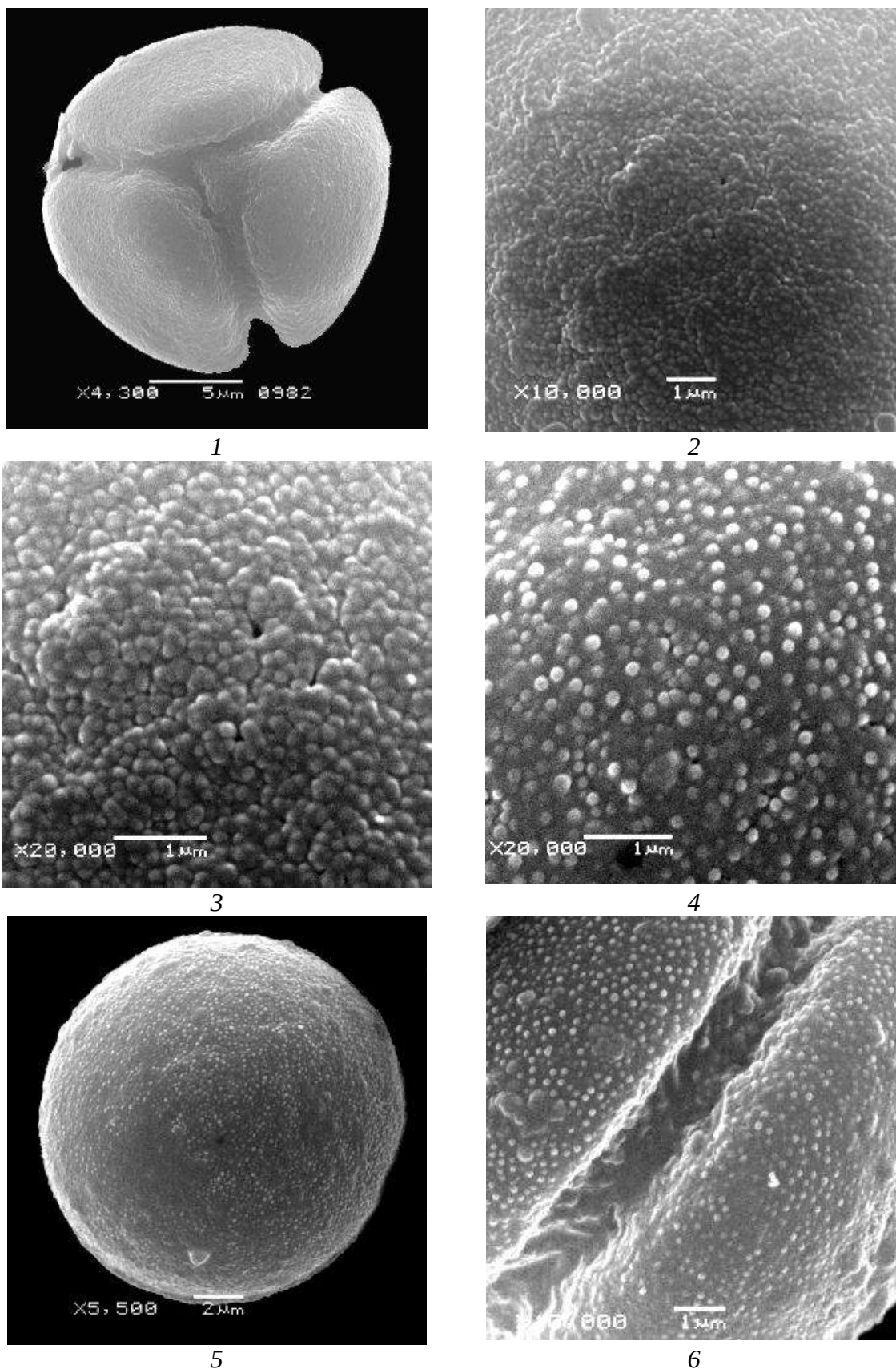


Рис. 74. Пилкові зерна роду *Pedicularis* (СЕМ): 1–3 – *P. oederi*; 4–6 – *P. exaltata*; 1 – вигляд з полюса; 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2, 3 – дрібнозернисто-горбкувата; 4, 6 – дрібнозерниста

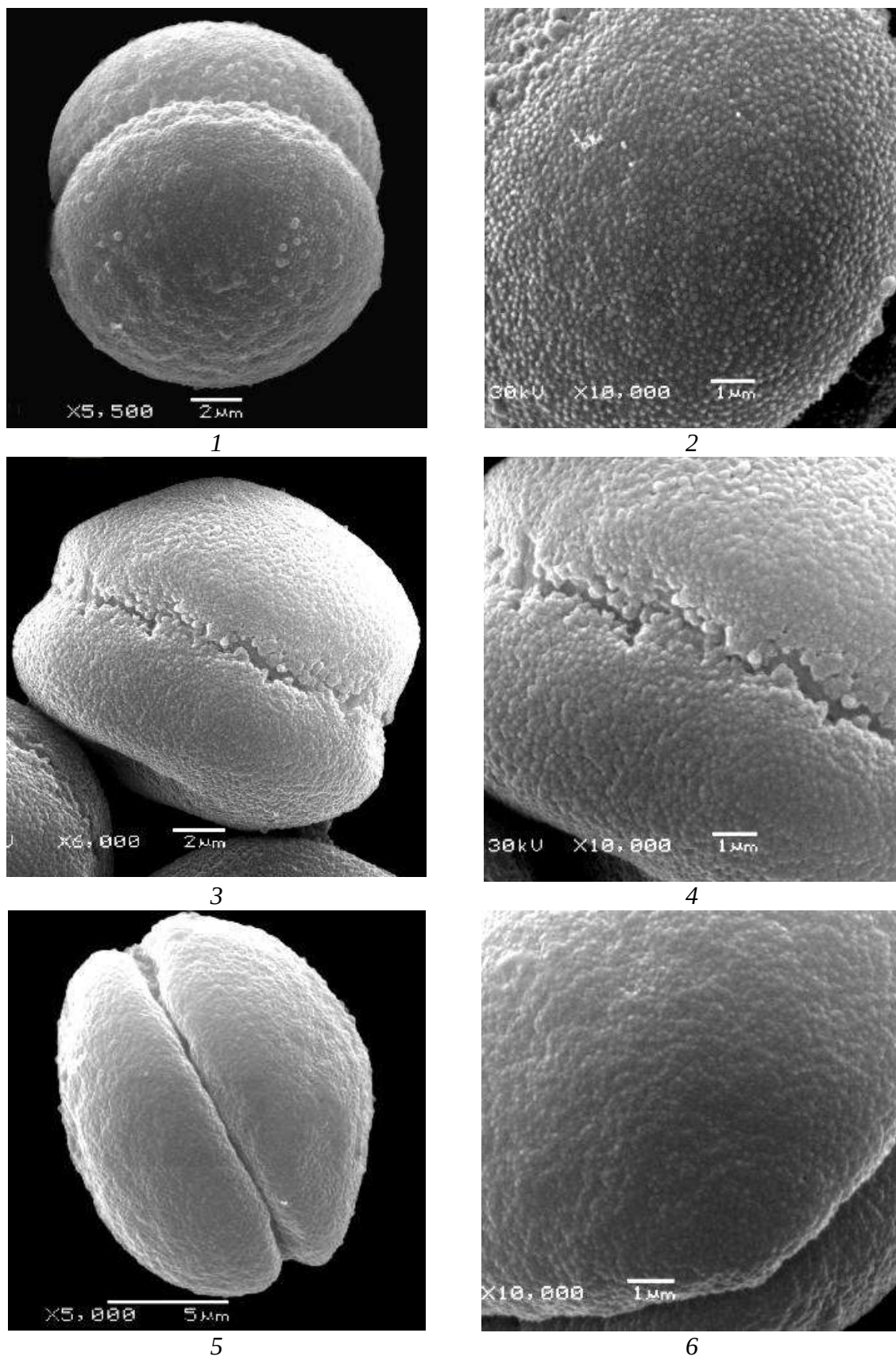


Рис. 75. Пилкові зерна роду *Pedicularis* (СЕМ): 1, 2 – *P. hacquetii*; 3, 4 – *P. kaufmannii*; 5, 6 – *P. sibthorpii*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2, 6 – дрібнозернисто-горбкувата; 4 – дрібнозернисто-горбкувато-перфорована

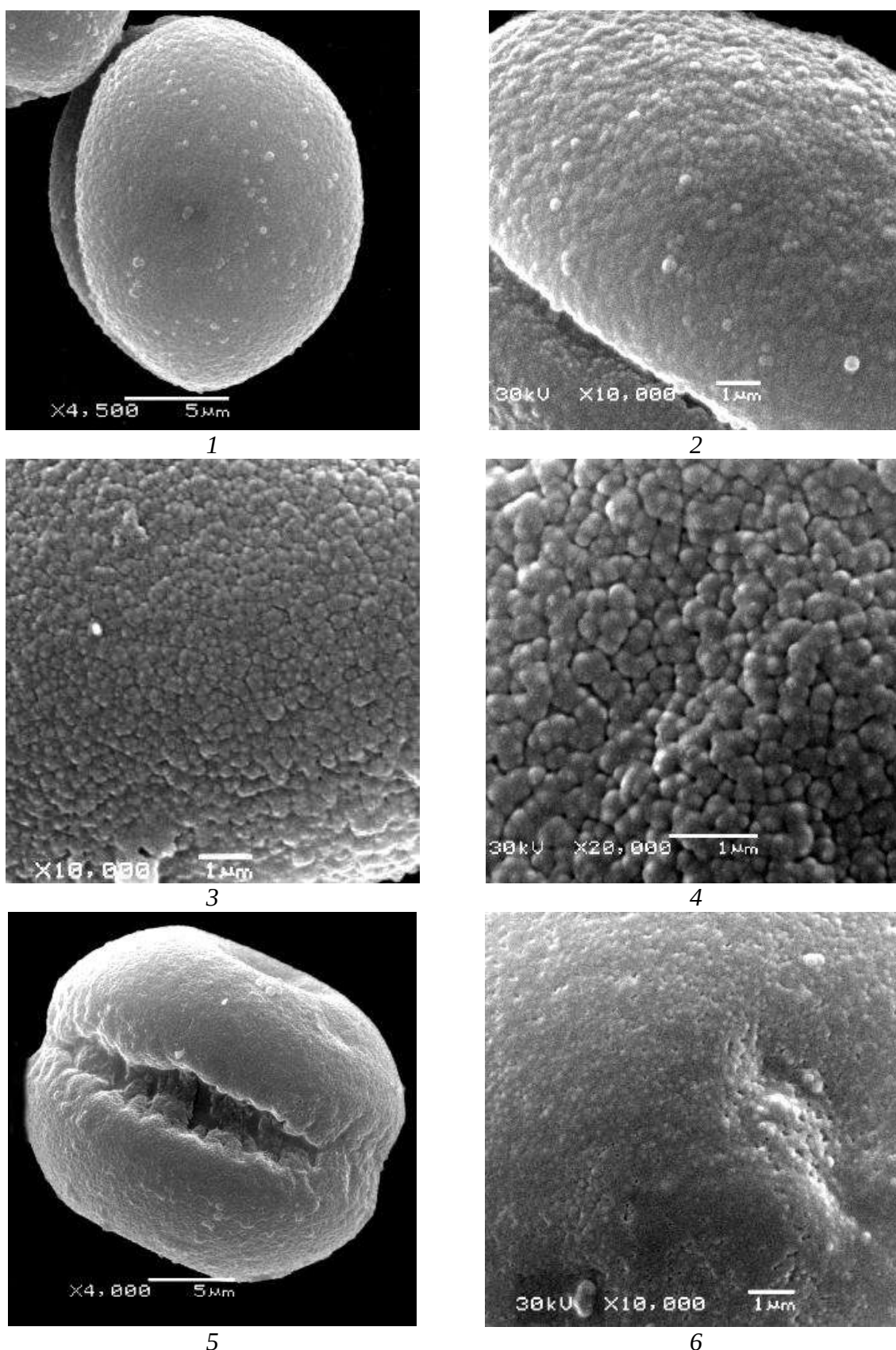


Рис. 76. Пилкові зерна роду *Pedicularis* (СЕМ): 1, 2 – *P. dasystachys*; 3, 4 – *P. sylvatica*; 5, 6 – *P. palustris*; 1, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2 – горбкувато-ямчаста; 3, 4 – дрібнозернисто-горбкувата; 6 – дрібнозернисто-перфорована

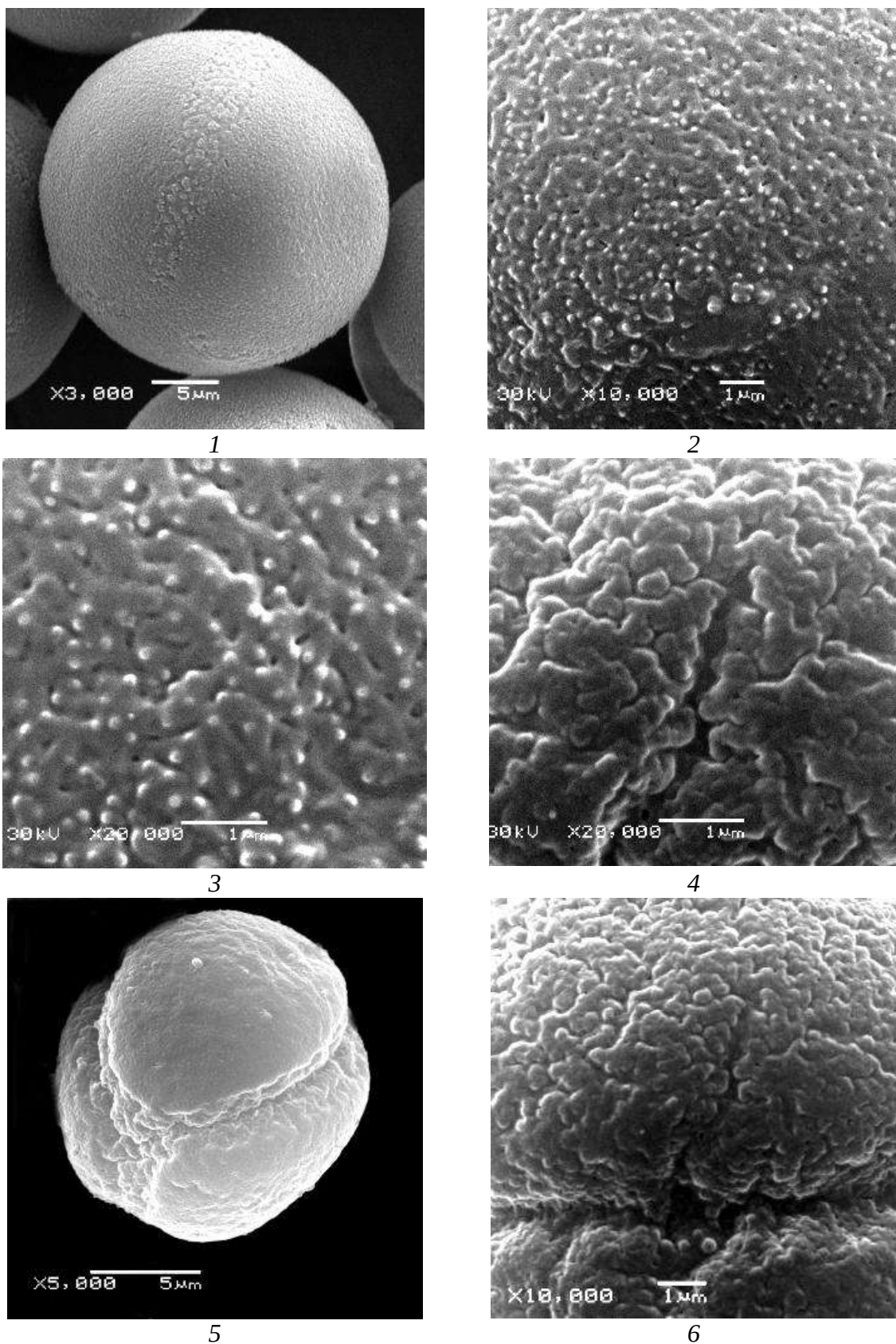


Рис. 77. Пилкові зерна роду *Pedicularis* (SEM): 1–3 – *P. sceptrum-carolinum*; 4–6 – *P. verticillata*; 1 – вигляд з екватора; 5 – вигляд з полюса; скульптура: 2, 3 – дрібнозернисто-перфорована; 4, 6 – сітчасто-паличкова

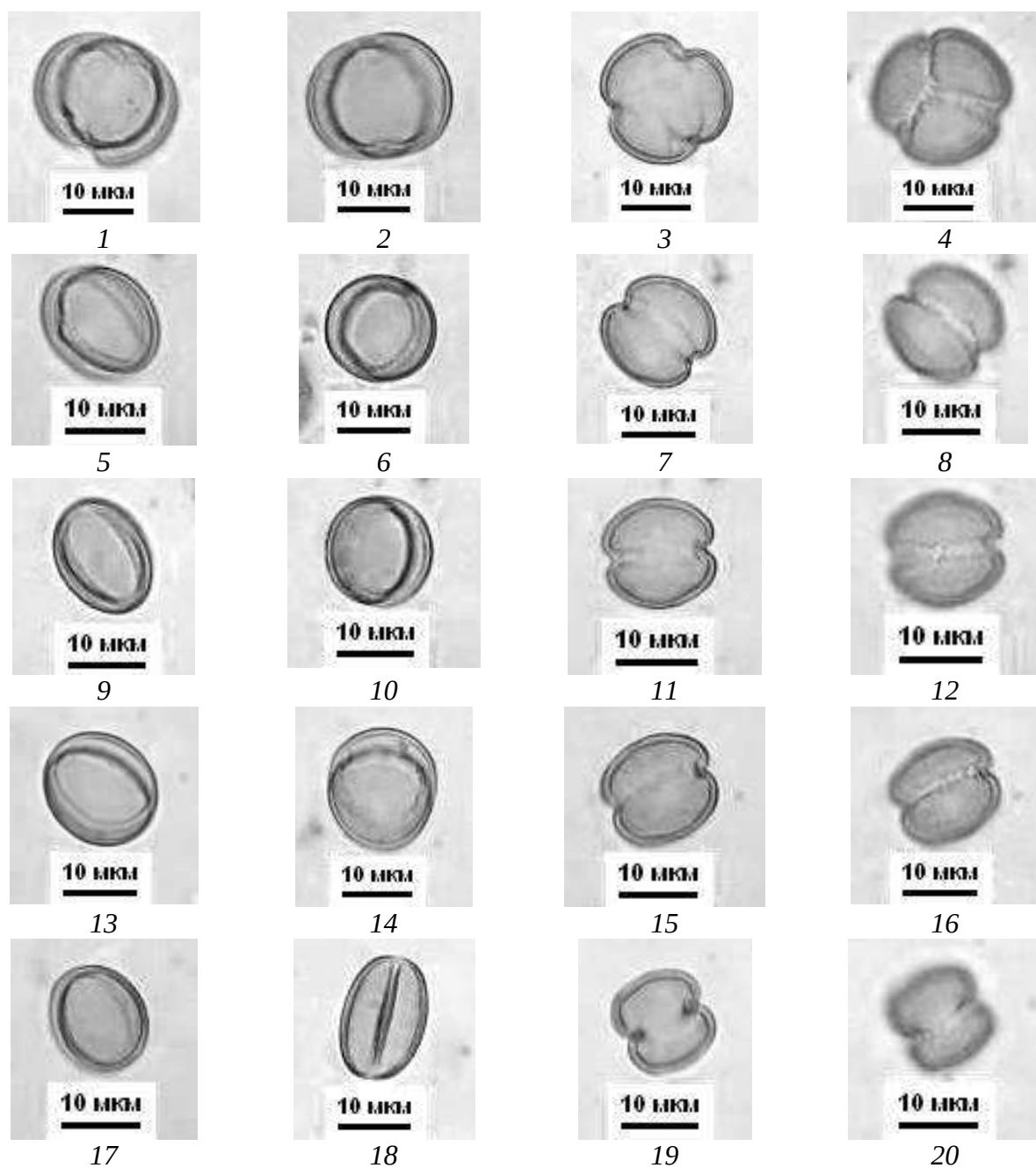


Рис. 78. Пилкові зерна роду *Pedicularis* (СМ): 1–4 – *P. oederi*; 5–8 – *P. exaltata*; 9–12 – *P. hacquetii*; 13–16 – *P. kaufmannii*; 17–20 – *P. sibthorpii*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

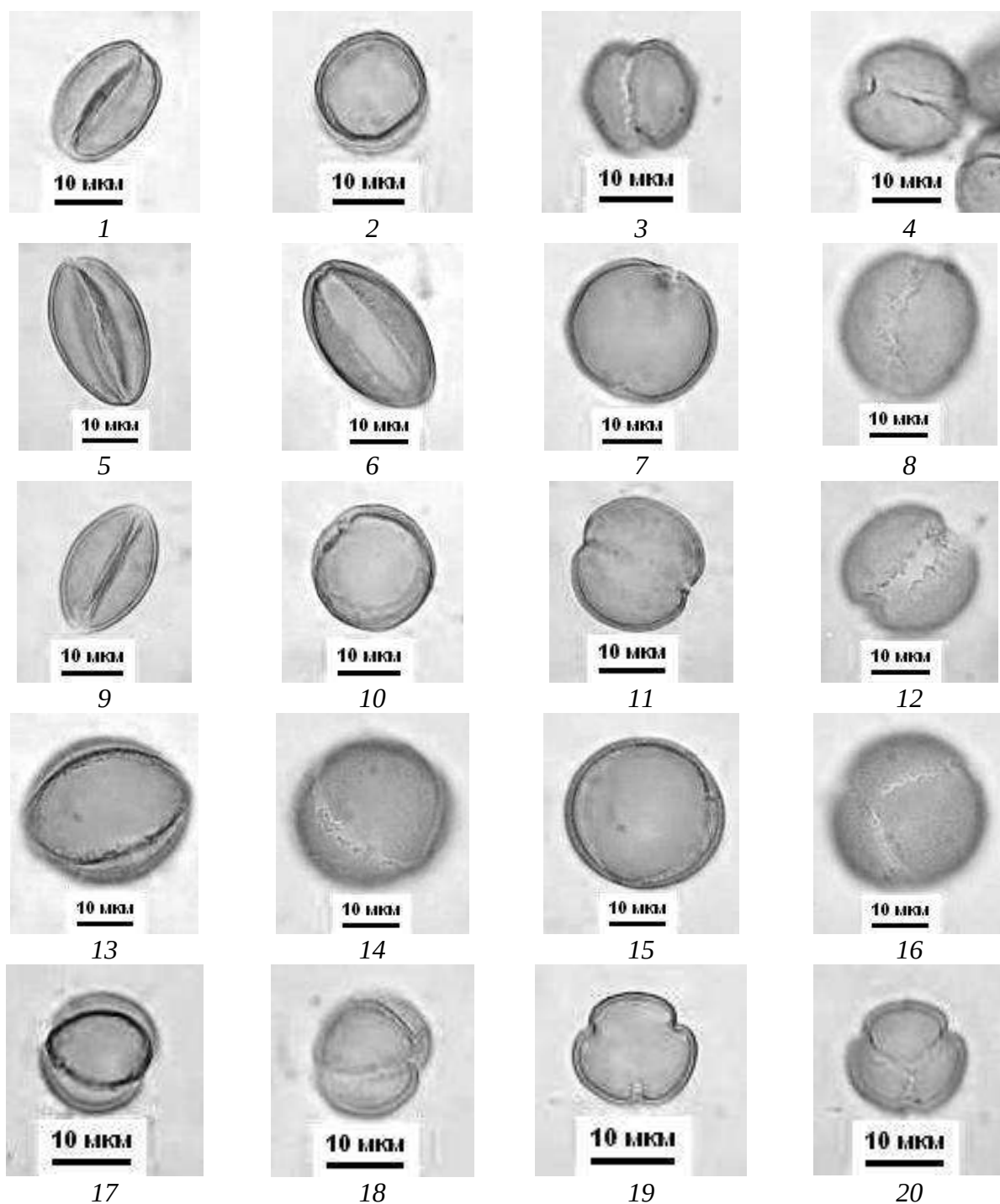


Рис. 79. Пилкові зерна роду *Pedicularis* (СМ): 1–4 – *P. dasystachys*; 5–8 – *P. sylvatica*; 9–12 – *P. palustris*; 13–16 – *P. sceptrum-carolinum*; 17–20 – *P. verticillata*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13–15, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

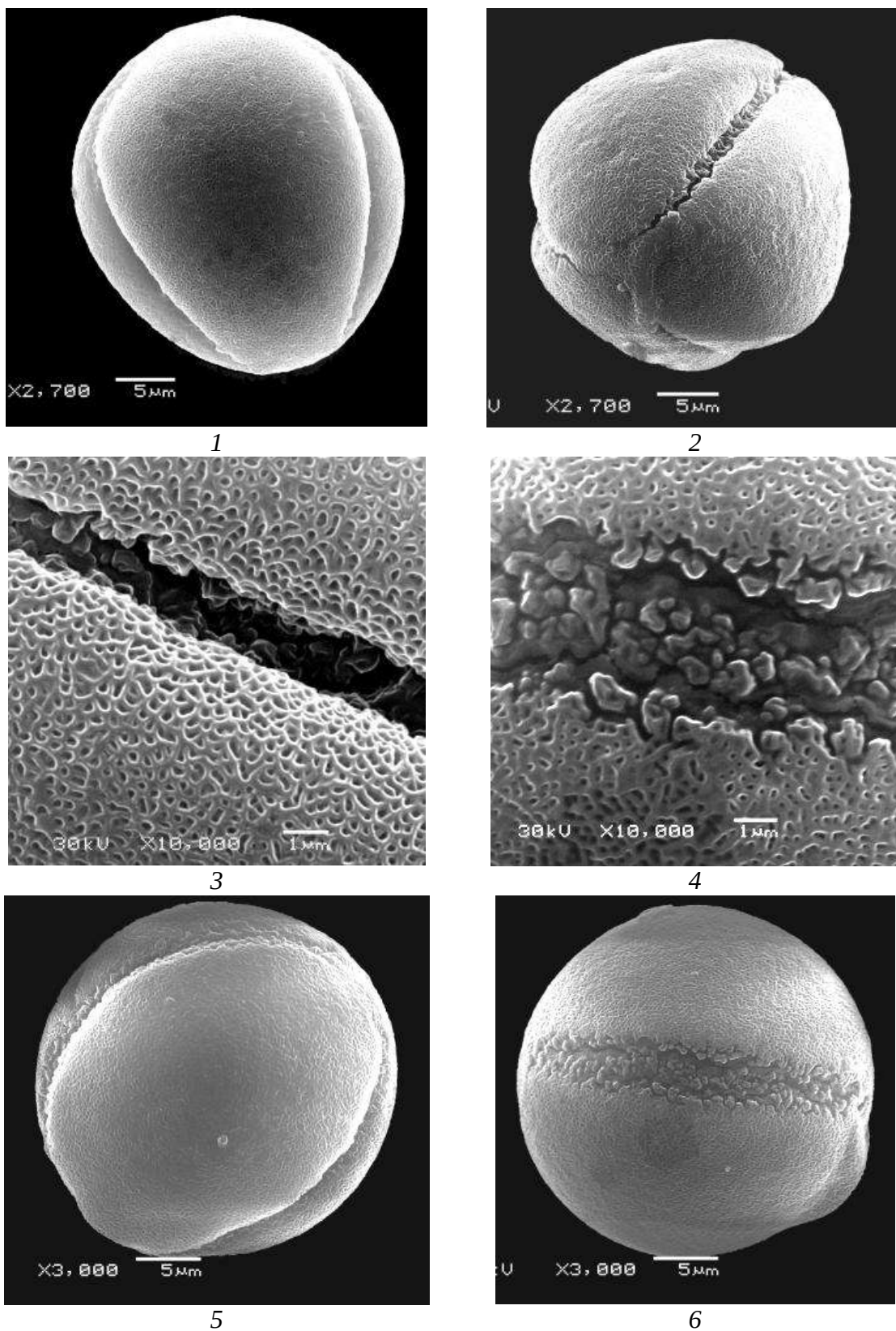


Рис. 80. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СЕМ): 1–3 – *R. minor*; 4–6 – *R. alpinus*; 1, 5, 6 – вигляд з екватора; 2 – вигляд з полюса; 3, 4 – переплетено-дрібносітчаста скульптура

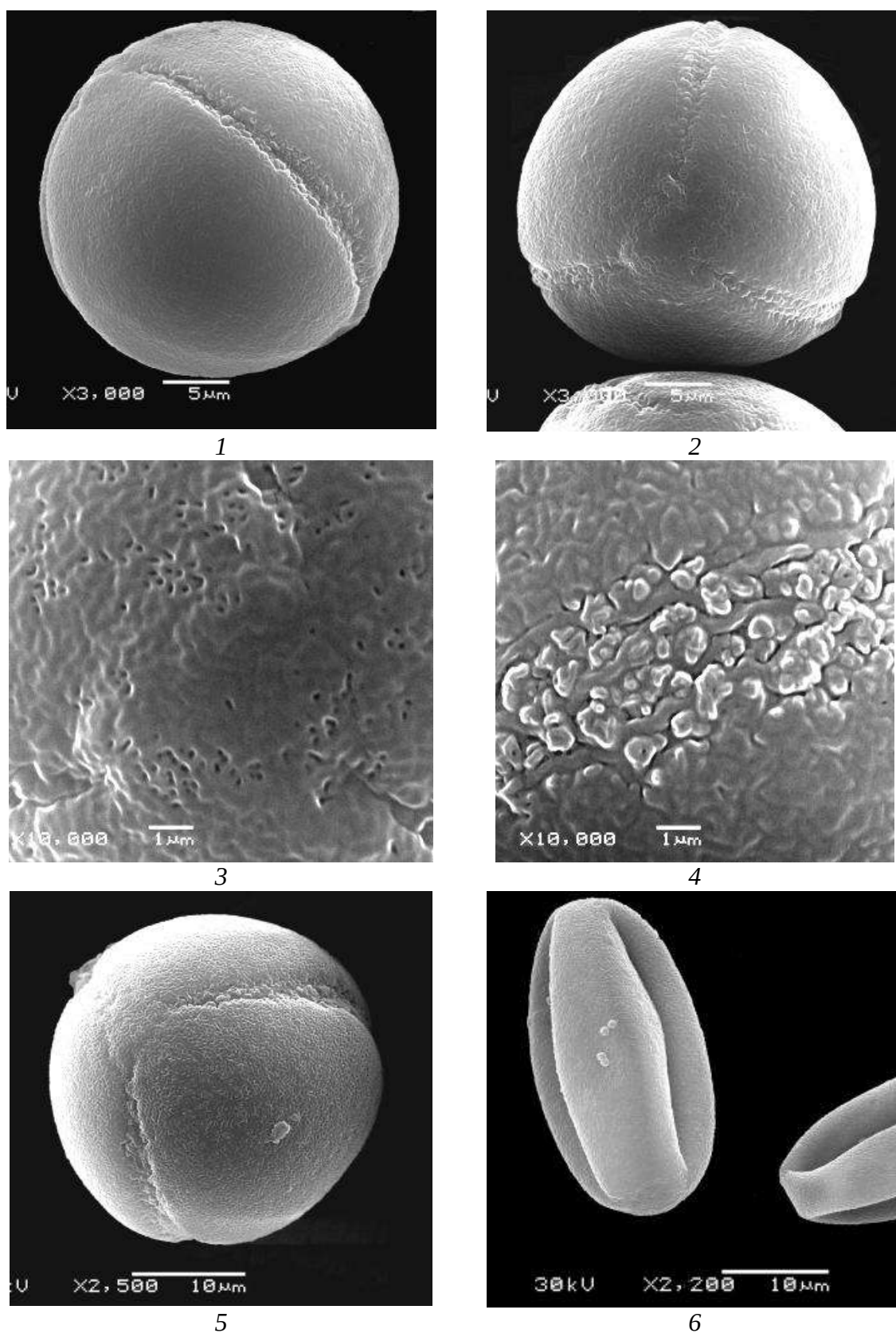


Рис. 81. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СЕМ): 1–3 – *R. major*; 4–6 – *R. vassilczenkoi*; 1, 6 – вигляд з екватора; 2, 5 – вигляд з полюса; скульптура: 3 – зморшкувато-ямчаста; 4 – зморшкувата

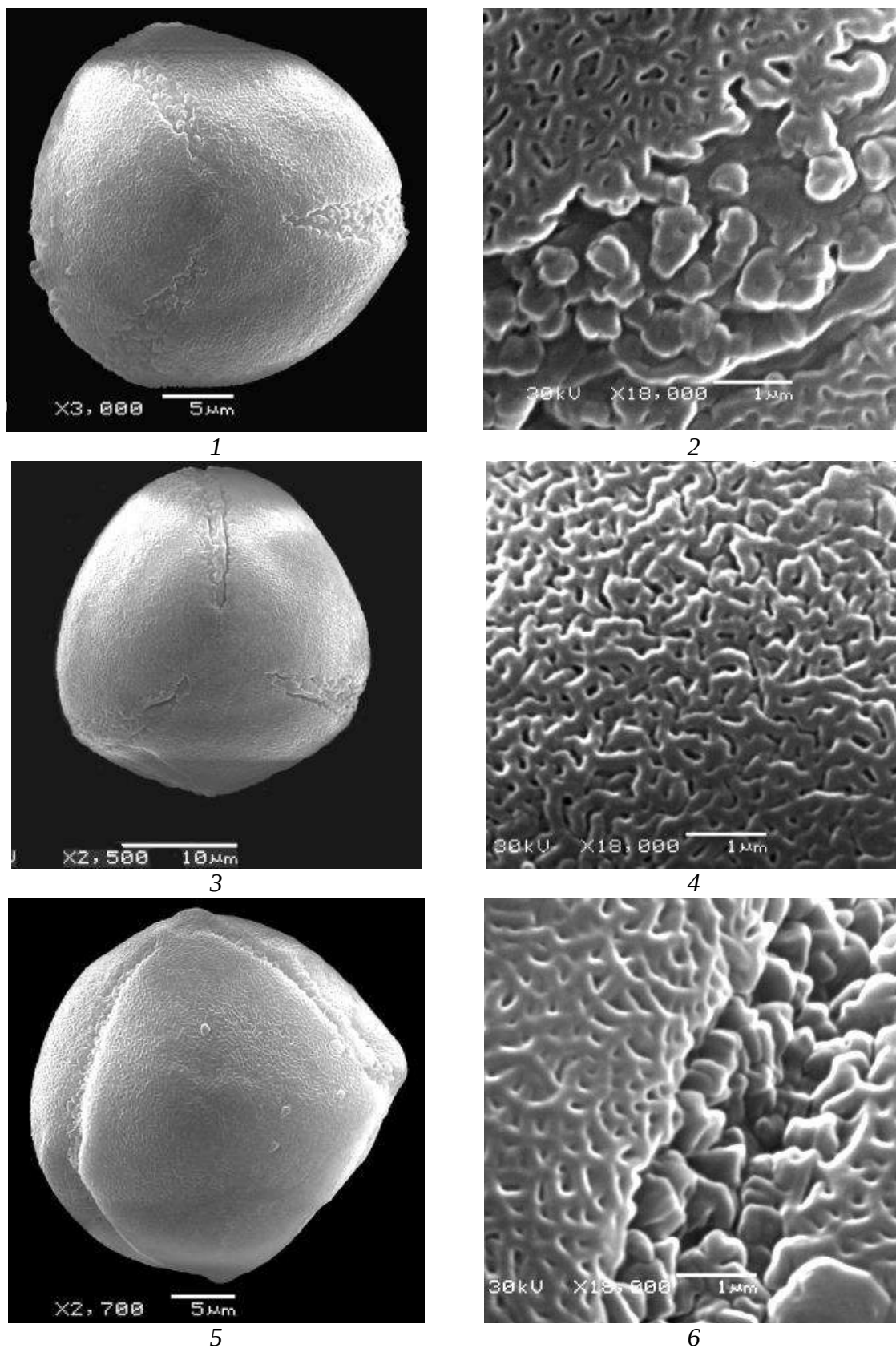


Рис. 82. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СЕМ): 1, 2 – *R. vernalis*; 3, 4 – *R. apterus*; 5, 6 – *R. cretaceus*; 1, 3 – вигляд з полюса; 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2, 6 – переплетено-сітчаста; 4 – зморшкувато-ямчаста

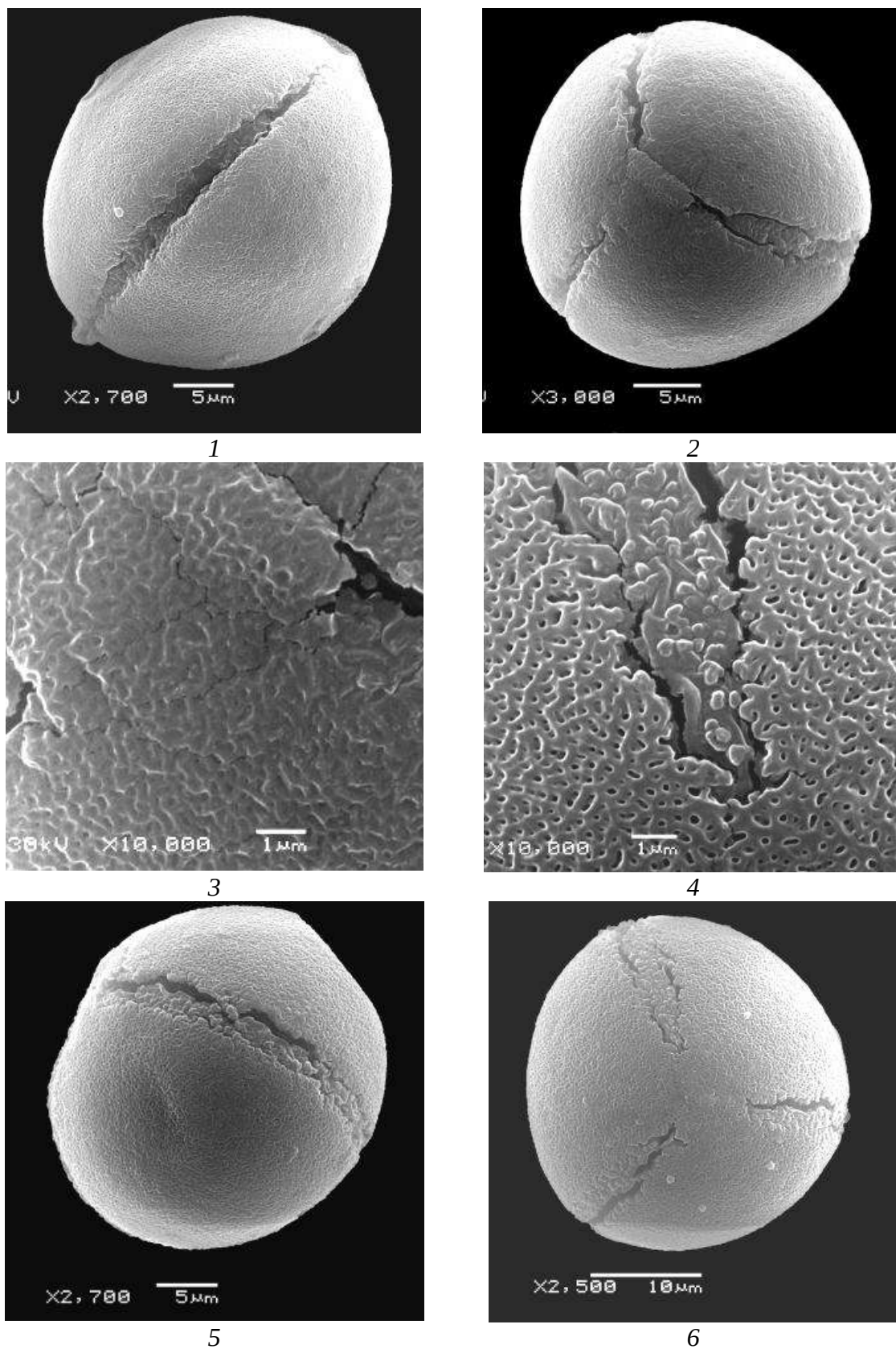


Рис. 83. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СЕМ): 1–3 – *R. serotinus*; 4–6 – *R. songaricus*; 1, 5 – вигляд з екватора; 2, 6 – вигляд з полюса; скульптура: 3 – зморшкувата; 4 – переплетено-дрібносітчаста

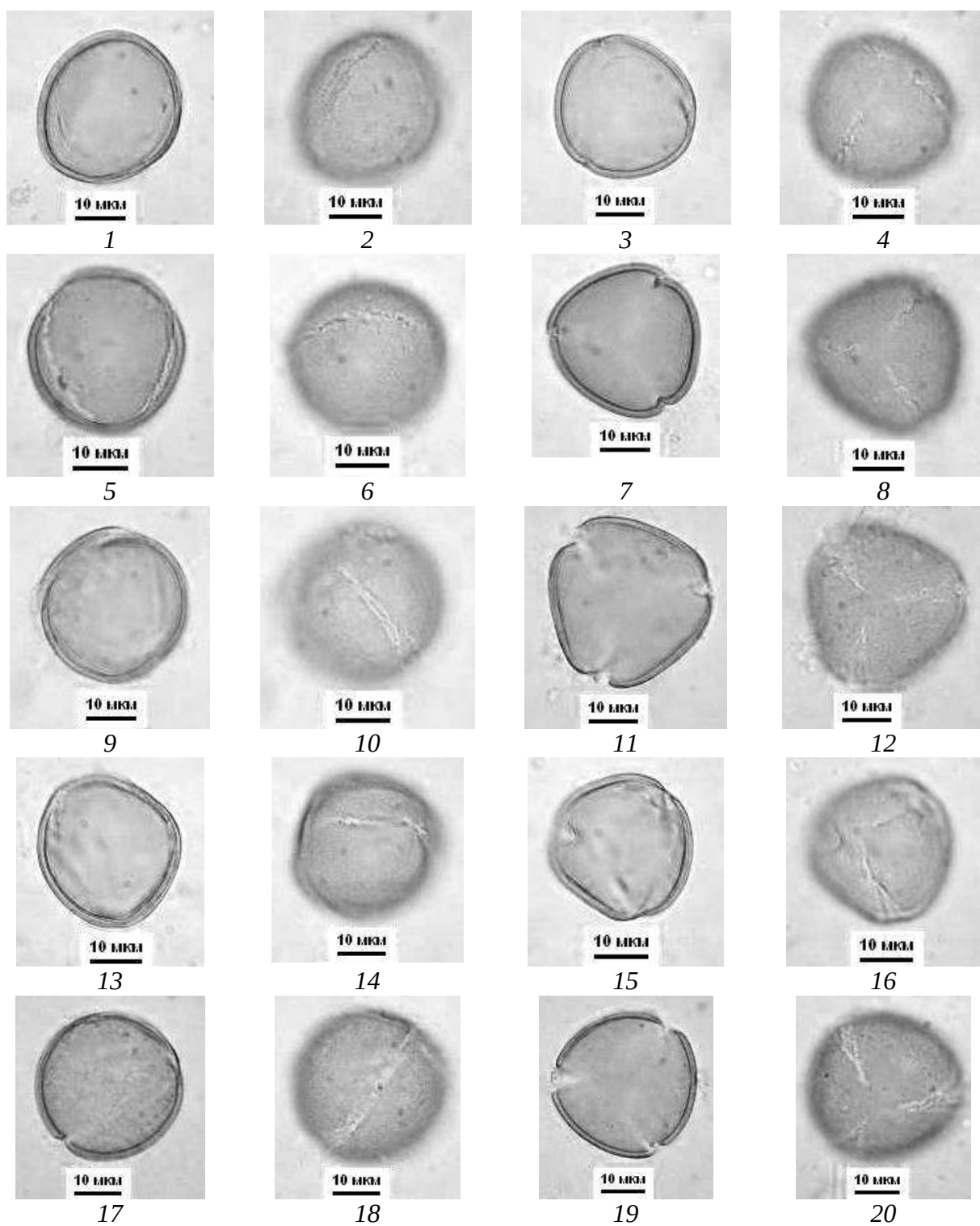


Рис. 84. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СМ): 1–4 – *R. minor*; 5–8 – *R. alpinus*; 9–12 – *R. major*; 13–16 – *R. vassilczenkoi*; 17–20 – *R. vernalis*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

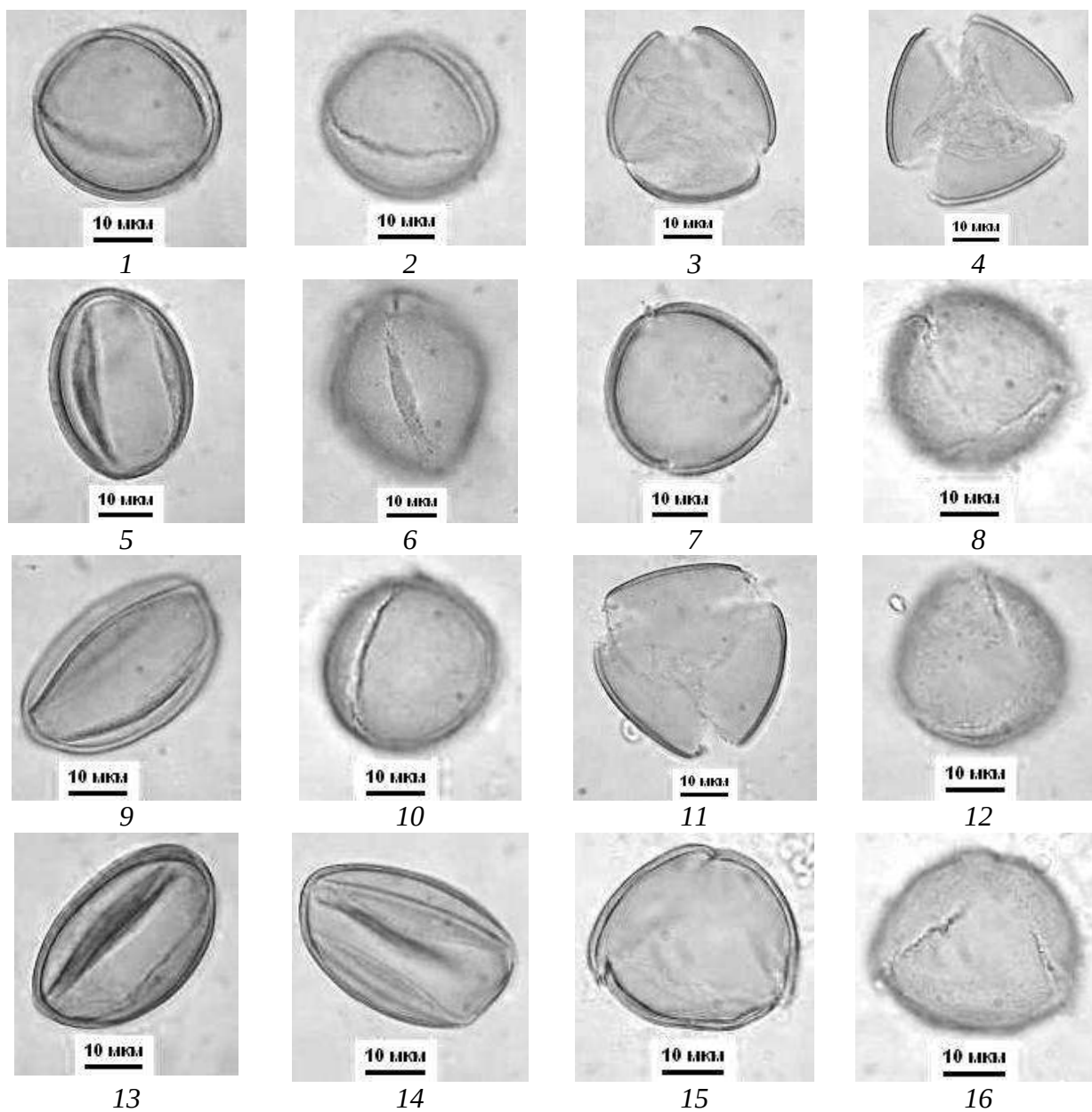


Рис. 85. Пилкові зерна роду *Rhinanthus* (СМ): 1–4 – *R. apterus*; 5–8 – *R. cretaceus*; 9–12 – *R. serotinus*; 13–16 – *R. songaricus*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16 – вигляд з полюса

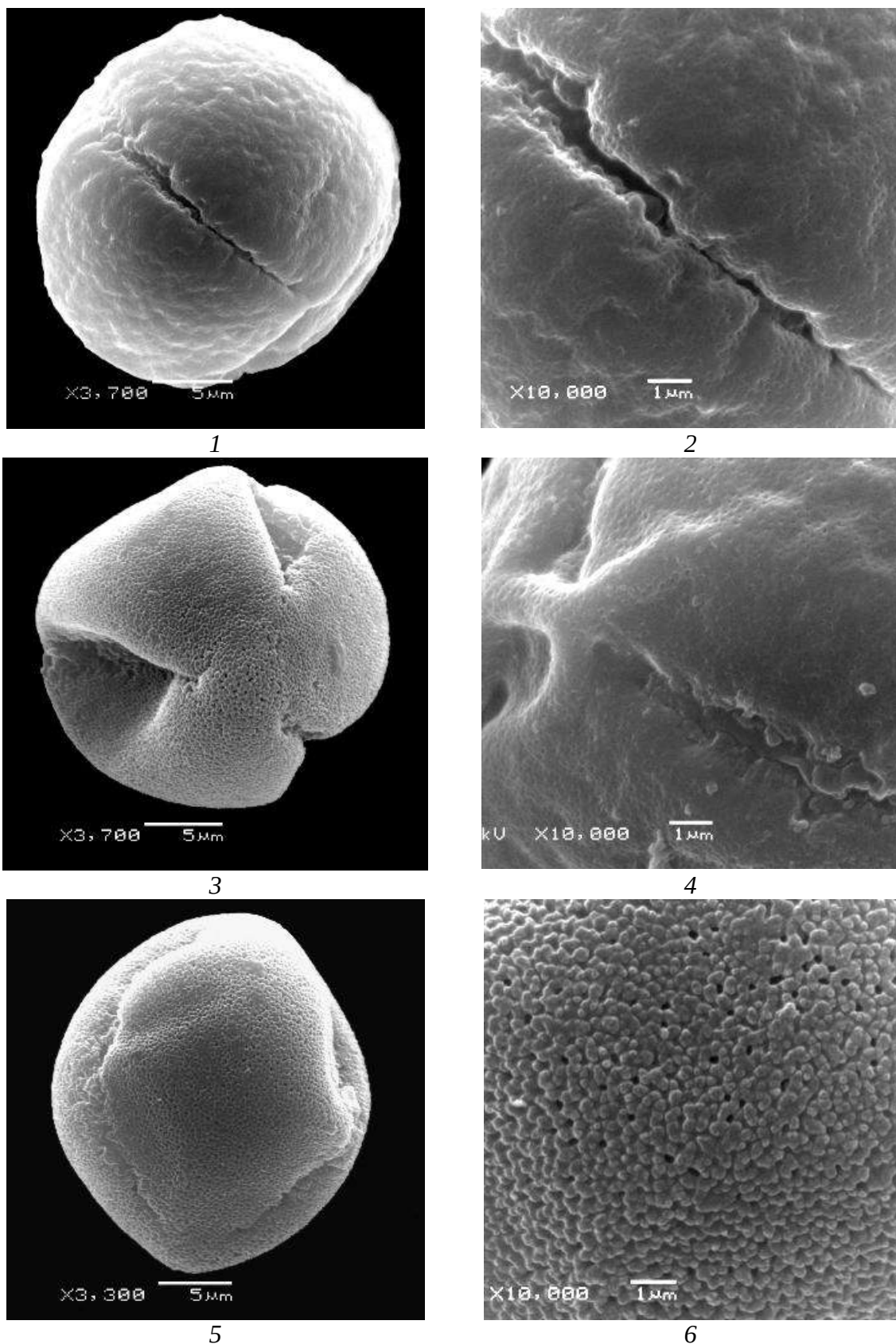


Рис. 86. Пилкові зерна родів *Rhynchocorys* та *Siphonostegia* (СЕМ): 1, 2, 4 – *R. orientalis*; 3, 5, 6 – *S. chinensis*; 1, 5 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з полюса; скульптура: 2, 4 – перфорована; 6 – сітчасто-паличкова

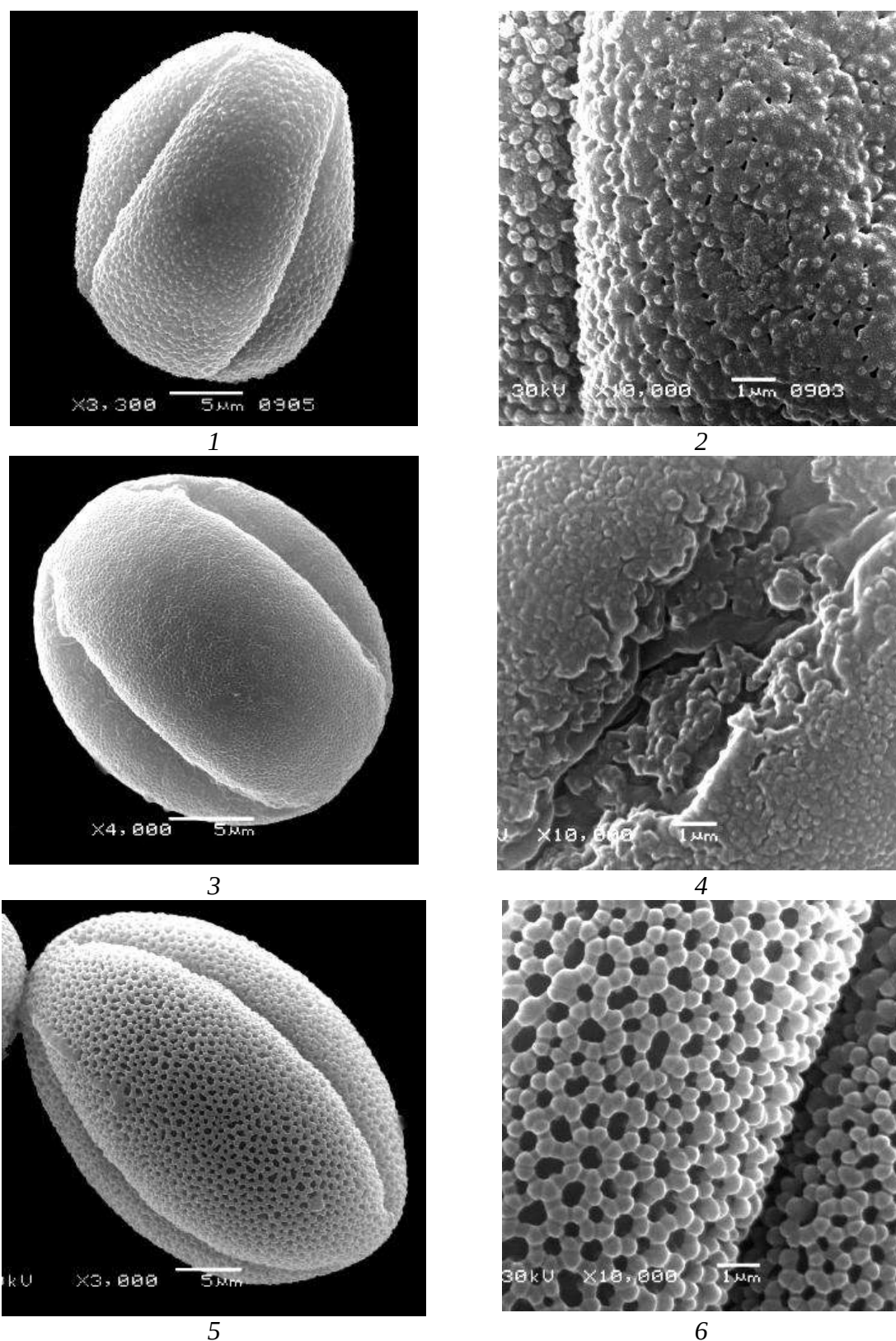


Рис. 87. Пилкові зерна родів *Tozzia*, *Tryphysaria* та *Xylocalyx* (СЕМ): 1, 2 – *T. carpatica*; 3, 4 – *T. eriantha* ssp. *eriantha*; 5, 6 – *X. carteriae*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; скульптура: 2 – зернисто-горбкувато-перфорована; 4 – сітчасто-паличкова; 6 – сітчасто-зірчаста

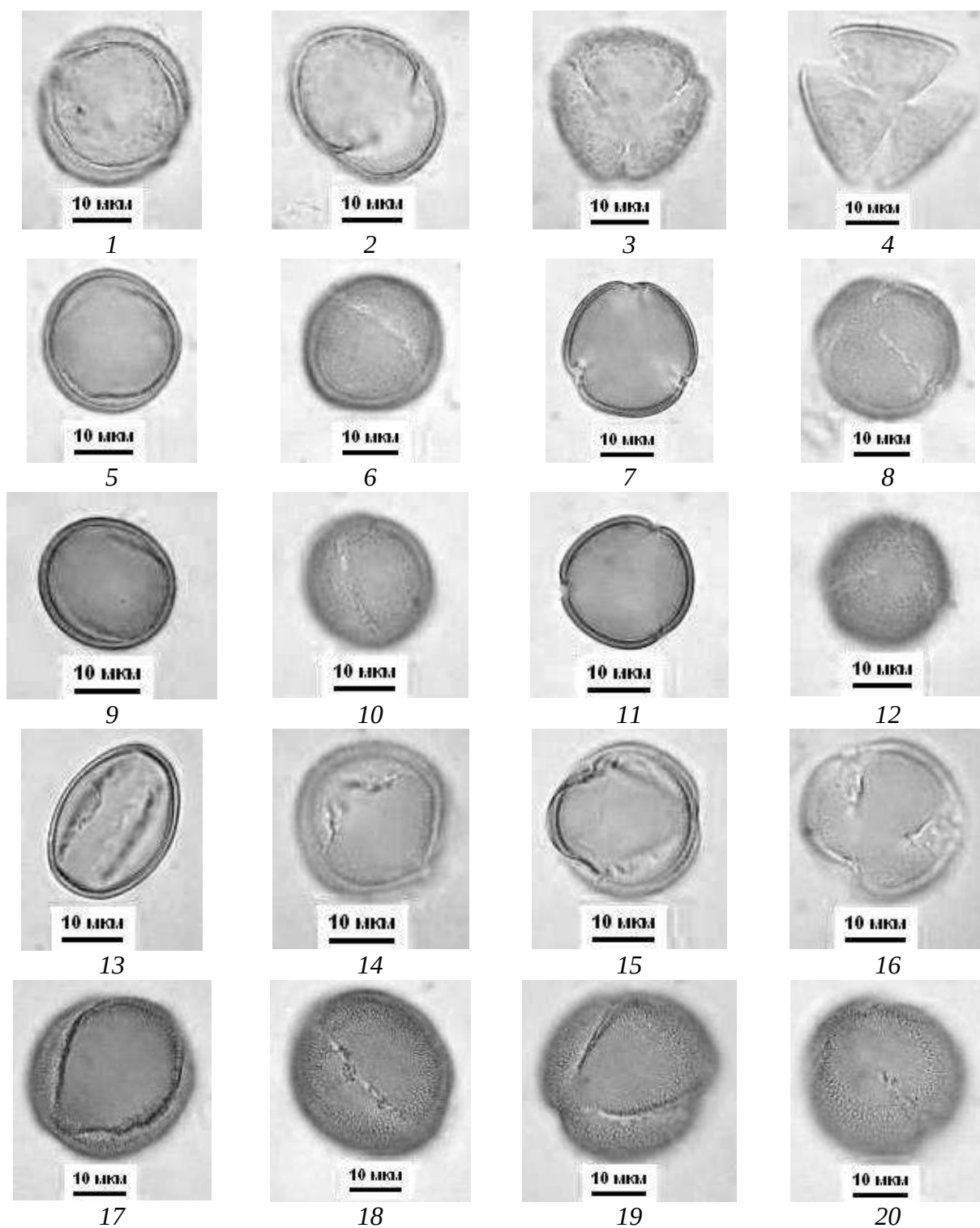


Рис. 88. Пилкові зерна родів *Rhynchospora*, *Siphonostegia*, *Tozzia*, *Tryphysaria* та *Xylocalyx* (CM): 1–4 – *R. orientalis*; 5–8 – *S. chinensis*; 9–12 – *Tozzia carpatica*; 13–16 – *T. eriantha* ssp. *eriantha*; 17–20 – *X. carteriae*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

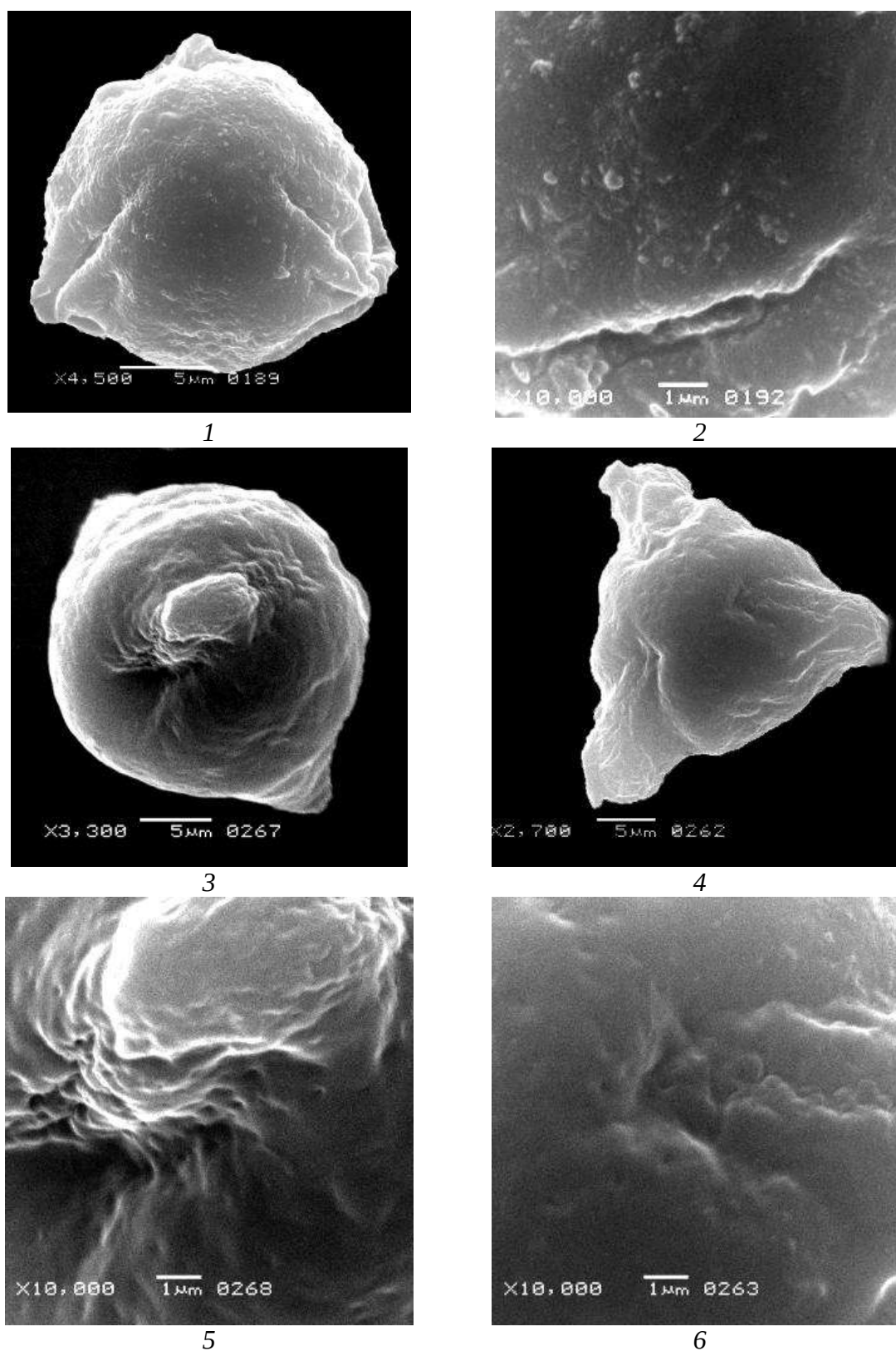


Рис. 89. Пилкові зерна родів *Aloysia* та *Verbena* (СЕМ): 1, 2 – *A. virgata*; 3–6 – *V. officinalis*; 1, 4 – вигляд з полюса; 3 – вигляд з екватора; 2, 5, 6 – гладенька скульптура

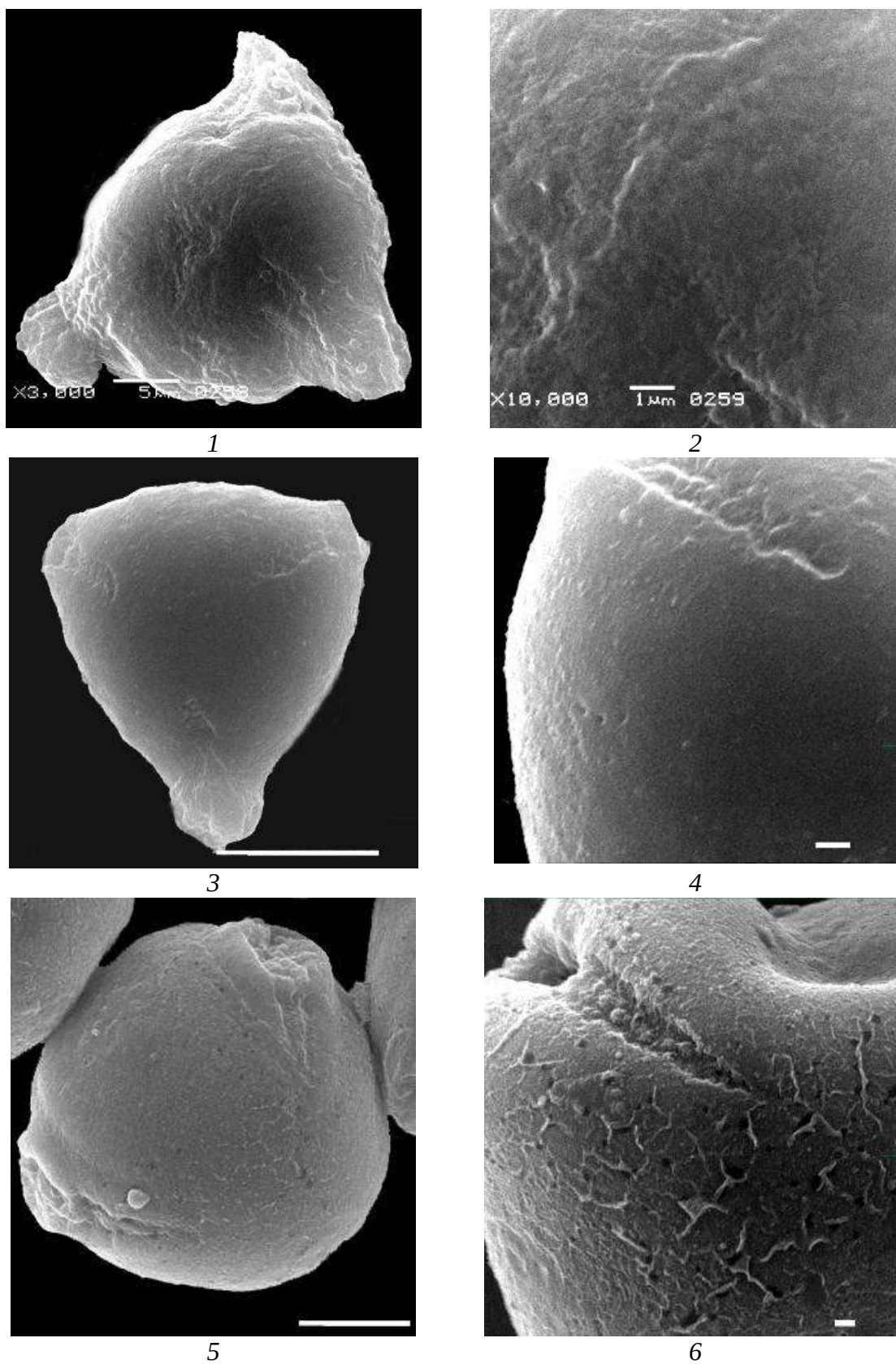


Рис. 90. Пилкові зерна роду *Verbena* (СЕМ): 1, 2 – *V. supina*; 3, 4 – *V. urticifolia*; 5, 6 – *V. canadensis*; 1, 3 – вигляд з полюса; 5 – вигляд з полюса і екватора; скульптура: 2, 4 – гладенька; 6 – зморшкувато-гладенька

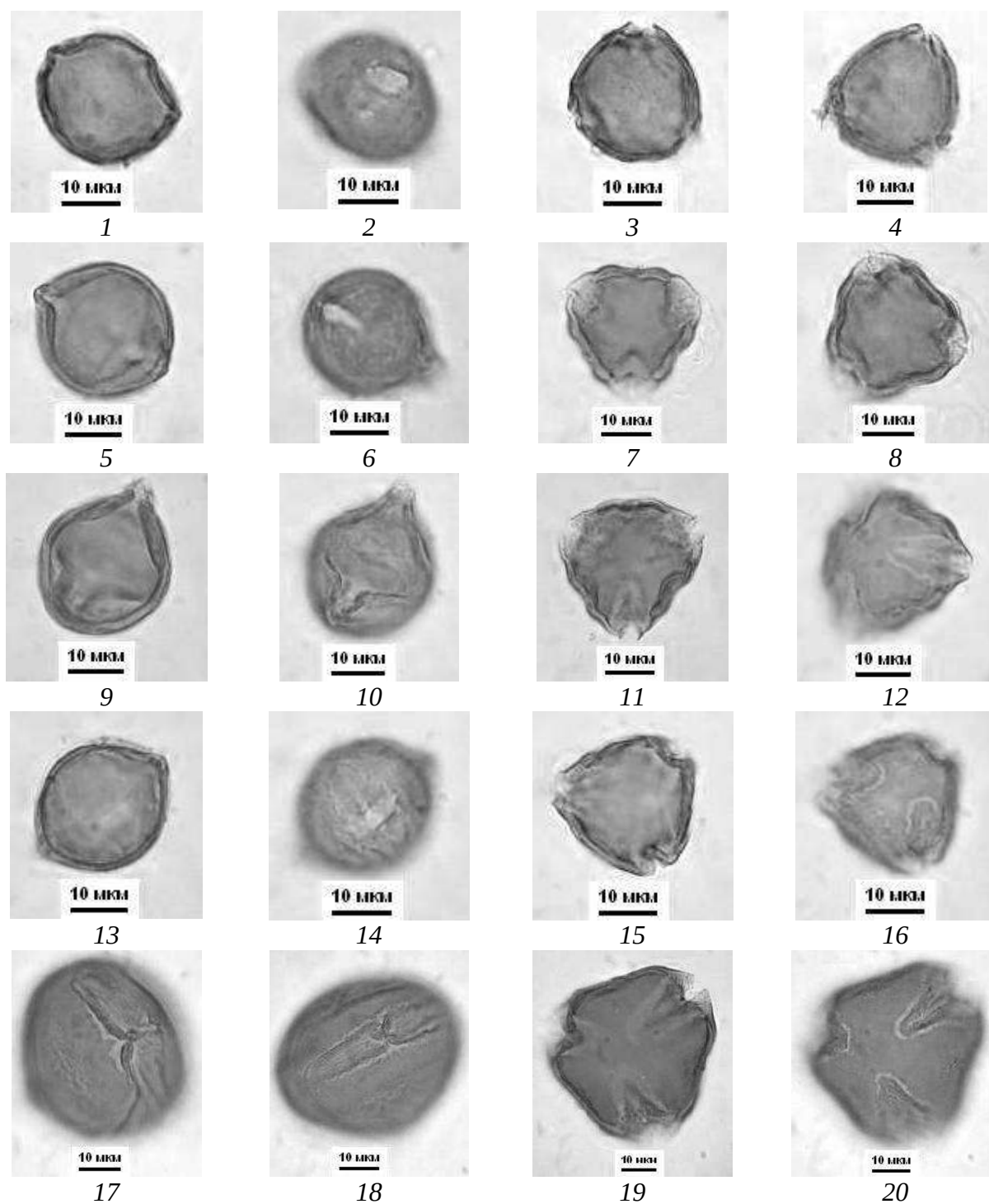


Рис. 91. Пилкові зерна родів *Aloysia* та *Verbena* (СМ): 1–4 – *A. virgata*; 5–8 – *V. officinalis*; 9–12 – *V. supina*; 13–16 – *V. urticifolia*; 17–20 – *V. canadensis*; 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса

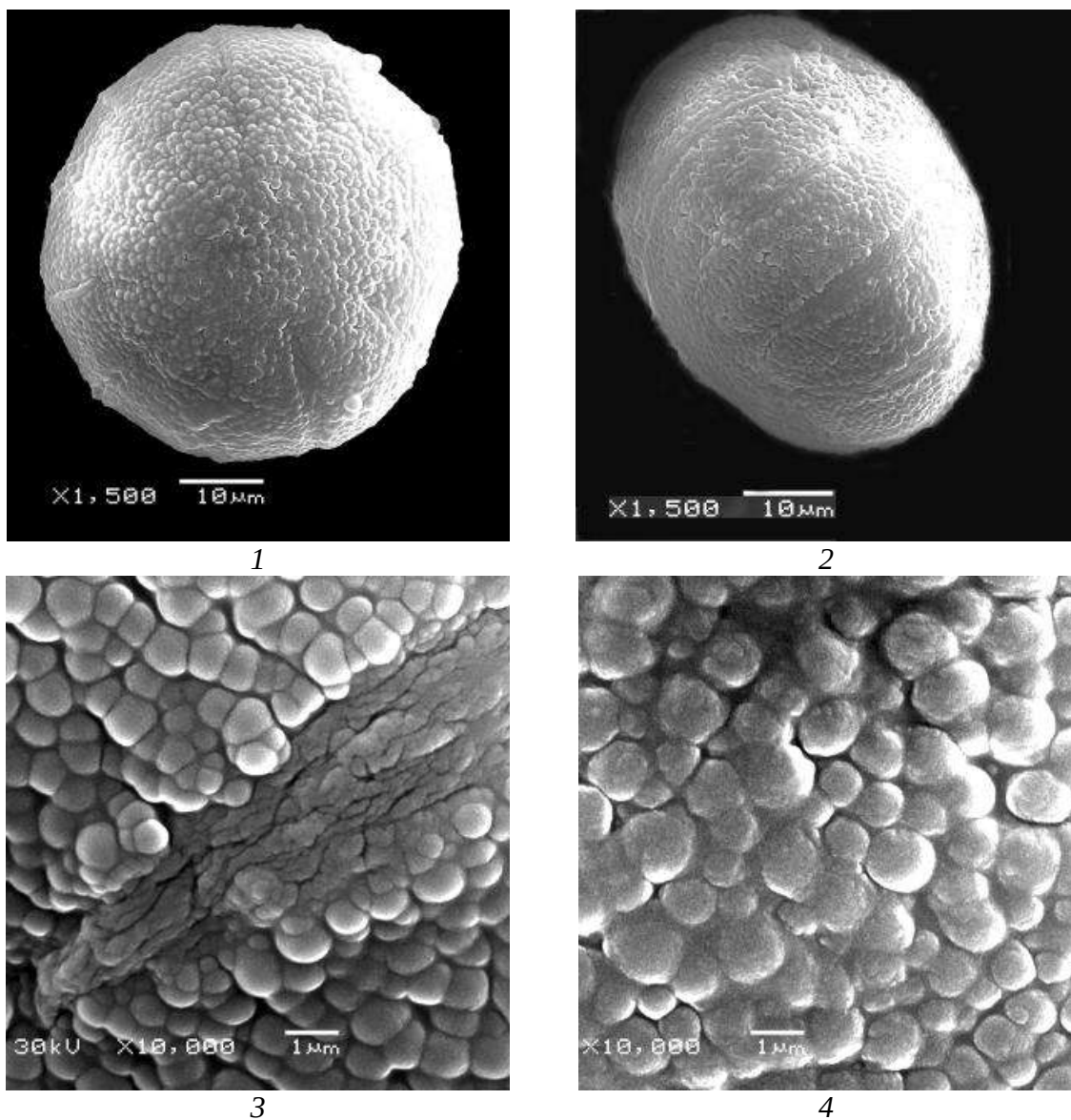


Рис. 92. Пилкові зерна роду *Sesamum* (СЕМ): 1–4 – *S. indicum*; 1 – вигляд з полюса; 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – бородавчаста скульптура

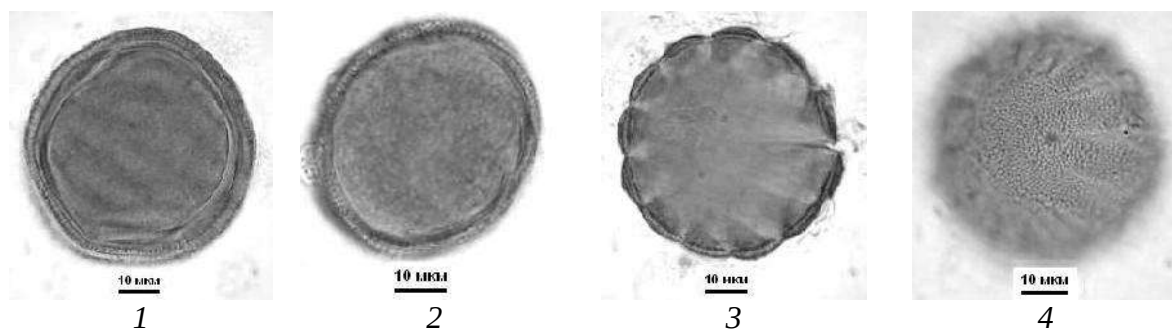


Рис. 93. Пилкові зерна роду *Sesamum* (СМ): 1–4 – *S. indicum*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

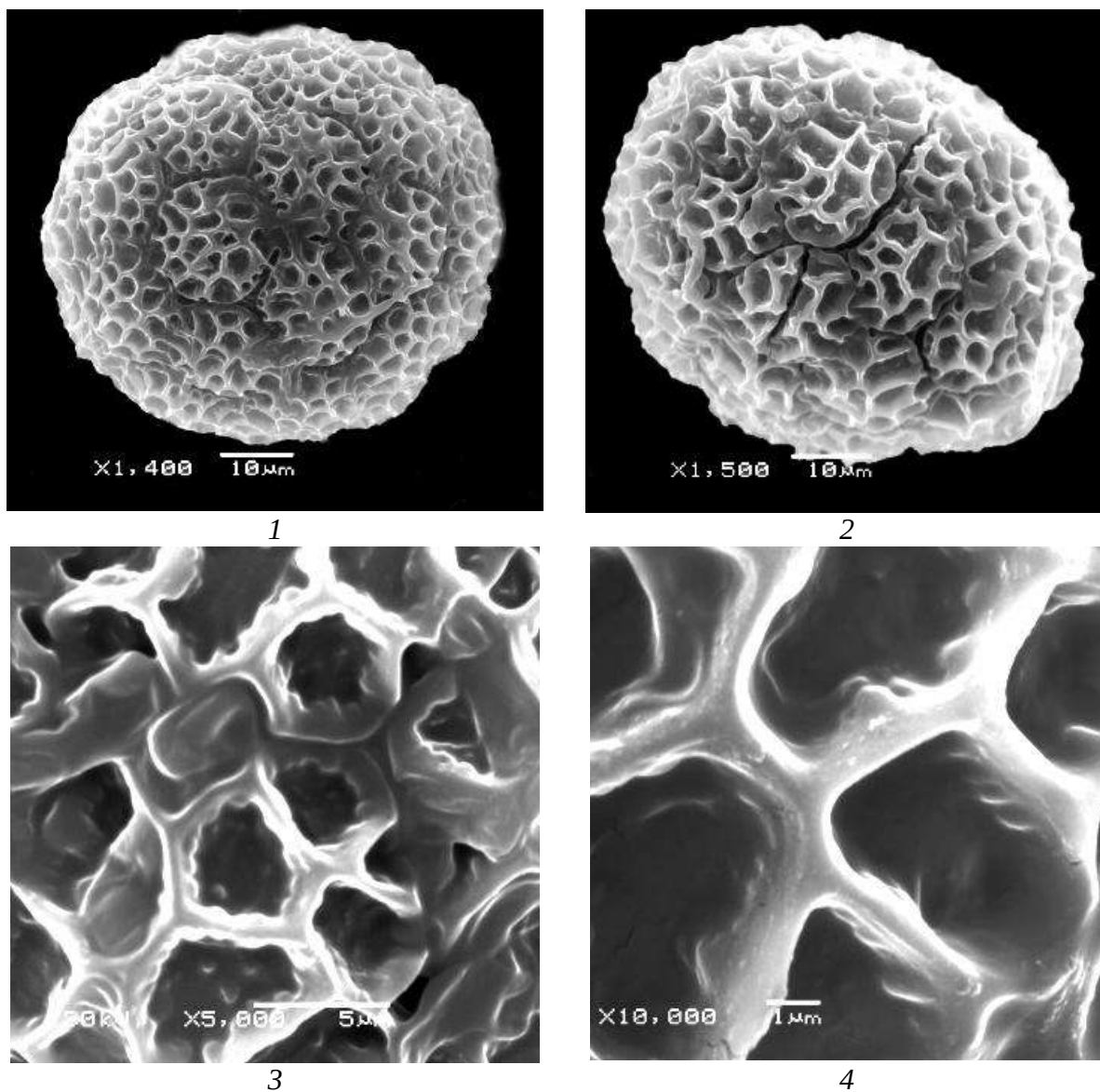


Рис. 94. Пилкові зерна роду *Martynia* (СЕМ): 1–4 – *M. proboscidea*; 1, 2 – загальний вигляд; 3, 4 – великосітчаста скульптура

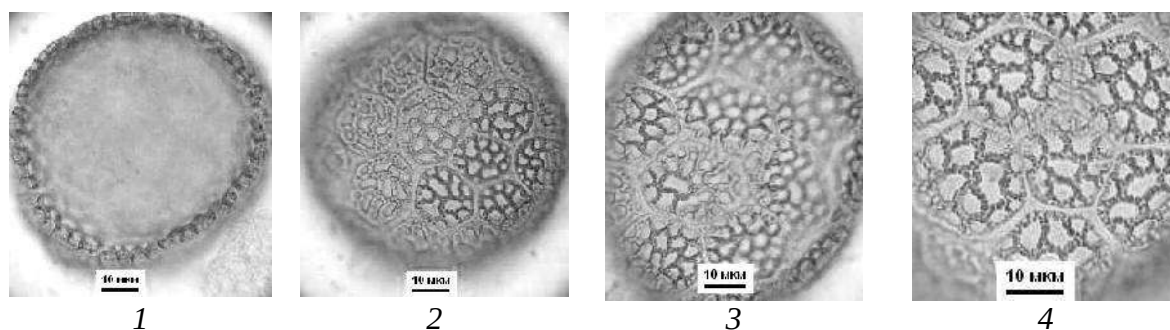


Рис. 95. Пилкові зерна роду *Martynia* (СМ): 1–4 – *M. proboscidea*; 1, 2 – загальний вигляд; 3, 4 – скульптура поверхні

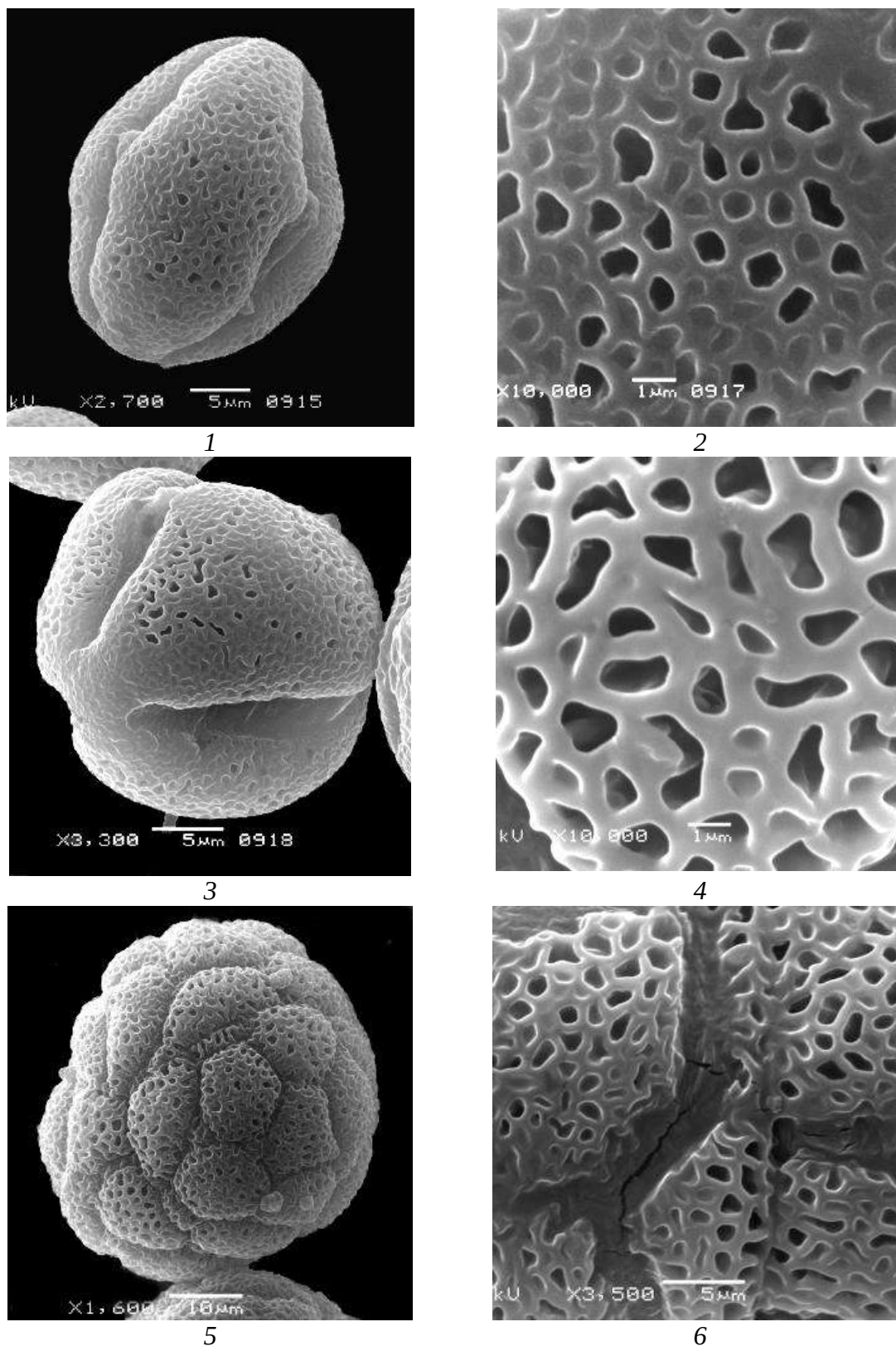


Рис. 96. Пилкові зерна роду *Campsis* та *Catalpa* (СЕМ): 1–3 – *C. radicans*; 4–6 – *Catalpa bignonioides*; 1 – вигляд з екватора; 3 – вигляд з екватора і полюса; 5 – загальний вигляд; 2, 4, 6 – сітчаста скульптура

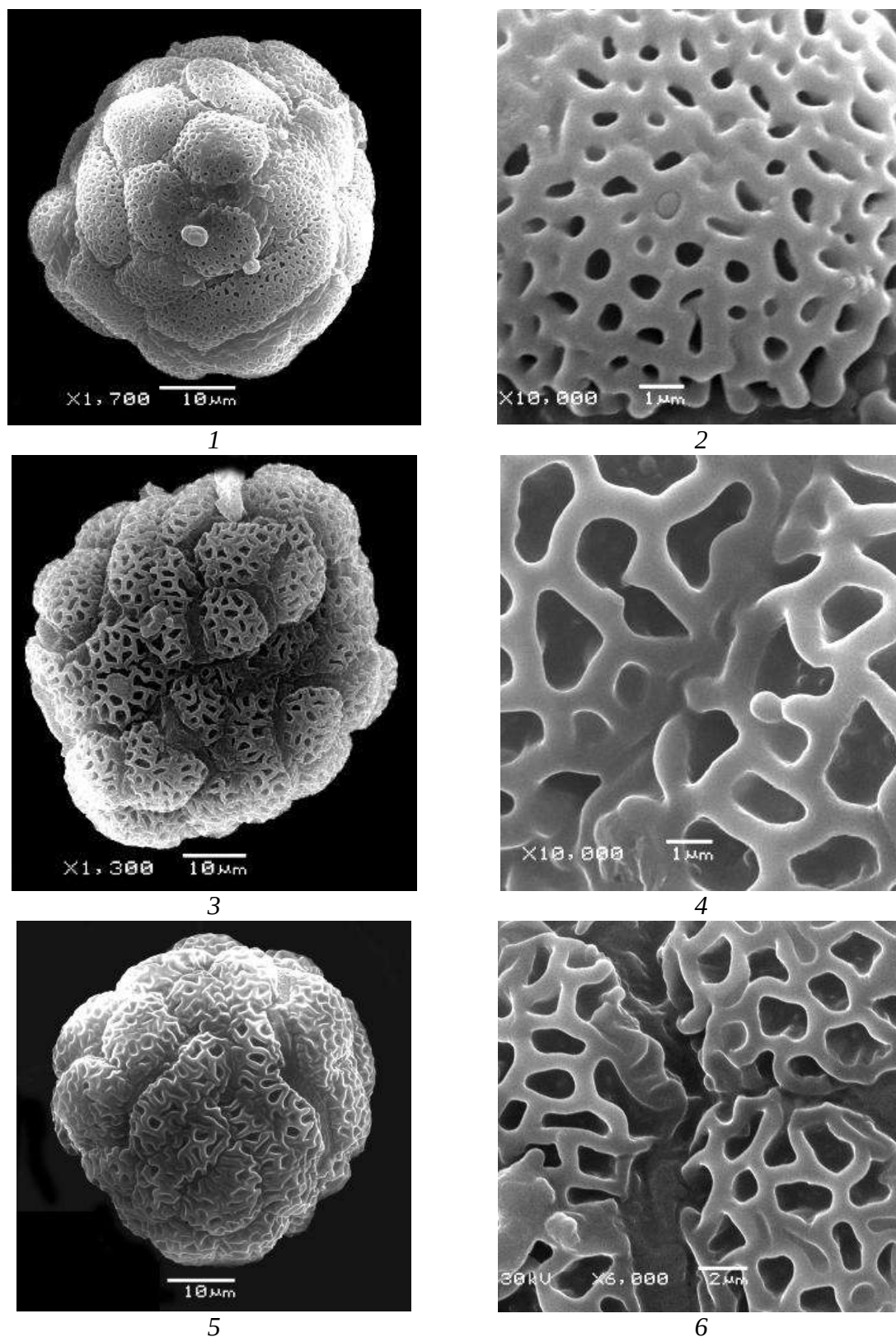


Рис. 97. Пилкові зерна роду *Catalpa* (СЕМ): 1, 2 – *C. ovata*; 3–6 – *C. speciosa*; 1, 3, 5 – загальний вигляд; скульптура: 2 – дрібносітчаста; 4, 6 – великосітчаста

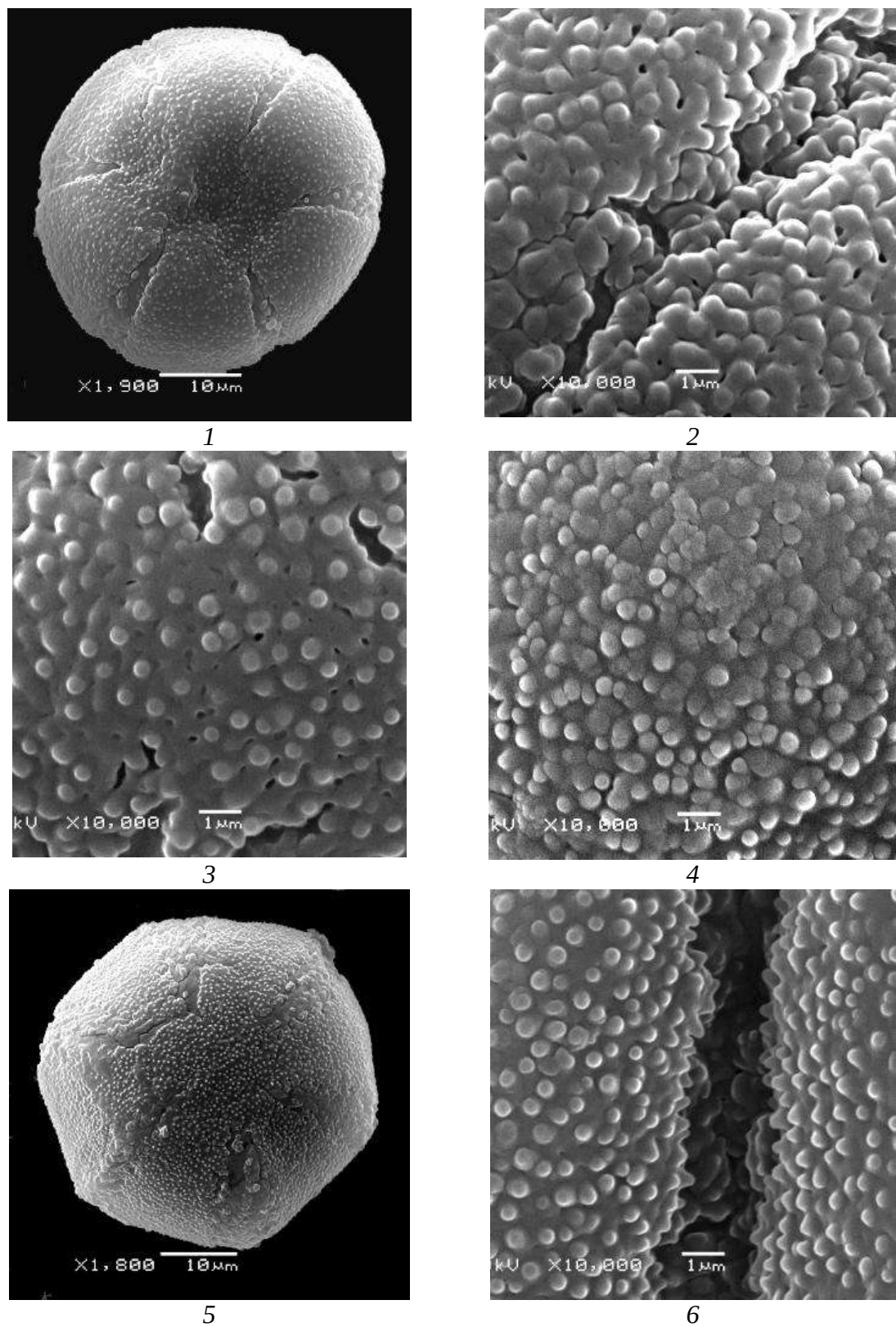


Рис. 98. Пилкові зерна родів *Incarvillea* та *Niedzwiedzka* (СЕМ): 1–3 – *In. oldae*; 4–6 – *N. semiretschenskia*; 3, 5 – вигляд з полюса; скульптура: 2, 3 – шипикувато-перфорована; 4, 6 – шипикувата

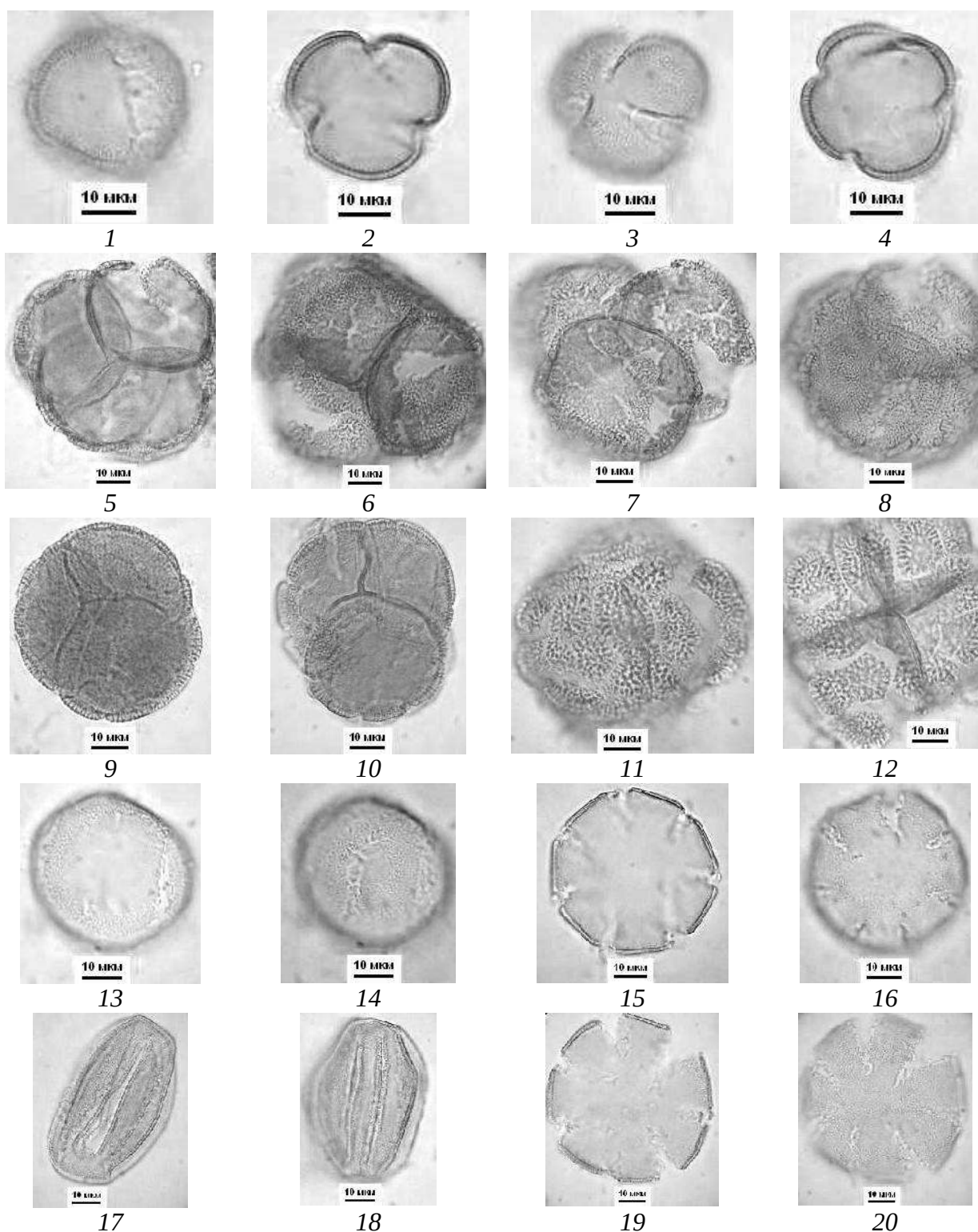


Рис. 99. Пилкові зерна родів *Campsis*, *Catalpa*, *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* (СМ): 1–4 – *C. radicans*; 5–8 – *C. bignonioides*; 9, 10 – *C. ovata*; 11, 12 – *C. speciosa*; 13–16 – *Incarvillea oldae*; 17–20 – *N. semiretschenskia*; 1, 14, 17, 18 – вигляд з екватора; 2–4, 15, 16, 19, 20 – вигляд з полюса; 5–12 – тетради, загальний вигляд

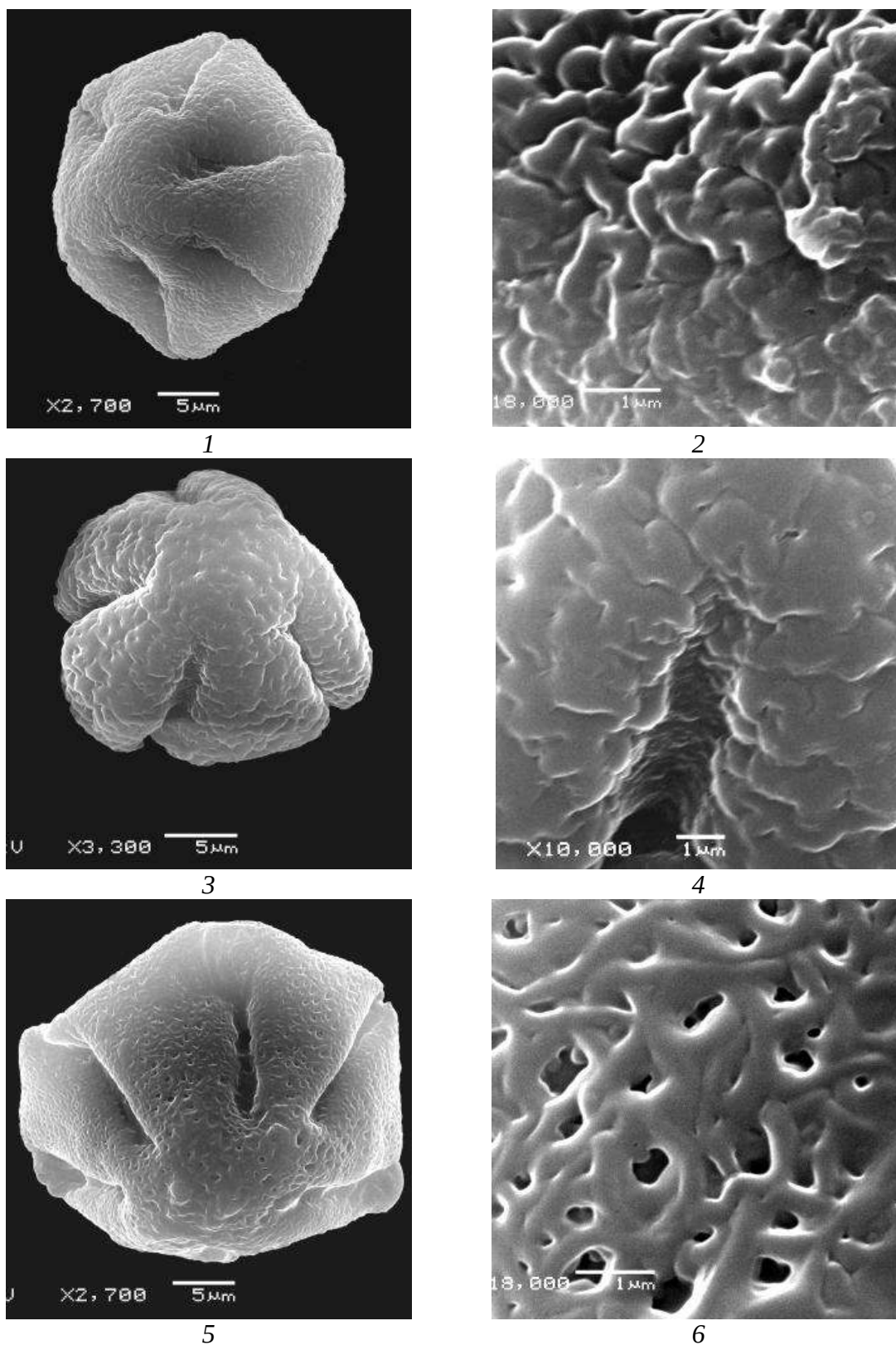


Рис. 100. Пилкові зерна роду *Pinguicula* (СЕМ): 1, 2 – *P. alpina*; 3, 4 – *P. villosa*; 5, 6 – *P. vulgaris*; 1, 3, 5 – вигляд з полюса; скульптура: 2 – зморшкувата; 4 – зморшкувато-ямчаста; 6 – зморшкувато-сітчаста

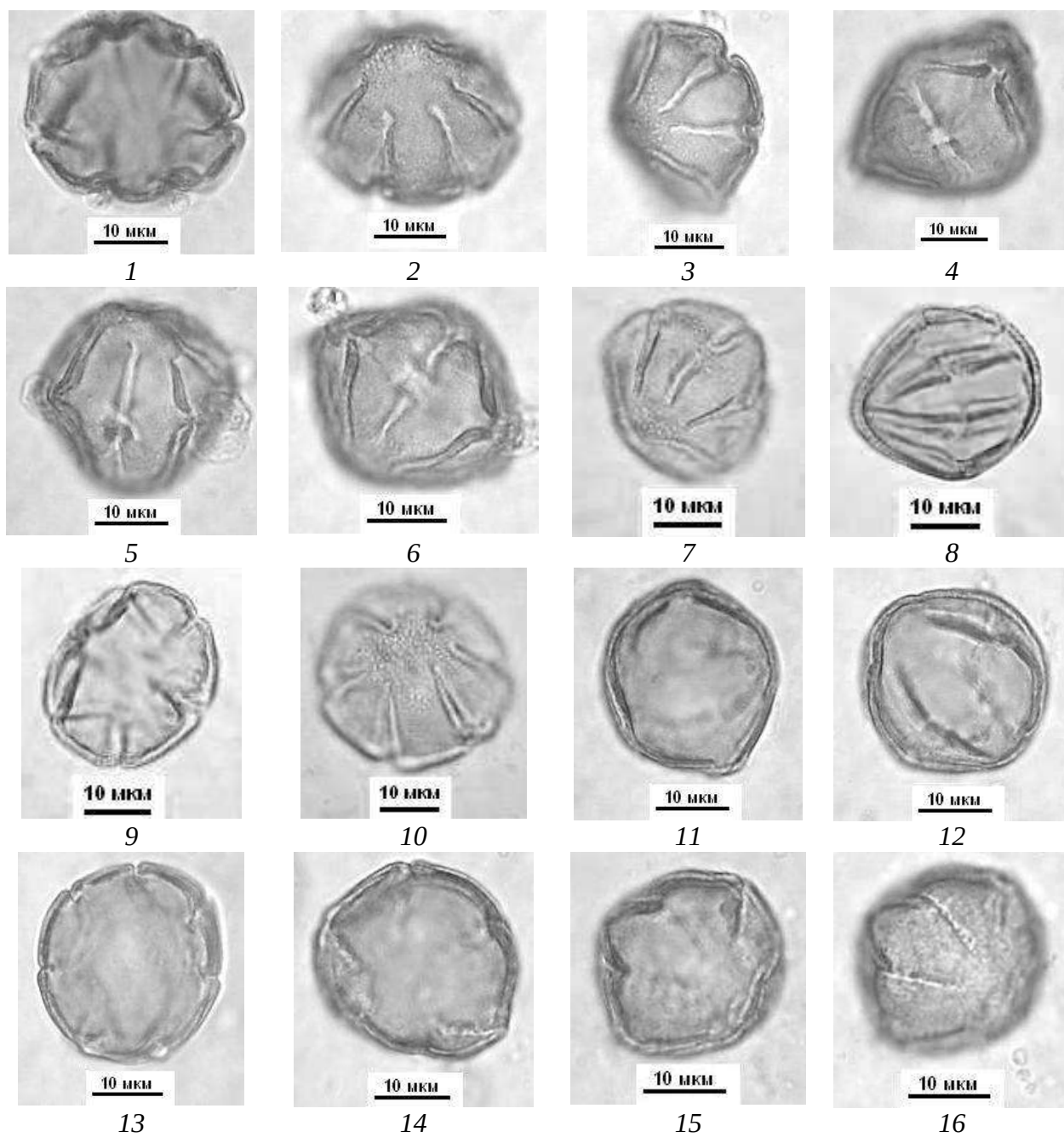


Рис. 101. Пилкові зерна роду *Pinguicula* (СМ): 1–6 – *P. alpina*; 7–10 – *P. villosa*; 11–16 – *P. vulgaris*; 1–3, 9, 10, 11, 13, 14 – – вигляд з полюса; 4–8, 11, 12, 15, 16 – вигляд з екватора;

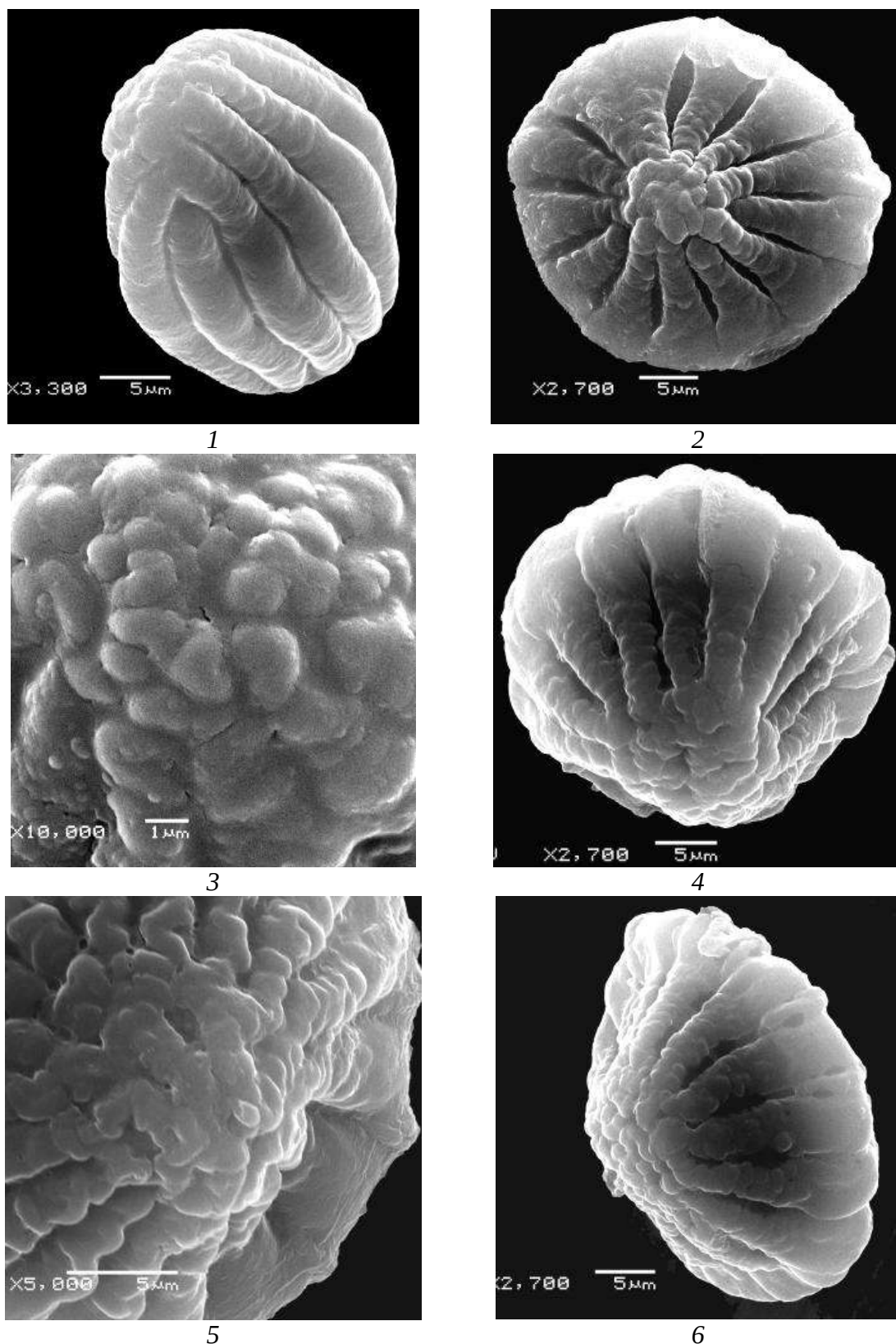


Рис. 102. Пилкові зерна роду *Utricularia* (СЕМ): 1–3 – *U. australis*; 4–6 – *U. intermedia*; 1, 6 – вигляд з екватора; 2, 4 – вигляд з полюса; скульптура: 3, 5 – складчасто-горбкувата на апокольпіумах

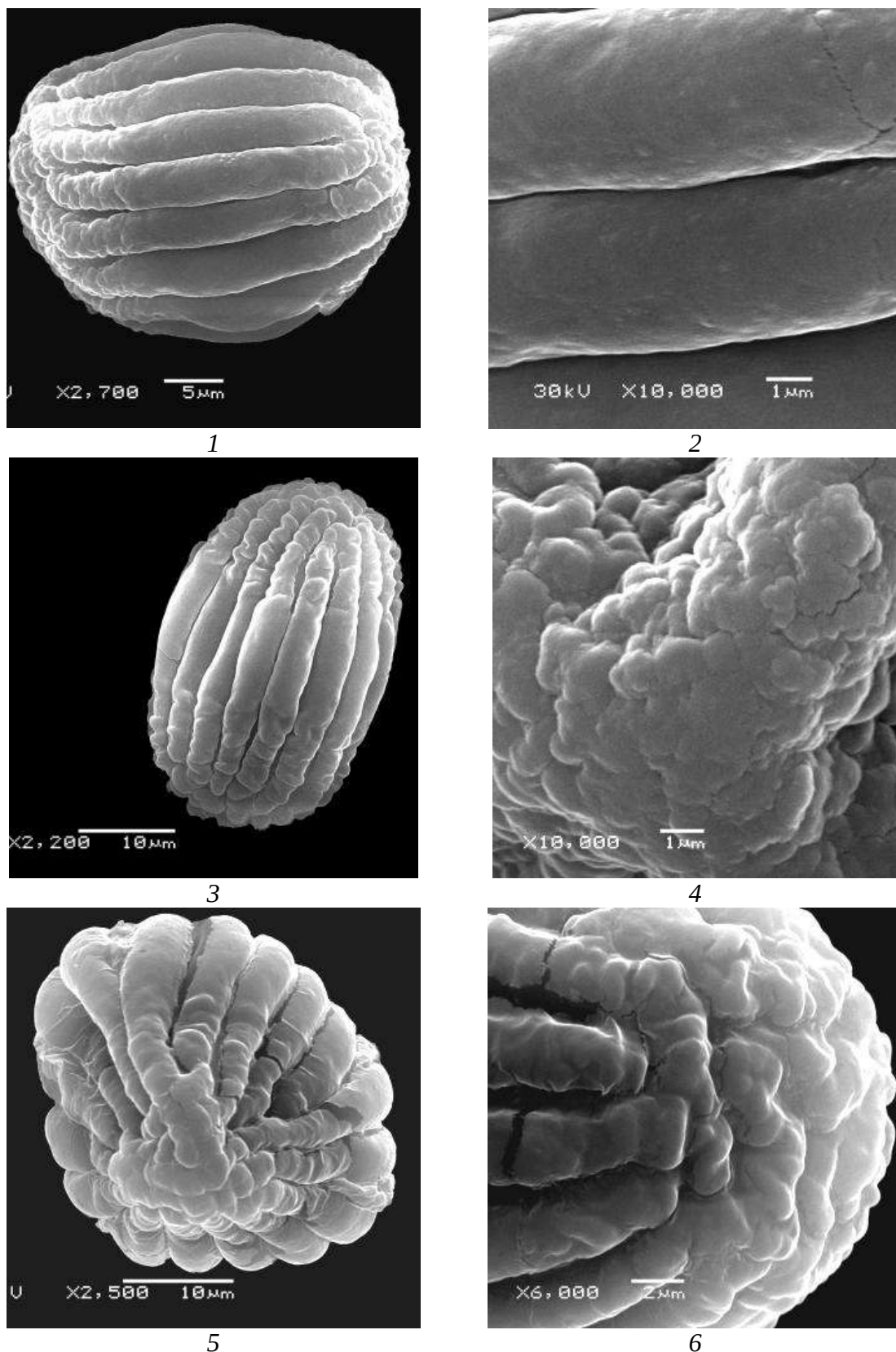


Рис. 103. Пилкові зерна роду *Utricularia* (SEM): 1, 2, 4 – *U. minor*; 3, 5, 6 – *U. vulgaris*; 1, 3 – вигляд з полюса; 5 – вигляд з екватора; 2 – гладенька скульптура на мезокольпіумах 4, 6 – складчасто-горбкувата скульптура апокольпіумів

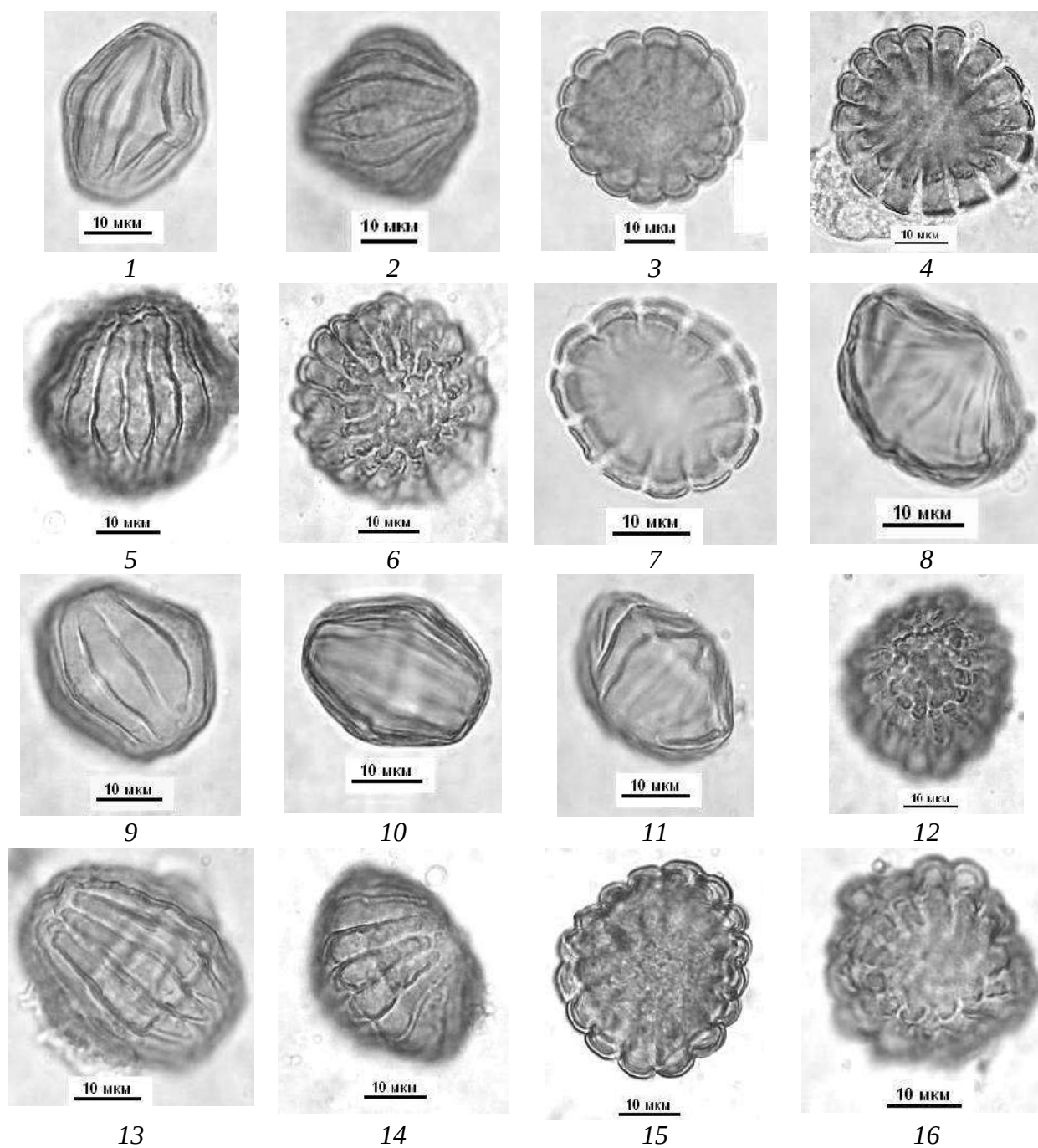


Рис. 104. Пилкові зерна роду *Utricularia* (СМ): 1–3 – *U. australis*; 4–6 – *U. intermedia*; 7–11 – *U. minor*; 12–16 – *U. vulgaris*; 1, 2, 5, 9–11, 13, 14 – вигляд з екватора; 3, 4, 6–8, 10, 12, 15, 16 – вигляд з полюса