



Морфологічні особливості генеративних органів *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) з узбережжя Куяльницького лиману

Галина М. ШИХАЛЄЄВА¹, Ольга М. ЦАРЕНКО², Зоя М. ЦИМБАЛЮК²,
Алім А.-А. ЕННАН¹, Ганна М. КІРЮШКІНА¹

¹Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища та людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська, 3, Одеса 65082, Україна
i.l.monitoring@ukr.net

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
Tsarenko_Olga@ukr.net
palynology@ukr.net

Shykhaleyeva G.M.¹, Tsarenko O.M.², Tsybalyuk Z.M.², Ennan A.A.-A.¹, Kiryushkina A.M.¹ **Morphological features of generative organs of *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) of the Kuialnytsky Estuary coast.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 470–479.

¹Physico-Chemical Institute for Environmental and Human Protection, Ministry of Education and Science of Ukraine, National Academy of Sciences of Ukraine
3 Preobrazhenska Str., Odesa 65082, Ukraine

²M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Macro- and micromorphological characters of the generative organs of two microcenopopulations of *Salicornia perennans* (*S. prostrata*), conventionally named "red" and "green" forms (by the predominant color of shoots, since the sprout stage until the death of the plant) growing on the coast of the Kuialnyk Estuary (Odesa Region) were studied. The need for a detailed comparative morphological study of the representatives of both microcenopopulations was due to some differences between them revealed earlier in the biochemical composition and ontogeny features. To study the morphological characteristics of inflorescences, flowers, pollen grains, fruits and seeds of *S. perennans*, light and scanning electron microscopy techniques were used. It has been demonstrated that all studied samples of this species are characterized by fleshy, cylindrical, spicate inflorescences on a short stalk. Flowers are without bracts, small, bisexual, immersed in the stem tissue, with a simple, triangular perianth obtuse at the edge, with 1–2 stamens and 2 stigmas. The shape of the flower elements and characteristics of the inflorescence are similar in plants of "green" and "red" microcenopopulations. Pollen grains of *S. perennans* are pantoporate, spheroidal in shape; medium-sized. Pores are circular, with distinct or indistinct borders. The exine sculpture is spinulose, occasionally with small perforations between the spinules, with the sculpture of pore membranes spinulose. The pollen grains of representatives of both microcenopopulations of *S. perennans* are similar (almost indistinguishable). Representatives of both microcenopopulations have ovoid single-seeded fruits with a thin homocellular pericarp, covered with the remains of an almost transparent perianth and very small ovoid seeds covered with short, simple hairs. In all samples of "red" and "green" plants, exotesta has similar surface structure, with a similar ornamentation (anticlinal walls meandering, with precise contours, periclinal walls slightly convex, finely tuberculate). The absence of qualitative carpological features, with the exception of the coloration of the remains of the perianth, between the plants of the studied microcenopopulations, is demonstrated. Further ecological-geographical studies, as well as the use of molecular methods, are necessary for resolving the question of a possible taxonomic status of representatives of the "green" and "red" microcenopopulations.

Keywords: *Chenopodiaceae*, taxonomic status, microcenopopulations, morphological features, generative organs

Вступ

Рід *Salicornia* L. (*Chenopodiaceae*) представлений у світі понад 25 видами, які поширені переважно у північній півкулі — в Європі, Передній та

Центральній Азії, Північній Африці та Північній Америці. Для флори України достовірно відомо два види роду — *Salicornia borysthenica* Tzvelev, поширений у Степу в пониззі Дніпра на засолених пісках (на думку М.М. Цвельова (Tzvelev, 1993), ймовірно, є ендемічним видом) та вид, що наводився під назвою *S. prostrata* Pall. — на

© Г.М. ШИХАЛЄЄВА, О.М. ЦАРЕНКО, З.М. ЦИМБАЛЮК, А.А.-А. ЕННАН, Г.М. КІРЮШКІНА, 2018

північному сході Лісостепу у Степу та Криму. Останній вид наводиться у "Flora Europaea" (Ball, 1964) для Східної Європи. Однак на сьогодні не існує єдиної думки щодо визнання цих видів. М.М. Цвельов (Tzvelev, 1993) зазначав, що *S. prostrata* є лише пізнішою назвою *S. perennans* Willd., описаного за одним і тим самим гербарним зразком П.С. Палласа з Уралу. Пріоритетною назвою він вважав *S. perennans* та зазначав, що цей вид заміщує *S. europaea* L., що поширений лише на узбережжі Балтійського та Білого морів (Tzvelev, 1993). Разом з цим, С.Л. Мосякін та М.М. Федорончук (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) у номенклатурному конспекті судинних рослин України наводять *S. prostrata* як самостійний вид, а інші види, що відомі для флори України (окрім *S. borysthénica*), розглядають як синоніми або невірно вживані назви (misapplied names) у розумінні різних авторів (*S. europaea* auct. non L. = *S. prostrata*, *S. herbacea* auct. non (L.) L., *S. perennans* auct. non Willd.). Проте, назва *S. prostrata* Pall. є незаконною і зараз розглядається як синонім назви *S. perennans* Willd., оскільки обидві ці назви засновані на одному й тому ж номенклатурному типі (Freitag, 2011). Для України також наводиться вид *S. procumbens* Sm. s. l. (incl. *S. borysthénica* Tzvelev) (Kadereit et al., 2012; Piirainen et al., 2017).

На підставі критичного перегляду відповідної літератури щодо таксономічного статусу представників роду, їхніх морфологічних характеристик (Ball, 1964; Tölken, 1967; Piirainen, 1991; Ball, Akeroyd, 1993; López-González, 1997; Kadereit et al., 2006, 2007, 2012; Teege et al., 2011; Slenzka et al., 2013; Piirainen et al., 2017 та ін.), ми схилиємося до тої думки, що на узбережжі Куяльницького лиману зростає саме *S. perennans*, однак залишаються питання щодо того, наскільки цей вид однорідний та чи існують на цій території інші внутрішньовидові таксони або види *Salicornia*. Взагалі, слід відмітити, що діагностика видів роду досить ускладнена у зв'язку з тим, що для його представників властива значна фенотипічна пластичність, ймовірна гібридизація, морфологічний паралелізм та нечіткі морфологічні відмінності на внутрішньородовому рівні (Dalby, 1955; Ingrouille, Pearson, 1987; Kadereit et al., 2007 та ін.). Крім цього, значні проблеми для систематиків створює специфічна морфологія, обмежена кількість ознак, які можна було б використовувати для розмежування видів, та значні зміни рослин при гербаризації. Також, ймовірно, низка

таксономічних складностей пояснюється відносною молодістю роду, який за геохронологічними мірками виник зовсім недавно, у середині міоцену – на початку плейстоцену (9,4–1,4 млн років тому), та незавершеністю процесів видоутворення (Kadereit et al., 2006; Piirainen et al., 2017).

Проводячи комплексне дослідження *Salicornia* на узбережжі Куяльницького лиману, ми звернули увагу на те, що на прилеглих до лиману ділянках існують мікроценопопуляції *S. perennans* (*S. prostrata*) з рослин червоного (далі "червоні") та зеленого ("зелені") забарвлення. Цікаво зазначити, що червоне забарвлення рослини набувають від початку свого розвитку (віковий стан проростків) та зберігають його до кінця онтогенезу. "Зелені" рослини також з часом, ближче до осені, здебільшого набувають червоного забарвлення. Представники цих двох мікроценопопуляцій дещо різняться між собою за хімічним складом та деякими морфолого-біологічними особливостями розвитку (Kuzmina, Shihaleeva, 2015; Shihaleeva et al., 2015).

На неоднорідність виду, що зараз визнаний як *S. perennans*, вказував ще у минулому сторіччі М.М. Ільїн (Ілjin, 1952). У "Флорі України" він наводить вид під назвою *S. herbacea* L. з двома формами – рослини з прямим стеблом та догори спрямованими гілками (f. *stricta* (Willd.) G.F.W. Mey.) та з висхідним стеблом і довгими простягнутими гілками (f. *prostrata* (Pall.) Moq.). Хоча в основі виділення двох форм було покладено особливості вегетативних органів, автор все ж зазначав, що солонці ще не добре вивчені та "потрібно звернути увагу на будову квіток і, особливо, насіння" (Ілjin, 1952, р. 372) та вказував на ймовірність існування двох видів.

За даними найостанніших публікацій щодо філогенії та систематики *Salicornia* (Kadereit et al. 2006, 2012; Piirainen et al., 2017), надійне розмежування видів у цій групі досить часто можливе лише із застосуванням молекулярних методів, а помітні макроморфологічні відмінності між різними рослинами можуть бути оманливими. Саме тому перспективним може бути застосування мікроморфологічних методів, але можлива надійність таких морфологічних ознак має бути перевірена на модельних популяціях і особинах, які різняться за макроморфологічними ознаками. Іншими словами, слід було спробувати знайти кореляцію (або виявити відсутність чіткої кореляції) між макро- та мікроморфологічними ознаками. Наявність такої кореляції свідчила б

про те, що труднощі у визначенні та розмежуванні видів *Salicornia* мають суто технічний характер (неявні, але надійні ознаки), а відсутність кореляції вказувала б на те, що у цій групі надійне виділення видів та внутрішньовидових таксонів можливе здебільшого за допомогою молекулярних методів на основі вивчення нуклеотидних послідовностей, як і вказували автори недавніх досліджень (Kadereit et al. 2006, 2012; Piirainen et al., 2017). Разом з тим, попередні дані молекулярно-філогенетичних досліджень вказують на те, що на території України можуть існувати ще не виявлені види *Salicornia*, які важко або й навіть неможливо діагностувати без допомоги молекулярно-філогенетичних методів (Kadereit et al., 2006, 2012).

Враховуючи усі складнощі та проблемність у визначенні видів роду *Salicornia*, ми провели пошук додаткових якісних морфологічних ознак генеративних органів представників модельних "червоних" та "зелених" мікроценопопуляцій *S. perennans* з метою виявлення можливих відмінностей між ними.

Нашими конкретними завданнями було дослідити та порівняти на морфологічному рівні особливості квітки, пилкових зерен, плодів та насінин "червоних" і "зелених" рослин *Salicornia* та з'ясувати таксономічну приналежність таких рослин.

Матеріали та методи

Морфологічні особливості генеративних органів вивчали на живих рослинах під час експедиційних виїздів та на гербарному матеріалі колекцій Національного гербарію НАН України (KW). Пилкові зерна обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952) та досліджували під світловим мікроскопом (Biolar) при збільшенні $\times 700$. Вимірювали 20 пилових зерен кожного зразка. Постійні препарати пилових зерен *S. perennans* зберігаються у палінотеці Інституту ботаніки KW-P (Bezusko, Tsymbalyuk, 2011). Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилували шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Kupriyanova, Aleshina, 1972; Punt et al., 2007) з окремими модифікаціями (Tsymbalyuk, 2005; Tsymbalyuk et al., 2005).

Квітку, плоди та насінини описували, використовуючи загальноприйняту термінологію

(Fedorov, Artyushenko, 1975; Artyushenko et al., 1986; Artyushenko, 1990). Мікроструктуру поверхні насінин досліджували за допомогою світлового (МБС–9) та сканувального електронного мікроскопів (JSM–6060 LA). Матеріал попередньо фіксували на латунних столиках і напилували тонким шаром золота у вакуумній камері за стандартною методикою. Мікрофотографії загального вигляду насінин та мікроструктури поверхні проводили при збільшенні від $\times 50$ до $\times 5000$.

Виміри розмірів квіток, насінин, трихом та елементів мікроструктури поверхні насінин виконано з використанням програми AxioVisionRel.4.8.

Результати та обговорення

Квітка та суцвіття

Проведення порівняльного аналізу морфологічних особливостей суцвіття та квітки "зелених" і "червоних" рослин було зосереджено на якісних ознаках. Кількісні показники (розміри суцвіття та оцвіттини) значно варіювали (ступінь варіювання до 94%) навіть у межах однієї рослини, як "зеленої", так і "червоної", тому ми порівняли їхні якісні характеристики та виявили подібність між ними. З обох боків кожного фертильного сегменту м'якстої квіткової осі розвиваються триквіткові парціальні суцвіття, у яких одна верхівкова квітка – більша та дві по боках – менші. Сформованими з них колосоподібними суцвіттями, закінчується верхівка головного стебла та бокових гілочок. Ці суцвіття на короткій ніжці, соковиті, щільні, циліндричні, від 1 до 10 см, частіше 3–6 см завдовжки, 2–4 мм завширшки. Квітки дуже дрібні, $1,2\text{--}2,6 \times 1,4\text{--}1,7$ мм (верхівкові) та $0,7\text{--}0,8 \times 0,9\text{--}1,2$ мм (бокові), без приквітничків, двостатеві, занурені у тканину стебла, з простою, по краю тупотрикутною суцільною оцвітиною, при цьому залишається лише вузька щілина, з якої висуваються 1–2 тичинки та 2 приймочки маточки (рис. 1). За формою оцвіттини та її розмірами "зелені" та "червоні" рослини подібні. За результатами проведених досліджень нами не виявлено відмін у морфологічних особливостях квіток та суцвіть "зелених" та "червоних" рослин.

Пилкові зерна

Пилкові зерна "зелених" та "червоних" рослин *S. perennans* (рис. 2, 3) багатопорові, сфероїдальні, зрідка видовжено-сфероїдальні за формою, в обрисах округлі, по краю слабко хвилясті, середніх

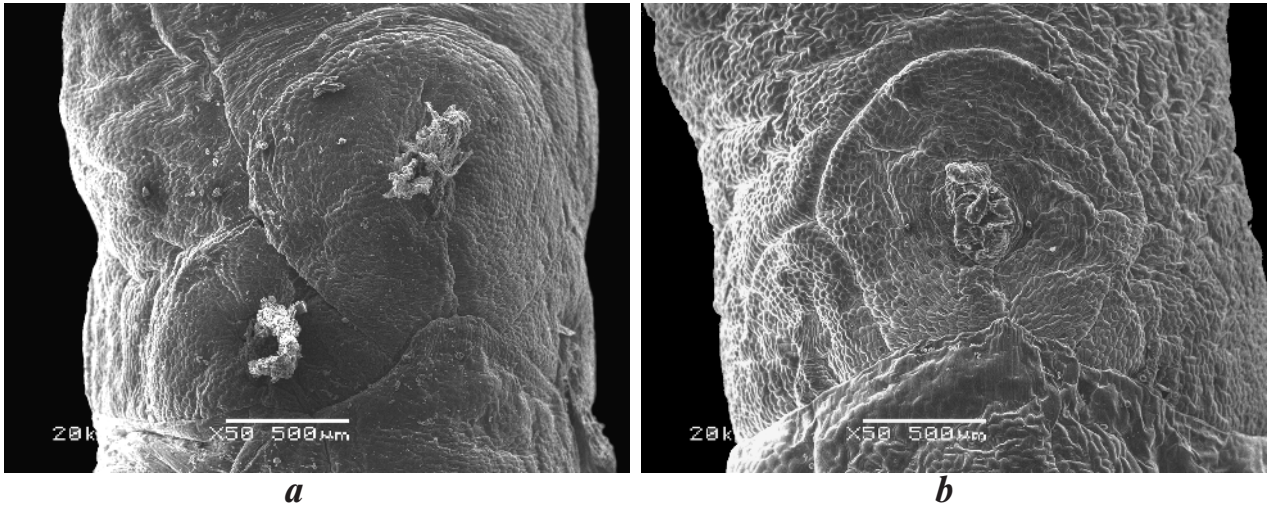


Рис. 1. Квітки *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – "зеленої"; *b* – "червоної" мікроценопопуляції

Fig. 1. Flowers of *Salicornia perennans* (scanning electron microscope): *a* – "green"; *b* – "red" microcenopopulation

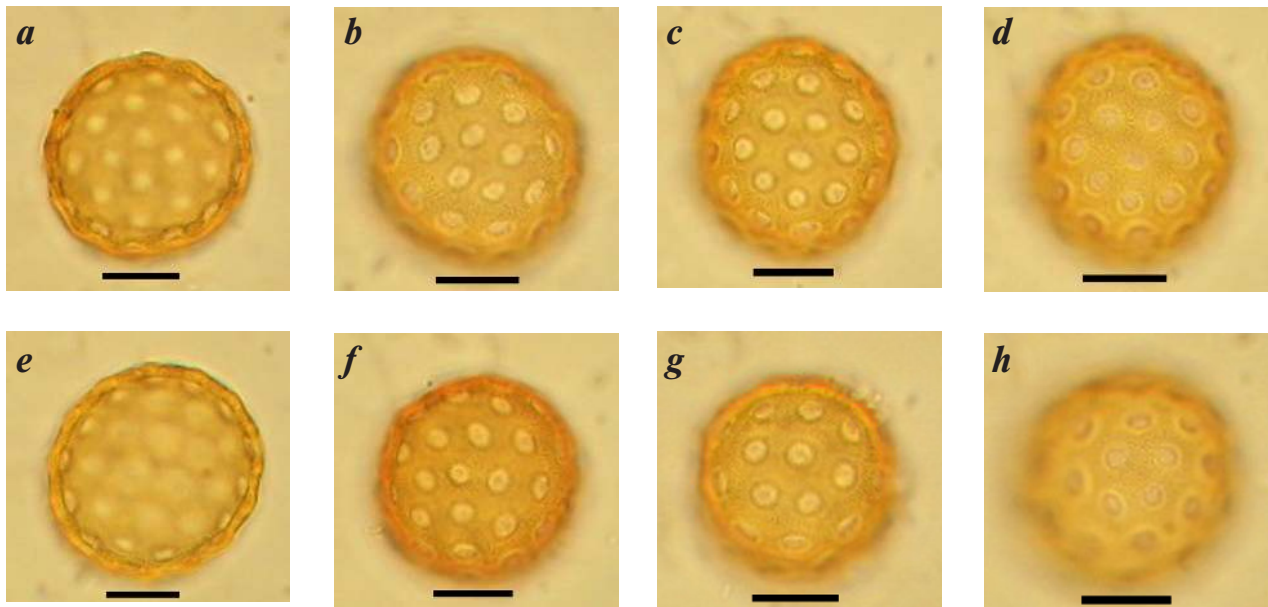


Рис. 2. Пилкові зерна *Salicornia perennans* (світловий мікроскоп): *a-d* – "зеленої"; *e-h* – "червоної" мікроценопопуляції; *a-c*, *e-g* – загальний вигляд; *d*, *h* – облямівка. Масштабна лінійка – 10 мкм

Fig. 2. Pollen grains of *Salicornia perennans* (light microscopy): *a-d* – "green"; *e-h* – "red" microcenopopulation; *a-c*, *e-g* – general view; *d*, *h* – border. Scale bars – 10 μ m

розмірів. Діаметр пилкових зерен 26,6–35,9 мкм. Пори округлі, чіткі або нечіткі, у кількості 38–52. Діаметр пор становить 2,4–4,0 мкм. Відстань між краями пор 2,4–4,6 мкм. Навколо пор спостерігається тонка, чітка (зрідка нечітка) облямівка. Скульптура порових мембран чітка, шипикувата. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки.

Стовпчики екзини чіткі або нечіткі. Ендекзина тонка, нерівномірно потовщена. Текстура екзини чітка, дрібнокрапчаста, крапки розташовані густо. Скульптура екзини під світловим мікроскопом нечітка або не проглядається (рис. 2). Під сканувальним електронним мікроскопом скульптура екзини шипикувата (рис. 3). Шипики

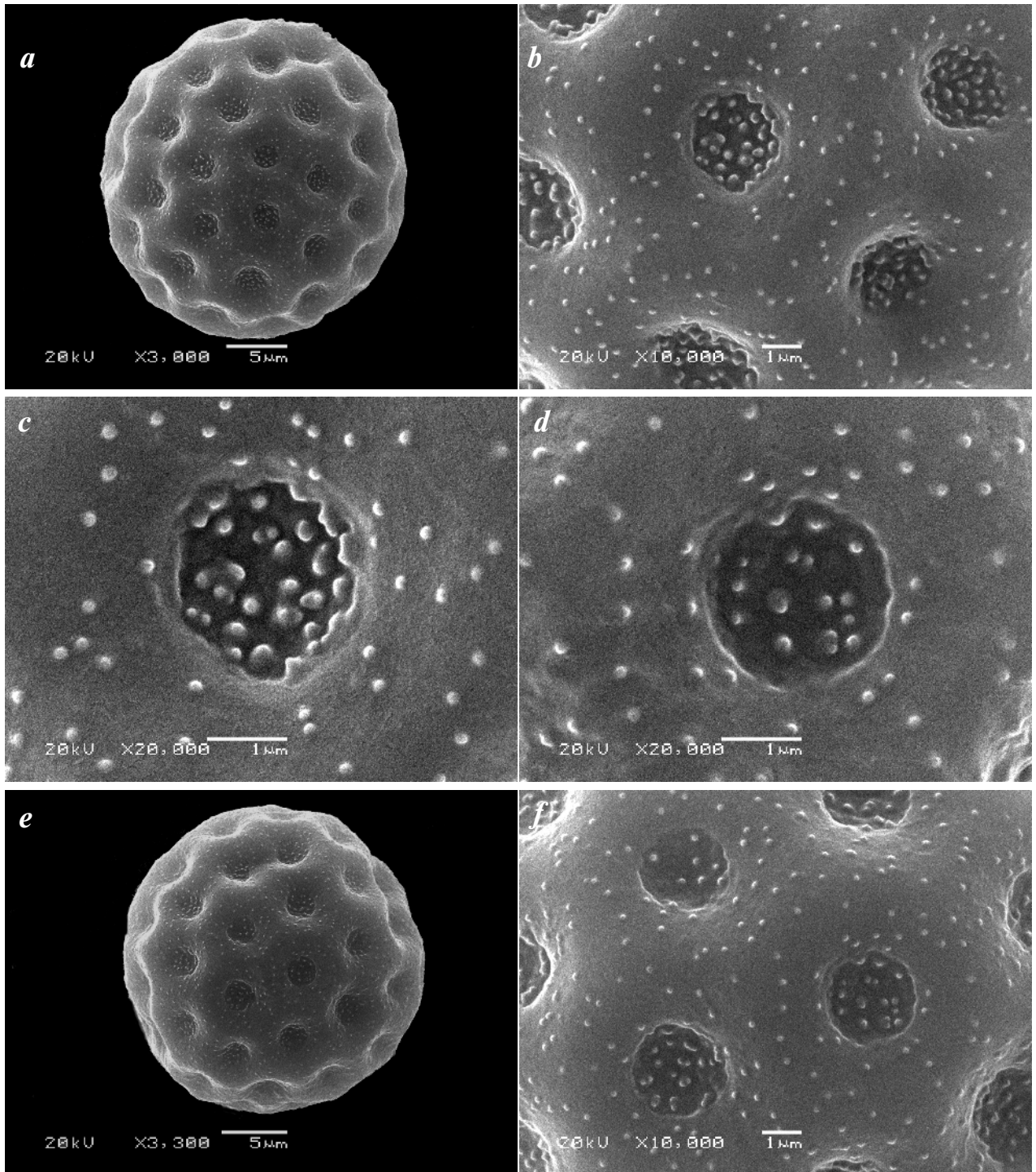


Рис. 3. Пилкові зерна *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): *a–c* – "зеленої"; *d–f* – "червоної" мікроценопопуляції; *a, e* – загальний вигляд; *b, f* – скульптура екзини; *c, d* – пора

Fig. 3. Pollen grains of *Salicornia perennans* (scanning electron microscopy): *a–c* – "green"; *d–f* – "red" microcenopopulation; *a, e* – general view; *b, f* – sculpture exine; *c, d* – pore

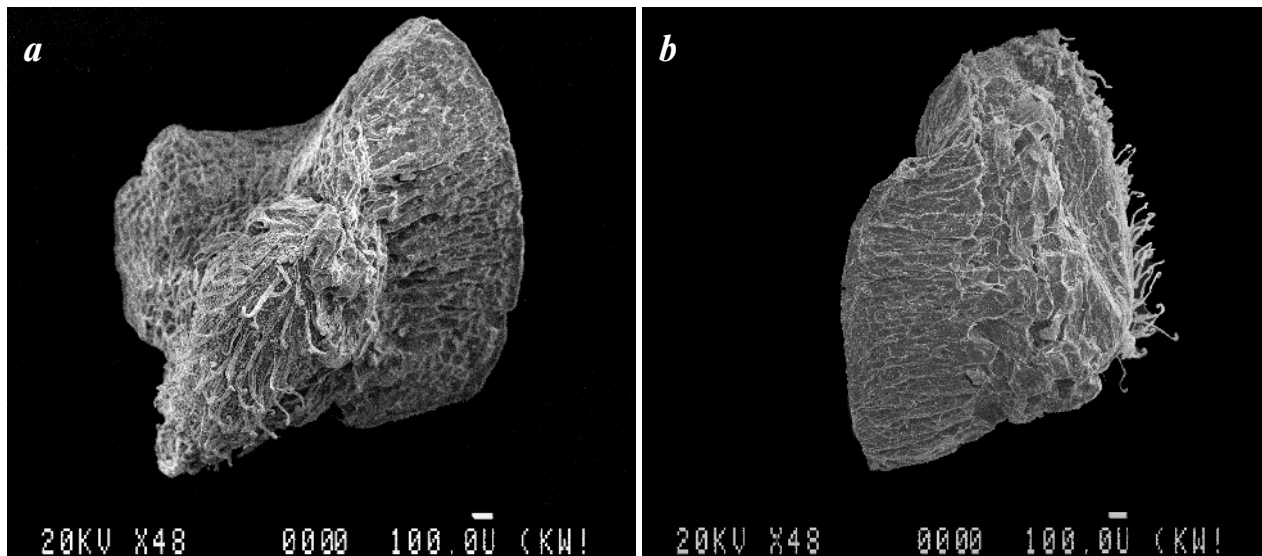


Рис. 4. Плоди *Salicornia perennans* з залишками періанту та перикарпу (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – "зеленої"; *b* – "червоної" мікроценопопуляції. Масштабна лінійка – 100 мкм

Fig. 4. Fruits of *Salicornia perennans* with remnants of the perianth and pericarp (scanning electron microscope): *a* – "green"; *b* – "red" microcenopopulation. Scale bars – 100 μm

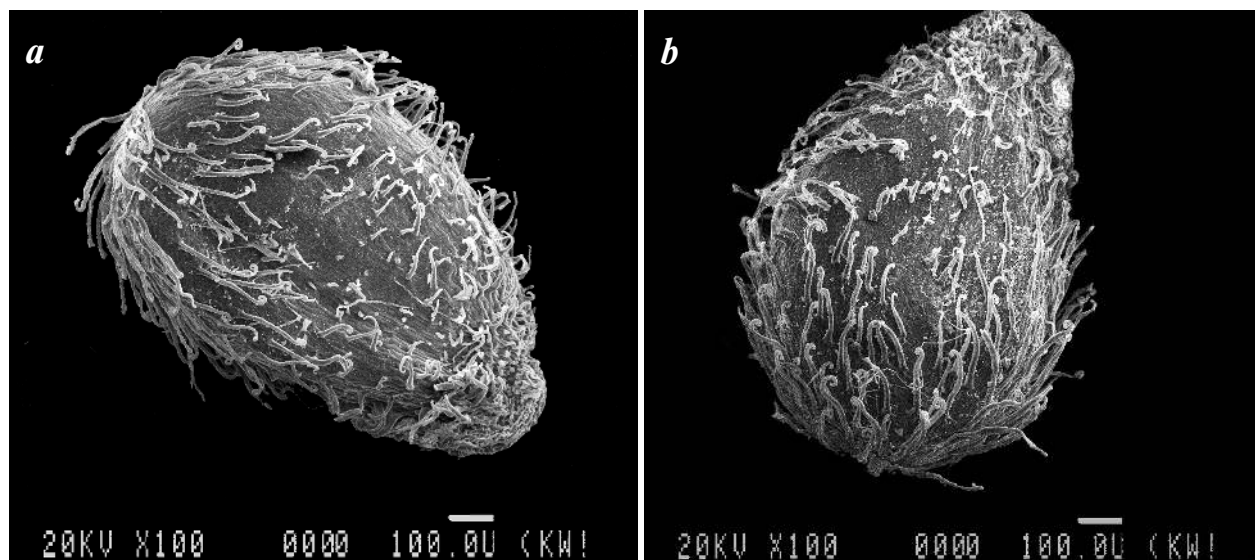


Рис. 5. Насінини *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – "зеленої"; *b* – "червоної" мікроценопопуляції. Масштабна лінійка – 100 мкм

Fig. 5. Seeds of *Salicornia perennans* (scanning electron microscope): *a* – "green"; *b* – "red" microcenopopulation. Scale bars – 100 μm

дуже дрібні, з притупленою верхівкою, розташовані рідко та більш-менш рівномірно. Між шипиками зрідка спостерігаються дрібні перфорації. Скульптура порових мембран шипикувата. Шипиків 8–40, вони дуже дрібні, подібні до таких, як на всій поверхні, деякі зливаються своїми основами, розташовані нерівномірно (рис. 3).

Результати паліноморфологічного дослідження показали, що загалом пилкові зерна "зелених" та "червоних" рослин *S. perennans* подібні, але й виявлено деякі незначні відмінності. Зокрема, у пилових зерен "червоних" рослин чіткіші перфорації між шипиками, тим часом у "зелених" вони менш помітні. У пилових зерен "червоних"

рослин виявлено меншу кількість шипиків на порових мембранах (8–20), у "зелених" їх більше (14–40). У пилку "зелених" рослин облямівка здебільшого чіткіша, ніж у пилку "червоних".

Ми порівняли отримані нами дані з результатами нашого попереднього дослідження (Tsybalyuk, 2005; Tsybalyuk et al., 2005). Пилкові зерна *S. perennans* з гербарного матеріалу загалом подібні до пилку *S. perennans* як "зелених", так і "червоних" рослин. Однак, у пилку з гербарного матеріалу дещо менша відстань між краями пор, більша варіабельність за кількістю пор та менша кількість шипиків на порових мембранах. Однак, загалом морфологічні ознаки пилкових зерен усіх зразків укладаються в палінотип *S. perennans*.

Плоди та насінини

Плоди *S. perennans* яйцеподібні, однонасінні, мають плівчастий гомоцелюлярний перикарпій. На плодах залишаються тонкі, майже прозорі частини оцвіттини (рис. 4). Для цього виду властиве явище гетерокарпії — з верхівкових великих квіток формуються великі, а з бокових маленьких — маленькі плоди, останні складають приблизно 2/3 усієї кількості сформованих плодів.

Насінини яйцеподібні, дуже дрібні, опушені короткими простими волосками. У кожному фертильному метамері відповідно до розмірів плодів також формується одна верхівкова, крупніша (1260–1300 мкм завдовжки, 740–800 мкм завширшки) та дві бокові, дрібніші (1052–1070 мкм завдовжки, 590–620 мкм завширшки) насінини. Волоски гачкоподібно зігнуті, спрямовані до верхівки насінини, 80–100 мкм завдовжки (у менших насінин) та 190–205 мкм (у більших насінин). На верхівці насінини волоски майже прямі, значно коротші, 30–50 мкм, або взагалі представлені папілоподібними утворами (рис. 5, 6). За усіма цими характеристиками плоди та насінини представників обох досліджених мікроценопопуляцій не відрізнялися.

Крім розглянутих вище ознак плодів та насінин, особлива увага була приділена нами дослідженню мікроскульптури насінин рослин "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій. Як відомо, характеристики поверхні насінин як суттєві діагностичні ознаки часто використовують у таксономії та філогенії різних груп рослин (Rezk, 1980; Barthlott, 1981; Kumar et al., 1984; Turki et al., 2006).

Проведеними дослідженнями екзотести рослин "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій з використанням сканувального електронного мікроскопу ми також не виявили суттєвих відмінностей. В усіх розглянутих зразках екзотеста насінин мала дещо нерівні обриси поверхні (внаслідок незначної опуклості зовнішніх периклінальних стінок клітин), звивисті антиклінальні стінки з чіткими контурами та дрібногорбкувату скульптуру. Від верхівки до базальної частини насінини клітини екзотести мали різну форму — від видовженої до майже ізодіаметричної, з різним ступенем звивистості антиклінальних стінок (рис. 6).

Отже, за карпологічними ознаками "зелені" рослини практично не відрізнялися від "червоних". Головна їх відмінність — відповідне забарвлення залишків періанту.

Висновки

Таким чином, дослідивши та порівнявши морфологічні характеристики квіток, плодів та насінин морфологічно відмінних (за габітусом) "червоних" та "зелених" рослин *Salicornia perennans* з модельних популяцій узбережжя Куяльницького лиману, ми не виявили суттєвих відмінних ознак на макроморфологічному рівні. Подібність між ними також підтверджується мікроморфологічними дослідженнями пилкових зерен та насінин. Макро- та мікроморфологічні ознаки не виявляють чіткої кореляції між собою. Таким чином, наші результати підтверджують точку зору про те, що надійне розрізнення видів та внутрішньовидових таксонів у межах роду *Salicornia* можливе переважно із застосуванням молекулярних методів на основі аналізу нуклеотидних послідовностей, а морфологічні ознаки можуть бути оманливими. Виділення видів на основі макроморфологічних відмінностей (як це часто практикувалося до початку біосистематичних та молекулярно-філогенетичних досліджень) часто призводить до помилкового визнання таксонів, які по суті є екологічно (або частково генетично?) обумовленими морфотипами, а не справжніми природними видами. Для з'ясування можливого таксономічного статусу представників двох вивчених мікроценопопуляцій (які, найімовірніше, є лише екологічними формами одного виду) необхідні подальші комплексні еколого-географічні дослідження з використанням молекулярно-біологічних методів. Разом з

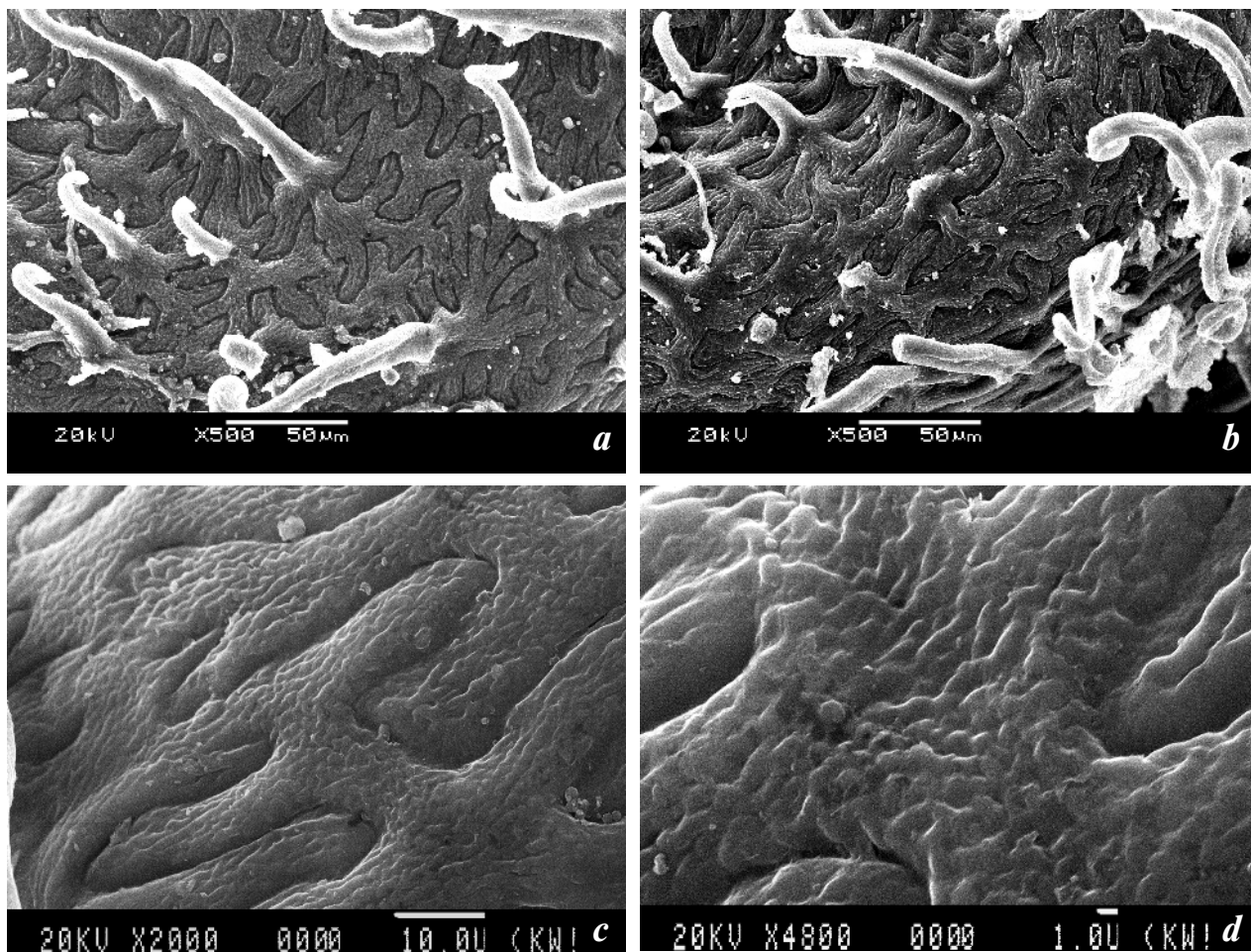


Рис. 6. Поверхня базальної частини насінин *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): а – "зеленої"; б–д – "червоної" мікроценопопуляції. Масштабна лінійка: с – 10 мкм; д – 1 мкм

Fig. 6. The surface of the basal part of seeds of *Salicornia perennans* (scanning electron microscope): а – "green"; б–d – "red" microcenopopulation. Scale bars: с – 10 μm; д – 1 μm

тим, дослідження морфологічної пластичності та мінливості у межах одного виду також є перспективним напрямом досліджень, який може призвести до кращого розуміння факторів та меж внутрішньовидової варіабельності.

Подяка

Автори статті щиро вдячні чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну за цінні поради та зауваження при підготовці статті до друку.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vyisshih rasteniy. Semya*. Leningrad: Nauka, 1990, 205 pp. [Артюшенко З.Т. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя*. Л.: Наука, 1990, 205 с.]
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.I.A. *Atlas po opisatel'noy morfologii vyisshih rasteniy. Plod*. Leningrad: Nauka, 1986,

390 pp. [Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод*. Л.: Наука, 1986, 390 с.]

- Ball P.W. *Arthrocnemum* Moq., *Salicornia*. In: *Flora Europaea*. Eds T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1964, vol. 1, pp. 101–102.
- Ball P.W., Akeroyd J.R. *Salicornia*. In: *Flora Europaea*. 2 ed. Eds T.G. Tutin, N.A. Burges, J.R. Edmondson, V.H. Heywood, A.O. Chater, J.R. Akeroyd, D.M. Moore, R.R. Mill, D.H. Valentine, M.E. Newton, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993, vol. 1, pp. 121–123.
- Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants. Systematic applicability and some evolutionary aspect. *Nord. J. Bot.*, 1981, 1: 345–355.
- Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M. Palynotheka of the M.H. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. In: *Herbaria of Ukraine. Index*

- Herbariorum Ucrainicum*. Ed. N.M. Shiyan. Kyiv: Alterpress, 2011, pp. 138–141.
- Dabily D.H. Some variation in *Salicornia* and its significance. In: *Species Studies in the British Flora*. Ed. J.E. Lousley. Buncle, Arbroath: Bot. Soc. British Isles, 1955, pp. 133–134.
- Erdtman G. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 pp.
- Fedorov A.I.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshih rasteniy. Tsvetok*. Moscow; Leningrad: Nauka, 1975, 350 pp. [Федоров А.А., Артюшенко З.Т. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок*. М.; Л.: Наука, 1975, 350 с.].
- Freitag H. Typification of *Salicornia perennans* Willd. (*Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) and the significance of names by Pallas. *Willdenowia*, 2011, 41(2): 231–237.
- Ilijin M.M. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*. Ed. M.I. Koton. Kyiv: Vyd-vo AN URSS, 1952, vol. 4, pp. 260–400. [Ильин М.М. *Chenopodiaceae*. У кн.: *Флора УРСР*. Ред. М.І. Котов. Київ: Вид-во АН УРСР, 1952, т. 4, с. 260–400].
- Ingrouille M.J., Pearson J. The pattern of morphological variation in the *Salicornia europaea* L. aggregate (*Chenopodiaceae*). *Watsonia*, 1987, 16: 269–281.
- Kadereit G., Ball P., Beer S., Mucina L., Sokoloff D., Teege P., Yaprak A.E., Freitag H. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of grassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*). *Taxon*, 2007, 56(4): 1143–1170.
- Kadereit G., Mucina L., Freitag H. Phylogeny of *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*): diversification, biogeography and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *Taxon*, 2006, 55(3): 617–642.
- Kadereit G., Piirainen M., Lambinon J., Vanderpoorten A. Cryptic taxa should have names: Reflections in the grasswort genus *Salicornia* (*Amaranthaceae*). *Taxon*, 2012, 61(6): 1227–1239.
- Kumar D., Rangaswamy N.S., Dinesh K. SEM studies on seed surface of wild and cultivated species of *Vigna* Savi. *Proc. Ind. Acad. Pl. Sc.*, 1984, 93: 35–42.
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. *Pylytsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*. Leningrad: Nauka, 1972, vol. 1, 170 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. *Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР*. Л.: Наука, 1972, т. 1, 170 с.].
- Kuzmina I.S., Shihaleeva G.N. In: *Biotehnologiya: zvershennya ta nadiyi: tezy IV Vseukr. nauk.-prakt. konf. studentiv, aspirantiv ta molodih vchenih*. Kyiv: Vistnyk NUBiP Ukrainy, 2015, pp. 114–116. [Кузьмина И.С., Шихалева Г.Н. Пигментный комплекс доминирующих на побережье гиперсоленого Куяльницкого лимана сосудистых растений. В зб.: *Біотехнологія: звершення та надії: тези IV Всеукр. наук.-практ. конф. студентів, аспірантів та молод. вчених (м. Київ, 21–22 травня 2015 р.)*. Київ: Вісник НУБіП України, 2015, с. 114–116].
- López-González G. Sobre las especies madreñas de *Salicornia* L. (incl. *Sarcocornia* A.J. Scott). *Ann. Jard. Bot. Madrid*, 1997, 55(2): 468–471.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Piirainen M. *Flora Nordica notes. 1. Salicornia (Chenopodiaceae) in northern Europe: Typification and taxonomic notes*. *Ann. Bot. Fenn.*, 1991, 28: 81–85.
- Piirainen M., Liebisch O., Kadereit G. Phylogeny, biogeography, systematics and taxonomy of *Salicornioideae* (*Amaranthaceae/Chenopodiaceae*) – a cosmopolitan, highly specialized hygrohalophyte lineage dating back to the Oligocene. *Taxon*, 2017, 66(1): 109–132. <https://doi.org/10.12705/661.6>
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2007, 143: 1–81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Rezk M.R. Seed structure as phylogenetic criterion. A case of *Plantago* seed. *Egypt. J. Bot.*, 1980, 23: 51–65.
- Shihaleeva G.N., Chursina O.D., Kuryushkina A.N. In: *Aktualni problemy botaniki ta ekologiyi: materialy Mizhnarodnoyi konferentsiyi molodyh uchennyh, prysvyachenoyi 120-rychchyu vid dnya narodzhennya D.K. Zerova*. Poltava, 2015, pp. 92–93. [Шихалева Г.Н., Чурсина О.Д., Кирюшкина А.Н. Оценка элементного состава *Salicornia europaea* L., произрастающей на побережье гиперсоленого Куяльницкого лимана (Северо-Западное Причерноморье). У зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали Міжнародної конференції молодих учених, присвяченої 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (Полтава, 15–20 вересня 2015 р.)*. Полтава, 2015, с. 92–93].
- Slenzka A., Mucina L., Kadereit G. *Salicornia* L. (*Amaranthaceae*) in South Africa and Namibia: rapid spread and ecological diversification of cryptic species. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2013, 172: 175–186.
- Tzvelev N.N. *Ukr. Bot. J.*, 1993, 50(1): 78–85. [Цвелев Н.Н. Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы. *Укр. бот. журн.*, 1993, 50(1): 78–85].
- Teege P.K., Kadereit J.W., Kadereit G. Tetraploid European *Salicornia* species are best interpreted as ecotypes of multiple origin. *Flora*, 2011, 206: 910–920.
- Tölken H.R. The species of *Arthrocnemum* and *Salicornia* (*Chenopodiaceae*) in southern Africa. *Bothalia*, 1967, 9: 255–307.
- Tsybalyuk Z.M. *Pollen morphology of representatives of the family Chenopodiaceae Vent. (for taxonomy and spore-pollen analysis)*: Cand. Sci. Diss. Kyiv, 2005, 320 pp. [Цимбалюк З.М. *Палиноморфологія представників родини Chenopodiaceae Vent. (для цілей систематики й спорово-пилкового аналізу)*: дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, 2005, 320 с.].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.H. *Nauk. Zap. NaUKMA. Ser. Biologiya ta ekologiya*, 2005: 9–25. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Нові підходи у розробці визначника пилку лободових для цілей пилкового аналізу (таксони флори України). *Наук. зап. НаУКМА. Сер. Біологія та екологія*, 2005, 3: 19–25].
- Turki Z., El-Shayeb F., Shehata F. Taxonomic studies in the *Camphorosmeae* (*Chenopodiaceae*) in Egypt. 1. Subtribe *Kochiinae* (*Bassia*, *Kochia* and *Chenolea*). *Flora Mediteranea*, 2006, 16: 275–294.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 05.09.2018

Шихалеева Г.М.¹, Царенко О.М.², Цимбалюк З.М.²,
Эннан А.А.-А.¹, Кірюшкіна Г.М.¹ **Морфологічні
особливості генеративних органів *Salicornia perennans*
(*S. prostrata*) (Chenopodiaceae) з узбережжя Куяльницького
лиману.** Укр. бот. журн. 2018, 75(5): 470–479.

¹Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього
середовища та людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська, 3, Одеса 65082, Україна

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Досліджені макроморфологічні та мікроморфологічні ознаки генеративних органів рослин двох мікроценопопуляцій *Salicornia perennans*, умовно названих за загальним забарвленням пагонів "червоні" та "зелені" (починаючи зі стану проростка і до відмирання рослини), що ростуть на узбережжі Куяльницького лиману (Одеська обл.). Необхідність детального порівняльно-морфологічного вивчення представників обох мікроценопопуляцій була обумовлена встановленими нами раніше деякими відмінностями між ними за біохімічним складом та особливостями онтогенезу. Для виявлення морфологічних особливостей суцвіть, квітки, пилкових зерен, плодів та насінин *S. perennans* були використані світловий та сканувальний електронний мікроскопи. Встановлено, що для всіх вивчених зразків *S. perennans* властиві м'ясисті, циліндричні, колосоподібні суцвіття на короткій ніжці, квітки без приквітничків, дуже дрібні, двостатеві, занурені у тканину стебла, з простою тупотрикутною оцвіткою, з 1–2 тичинками та 2 приймочками маточки. Форма елементів квітки та характеристики суцвіття подібні у рослин "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій. Пилкові зерна *S. perennans* багатопорові, сфероїдальні за формою, середніх розмірів. Пори округлі, з чіткою або нечіткою облямівкою. Скульптура екзینی шипикувата, зрідка між шипиками розташовані дрібні перфорації. Скульптура порових мембран шипикувата. Встановлено, що пилкові зерна представників обох мікроценопопуляцій *S. perennans* подібні. Представники обох мікроценопопуляцій мають яйцеподібні однонасінні плоди з плівчастим гомоцелюлярним перикарпом, прикритим залишками майже прозорого періанту та дуже дрібні яйцеподібні насінини, опушені короткими простими волосками. В усіх розглянутих зразках "червоних" та "зелених" рослин екзотеста характеризується подібною скульптурою, зі схожим орнаментом (антиклинальні стінки звивисті, з чіткими контурами, периклінальні стінки дещо опуклі, дрібногорбкуваті). Встановлено відсутність якісних карпологічних ознак між рослинами досліджених мікроценопопуляцій (за виключенням забарвлення залишків періанту). Показано, що для остаточного вирішення питання щодо можливого таксономічного статусу представників "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій необхідні подальші еколого-географічні дослідження, а також використання молекулярно-біологічних методів.

Ключові слова: *Chenopodiaceae*, таксономічний статус, мікроценопопуляції, морфологічні ознаки, генеративні органи

Шихалеева Г.Н.¹, Царенко О.Н.², Цымбалюк З.Н.²,
Эннан А.А.-А.¹, Кірюшкіна А.Н.¹ **Морфологические
особенности генеративных органов *Salicornia perennans*
(*S. prostrata*) (Chenopodiaceae) побережья Куяльницкого
лимана.** Укр. бот. журн. 2018, 75(5): 470–479.

¹Фізико-химический институт защиты окружающей
среды и человека МОН Украины и НАН Украины
ул. Преображенская, 3, Одесса 65082, Украина

²Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Исследованы макроморфологические и микроморфологические признаки генеративных органов растений двух микроценопопуляций *Salicornia perennans*, условно названных по общей окраске побегов "красные" и "зеленые" (начиная с состояния проростка и до отмирания растения), произрастающих на побережье Куяльницкого лимана (Одесская обл.). Необходимость детального сравнительно-морфологического изучения представителей обеих микроценопопуляций была обусловлена выявленными нами ранее некоторыми различиями между ними по биохимическому составу и особенностям онтогенеза. Для исследования морфологических признаков соцветий, цветка, пыльцевых зерен, плодов и семян *S. perennans* были использованы световой и сканирующий электронный микроскопы. Установлено, что для всех изученных образцов *S. perennans* характерны мясистые, цилиндрические, колосовидные соцветия на короткой ножке. Цветки без прицветничков, очень мелкие, обоеполые, погруженные в ткань стебля, с простым, по краю тупотреугольным околоцветником, с 1–2 тычинками и 2 рыльцами пестика. Форма элементов цветка и характеристики соцветия подобны у растений "зеленых" и "красных" микроценопопуляций. Пыльцевые зерна *S. perennans* многопоровые, сфероидальные по форме, средних размеров. Пory округлые, с четкой или нечеткой окантовкой. Скульптура экзины шипиковатая, изредка между шипиками расположены мелкие перфорации. Скульптура поровых мембран шипиковатая. Установлено, что пыльцевые зерна представителей обеих микроценопопуляций *S. perennans* сходные. Представители обеих микроценопопуляций имеют яйцевидные односеменные плоды с пленчатым гомоцелюлярным перикарпием, прикрытым остатками почти прозрачного перианта и очень мелкие яйцевидные семена, опушенные короткими простыми волосками. Во всех рассмотренных образцах "красных" и "зеленых" растений экзотеста характеризуется подобной скульптурой, со схожим орнаментом (антиклинальные стенки извилистые, с четкими контурами, периклинальные стенки незначительно выпуклые, мелкобугорчатые). Установлено отсутствие качественных карпологических признаков между растениями исследованных микроценопопуляций (за исключением окраски остатков перианта). Показано, что для окончательного решения вопроса о возможном таксономическом статусе представителей "зеленых" и "красных" микроценопопуляций необходимы дальнейшие эколого-географические исследования, а также использование молекулярно-биологических методов.

Ключевые слова: *Chenopodiaceae*, таксономический статус, микроценопопуляции, морфологические признаки, генеративные органы