

13. Драгович А. Ю. Закономерности формирования биоразнообразия вида мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по генам запасных белков: Автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.15 / А. Ю. Драгович // Інститут общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. – М., 2008. – 41 с.
14. Жиров Е. Г. Геномы пшеницы: исследование и перестройка: дис. ... докт.біол.наук: 03.00.15 / Е. Г. Жиров. – Краснодар, 1989. – 366с.
15. Антонюк М. З., Терновська Т. К. Створення чужинно-заміщених ліній м'якої пшениці методом «змішування» хромосом у межах одного субгеному / М. З. Антонюк, Т. К. Терновська // Генетика на межі тисячоліть. – 2001. – С. 368–375.
16. Moore G. Meiosis in allopolyploids – the importance of «Tefflon» chromosomes / G. Moore // Trends in Genetics. – 2002. – Vol. 18, № 9. P. 456–463.
17. Faris J. D. Wheat Genomics: Exploring the Polyploid Model / J. D. Faris, B. Friebe, B. S. Gill // Current Genomics. – 2002. Vol. 3. P. 577–591.
18. Feldman M., Liu B., Segal G. et al. Rapid elimination of low-copy DNA sequences in polyploidy wheat: A possible mechanism for differentiation of homeologous chromosomes / M. Feldman, B. Liu, G. Segal et al. // Genetics. – 1997. – Vol. 147. – P. 1381–1387.
19. Levy A. A. The impact of polyploidy on grass genome evolution / A. A. Levy, M. Feldman // Plant Physiology. – 2002. – Vol. 130. – P. 1587–1593.

*D. Prokopyk, A. Yuschyuk, M. Antonyuk, T. Ternovska*

### THE HOMOEOLOGICAL BELONGING OF GENES THAT CONTROL AWNEDNESS IN INTROGRESSIVE COMMON WHEAT LINES

*Introgressive common wheat lines that origin from cultivar Aurora and genome-substituted forms Aurolata (genomic formula AABBUU), Aurodes (AABBSS), and Aurosis (AABBSISI), and differ from cultivar Aurora in a degree of awn development were studied by means of biochemical markers with the object to find genomic rearrangements and to discover extent and homoeological belonging of alien genetic material. It was shown that in lines, which derive from Aurolata, development of awns and awn-like sprouts is caused by alien awn promoter, located on 6U chromosome.*

УДК 581.33/4:582.52:575.89

*Мосякін А. С., Безусько А. Г., Цимбалюк З. М.*

### ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ TOFIELDIACEAE (LILIOPSIDA) ТА ISIDROGALVIA: ЕВОЛЮЦІЙНІ АСПЕКТИ

*На основі порівняльного паліноморфологічного аналізу представників 15 видів таксономічно проблематичної родини Tofieldiaceae (філогенетично базальні однодольні) та споріднених таксонів підтверджено відмінність пилкових зерен видів Tofieldia від пилкових зерен видів, які зараз відносять до роду Isidrogalvia. Для видів Tofieldia характерна сітчаста або дрібносітчаста скульптура екзину, а для Isidrogalvia – здебільшого виразно горбкувата, рідше згладжено-горбкувата. Спорідненість Isidrogalvia з Narthecium і приналежність їх до родини Nartheciaceae залишається проблематичною, оскільки для видів першого роду характерний дисулькатний, а для Narthecium – моносулькатний пилкок. Результати наших досліджень свідчать про морфологічну відмінність і, очевидно, філогенетичну відокремленість представників Isidrogalvia від Tofieldia. Цим обґрунтовується необхідність виділення зі складу збірного роду Tofieldia (поширеного здебільшого у північних та гірських регіонах Євразії та Північної Америки) окремого самостійного роду Isidrogalvia (поширеного у Південній та частині Центральної Америки) та їх віднесення до різних родин, що підтверджується також молекулярно-філогенетичними та біогеографічними даними. Проведене дослідження доводить перспективність використання паліноморфологічних даних для обґрунтування сучасних філогенетичних гіпотез, базованих на молекулярно-філогенетичних даних.*

## Вступ

У систематиці й філогенетиці покритонасінних рослин палінологія є унікальним комплексом методів, адже жодний інший метод не може дати настільки багато інформації на основі порівняно невеликої кількості матеріалу за малий проміжок часу. Таким чином, використання паліноморфологічних методів для аналізу еволюційної радіації однодольних є обґрунтованим та продуктивним [1–3]. Перспективним напрямом є порівняльний аналіз паліноморфологічних даних з позицій молекулярно-філогенетичних гіпотез (еволюційна паліноморфологія).

Як модельну групу для паліноморфологічних досліджень ми обрали філогенетично проблемну родину *Tofieldiaceae*. Рід *Tofieldia* та споріднені роди раніше відносили до родини *Liliaceae* у широкому розумінні, а пізніше цю невелику за кількістю видів групу рослин вміщували у родину *Melanthiaceae*, разом з такими родами, як *Veratrum*, *Colchicum* та ін. [4–6]. Вже наприкінці 1990-х стало зрозумілим, що родина *Melanthiaceae* у такому розумінні є штучним утворенням, яке має бути розділене на декілька самостійних родин [7]. Зокрема, у системі А. Л. Тахтаджяна [8], її останньому за часом опублікування варіанті, родина *Tofieldiaceae* визнається, але не у складі базальних однодольних. Те ж стосується і родини *Colchicaceae*.

Тепер родину *Tofieldiaceae* розглядають як окрему родину порядку *Alismatales*, одного з найбільш примітивних базальних порядків однодольних [9, 10]. Таке нове філогенетичне положення *Tofieldiaceae* знайшло підтвердження і за порівняльно-морфологічними і анатомічними даними, особливо морфологією квітки та суцвіття [11]. Проте є свідчення на користь того, що навіть у сучасному розумінні родина *Tofieldiaceae* не є природною монофілетичною групою [12–14]. Зокрема, південноамериканський рід *Isidrogalvia* [15], згідно з гіпотезою японських дослідників [13], очевидно, не є спорідненим з *Tofieldia*, а належить до родини *Nartheciaceae*.

Проведені В. Н. Косенко [16, 17] паліноморфологічні дослідження представників родини *Melanthiaceae* у широкому обсязі, включаючи тепер визнані самостійними родини *Tofieldiaceae*, *Colchicaceae*, *Nartheciaceae*, *Japonoliriaceae* та деякі інші, дали багато матеріалу для аналізу, але не дозволили чітко розмежувати природні філогенетичні групи в її межах. Було показано, що у видів роду *Tofieldia* переважають дисулькатні (двоборозні) пилкові зерна, у той час як у видів *Narthecium* та споріднених з ним родів пилкові зерна переважно або виключно моносулькатні (одноборозні). Ця обставина начебто не дозволяє робити висновок про спорідненість *Tofieldiaceae* та *Nartheciaceae*. Крім того, була показана

певна гетерогенність роду *Tofieldia* за паліноморфологічними ознаками [16]: горбкувата поверхня екзини; виявлена В. Н. Косенко у трьох досліджених південноамериканських видів *Tofieldia sensu lato* (які нині відносять до *Isidrogalvia*) свідчить про необхідність визнання *Isidrogalvia* як окремого роду. До такої ж думки дійшов і дослідник роду *Isidrogalvia* R.W. Cruden [15].

Оскільки формування одної чи двох борозен пилкового зерна у представників *Tofieldiaceae* та *Nartheciaceae* (та інших груп) може бути еволюційно змінною ознакою [18], найбільш цікавими з точки зору філогенії можуть виявитися дані про скульптуру екзини видів цих груп. З огляду на вищевикладене, для порівняння з *Tofieldia*, *Triantha*, *Pleea* та *Isidrogalvia* нами були досліджені також окремі представники родин *Nartheciaceae* (3 види *Narthecium*), *Melanthiaceae sensu stricto* (*Veratrum*) та *Colchicaceae* (3 види *Colchicum*), загалом 15 видів.

## Матеріали та методи

Зразки пилку були відібрані у гербаріях Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (Національний гербарій України, м. Київ – *KW*) та Міссурійського ботанічного саду (Missouri Botanical Garden, St. Louis, USA – *MO*). Зокрема, було досліджено 15 видів: *Isidrogalvia falcata* Ruiz & Pav., *I. robursor* (Steyerm.) Cruden, *I. sessiflora* (Hooker) Cruden, *Pleea tenuifolia* Michx., *Triantha racemosa* (Walter) Small, *Tofieldia glutinosa* (Michx.) Pers., *T. calyculata* (L.) Wahlenb., *Narthecium americanum* Ker Gawl., *N. ossifragum* (L.) Huds., *N. californicum* Baker та деякі інші.

Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятими модифікованими методами Г. Ердтмана або Р. Водхауса [19–21] та іншими методиками [22]. Мікрофотографії пилкових зерен виконані цифровою камерою Sony Cybershot DSC-W5 з об'єктивом Carl Zeiss Vario-Tessar зі змінною фокусною відстанню 2,8–5,2/7,9–23,7 при збільшенні мікроскопу до  $\times 1000$ . Детально результати світлової мікроскопії тут не обговорюються, оскільки вони виявилися менш інформативними, ніж результати сканувальної електронної мікроскопії.

Для дослідження пилку під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JEOL JSM-35C) матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Дослідження проведені на обладнанні Лабораторії електронної мікроскопії Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України.

При морфологічному описі пилку використано термінологію Л. А. Купріянової, Л. А. Альошиної [23] і П. І. Токарева [24], а також рекомен-

дації міжнародної палінологічної бази даних PalDat (<http://paldat.botanik.univie.ac.at>) і міжнародний електронний палінологічний словник-довідник (<http://www.bio.uu.nl/~palaeo/glossary/glos-int.htm>).

### Результати та їх обговорення

Пилкові зерна досліджених рослин мають багато спільних рис. Зокрема, вони є подібними за розмірним класом (пилкові зерна середні до дрібних), типом пилкового зерна за кількістю апертур (моно- та дисулькатні), а також за скульптурою екзини. Найважливішим для такого аналізу нам видається саме остання риса. Слід зазначити, що для *Tofieldia* здебільшого характерні дисулькатні (двоборозні) пилкові зерна [1, 16, 17, 25]. Разом з тим, у деяких видів відмічений і моносулькатний пилкок (наприклад, *Tofieldia nepalensis* Wallich у роботі Косенко [16]).

При дослідженні під СЕМ пилкові зерна *Tofieldia* та споріднених родів звичайно розташовуються на столиках таким чином, що помітна лише одна борозна, а на іншій борозні пилкове зерно «лежить». Відповідно, за фотографіями такі пилкові зерна легко невірно інтерпретувати як моносулькатні (одноборозні). Проте інколи на СЕМ-препаратах трапляються і пилкові зерна, орієнтовані з полярного боку, і на таких пилкових зернах можна побачити дві борозни одночасно, як і на СМ-препаратах. Крім того, у випадку моносулькатних пилкових зерен, під СЕМ завжди можна знайти багато пилкових зерен, розташованих як на дистальній, так і проксимальній сторонах. Відповідно, на деяких (приблизно половині) пилкових зерен, які видно з проксимальної сторони, борозна взагалі не проглядається. У препаратах пилку видів *Tofieldia*, *Pleea*, *Triantha* та *Isidrogalvia* принаймні одна борозна помітна під СЕМ практично на усіх зернах.

Ми підтверджуємо та деталізуємо помічену В.Н. Косенко [16] відмінність пилкових зерен видів *Tofieldia* від пилкових зерен видів, які нині відносять до південноамериканського роду *Isidrogalvia*. Зокрема, для видів *Tofieldia* характерна сітчаста або дрібносітчаста скульптура екзини, а для видів *Isidrogalvia* – виразно горбкувата (рис. 1).

Разом з тим, досліджені нами зразки *Pleea tenuifolia* відрізняються за скульптурою екзини від описаних у літературі [16] у бік більшої зглаженості скульптурних елементів. Це також може свідчити про наявність і навіть широку розповсюдженість у досліджуваній групі рослин перехідних типів скульптури екзини. Оскільки скульптура екзини змінюється під час формування (онтогенезу) пилкового зерна, це також може вказувати на легкість, з якою може відбуватися еволюційна зміна таких ознак і у філогенезі.

На перший погляд здається, що характерна для *Nartheicum* дрібносітчаста або сітчасто-ямчаста скульптура екзини не може бути трансформована у типи, подібні до тих, що спостерігаються у *Isidrogalvia*. Якщо це дійсно так, то гіпотеза М.Н. Тамури та ін. [13] про тісні філогенетичні зв'язки між *Isidrogalvia* та *Nartheiciaceae* здається необґрунтованою, особливо якщо враховувати й різницю у кількості борозен (1 у *Nartheicum*, 2 у *Isidrogalvia*). Проте нам пощастило знайти ймовірний перехідний тип скульптури у виду *Nartheicum californicum* (рис. 2).

Таким чином, формування характерної для *Isidrogalvia* горбкуватої скульптури екзини може відбуватися на основі предкового сітчастого типу скульптури екзини. Проблема полягає у тому, що сітчаста поверхня екзини трапляється як у *Nartheicum* (*Nartheiciaceae*) так і у *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*), а тому паліноморфологічні дані не дозволяють однозначно визначити спорідненість роду і його приналежність до родини *Nartheiciaceae* чи *Tofieldiaceae*. Зважаючи на те, що перехідні типи скульптури екзини виявлені у роді *Nartheicum*, а саме у *Nartheicum californicum*, нова гіпотеза М.Н. Тамури та ін. [13] про приналежність *Isidrogalvia* до *Nartheiciaceae* здається нам переконливішою за традиційну гіпотезу про спорідненість *Isidrogalvia* і *Tofieldia*.

### Морфологічні описи та мікрофотографії пилкових зерен деяких досліджених видів

#### *Tofieldia glutinosa* (Michx.) Pers.

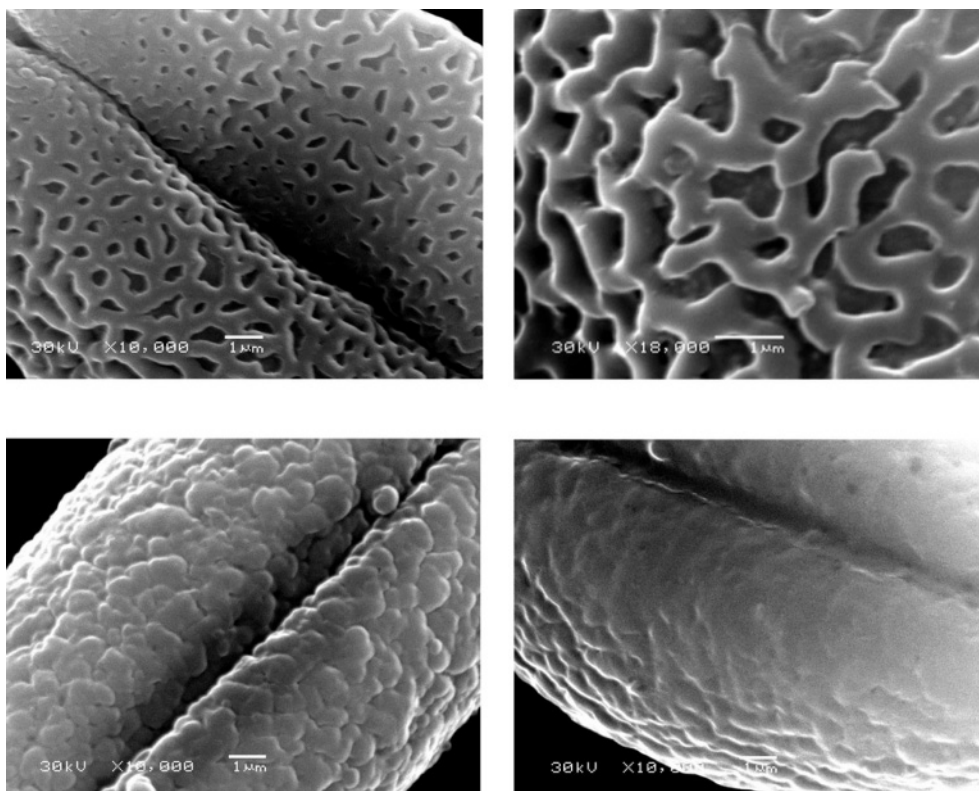
Досліджений зразок: Flora of North America. Plants of Maine. Fort Kent. Wet shores. Collected by Kenneth K. Mackenzie, No 3438. July 11, 1908 (MO).

Пилкові зерна двоборозні (дисулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 20,8–22,3 мкм, екваторіальний діаметр 12,5–13,9 мкм, борозни вузькі, їх краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів; у деяких пилкових зернах борозни мають невеликі розширення на кінцях. Скульптура екзини ямчасто-складчаста з переходом до сітчастої. Проксимальна і дистальна сторони за скульптурою помітно не відрізняються. Ямки розташовані рівномірно по поверхні пилкового зерна, стінки комірок широкі, гладенькі, звивисті; дна комірок не видно (рис. 3).

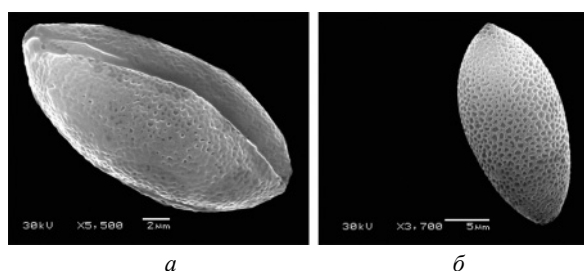
#### *Triantha racemosa* (Walt.) Small

Досліджений зразок: Plants of Alabama. Washington Co.: Perianth white; edge of pineland bog, 1.5 mi. s. Chatom. 14 Jul 1969; R. Kral 35538 (MO).

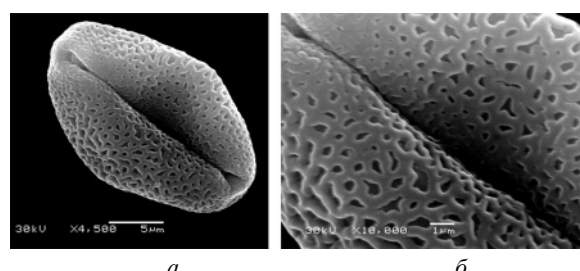
Пилкові зерна двоборозні (дисулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна



**Рис. 1.** Скульптура поверхні пилку:  
а – *Tofieldia glutinosa*; б – *Tofieldia calyculata*, в – *Isidrogalvia falcata*; г – *Isidrogalvia sessiliflora*



**Рис. 2.** Скульптура поверхні пилку *Narthecium californicum*: а – дистальний бік; б – проксимальний бік



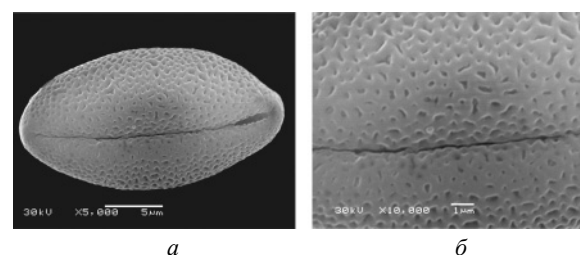
**Рис. 3.** Пилок *Tofieldia glutinosa*: а – загальний вигляд, б – поверхня

вісь 22,2–24,1 мкм, екваторіальний діаметр 12,2–13,0 мкм, борозна (sulcus) вузька, її краї нерівномірно хвилясті, кінці майже доходять до полюсів. Скульптура екзини *Triantha* варіює від ямчастої до ямчасто-складчастої. Ямки найбільш виражені ближче до борозни, зморшки також чітко виражені біля борозни, на дистальній стороні пилкового зерна; стінки комірок товсті, гладенькі, звивисті; дна комірок не видно (рис. 4).

#### *Pleea tenuifolia* Michx.

**Досліджений зразок:** Plants of Florida. Liberty Co; Pine flatwoods, along Fl #65, about 10 miles south of Telogia. Sept. 30, 1996; Collected by: Norlan C. Henderson, No. 96-823 (MO).

Пилкові зерна двоборозні (дисулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 26,7–28,0 мкм, екваторіальний діаметр 11,0–



**Рис. 4.** Пилок *Triantha racemosa*: а – загальний вигляд, б – поверхня

15,4 мкм, борозна (sulcus) вузька, її краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів. Скульптура екзини *Pleea* згладжено-зморшувата або зморшувата. Особливості скульптури екзини більш виражені на проксимальній стороні пилкового зерна. Зморшки дрібні, виражені нечітко; комірок як таких немає (рис. 5.).

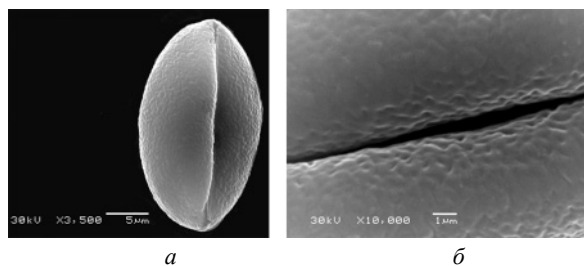


Рис. 5. Пилкок *Pleea tenuifolia*: а – загальний вигляд, б – поверхня

***Isidrogalvia falcata* Ruiz & Pav.**

**Досліджений зразок:** Peru; Cusco: La Convención. Dist. Santa Ana, Punkuyoc, Tunkuimayo, Bosque primario húmedo. 12°56'44" S; 072°50'20"W; 3200–3520 m. Hierba 60 cm, flor blanca. 24 octubre, 2002; [Coll.] L. Valenzuela, E. Suclli, I. Huamantura 856 (MO).

Пилкові зерна двоборозні (дисулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 22,3–25,0 мкм, екваторіальний діаметр 12,6–15 мкм, борозна (sulcus) вузька, її краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів. Скульптура екзини *Isidrogalvia falcata* горбкувата, горбочки чітко виражені, виступаючі, різних розмірів, розташовані щільно. Горбкуватість найбільш виражена на дистальній стороні пилкового зерна, зокрема, ближче до борозни (рис. 6).

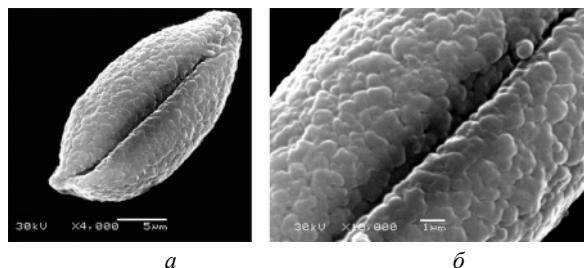


Рис. 6. Пилкок *Isidrogalvia falcata*: а – загальний вигляд, б – поверхня

***Isidrogalvia robustior* (Steyerm.) Cruden**

**Досліджений зразок:** Venezuela. Province Trujillo. Mpio. Boconó. Laguna Larga, vía Laguna Las Parias, to Laguna Eco, Páramo de Motumbo, Monumento Natural Teta de Niquitao – Gurigay. Elevation: 3400–3600 m. Rosette-forming herb. Flowers pale yellow-white. 15 Sep 2003; [Coll.] B. Stergios 20368 With: L. J. Dorr & K. J. Wurdack (MO).

Пилкові зерна двоборозні (дисулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 24,5–26 мкм, екваторіальний діаметр 12,4–12,9 мкм, борозна (sulcus) широка, її краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів. Скульптура екзини *Isidrogalvia robustior* ямчасто-горбкувата. Ямки розташовані нерівномірно, горбочки великі, зливаються при основі. Проксимальна і дистальна сторони за скульптурою помітно не відрізняються (рис. 7).

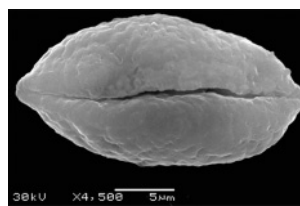


Рис. 7. Пилкок *Isidrogalvia robustior* – загальний вигляд

***Isidrogalvia sessiflora* (Hooker) Cruden**

**Досліджений зразок:** Plants of Colombia, South America. Depto. Boyacá: Cordillera Oriental; Páramo de Belén. Opening in rastrojo (large shrubs), cienaga, very wet, with *Espeletia nemekenei* Cuatr., *Sphagnum*, on slope. Alt. circa 3150 m. Approximately 12 kilos. north of Belén. Herb with erect leaves to 30 cm x 5 mm. Terminal raceme of white flowers. May 6, 1959; Harriet G. Barclay and Pedro Juajibioy, No. 7564 (MO).

Пилкові зерна двоборозні (дисулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 24,3–26,7 мкм, екваторіальний діаметр 12,8–13,7 мкм, борозна (sulcus) розширена, її краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів. Скульптура екзини *Isidrogalvia sessiflora* горбкувата або згладжено-горбкувата, горбочки невеликі та згладжені. Проксимальна і дистальна сторони за скульптурою помітно не відрізняються (рис. 8).

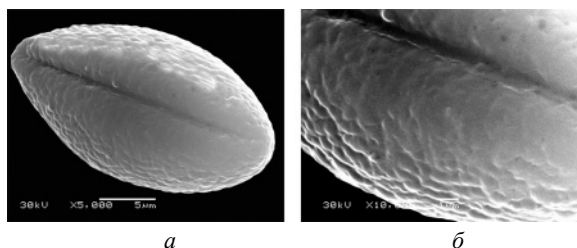


Рис. 8. Пилкок *Isidrogalvia sessiflora*: а – загальний вигляд, б – поверхня

***Nartheceium ossifragum* (L.) Huds.**

**Досліджені зразки:** 4 зразки з Європи (KW, MO).

Пилкові зерна одноборозні (моносулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 21,4–28,7 мкм, екваторіальний діаметр 9,8–12,4 мкм, борозна (sulcus) вузька, її краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів. Скульптура екзини сітчаста, комірки округлі за формою, різних розмірів; стінки комірок широкі, гладенькі, майже рівні; дно комірок рівне. Проксимальна і дистальна сторони за скульптурою помітно не відрізняються (рис. 9).

***Nartheceium americanum* Ker Gawl.**

**Досліджений зразок:** Plants of New Jersey. Burlington Country. Boggy savannas bordering Mullica River, Atsion. June 23, 1936; H.K. Svenson No. 7950 (MO).

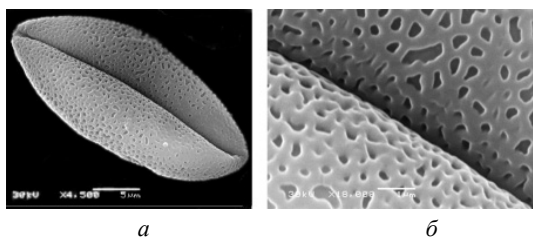


Рис. 9. Пилко *Narthecium ossifragum*: а – загальний вигляд, б – поверхня

Пилкові зерна одноборозні (моносулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 22,7–32,9 мкм, екваторіальний діаметр 10,9–14,0 мкм, борозна (sulcus) вузька, її краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів. Скульптура екзини *Narthecium americanum* дрібносітчаста з переходом до ямчастої, комірки кутастої форми. Ямки розташовані нерівномірно: на дистальній стороні пилкового зерна, зокрема біля борозни, переважає ямчаста скульптура екзини, в той час як на проксимальній стороні – сітчаста. Стінки комірок вузькі, гладенькі, майже рівні; дно комірок рівне (рис. 10).

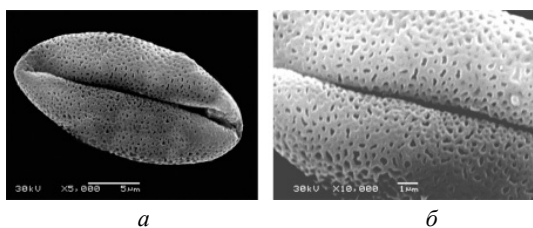


Рис. 10. Пилко *Narthecium americanum*: а – загальний вигляд, б – поверхня.

#### *Narthecium californicum* Baker

Досліджений зразок: U.S.A. California, Butte Country: About ½ mile east of Bold Mountain, about 5 miles north-east of Stirling City. Normal size plants. Found growing on wet dark soil in a bog like meadow. Red Fir Forest. Alt. 1750 m. 19 July 1984; Lowell Ahart & P. Ahart 4760 (MO).

Пилкові зерна одноборозні (моносулькатні), еліпсоїдальні, в обрисі з екватора еліптичні, полярна вісь 21,8–23,2 мкм, екваторіальний діаметр 10,9–11,0 мкм, борозна (sulcus) розширена, її краї рівні, кінці борозни майже доходять до полюсів. Скульптура екзини *N. californicum* перехідного типу: сітчаста (комірки округлі, різних розмірів), ямчаста, ямчато-горбкувата. Ямки розташовані нерівномірно, здебільшого на дистальній стороні, сітчаста скульптура розташована на проксимальній стороні. Стінки комірок вузькі, гладенькі, майже рівні; дно комірок рівне (рис. 11).

#### Висновки

На основі паліноморфологічного аналізу досліджених представників модельної родини *Tofieldiaceae* ми підтверджуємо та деталізуємо відмічену раніше відмінність пилкових зерен видів

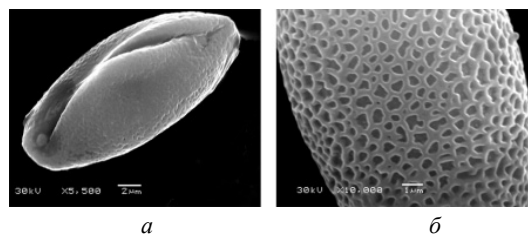


Рис. 11. Пилко *Narthecium californicum*: а – загальний вигляд, б – поверхня

*Tofieldia* від пилкових зерен видів, які нині відносять до роду *Isidrogalvia*. Зокрема, для видів *Tofieldia* характерна сітчаста або дрібносітчаста скульптура екзини, а для видів *Isidrogalvia* – здебільшого виразно горбкувата, рідше згладжено-горбкувата. Ми припускаємо, що формування характерної для *Isidrogalvia* горбкуватої скульптури екзини може відбуватися на основі предкового сітчастого типу скульптури. Ми вважаємо, що дрібносітчаста або сітчато-ямчаста скульптура екзини *Narthecium* може бути трансформована у типи, подібні до таких у *Isidrogalvia*. Ймовірний перехідний тип скульптури виявлено у *Narthecium californicum*. Питання щодо спорідненості *Isidrogalvia* з *Narthecium* і приналежності їх до родини *Nartheciaceae* все ще лишається до кінця не з'ясованим, оскільки для видів першого роду характерний дисулькатний, а для *Narthecium* – моносулькатний пилко. Разом з тим, навіть у роді *Tofieldia* є види з моносулькатним пилком, а тому еволюційний перехід між цими двома типами теоретично може відбуватися в обох напрямках.

Результати наших досліджень таксономічно проблематичної групи *Tofieldiaceae* та згодом споріднених таксонів недвозначно свідчать про морфологічну відмінність і, очевидно, філогенетичну відокремленість представників *Isidrogalvia* від *Tofieldia*. Цим паліноморфологічно обґрунтовується необхідність виділення зі складу збірного роду *Tofieldia* окремого самостійного роду *Isidrogalvia*, що підтверджується також молекулярно-філогенетичними та біогеографічними даними. Зокрема, представники роду *Tofieldia* мають переважно голарктичне поширення (здебільшого північні та гірські регіони Євразії та Північної Америки), у той час як види роду *Isidrogalvia* трапляються виключно у Південній та частині Центральної Америки. Проведене дослідження доводить перспективність використання паліноморфологічних даних для обґрунтування сучасних філогенетичних гіпотез, базованих на молекулярно-філогенетичних даних<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Висловлюємо щиро вдячність Л. Г. Безусько (Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України), з якою ми мали змогу консультуватися та обговорювати різні аспекти даної роботи, Д. О. Климчуку (Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України) за сприяння у роботі на сканувальному електронному мікроскопі, а також кураторам гербаріїв Дж. Соломону (J. Solomon, гербарій MO) та Н. М. Шиян (гербарій КИ) за дозвіл відібрати гербарний матеріал для дослідження.

1. Furness C. A. Pollen and anther characters in monocot systematics / C. A. Furness, P. J. Rudall // Grana. – 2001. – Vol. 40 (1–2). – P. 17–25.
2. Harley M. M. Pollen of the monocotyledons: selecting characters for cladistic analysis / M. M. Harley, M. S. Zavada // Wilson K. L., Morrison D. A. (eds.) Monocots: Systematics and evolution. – Melbourne, Australia: CSIRO, 2000. – P. 194–213.
3. Savolainen V. A decade of progress in plant molecular phylogenetics / V. Savolainen, M. W. Chase // Trends in Genetics. – 2003. – Vol. 19. – P. 717–724.
4. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants / A. Cronquist. – 2<sup>nd</sup> edition. – Bronx, New York: New York Botanical Garden, 1988. – viii + 555 p.
5. Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics / R. Dahlgren // Nordic J. Bot. – 1983. – Vol. 3. – P. 119–149.
6. Dahlgren G. An updated angiosperm classification / G. Dahlgren // Bot. J. Linnean Soc. – 1989. – Vol. 100. – P. 197–203.
7. Zomlefer W. B. Advances in angiosperm systematics: examples from the *Liliales* and *Asparagales* / W. B. Zomlefer // J. Torrey Bot. Soc. – 1999. – Vol. 126(1). – P. 58–62.
8. Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants / A. L. Takhtajan. – New York: Columbia Univ. Press, 1997. – 663 p.
9. Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Garden. – 1998. – Vol. 85. – P. 531–553.
10. Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linnean Soc. – 2003. – Vol. 141. – P. 399–436.
11. Remizova M., Sokoloff D. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*) compared with *Araceae*, *Acoraceae* and *Alismatales* s.str. / M. Remizova, D. Sokoloff // Bot. Jahrb. Syst. – 2003. – Vol. 124(3). – P. 255–271.
12. Fuse S. A phylogenetic analysis of the plastid *matK* gene with emphasis on *Melanthiaceae* sensu lato / S. Fuse, M. N. Tamura // Plant Biol. (Stuttg.). – 2000. – Vol. 2. – P. 415–427.
13. Tamura M. N. Biosystematic studies on the family *Tofieldiaceae* I. Phylogeny and circumscription of the family inferred from DNA sequences of *matK* and *rbcL* / M. N. Tamura, S. Fuse, H. Azuma, M. Hasebe // Plant Biol. (Stuttg.). – 2004. – Vol. 6. – P. 562–567.
14. Tamura M. N. Molecular phylogeny of monocotyledons inferred from combined analysis of plastid *matK* and *rbcL* gene sequences / M. N. Tamura, J. Yamashita, Sh. Fuse, M. Haraguchi // J. Plant Res. – 2004. – Vol. 117. – P. 109–120.
15. Cruden R. W. A revision of *Isidrogavia* (*Liliaceae*): recognition for Ruiz and Pavon's genus / R. W. Cruden // Syst. Bot. – 1991. – Vol. 16(2). – P. 270–282.
16. Косенко В. Н. Морфология пыльцы *Tofieldieae*, *Narthecieae*, *Melanthieae*, *Xerophylleae* (*Melanthiaceae*) / В. Н. Косенко // Ботан. журн. – 1987. – Т. 72, № 10. – С. 1319–1329, Табл. I–VI.
17. Косенко В. Н. Морфология пыльцы *Chionographeae*, *Uvularieae*, *Tricyrtideae*, *Scopiopeae*, *Anguillarieae*, *Iphigenieae*, *Glorioseae*, *Colchiceae* (*Melanthiaceae*) / В. Н. Косенко // Ботан. журн. – 1988. – Т. 73, № 2. – С. 172–185, Табл. I–VI.
18. Ressayre A. Aperture pattern ontogeny in angiosperms / A. Ressayre, B. Godelle, C. Raquin, P.-H. Gouyon // J. Experimental Zoology. – 2002. – Vol. 294. – P. 122–135.
19. Erdtman G. An introduction to pollen analysis / G. Erdtman. – Waltham, Mass.: The Chronica Botanica Co., 1943. – 239 pp.
20. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms / G. Erdtman. – Almqvist & Wiksell, Stockholm. – 1952. – 539 pp.
21. Wodehouse R. P. Pollen grains / R. P. Wodehouse. – New York: McGraw-Hill, 1935. – 574 pp.
22. Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков и др.. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
23. Куприянова Л. А. Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР / Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. – Л.: Наука, 1972. – Т. 1. – 170 с.
24. Токарев П. И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 51 с.
25. Furness C. A., Rudall P. J. Microsporogenesis in monocotyledons / C. A. Furness, P. J. Rudall // Ann. Botany. – 1999. – Vol. 84. – P. 475–499.

Mosyakin A. S., Bezusko A. G., Tsymbalyuk Z. M.

## PALYNOMORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *TOFIELDIACEAE* (*LILIOPSIDA*) AND *ISIDROGALVIA*: EVOLUTIONARY ASPECTS

Based on comparative palynomorphological analysis of representatives of 15 species of a taxonomically problematic family *Tofieldiaceae* (phylogenetically basal monocots) and related taxa, morphological differences of pollen grains of *Tofieldia* species from pollen grains of species currently placed in the genus *Isidrogavia* are confirmed. Species of *Tofieldia* have reticulate or finely reticulate exine sculpture, while those of *Isidrogavia* – mostly evidently tuberculate or rarely smooth-tuberculate sculpture. Relatedness of *Isidrogavia* and *Narthecium* and their placement in the family *Nartheciaceae* remain problematic since species of the first genus have disulcate, and those of *Narthecium* – monosulcate pollen. Our results indicate morphological difference and, most probably, phylogenetic distinctiveness of representatives of *Isidrogavia* and *Tofieldia*. That provides palynomorphological evidence for the segregation of a distinct genus *Isidrogavia* (distributed in South and partly Central America) from the aggregate genus *Tofieldia* (distributed mainly in northern and mountain regions of Eurasia and North America), and their placement in separate families, which is also supported by molecular phylogenetic and biogeographical data. Our study emphasizes the perspectives of using palynomorphological data for justification of modern phylogenetic hypotheses based on data of molecular phylogenetics.