



З.М. ЦИМБАЛЮК

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна  
palynology@ukr.net

### ФІЛОГЕНЕТИЧНЕ ПОЛОЖЕННЯ РОДУ *PAULOWNIA*: ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНИХ СВДЧЕНЬ

*Ключові слова:* пилкові зерна, морфологія, систематика, філогенія, *Paulownia*, *Paulowniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Bignoniaceae*

Таксономічне положення роду *Paulownia* Siebold & Zucc. тривалий час викликало дискусії. Зокрема, різні автори включали *Paulownia* до родини *Bignoniaceae* Juss. (Тахтаджян, 1966; Иванина, 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*.

За новітніми молекулярно-філогенетичними даними, родина *Paulowniaceae* Nakai представлена одним родом *Paulownia* з шістьма видами (APG II, 2003; APG III, 2009; Reveal, 2012; Olmstead, 2012), що поширені у Східній Азії (Olmstead, 2012). Ця родина, 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 Р. Ольмстеда (Olmstead, 2012) положення роду *Wightia* залишається невідзначеним. 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. Тому ми вирішили розглянути цю проблему з порівняльно-паліноморфологічної точки зору на основі як опублікованих, так і оригінальних даних з морфології пилку представників різних груп порядку *Lamiales* sensu APG.

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).

Відомості про морфологію пилкових зерен роду *Paulownia* наводяться в деяких роботах. Г. Ердтман (Erdtman, 1952) дослідив морфологію пилкових зерен *Paulownia imperialis* Siebold & Zucc. під світловим мікроскопом й окреслив лише окремі ознаки: пилкові зерна 3-борозно-апертурні, з сітчастою скульптурою екзини. В електронній базі даних PalDat є стислі відомості про пилкові зерна *Paulownia tomentosa* та мікрофотографії під сканувальним електронним мікроскопом (Halbritter, 2000).

Чень Чжиянь (Chen, 1983) вивчив морфологію пилкових зерен шести китайських видів роду *Paulownia*. У статті наводиться таблиця ознак пилкових зерен та їхні мікрофотографії під сканувальним електронним мікроскопом. Автор визначив пилкові зерна досліджених видів як 3-борозно-ороподібні з сітчастою скульптурою екзини.

Метою нашої роботи є уточнення палиноморфологічних особливостей *Paulownia tomentosa*, оцінка таксономічної значущості морфологічних ознак пилкових зерен роду загалом та порівняння особливостей пилкових зерен представників родини *Paulowniaceae* з такими близькоспоріднених родин.

### Матеріал та методи досліджень

Зразки пилкових зерен відібрано в Гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КВ) і Міссурійського ботанічного саду (Сент-Луїс, Міссурі, США; МО). Для вивчення пилкових зерен під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). Для дослідження морфології пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилували шаром золота за стандартною методикою. У характеристиці пилкових зерен використовували загальноприйняту термінологію (Куприянова, Алешина, 1972; Punt et al., 1994; Токарев, 2002).

Порівняльний аналіз проведений переважно на підставі оригінального дослідження пилкових зерен 305 видів із 93 родів родин *Bignoniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Plantaginaceae* та *Phrymaceae*.

### Результати досліджень та їх обговорення

Наводимо детальну характеристику пилкових зерен *Paulownia tomentosa* за прийнятою схемою.

*Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud. (рис. 1, 1–4; рис. 2, 1–4).

**СМ.** Пилкові зерна 3-борозно-орові, сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-лопатеві або округло-трикутні, з екватора округлі. Полярна вісь – 18,6–21,3 мкм, екваторіальний діаметр – 19,9–22,6 мкм. Борозни довгі, 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. Ширина мезокольпумів – 13,3–14,6 мкм, діаметр апокольпумів – 2,4–3,3 мкм. Екзина 1,3–2,0 мкм

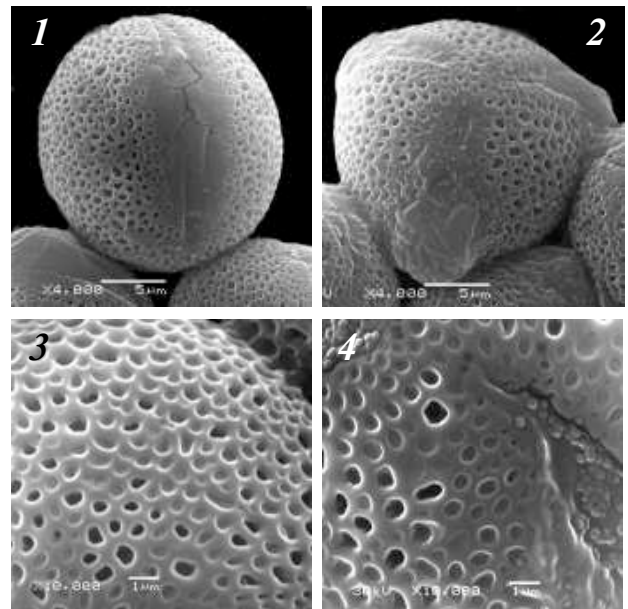


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Paulownia* (СЕМ): 1–4 – *P. tomentosa*; 1 – вигляд з екватора; 2 – вигляд з полюса; 3, 4 – сітчаста скульптура

Fig. 1. Pollen grains of *Paulownia* (SEM): 1–4 – *P. tomentosa*; 1 – equatorial view; 2 – polar view; 3, 4 – reticulate sculpture

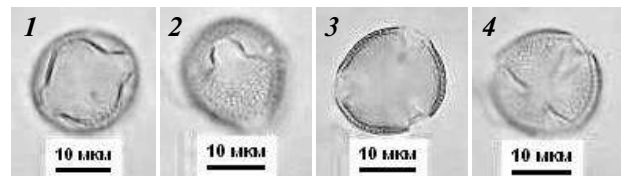


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Paulownia* (СМ): 1–4 – *P. tomentosa*; 1, 2 – вигляд з екватора; 3, 4 – вигляд з полюса

Fig. 2. Pollen grains of *Paulownia* (LM): 1–4 – *P. tomentosa*; 1, 2 – equatorial view; 3, 4 – polar view

завтовшки. Покрив тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, короткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста.

**СЕМ.** Скульптура сітчаста. Комірки переважно округлі, різні за розміром, біля борозен дрібніші; сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Борозні мембрани гладенькі або гранулярні, орові мембрани гладенькі, зрідка гранулярні.

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

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 *Niedzwedzka* V. Fedtsch., безапертурні та зібрані в тетради у представників роду *Catalpa* Scop., (Цимбалюк, 2014). За даними інших авторів (Ferguson, Santisuk, 1973; Vuurman, 1977; Gentry, Tomb, 1979; Григор'єва, Токарев, 2005), пилкові зерна представників *Bignoniaceae* характеризуються 3-, 4-, 6-борозним, злитоборозним, багатоборозним, спіральнорозним, 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 у 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 із 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 *Gratiroleae* 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 зазнача-

лося, 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-палічковою 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*.

Аналіз отриманих нами та літературних даних показав, що пилкові зерна родини *Phrymaceae* мають різні типи апертур: 3-, 5–7-борозний, злитоборозний, спіральнорозний, 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-лопатевої або округло-трикутні обриси, сітчасту скульптуру екзини, гладенькі, інколи гранулярні орові мембрани (Erdtman, 1952; Chen, 1983, Halbritter, 2000; оригінальні дані). Такий комплекс палиноморфологічних ознак 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).

Автор висловлює щире подяку чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну за надання літературних джерел, консультації та слухні зауваження щодо різних аспектів цієї роботи.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Курпянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растительной флоры европейской части СССР. — Л.: Наука, 1972. — Т. 1. — 170 с.
- Григорьева В.В., Токарев П.И. Морфология пыльцы рода *Tabebuia* Gomes ex A.P. De Candolle (*Bignoniaceae*) // Палинология: теория и практика: Мат-лы XI Всерос. палинолог. конф. — М.: ПИН РАН, 2005. — С. 61–62.
- Иванина Л.И. Род Павлония — *Paulownia* Sieb. et Zuss. // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 5. — С. 288–300.
- Мосякін С.Л. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі // Укр. ботан. журн. — 2013. — 70, № 3. — С. 289–307.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
- Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. — М.: Т-во научн. изд. КМК, 2002. — 51 с.
- Цимбалюк З.М. Палиноморфологічні особливості деяких представників родини *Bignoniaceae* Juss. // Наук. зап. НАУКМА. Біол. та екол. — 2014. — 158. — С. 28–33.
- Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Палиноморфологія видів *Orobanchae* L. subgen. *Phelipanche* (Pomel) Tzvelev (*Orobanchaceae*) флори України // Укр. ботан. журн. — 2013а. — 70, № 5. — С. 600–609.
- Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Палиноморфологія видів *Orobanchae* L. підроду *Orobanchae* (*Orobanchaceae*) флори України // Укр. ботан. журн. — 2013б. — 70, № 6. — С. 723–731.
- Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Атлас пилкових зерен представників родин *Plantaginaceae* та *Scrophulariaceae*. — К.: ТОВ “Наш формат”, 2013в. — 276 с.
- Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Еволюційно-палиноморфологічний аналіз деяких триб родини *Plantaginaceae* // Укр. ботан. журн. — 2014. — 71, № 4. — С. 442–448.
- 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. — 141. — P. 399–436.
- Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linnean Soc. — 2009. — 161. — P. 105–121.
- Argue C.L. Pollen morphology in the genus *Mimulus* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance // Amer. J. Bot. — 1980. — 67(1). — P. 68–87.

- Argue C.L. The taxonomic implications of pollen morphology in some South American species of *Mimulus* (*Scrophulariaceae*) // Amer. J. Bot. — 1981. — 68(2). — P. 200–205.
- Argue C.L. A biometric and taxonomic study of pollen character variation in *Berendiella* and *Hemichaena* (*Scrophulariaceae*) // Can. J. Bot. — 1983. — 61. — P. 53–62.
- Argue C.L. Pollen morphology in *Dodartia*, *Lancea*, *Leucocarpus*, and *Mazus* and an analysis of pollen morphotypes in the *Mimuleae* (*Scrophulariaceae*) // Can. J. Bot. — 1984. — 62. — P. 1287–1297.
- Bennet J.R., Mathews S. Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A' // Amer. J. Bot. — 2006. — 93(7). — P. 1039–1051.
- Buurman J. Contribution to the pollen morphology of the *Bignoniaceae*, with special reference to the tricolpate type // Pollen et Spores. — 1977. — 19(4). — P. 447–519.
- Chadwell T.B., Wagstaff S.J. Pollen morphology of *Phryma* and some putative relatives // Syst. Bot. — 1992. — 17(2). — P. 210–219.
- Chen Zhiyan. Preliminary study on the pollen morphology of *Paulownia* // J. Wuhan Bot. Res. — 1983. — 1. — P. 144–146.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. — 539 p.
- Ferguson I.K., Santisuk T. Notes on the pollen morphology of some Asiatic *Bignoniaceae* // Kew Bull. — 1973. — 28(2). — P. 187–194.
- Gentry A.H., Tomb A.S. Taxonomic implications of *Bignoniaceae* palynology // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1979. — 66. — P. 756–777.
- Halbritter H. *Paulownia tomentosa* // Buchner R., Weber M. (2000 onwards) / PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. <http://www.paldat.org>
- McNeal J.R., Bennett J.R., Wolfe A.D., Mathews S. Phylogeny and origins of holoparasitism in *Orobanchaceae* // Amer. J. Bot. — 2013. — 100. — P. 971–983.
- Olmstead R. (with the help of: D. Albach, B. Bremer, P. Cantino et al.) A synoptical classification of the Lamiales. Version 2.4 (updated 26 July, 2012) (<http://depts.washington.edu/phylo/Classification.pdf>)
- Olmstead R.G., DePamphilis C.W., Wolfe A.D., Young N.D., Elisons W.J., Reeves P.A. Disintegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. — 2001. — 88(2). — P. 348–361.
- Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B. Further disintegration of the *Scrophulariaceae* // Taxon. — 2005. — 54. — P. 411–425.
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology. — Utrecht: LPP Foundation, 1994. — 71 p.
- Refulio-Rodriguez N.F., Olmstead R.G. Phylogeny of *Lamiidae* // Amer. J. Bot. — 2014. — 101(2). — P. 287–299.
- Reveal J.L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants // Phytoneuron. — 2012. — 2012-37. — P. 1–221.
- Schäferhoff B., Fleischmann A., Fischer E., Albach D.C., Borsch T., Heubl G., Müller K.F. Towards resolving Lamiales relationships: insights from rapidly evolving chloroplast sequences // BMC Evolutionary Biology. — 2010. — 10. — P. 352–374.
- Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.
- Takhtajan A. Flowering Plants. — Springer Verlag, 2009. — 871 p.

Wei Z.X. Pollen morphology of *Wightia* and its taxonomic significance // *Acta Bot. Yunnan.* — 1989. — 1. — P. 65–70.

Zhou Q.-M., Liu G.-L., Wang S., Li H.-Q. Familial placement of *Wightia* (Lamiales) // *Plant Syst. Evol.* — 2014. — 300(9). — P. 2009–2017.

Рекомендує до друку  
С.Л. Мосякін

Надійшла 19.12.2014 р.

З.Н. Цымбалюк

Інститут ботаники імені Н.Г. Холодного НАН України,  
г. Київ

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *PAULOWNIA*: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

В результате проведенного палиноморфологического исследования и обобщения литературных данных установлено, что пыльцевые зерна представителей рода *Paulownia* 3-бороздно-оровые, сплюсненно-сфероидальные, изредка сфероидальные по форме, в очертании с полюса 3-лопастные, округло-треугольные, с экватора округлые; мелких, изредка средних размеров и с сетчатой скульптурой экзины. Полученные обобщенные палиноморфологические данные по роду *Paulownia* сопоставлены с особенностями пыльцевых зерен представителей семейств *Bignoniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Plantaginaceae* и *Phrymaceae*. Установлено, что род *Paulownia* характеризуется четким комплексом палиноморфологических признаков, что позволяет говорить о его филогенетической обособленности и отличии от других представителей указанных семейств. Это не противоречит молекулярно-филогенетическим данным,

свидетельствующим о целесообразности выделения отдельного семейства *Paulowniaceae*.

**Ключевые слова:** пыльцевые зерна, морфология, скульптура, систематика, филогения, *Paulownia*, *Paulowniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Bignoniaceae*

Z.M. Tsybalyuk

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

#### THE PHYLOGENETIC POSITION OF THE GENUS *PAULOWNIA*: A COMPARATIVE ANALYSIS OF PALYNOMORPHOLOGICAL EVIDENCE

Original palynomorphological data and their comparison with published data indicated that pollen grains of *Paulownia* are 3-colporate, oblate-spheroidal, sometimes spheroidal in shape, in polar view 3-lobed or rounded-triangular, in equatorial view circular; small-sized, sometimes to medium-sized, with reticulate exine sculpture. The generalized palynomorphological data on *Paulownia* are compared with the features of pollen grains in representatives of *Bignoniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Plantaginaceae*, and *Phrymaceae*.

It has been revealed that *Paulownia* is characterized by a distinctive combination of palynomorphological characters, which suggests its isolated phylogenetic position and difference from other members of related families, which is consistent with the molecular phylogenetic data that substantiate the recognition of the separate family *Paulowniaceae*.

**Key words:** pollen grains, morphology, sculpture, taxonomy, phylogeny, *Paulownia*, *Paulowniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Bignoniaceae*

---

## НОВІ ВИДАННЯ

Шумілова А.В., Федорончук Н.С. Гербарій Й.К. Бойка. — Київ: Альтерпрес, 2013. — 188 с.

У книзі висвітлені результати 12-річної наукової роботи з вивчення історичної колекції кінця XIX — початку XX століть Й.К. Бойка, яка зберігається у фондах Національного гербарію України (KW). У публікації подана розгорнута біографія колектора за літературними та архівними даними. Встановлено, що в гербарії Й.К. Бойка (KW) зберігається 2355 зразків судинних рослин, які належать до 1025 видів, 449 родів, 95 родин. Ці матеріали демонструють флористичне багатство Північного Приазов'я на межі XIX—XX століть. Вміщений повний каталог колекції, який відповідає базі даних (на основі BRAHMS), доступної для користувачів у гербарії KW.

Публікація розрахована на широке коло фахівців — ботаніків, біологів, істориків, краєзнавців.