

Морфологічні особливості генеративних органів *Linnaea borealis*

Зоя Миколаївна Цимбалюк
Ольга Миколаївна Царенко
Наталія Григорівна Дремлюга
Олена Вікторівна Булах
Людмила Миколаївна Ниценко

TSYMBALYUK Z.M., TSARENKO O.M., DREMLIUGA N.G., BULAKH O.V., NITSENKO L.M. (2018). **Morphological peculiarities of generative organs of *Linnaea borealis***. *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (1): 32–42. doi: 10.14255/2308-9628/18.141/3

The article presents results of a comprehensive study of macro- and micromorphological characters of generative organs of the endangered species *Linnaea borealis*, which is listed in the *Red Data Book of Ukraine*. Morphology of pollen grains, flowers and fruits was studied using light and scanning electron microscopy. Additional characters that can be used for solving controversial issues of taxonomy of *Caprifoliaceae* are revealed. The flower of *L. borealis* is almost zygomorphic; it has five linear-lanceolate sepals connate at base, tubular, bell-shaped corolla pubescent inside with ribbon-like hairs (only on broadly ovate non-connate parts of petals); two of four stamens are longer than the other two, with filiform filaments and narrow-ellipsoidal, crescent-bent, swinging anthers; carpels with a lower, ovoid ovary, a narrow style, and a funnel-shaped stigma. For the first time we observed a flattened egg-shaped outgrowth on the apical part of the connective of stamens. Palynomorphological peculiarities of *L. borealis* are specified in detail: pollen grains are 3(4)-colporate, prolate, spheroidal or oblate-spheroidal in shape, in equatorial view elliptical, oval or circular in outline; in polar view slightly 3-lobate, circular-triangular or circular-rectangular; medium- or large-sized, with spinulose exine sculpture. Additional micromorphological characteristics of the fruit surface have been revealed: tuberculate structure and the presence of pubescence with simple and glandular trichomes. Three morphological groups of simple hairs (long, medium, and short ones) and two groups of glandular hairs (short with small heads and long with large heads) are distinguished. Precise localization of hairs of these groups in certain areas of fruits and peduncles is revealed.

Key words: macromorphology, micromorphology, flower, pollen grains, fruit, pubescence

ЦИМБАЛЮК З.М., ЦАРЕНКО О.М., ДРЕМЛЮГА Н.Г., БУЛАХ О.В., НИЦЕНКО Л.М. (2018). **Морфологічні особливості генеративних органів *Linnaea borealis***. *Чорноморськ. бот. ж.*, **14** (1): 32–42. doi: 10.14255/2308-9628/18.141/3

У публікації наведено результати комплексного дослідження макро- та мікроморфологічних особливостей генеративних органів зникаючого виду *Linnaea borealis*, занесеного до Червоної книги України. З використанням світлової та сканувальної електронної мікроскопії досліджено особливості будови пилкових зерен, квіток і плодів. Виявлено додаткові ознаки, які можна використовувати для вирішення спірних питань таксономії родини *Caprifoliaceae*. Квітка *L. borealis* майже зигоморфна, має п'ять лінійно-ланцетних, зрослих при основі чашолистків, віночок трубчасто-дзвоникуватий, всередині опушений стрічкоподібними волосками лише на широкоовальних лопатях відгину; чотири тичинки двосильні, з ниткоподібними нитками та вузько-еліпсоїдальними, серпоподібно зігнутими, рухливими пиляками; маточка з нижньою, яйцеподібною зав'язю, вузьким стовпчиком та з ліycopодібною приймочкою. Вперше нами відмічено плаский яйцеподібний виріст на апікальній частині в'язалець тичинок. Уточнено паліноморфологічні особливості *L. borealis*: пилкові зерна 3(4)-борозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з екватора еліптичні, овальні або округлі, з полюса

слабко 3-лопатеві, округло-трикутні або округло-чотирикутні, середніх та великих розмірів, з шипикуватою скульптурою екзینی. Виявлено мікроморфологічні особливості поверхні плодів – горбкувата структура та наявність опушення, представленого криючими простими та залозистими трихомами. Виділено три морфологічних групи простих волосків (довгі, середні та короткі) та дві групи залозистих волосків (короткі з маленькими головками та довгі з великими головками). Відзначена чітка локалізація волосків вказаних груп на певних ділянках поверхні плоду та плодоніжки.

Ключові слова: макроморфологія, мікроморфологія, квітка, пилкові зерна, плід, опушення

ЦЫМБАЛЮК З.Н., ЦАРЕНКО О.Н., ДРЕМЛЮГА Н.Г., БУЛАХ Е.В., НИЦЕНКО Л.Н. (2018). **Морфологические особенности генеративных органов *Linnaea borealis***. *Черноморск. бот. ж.*, **14** (1): 32–42. doi: 10.14255/2308-9628/18.141/3

В статье приводятся результаты комплексного исследования макро- и микроморфологических особенностей генеративных органов исчезающего вида *Linnaea borealis*, занесенного в Красную книгу Украины. С использованием световой и сканирующей электронной микроскопии изучено особенности строения пыльцевых зерен, цветков и плодов. Установлены дополнительные признаки, которые возможно использовать при решении спорных вопросов таксономии семейства *Caprifoliaceae*. Цветок *L. borealis* немного зигоморфный, имеет пять линейно-ланцетных, сросшихся при основании чашелистиков, венчик трубчато-колокольчатый, на внутренней поверхности опушенный лентовидными волосками только на широкоовальных лопастях; четыре двусильные тычинки с нитевидными нитями и узко-эллипсоидальными, серповидно изогнутыми, качающимися пыльниками; пестик с нижней яйцевидной завязью, узким столбиком и воронковидным рыльцем. Впервые нами отмечен плоский яйцевидный вырост на апикальной части связников тычинок. Уточнены палиноморфологические особенности *L. borealis*: пыльцевые зерна 3(4)-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные или сплющено-сфероидальные по форме, в очертании с экватора эллиптические, овальные или округлые, с полюса слабо 3-лопастные, округло-треугольные или округло-четыреугольные, средних и крупных размеров, с шипиковатой скульптурой экзины. Установлены микроморфологические особенности поверхности плодов – бугорчатая структура и наличие опушения кроющими простыми и железистыми трихомами. Выделено три морфологических группы простых волосков (длинные, средние и короткие) и две группы железистых (короткие с маленькими головками и длинные с большими головками). Отмечена четкая локализация волосков указанных групп на определенных участках поверхности плода и плодоножки.

Ключевые слова: макроморфология, микроморфология, цветок, пыльцевые зерна, плод, опушение

Рід *Linnaea* L. представлений у флорі України одним видом *Linnaea borealis* L. Це гляціальний реліктовий вид, популяції якого поширені в лісах Північної півкулі – Скандинавії, Атлантичній, Східній та Середній Європі, на Кавказі, у Західному Сибіру, на Далекому Сході, Східній Азії та Північній Америці. В Україні місцезростання *L. borealis* відомі з південної межі його ареалу – в Карпатах, Поліссі та Лісостепу [PRIADKO, 2011]. *L. borealis* як реліктовий і рідкісний вид занесений до Червоної книги України I, II, та III видань у статусі зникаючого [ANDRIENKO, 1980, 1996; TSARYK, ANDRIENKO, 2009]. Враховуючи, що вид на території України потребує охорони, накопичення та аналіз відомостей про макро- та мікроморфологічні особливості даного виду є важливими і необхідними для вирішення проблем його збереження.

Останніми роками активно ведеться робота щодо з'ясування напрямків філогенії порядку *Dipsacales* Juss. на підставі молекулярних та морфологічних аналізів [BELL et al., 2001; DONOGHUE et al., 1992, 2003; ZHANG et al., 2003; SMITH, DONOGHUE, 2008; LANDREIN, PRENNER, 2013], але виникає низка питань щодо обсягу родин, номенклатури

і таксономії в межах цього порядку. Зокрема, довгий час рід *Linnaea* розглядався у складі родини *Caprifoliaceae* Juss. [FUKUOKA, 1968; APG II, 2003; ТАКНТАЖАН, 1987, 1997, 2009; ЗАЙТЄВА, 2006; CHRISTENHUSZ, 2013], яка на сьогодні вважається поліфілетичною, а за останній час її таксономічний склад й зв'язки в межах окремих таксонів неодноразово переглядалися.

За молекулярно-філогенетичними дослідженнями було здійснено перенесення родів *Sambucus* L. і *Viburnum* L. до родини *Adoxaceae* E. Mey. [BACKLUND, DONOGHUE, 1996; BACKLUND, BREMER, 1997; DONOGHUE et al., 1992, 2001; APG III, 2009] та визнано склад родини *Caprifoliaceae* з трьох триб: *Caprifolieae* Dumort., *Diervilleae* Baill. та *Linnaeae* Dumort. З огляду на результати філогенетичних досліджень було запропоновано підняти статус підродин *Diervilloideae* Raf. та *Linnaeoidae* Raf. до рівня родин *Diervillaceae* Руск та *Linnaeaceae* Backlund відповідно, а родину *Caprifoliaceae* прийняти в обсязі *Caprifolieae* [BACKLUND, РУСК, 1998; APG II, 2003]. Таким чином, *L. borealis* можна розглядати в межах однієї з родин – *Linnaeaceae* або *Caprifoliaceae*.

Спірним залишається обсяг та склад самого роду *Linnaea*. Ще у минулому столітті WITTRICK (1907) звернув увагу на поліморфність *L. borealis* та визнав понад 200 форм, ґрунтуючись на характеристиках листків та суцвіть. Була встановлена подібність у будові суцвіть представників роду *Linnaea* та деяких видів роду *Abelia* Brown [GRAEBNER, 1901; GIGER, 1913], на підставі чого було запропоновано об'єднати роди *Linnaea* та *Abelia* в один, приймаючи *Abelia* у ранзі секції роду *Linnaea*.

CHRISTENHUSZ (2013) врахував молекулярно-філогенетичні дані [JACOBS et al., 2010 та ін.], переглянувши склад роду *Linnaea*, визнав його монофілетичним та збільшив кількість видів роду до 17 (включивши ще 16) за рахунок представників родів *Abelia* (за виключенням секції *Zabelia* (Rehder) Makino), *Diabelia* Landrein, *Dipelta* Maxim. та *Kolkwitzia* Graebn.

Для вирішення розглянутих вище спірних питань необхідне подальше вивчення морфологічних особливостей *L. borealis*, зокрема, важливо провести детальне дослідження будови генеративних органів рослин (у тому числі на мікроморфологічному рівні) і виявити ознаки, важливі для діагностики таксонів. У літературних джерелах представлені деякі відомості щодо морфологічних особливостей пилкових зерен, квітки, суцвіття та плодів *L. borealis* [BARBARYCH, 1961; КНОКНРИАКОВ, MAZURENKO, 1968; MORRE, 1976; POIARKOVA, 1978; DONOGHUE, 1985; DONOGHUE et al., 2003; ЗАЙТЄВА, 2006; YANG, LANDREIN, 2011; LANDREIN, PRENNER, 2016; KUPRIYANOVA, ALESHINA, 1972; ARTYUSHENKO, ROMANOVA, 1984; MACIEJEWSKA, 1997], проте вони потребують уточнення та більшої деталізації. Отже, метою роботи є уточнення особливості будови квітки, пилкових зерен і плодів на підставі критичного перегляду відомих морфологічних ознак генеративних органів *Linnaea borealis*, надання детальної характеристики та виявлення додаткових ознак для використання їх у вирішенні спірних питань таксономії.

Матеріали і методи досліджень

Для дослідження генеративних органів був використаний матеріал з Національного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW) і Гербарію Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (KWH). Пилкові зерна вивчали під світловим мікроскопом (Biolar) за загальноприйнятим ацетолізним методом [ERDTMAN, 1952]. Постійні препарати пилкових зерен зберігаються в палінотеці Національного гербарію України KW-P [BEZUSKO, TSYMBALYUK, 2011].

Під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA) були досліджені морфологічні особливості пилкових зерен, квіток та плодів. Зразки досліджених генеративних органів напилували шаром золота за стандартною методикою.

Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології [KUPRIYANOVA, ALESHINA, 1972; PUNT et al., 1994; ТОКАРЕВ, 2002], з певними модифікаціями [TSYMBALYUK, MOSYAKIN, 2013]. Описи будови квіток і плодів проводились з використанням термінології, узагальненої в ряді праць [ARTIUSHENKO, 1951, 1990; FEDOROV, ARTIUSHENKO, 1975; ARTIUSHENKO, FEDOROV, 1986; PLYSKO, 2000; ZYMAN et al., 2004, 2011]. Виміри розмірів елементів квіток і плодів виконано з використанням програми AxioVision Rel.4.8.

Досліджені зразки квіток: 1. Україна. Волинська обл., Любешівський р-н, національний природний парк «Прип'ять–Стохід», Бучинська дача. Сосновий ліс, чорницево-зеленомошний. 07.06.2010, збр. та визн. О.І. Прядко (KW); 2. Росія. Камчатський край, Елизовський р-н, Кронцекий госзапасник, горний узел Кроноцкого п-ва, вершина 1170 м, в стланнике, 02.08.1981, leg. & det. Якубов (KW); 3. Хакасская авт. обл., Усть-Абаканский р-н, верховье р. Иней, темнохвойный лес, 09.07.1969, leg. & det. Нельфильд, Краснов (KW); 4. Wologda distr., prope oppidum. Kuwschinowo, in pineto!, 24.06.1912, leg. G. Schirjaew (KW); 5. Prow. Twer, st. Maxaticha, in pineto!, 30.06.1913, leg. G. Schirjaew (KW); 6. Prow. Peterburg, in decliviis silvosis prope st. Preobraschenskaja distr., 20-27.07.1897, leg. Mazarakij, Baranow (KW); 7. Finland. Turun Yliopiston Kasvimuseo. (Turku University Herbarium). South-Savo (Sa). Taipalsaari. Jauhiala. Dry open hillside in pine forest, 19.06.1961, leg. Reino Alava, 2658 (009471) (KWH); 8. Turun Yliopiston Kasvimuseo. (Turku University Herbarium). Finland. Ostrobothnia kajanensis. Sotkamo. Spruce forest in the north side of Lauttalampi pond; Lontanniemi district in Korholanmäki village. 17.07.1969. Terttu Hyvärinen, Kaija Laine (KWH).

Досліджені зразки пилкових зерен: 1. Україна. Волинська обл., Любешівський р-н, національний природний парк «Прип'ять–Стохід». Бучинська дача. Сосновий ліс чорницево-зеленомошний. 7.VI.2010., збр. та визн. О.І. Прядко (KW); 2. Poland. Województwo podkarpackie] Plantae Poloniae Exsiccatae. Leżajsk (palat. Leopoliensis). Las klasztorny. – In silva. – 2.VI.1930, 001764, Ig. M. Nowiński (KW); 3. Росія. Урал, Башкирия. Карасдель. Елово-пихтовый лес – на крутом левом берегу р. Уфы. 14.VI.1942, Д. Зеров (KW); 4. Нижегородский край, бывший Ветлужский у. Окр. д. Ки...во [нерозбірливо]. В елово-пихтовом лесу. 3.VII.1930, А. Смирнова (KW).

Досліджені зразки плодів: 1. Україна. Волинська обл., Любешівський р-н, національний природний парк «Прип'ять–Стохід», Бучинська дача, сосновий ліс, чорницево-зеленомошний. 7.VI.2010. збр. та визн. О.І. Прядко (KW); 2. Росія]. Мурманская обл., окр. Оленегорска, VI.1970. leg. М. Страшенко, det. [А.В.] Шумилова, [Н.С.] Федорончук (KW); 3. Алтай. Койтанский перевал. Лиственный лес. 11.VIII.1972., leg. Я.П. Дидух, det. [А.В.] Шумилова (KW); 4. Урал. Башкирия. Лівий берег р. Уфа в окол. Красного Ключа, темнохвойный лес. 23.VI.1942., leg. Д. Зеров (KW). 5. Ленинградская область. Окрестности Ленинграда, Ольгино. 01.08.1919, leg. Е. Черняковская (KW).

Результати досліджень та обговорення

Суцвіття *Linnaea borealis* – відкрита верхівкова брактеозна китиця, яка складається з двох (або іноді чотирьох) повислих квіток, бокові осі суцвіття відсутні. Суцвіття розміщене в пазухах листків на багаторічному розпростертому пагоні [KUZNETSOVA et al., 1992; LANDREIN, PRENNER, 2013]. Квітки розташовані на верхівках прямостоячих пагонів, довгі верхівкові міжвузля яких мають на верхівці по два дрібних (до 1–2 мм завдовжки) лінійно-ланцетних покривних листки, з пазух яких виходять два квітконоси, 5–10 см завдовжки, густо опушених залозистими волосками. Квітконоси на верхівці з двома дрібними (1–2 мм завдовжки) лінійно-ланцетними приквітниками, з пазух яких виходять дві короткі квітконіжки, 1–2(3) мм завдовжки, густо опушені залозистими волосками. Квітки повислі. При основі квіток розташовані попарно чотири

приквітнички, різні за розмірами і формою – два з них більші, 0,5–0,75(1,0) мм завдовжки, майже округлі, густо опушені на поверхні залозистими волосками, по краях з простими шилоподібними волосками, два інших приквітнички – менші, лише близько 0,3 мм завдовжки, вузько-овальні, опушені лише по краях шилоподібними волосками.

Квітки двостатеві, оцвітина слабо зигоморфна. Чашолистків чашечки п'ять, прикріплених до верхівки зав'язі, зрослих при основі на незначній частині. Чашолистки лінійно-ланцетні за формою, з загостреною верхівкою, $2-3 \times 0,2-0,5$ мм, ззовні на поверхні з поодинокими залозистими волосками, по краях зі значною кількістю простих шилоподібних волосків (Рис. 1 А). Віночок білуватий або блідо-рожевий, дзвоникуватий за формою, звужений при основі та розширений на верхівці, з п'ятьма широкоовальними, тупуватими лопатями, які іноді мають чітку сітку рожевих або жовтих стрічок (так звані маркери нектару, як пристосування для залучення комах-запилувачів), трубка віночка $7-10 \times 5-7$ мм, його лопаті – $2-4 \times 2-3$ мм; ззовні віночок голий, всередині опушений простими стрічкоподібними волосками, 0,7–1,0 (2) мм завдовжки, лише на лопатях (як засіб пристосування квітки до певних комах-запилувачів) (Рис. 1 А, Б, В). Тичинок чотири, прикріплених при основі віночка, двосильні, тобто попарно розташовані проти латеральних та абаксіальних пелюсток, з них дві довші – 4–6 мм завдовжки, дві коротші – 2–5 мм завдовжки; тичинкові нитки ниткоподібні, пиляки – вузько-еліпсоїдальні, серпоподібно зігнуті, близько 0,8–1,0 мм завдовжки, прикріплені до нитки в середній частині, що забезпечує більшу рухливість пиляка і сприяє висипанню пилку (Рис. 1 Д). Нами відмічена особливість будови тичинок, яка полягає у тому, що в'язальця тичинок, які є продовженням тичинкової нитки і до яких прикріплюються пиляки, мають плаский яйцеподібний виріст на апікальній частині, що виступає над пиляками, добре помітний, 0,01–0,03 мм завдовжки (Рис. 1 Е). Зав'язь нижня, яйцеподібна або майже округла, $1,0-1,5 (2) \times 0,5-0,75 (1,0)$ мм, сидяча, на верхівці трохи звужена, з п'ятьма чашолистками, густо опушена залозистими та простими шилоподібними волосками; стовпчик маточки ниткоподібний, (6) 8–10 мм завдовжки, інколи виступає з трубки віночка, на верхівці з лійкоподібною приймочкою, 0,5–0,7 мм у діаметрі (Рис. 1 Г).

Пилкові зерна *Linnaea borealis* 3(4)-борозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з екватора еліптичні, овальні або округлі (Рис. 2 А; Рис. 3 А, Б), з полюса слабо 3-лопатевої, округло-трикутні або округло-чотирикутні (Рис. 2 Б; Рис. 3 В, Г), середніх та великих розмірів. Полярна вісь становить 38,6–67,8 мкм, екваторіальний діаметр – 42,6–70,5 мкм. Ширина мезокольпумів 29,3–59,8 мкм, діаметр апокольпумів 22,6–39,9 мкм. Борозни короткі, або середньої довжини, щілиновидні та закриті, або відкриті, овальні з загостреними кінцями, 1,9–4,0 мкм завширшки, 15,9–26,6 завдовжки, за довжиною дорівнюють або перевищують ори, борозні мембрани гладенькі. Ори з нечіткими або чіткими краями, інколи з потовщеними, 7,9–19,9 мкм завширшки, 13,3–26,6 мкм завдовжки. Екзина 2,4–5,3 мкм завтовшки.

Покрив тонкий, майже утричі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики переважно чіткі, тонкі, зрідка нечіткі. Ендекзина тонша за ектекзину, чітка, рівномірно потовщена. Скульптура екзини під світловим мікроскопом чітка, шипикувата, шипики з гострою верхівкою. Під сканувальним електронним мікроскопом деталізовано елементи скульптури екзини пилкових зерен (Рис. 2 В, Г).

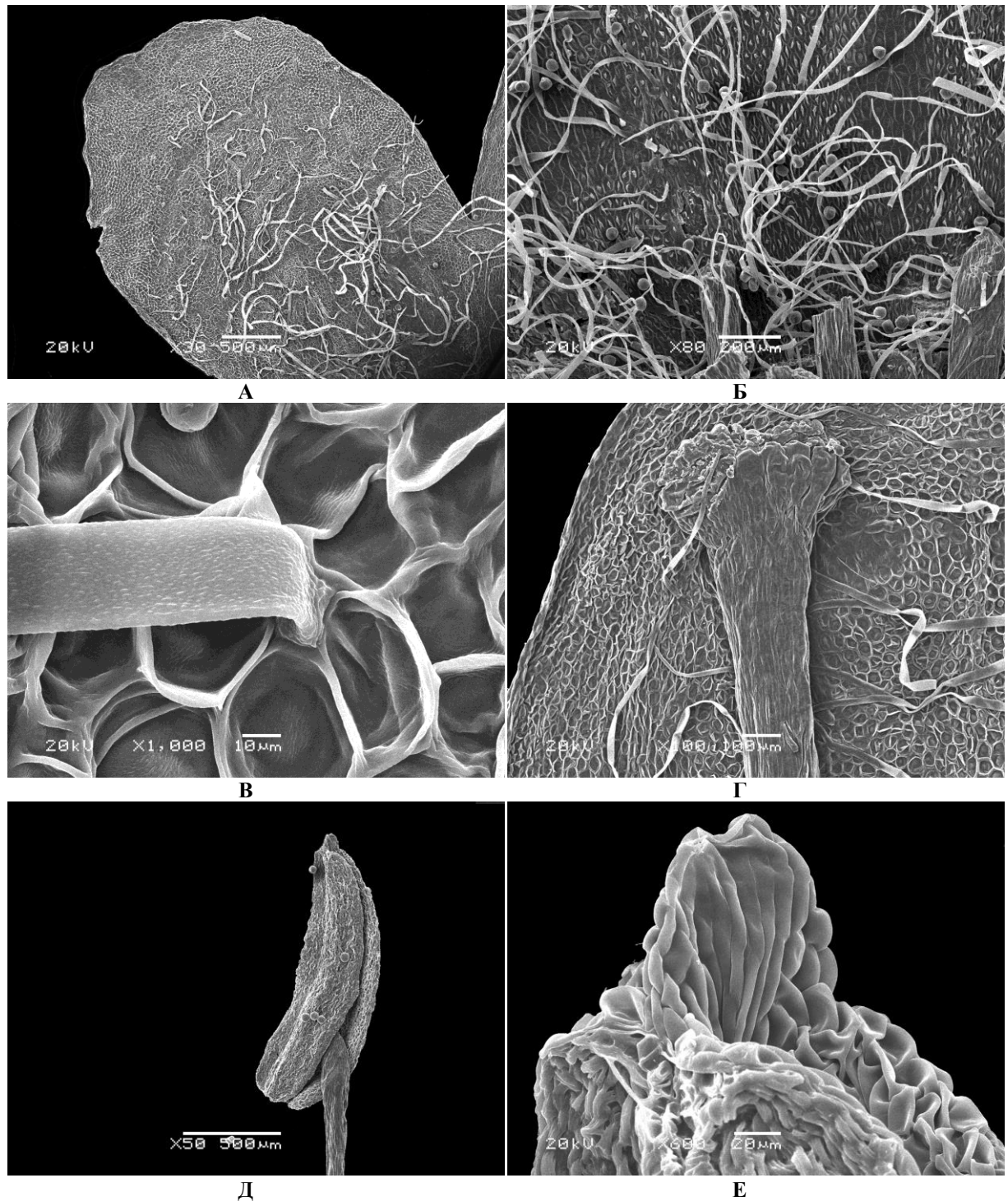


Рис. 1. Елементи квітки *Linnaea borealis* (сканувальний електронний мікроскоп): А – лопать віночка; Б – стрічкоподібні волоски на лопаті віночка; В – основа стрічкоподібного волоска на внутрішній поверхні віночка; Г – приймочка; Д – пиляк; Е – верхівка пиляка з в'язальцем.

Fig. 1. Flower parts of *Linnaea borealis* (scanning electron microscopy): А – lobe of corolla; Б – band-like hairs on corolla lobe; В – base of a band-like hair on the inner surface of corolla; Г – stigma; Д – anther; Е – top of anther connective.

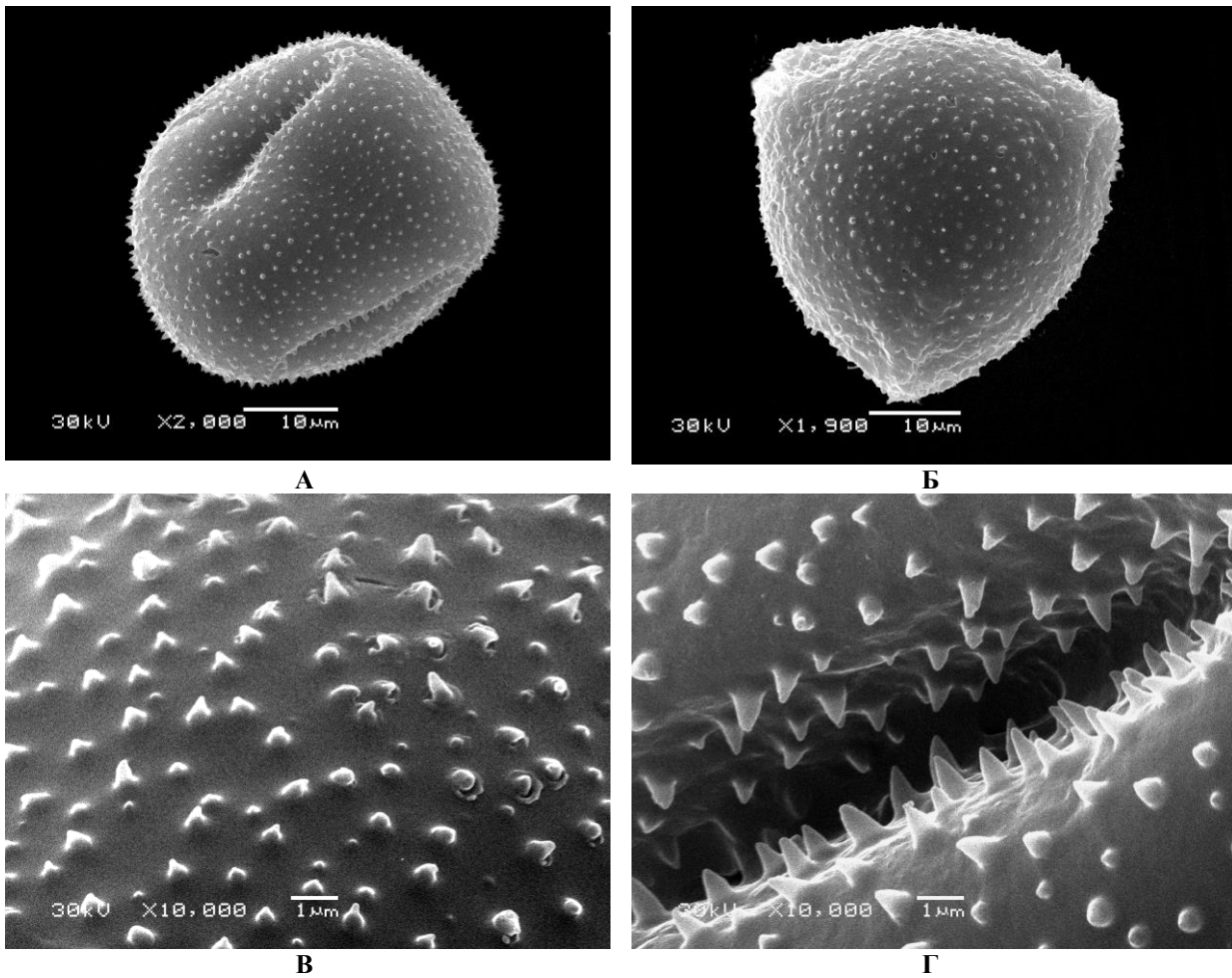


Рис. 2. Пилкові зерна *Linnaea borealis* (сканувальний електронний мікроскоп): А – вигляд з екватора; Б – вигляд з полюса; В, Г – шипикувата скульптура.

Fig. 2. Pollen grains of *Linnaea borealis* (scanning electron microscopy): А – equatorial view; Б – polar view; В, Г – spinulose sculpture.

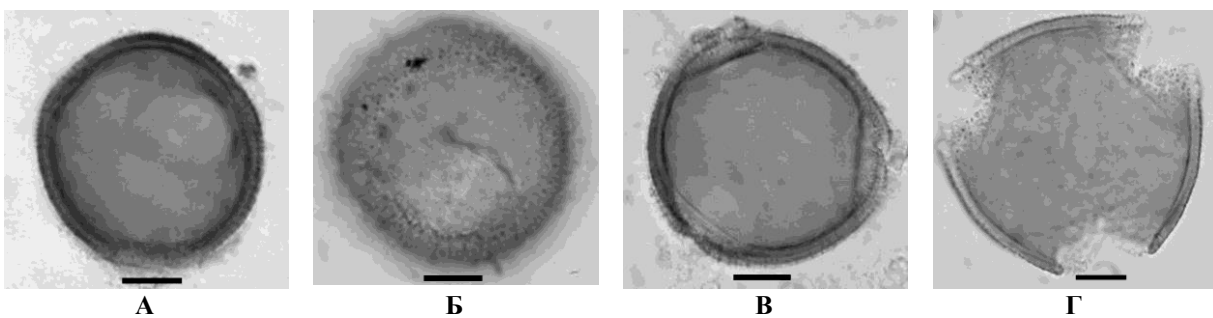


Рис. 3. Пилкові зерна *Linnaea borealis* (світловий мікроскоп): А, Б – вигляд з екватора; В, Г – вигляд з полюса. Масштабна лінійка: 10 мкм.

Fig. 3. Pollen grains of *Linnaea borealis* (light microscopy): А, Б – equatorial view; В, Г – polar view. Scale bars: 10 μm .

Шипики переважно дрібні, конусоподібні, з гострою верхівкою, інколи із загнутою; зрідка між дрібними шипиками розташовані ультрадрібні; інколи на поверхні виявлено поодинокі перфорації. Краї борозен шипикуваті (Рис. 2 Г), мембрани гладенькі [TSYMBALYUK, BEZUSKO, 2017].

За результатами карпологічного дослідження встановлено, що для даного виду властиві плоди – піренарії (ценокарпні сухі шкірясті кістянки), 2,8–3,0 мм завдовжки, 1,7–1,9 мм завширшки, еліптичної форми, з однією еліптичною жовтою кісточкою до 2 мм завдовжки та 1,2–1,3 мм завширшки. З плодом зростаються м'ясисті внутрішні приквітнички (майже до половини) та формують схожий на плюску утвір, клітини якого до дозрівання плодів стають частково здерев'янілими, тому, ймовірно, він виконує захисну функцію [GLADKOVA, 1981; PLYSKO, 2000].

Мікроструктура поверхні кістянки горбкувата, що обумовлено наявністю опуклості зовнішніх периклінальних стінок клітин екзокарпію. Ці клітини різні за формою та розмірами. Вони полігональні, в обрисі видовжено-округлі або видовжені, 23×15 мкм, 36×14 мкм. Антиклінальні стінки непотовщені, межі між клітинами чіткі. Поверхня екзокарпію має поодинокі продихи та щільне опушення. Трихомами вкрита не лише сама кістянка, а й плодоніжка та приквітнички, що зрослися з плодом.

Нами виявлено опушення волосками двох типів – криючими та залозистими (Рис. 4). Криючі волоски прості, шилоподібні, трубчасті, поступово звужені від розширеної округлої основи до тупої або трохи загостреної верхівки, часто сплюснуті. Ми об'єднали прості волоски у три групи за довжиною: довгі – 400–500 мкм, середні – 180–260 мкм та короткі – 50–90 мкм (порівняно з іншими їх набагато більше). Залозисті волоски досить клейкі, мають кулясті голівки; ми об'єднали їх у дві групи за довжиною: короткі (100–130 мкм завдовжки) з маленькими голівками (від 32–35 мкм) та довгі (180–220 мкм завдовжки) з великими голівками (60–75 мкм у діаметрі). Ніжки цих волосків зазвичай сплюснені та стрічкоподібні, часто у верхній частині гачкоподібно зігнуті, округлі при основі й поступово звужені до голівки, що надає їм форму видовженого трикутника. При дослідженні плодів нами виявлено, що довгі залозисті волоски з великими голівками щільно вкривають переважно поверхню приквітничків, по краю яких розміщені довгі прості волоски. На поверхні кістянок за межами прирослих приквітничків переважають прості короткі та середні за довжиною волоски і зрідка трапляються короткі залозисті. На плодоніжках – лише короткі залозисті (досить щільно) та короткі прості. Крім того, на всій поверхні плодів наявні поодинокі довгі прості волоски (Рис. 4).

Важливим для розуміння можливих шляхів поширення рослин цього реліктового виду є відзначена нами особливість трихом – гачкоподібно зігнуті ніжки у більшості залозистих волосків та клейкі голівки, що може сприяти кращому розповсюдженню плодів шляхом епізоохорії.

Висновки

За результатами критичного опрацювання літературних джерел та аналізу власних даних порівняльно-морфологічних досліджень генеративних органів *L. borealis* складені детальні характеристики квіток, пилкових зерен і плодів та виявлені їхні морфологічні особливості. Нами відзначено таку особливість квітки, як добре помітний плаский яйцеподібний виріст на апікальній частині в'язальця тичинок. Уточнено паліноморфологічні особливості *L. borealis*. У результаті карпологічного дослідження плодів виявлено мікоморфологічні особливості поверхні – горбкувата структура та наявність опушення, представленого криючими простими та залозистими трихомами. Виділено три групи простих волосків (довгі, середні та короткі) та дві групи залозистих волосків (короткі з маленькими та довгі з великими голівками). Відзначена чітка локалізація волосків вказаних груп на певних ділянках поверхні плоду та плодоніжки. Отримані результати комплексного морфологічного дослідження *L. borealis* будуть використані для подальшого їхнього порівняння з такими представниками близькоспоріднених родів родини *Caprifoliaceae*.

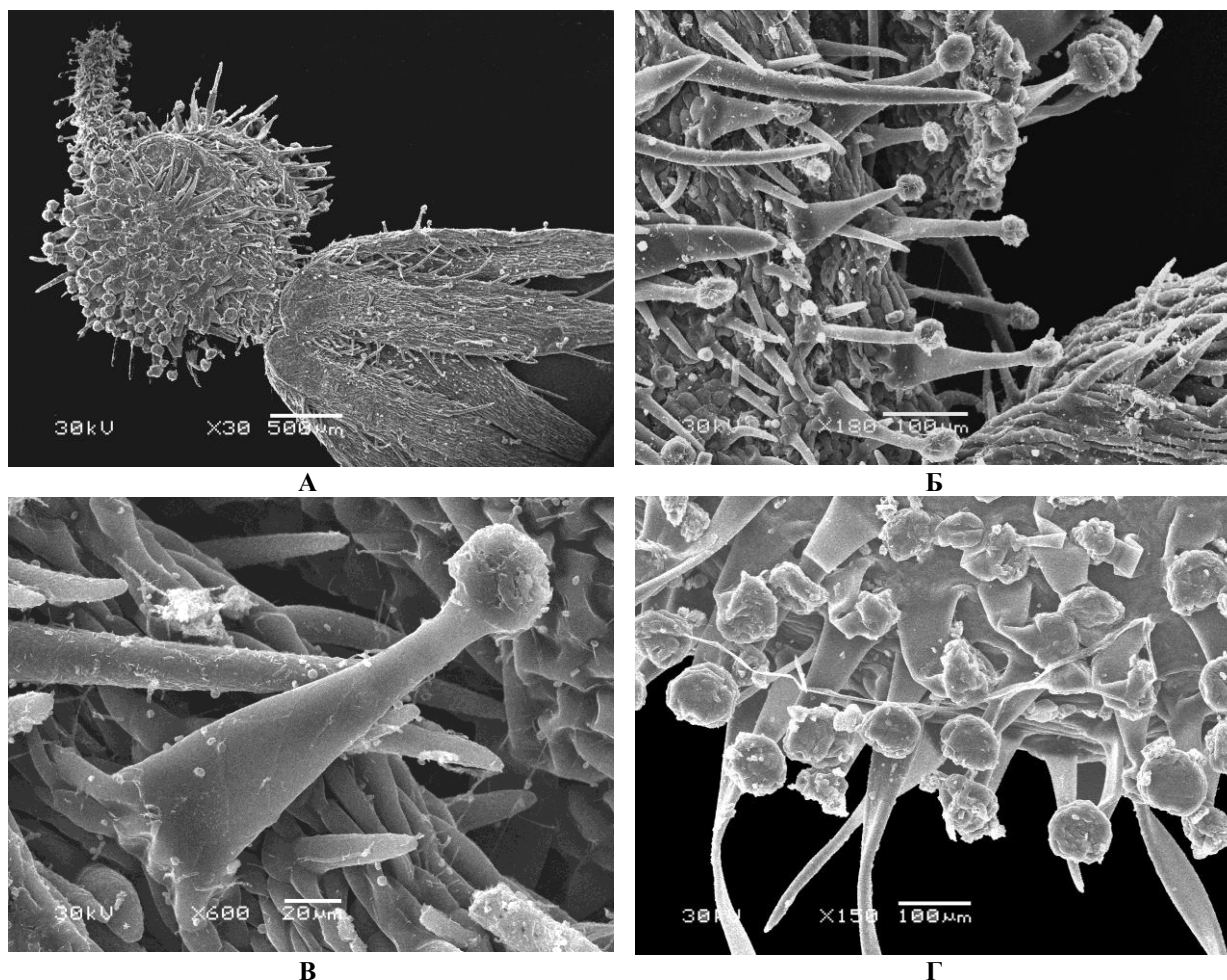


Рис. 4. Плід *Linnaea borealis* (сканувальний електронний мікроскоп): А – загальний вигляд плоду з прирослими приквітничками та залишками чашолистків; Б – Г – прості та залозисті волоски на поверхні плоду.

Fig. 4. Fruit of *Linnaea borealis* (scanning electron microscopy): А – general view of fruit with adnate bracts and remnants of sepals; Б – Г – simple and glandular hairs on the fruit surface.

References

- ANDRIIENKO T.L. (1980). *Linneia pivnichna (Linnaea borealis L.)*. In: Red Data Book of Ukrainian SSR. Vegetable Kingdom: 346–347. Kyiv: Nauk. dumka. (in Ukrainian)
- ANDRIIENKO T.L. (1996). *Linneia pivnichna (Linnaea borealis L.)*. In: Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom: 195. Kyiv: Ukrainska entsyklopediia im. M.P. Bazhana. (in Ukrainian)
- ANGIOSPERM Phylogeny Group II (APG II). (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* **141**: 399–436.
- ANGIOSPERM Phylogeny Group III (APG III). (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**: 105–121.
- ARTIUSHENKO Z.T. (1951). Razvitie tsvetka i ploda zhimolostnykh. *Trudy Bot. un-ta AN SSSR*, **7** (2): 131–169. (in Russian)
- ARTIUSHENKO Z.T. (1990). *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshykh rastenyi. Semia*. Leningrad: Nauka. 205 p. (in Russian)
- ARTIUSHENKO A.T., ROMANOVA L.S. (1984). *Morfologiya pyltsy rekliktovykh, endemichnykh i redkikh vidov flory Ukrainy*. Kiev: Naukova Dumka. 48 p. (in Russian)
- ARTIUSHENKO Z.T., FEDOROV AL.A. (1986). *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshykh rastenyi. Plod*. Leningrad: Nauka. 393 p. (in Russian)
- BACKLUND A., BREMER K. (1997). Phylogeny of the *Asteridae* s. str. based on *rbcL* sequences, with particular reference to the *Dipsacales*. *Plant Syst. Evol.*, **207**: 225–254.

- BACKLUND A., DONOGHUE M. (1996). Morphology and phylogeny of the order *Dipsacales*. In: Backlund A. (ed.). *Phylogeny of the Dipsacales*: 1–55. Uppsala (Sweden): Department of Systematic Botany, Uppsala University.
- BACKLUND A., PYCK N. (1998). *Diervillaceae* and *Linnaeaceae*, two new families of Caprifolioids. *Taxon*, **47**: 657–661.
- BARBARYCH A.I. (1961). *Linnaea Gronov.* In: Flora URSS, 10: 270–272. Kotov M.I. (ed.). Kyiv: Vyd-vo Akademiyi Nauk USSR. (in Ukrainian)
- BELL C.D., EDWARDS E.J., KIM S.-T., DONOGHUE M.J. (2001). *Dipsacales* phylogeny based on chloroplast DNA sequences. *Harvard Papers Bot.*, **6** (2): 481–499.
- BEZUSKO L., TSYMBALYUK Z. (2011). *Palinoteka of the M.H. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine*. In: Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum: 138–141. Shiyan N.M. (ed.). Kyiv: Alterpress (in Ukrainian)
- CHRISENHUSZ M.J.M. (2013). Twins are not alone: a recircumscription of *Linnaea* (*Caprifoliaceae*). *Phytotaxa*, **125** (1): 25–32.
- DONOGHUE M.J. (1985). Pollen diversity and exine evolution in *Viburnum* and the *Caprifoliaceae* sensu lato. *Jour. Arnold Arb.*, **66**: 421–469.
- DONOGHUE M.J., BELL C.D., WINKWORTH R.C. (2003). The evolution of reproductive characters in *Dipsacales*. *Int. J. Pl. Sci.*, **164** (5): 453–464.
- DONOGHUE M.J., ERIKSSON T., REEVES P.A., OLMSTEAD R.G. (2001). Phylogeny and phylogenetic taxonomy of *Dipsacales*, with special reference to *Sinadoxa* and *Tetradoxa* (*Adoxaceae*). *Harvard Papers Bot.*, **6**: 459–479.
- DONOGHUE M.J., OLMSTEAD R.G., SMITH J.F., PALMER J.D. (1992). Phylogenetic relationships of *Dipsacales* based on *rbcL* sequences. *Ann. Miss. Bot. Gard.* **79**: 333–345.
- ERDTMAN G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy*. Angiosperms. Stockholm: Almqvist & Wiksell. 539 p.
- FEDOROV AL.A., ARTIUSHENKO Z.T. (1975). *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshikh rastenyi. Tsvetok*. Leningrad: Nauka. 350 p. (in Russian)
- FUKUOKA N. (1968). Phylogeny of the tribe *Linnaeae*. *Acta Phytotax. Geobot.*, **23**: 82–94.
- GIGER E. (1913). *Linnaea borealis* L., eine monographische Studie. *Beih. Bot. Centralbl.* **30** (2): 1–78.
- GLADKOVA V.N. (1981). Semeistvo zhymolostnye (*Caprifoliaceae*). *Zhizn rastenyi*, **5** (2): 375–378. (in Russian).
- GRAEBNER P. (1901). Die Gattung *Linnaea* (einschliesslich *Abelia*). *Bot. Jb.*, **29**: 120–145.
- JACOBS B., PYCK N., SMETS E. (2010). Phylogeny of the *Linnaea* clade: are *Abelia* and *Zabelia* closely related? *Mol. Phylog. Evol.*, **57**: 741–752.
- KHOKHRIAKOV A.P., MAZURENKO M.T. (1968). Evolyutsyya tipov pobehov u zhymolostnykh. *Byull. GBS*, **70**: 64–69. (in Russian)
- KUPRIYANOVA L.A., ALESHINA L.A. (1972). *Pyltsa i spory rastenyi flory evropeyskoy chasti SSSR*, Vol. 1. Leningrad: Nauka. 170 p. (in Russian)
- KUZNETSOVA T.V., PRIAKHYNA N.Y., YAKOVLEV H.P. (1992). *Sotsvetia: morfologicheskaya klassifikatsiya*. S.-Peterburg. 128 p. (in Russian)
- LANDREIN S., PRENNER G. (2013). Unequal twins? Inflorescence evolution in the twinflower tribe *Linnaeae* (*Caprifoliaceae* s. l.). *Int. J. Pl. Sci.*, **174**: 200–233.
- LANDREIN S., PRENNER G. (2016). Structure, ultrastructure and evolution of floral nectaries in the twinflower tribe *Linnaeae* and related taxa (*Caprifoliaceae*). *Bot. J. Lin. Soc.*, **181**: 37–69.
- MACIEJEWSKA I. (1997). Pollen morphology of the polish species of the family *Caprifoliaceae*. Pt 2. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, **66** (2): 143–151.
- MORRE D.M. (1976). *Linnaea* L. In: Tutin T.G., Heywood V.H et al. (eds). *Flora Europae*: 45. Cambridge: Cambridge University Press.
- PLYSKO M.A. (2000). *Semeistvo Caprifoliaceae*. In: Sravnitel'naya anatomia semian. Dvudolnye. *Rosidae* II, 6: 367–383. S.-Peterburg: Nauka. (in Russian)
- POIARKOVA A.Y. (1978). *Linnaea Gronov. ex L.* In: Flora Evropeiskoi chasti SSSR, 3: 15. Leningrad: Nauka. (in Russian)
- PRIADKO O.I. (2011). *Linnaea borealis* L. in Ukraine. *Ukr. Bot. J.*, **68** (5): 733–738. (in Ukrainian)
- PUNT W., BLACKMORE S., NILSSON S., THOMAS A.L. (1994). *Glossary of pollen and spore terminology*. Utrecht: LPP Foundation. 71 p.
- SMITH S.A., DONOGHUE M.J. (2008). Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science*, **322**: 86–89.
- TAKHTAJAN A.L. (1987). *Sistema magnoliifitov*. Leningrad: Nauka. 439 p. (in Russian)
- TAKHTAJAN A. (1997). *Diversity and classification of flowering plants*. New York: Colum. Univ. Press. 643 p.
- TAKHTAJAN A. (2009). *Flowering Plants*. Ed. 2. New York: Springer-Verlag. 871 p.
- TOKAREV P.I. (2002). *Morfologiya i ultrastruktura pyltsevykh zeren*. Moscow: T-vo nauchn. izd. KMK. 51 p. (in Russian).

- TSARYK I.V., ANDRIENKO T.L. (2009). *Linneia pivnichna (Linnaea borealis L.)*. In: Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom: 384. Didukh Ia.P. (ed.). Kyiv: Globalconsulting. (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., BEZUSKO L.G. (2017). *Linnaea borealis (Caprifoliaceae) in Ukraine: palynomorphological and paleofloristic aspects*. *Ukr. Bot. J.*, **74** (6): 539–547. (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., MOSYAKIN S.L. (2013). *Atlas pylkovykh zeren predstavnykiv rodyn Plantaginaceae ta Scrophulariaceae*. Kyiv: Nash format, 276 p. (in Ukrainian)
- WITTRICK V.B. (1907). *Linnaea borealis L. species polymorpha et polychroma. Linnaea borealis L. en mangformig art*. *Acta Horti Bergiani*, **4** (7): 5–178.
- YANG Q., LANDREIN S. (2011). *Linnaeaceae* Backlund. In: Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds). *Flora of China*. Vol. **19**: 642–648.
- ZAITSEVA E.S. (2006). *Sravnitelnaia karpolohyia poriadka Dipsacales v svyazy s voprosami ego systematyki*: PhD thesis. Moscow. (in Russian)
- ZHANG W.-H., CHEN Z.-D., LI J., CHEN H.-B., TANG Y.-C. (2003). Phylogeny of the *Dipsacales* s. l. based on chloroplast *trnL-F* and *ndhF* sequences. *Mol. Phylog. Evol.* **26**: 176–189.
- ZYMAN S.M., HRODZYNSKYI D.M., BULAKH O.V. (2011). *Latynsko-anhlo-rosiisko-ukrainskyi slovnyk terminiv z morfolohii ta systematyky sudynnykh roslyn*. Kyiv: Nauk. Dumka. 284 p. (in Ukrainian)
- ZYMAN S.M., MOSYAKIN S.L., BULAKH O.V., TSARENKO O.M. (2004). *Iliustrovanyi dovidnyk z morfolohii kvitkovykh roslyn*. Uzhhorod: Medium. 156 p. (in Ukrainian)

Рекомендує до друку
Шаповал В.В.

Отримано 14.02.2018

Адреси авторів:

З.М. Цимбалюк, О.М. Царенко, Н.Г. Дремлюга,
О.В. Булах, Л.М. Ниценко
Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН
України
вул. Терещенківська, 2
Київ, 01601
Україна
e-mail: polynology@ukr.net

Authors address:

Z.M. Tsybalyuk, O.M. Tsarenko, N.G. Dremluga,
O.V. Bulakh, L.M. Nitsenko
M.G. Kholodny Institute of Botany
National Academy of Sciences of Ukraine
Tereschenkivska str., 2
Kyiv, 01601
Ukraine
e-mail: polynology@ukr.net