



doi: 10.15407/ukrbotj73.05.492

О.М. ДАНИЛЕВСЬКА¹, О.А. ФУТОРНА^{2,3}

¹ННІ лісового і садово-паркового господарства Національного університету біоресурсів та природокористування
вул. Героїв Оборони, 19, м. Київ, 03041, Україна
operegrym@gmail.com

²НДЛ «Ботанічний сад» Навчально-наукового центру «Інститут біології»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна

³Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
oksana_drofa@yahoo.com

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НАСІНИН ВИДІВ РОДУ *PEDICULARIS* (*OROBANCHACEAE*) ФЛОРИ УКРАЇНИ

Danylevska O.M.¹, Futorna O.A.^{2,3} **Morphological features of seeds of the *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) species in the flora of Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(5): 492–502.

¹Education and Research Institute of Forestry and Park Gardening, National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine
19, Heroiv Oborony Str., Kyiv, 03041, Ukraine

²Research Laboratory «Botanical Garden», Educational and Scientific Centre «Institute of Biology», Taras Shevchenko National University of Kyiv
1, Symona Petlury Str., Kyiv, 01032, Ukraine

³M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

Abstract. Seed morphology of 10 species of *Pedicularis* was studied. Morphological features of seeds (size, shape, surface ultrastructure, cell shape, characters of anticlinal and periclinal cell walls) were investigated and analyzed. Seed morphological characteristics of 10 species of the genus which are present in the Ukrainian flora are described. The two types of ultrastructure (reticulate and rugose) were distinguished. The reticulate type is characterized by the following features: raised, straight, thickened anticlinal walls, flat periclinal walls with granular ultrasculpture. The reticulate type is subdivided into five subtypes: regular reticulate, reticular-foveae, reticular-coliculate, reticular-membranous, reticular-ladder-like. Indistinct cells of the testa and striated-wrinkled ultrasculpture of the periclinal wall are peculiar for the rugose type. These types of seed ultrastructure can be used as additional diagnostic features at the species level.

Key words: *Pedicularis*, ultrastructure, SEM study, Ukrainian flora

Вступ

Pedicularis L. (*Orobanchaceae* Vent.) є критичним та складним у систематичному відношенні родом. На сьогодні єдиного погляду на систему роду не існує, тому це питання залишається дискусійним. За останніми даними рід *Pedicularis* в українській флорі представлений 10 видами, що належать до 3 підродів та 5 секцій (Ivanina, 1981; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Над системою роду *Pedicularis* працювало багато дослідників (Steven, 1823; Maximowicz, 1888; Limpricht, 1924; Li, 1948, 1949; Tsoong, 1955, 1956; Vvedenskiy, 1955; Ivanina, 1981, 1998; Popova, 1965). В основі систем згаданих авторів головним чином були ознаки квітки та листкорозміщення. Молекулярно-філогенетичні дослідження (Ree, 2005; Yang, Wang, 2007) змінили уявлення про деякі внутрішньородові таксономічні групи, для яких ще не встановлені синапоморфії. Тому детальне дослідження макро- та мікроморфологічних ознак для кращого розуміння внутрішньородових зв'язків

таксонів роду, виявлення додаткових діагностичних ознак є актуальним.

У сучасній систематиці все частіше використовують ознаки будови насінин. В. Бартлотт (Barthlott, 1981, 1984) у своїх роботах зазначає, що ознаки насінневої шкірки стабільні та консервативні, майже не піддаються впливу факторів навколишнього середовища, що надає їм високого таксономічного значення. Багато дослідників використовували ознаки насінин для систематичних досліджень різних груп (Chuang, Heckard, 1972; Whiffin, Tomb, 1972; Musselman, Mann, 1976; Yildiz, 1998, 2002; Gontcharova, 2006; Gontcharova et al., 2009).

Дослідники, які вивчали рід *Pedicularis*, звертали увагу на особливості будови насінин. Так, Д. Прейн (Prain, 1890) описував морфологію насінини (розмір, форму, колір, поверхню та рубчик) рослин видів роду *Pedicularis* Індії та сусідніх територій. Автор зазначав, що найбільш таксономічно значимою ознакою насінин є поверхня, і вважав, що колір тести є дуже варіабельною ознакою та значною мірою залежить від умов фіксації та зберігання насінин. Отже, дана ознака не може використовуватись для ідентифікації видів даного роду.

Значно пізніше Т. Попова (Popova, 1965), досліджуючи систематичні та морфологічні особливості видів роду *Pedicularis* флори Кавказу, зазначила, що ознаки насінин є досить сталими для цієї групи. Одними з перших дослідників, які вивчали будову насінин видів родин *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae*, використовуючи скануючий електронний мікроскоп, були Л. Муссельман та В. Манн (Musselman, Mann, 1976). Вивчивши ознаки поверхні насінин 23 видів з 13 родів, автори підтвердили важливе значення таких для систематики даної групи рослин. На жаль, в їх дослідження був включений лише один вид *Pedicularis canadensis* L. з роду *Pedicularis*. Дещо пізніше, розглядаючи морфологічні особливості насінин родини *Scrophulariaceae*, Ф. Боесевінкель та Ф. Боуман (Boesewinkel, Bouman 1984) дослідили *P. zeylanica*.

У 1986 р. Т. Беляєва (Belyaeva, 1986), вивчаючи рід *Pedicularis* флори Південного Сибіру, приділила значну увагу ознакам насінин. Дослідивши насінини 36 видів роду, вона дійшла висновку, що сталими ознаками насінин є тип ультраструктури тести, наявність або відсутність крил. Розмір та форма виявились менш сталими ознаками.

Стислі відомості про форму, розмір та особливості поверхні насінин 12 видів з Карпатських гір,

були наведені у роботі М. Божнянського та А. Фаргашової (Bojňanský, Fargašová, 2007).

Всі вищезгадані дослідники вивчали особливості морфологічних ознак насінин роду *Pedicularis*, звичай звертаючи увагу лише на ознаки насінин у межах виду, а не вищих таксономічних рангів, а саме, секцій, рядів, тощо. Автори не виділяли групи ознак насінин, притаманні видам конкретного роду, що могло б допомогти при розумінні філогенетичного розвитку цього роду. Лише у 2007 р. китайські вчені Х.-Л. Чен та співавтори (Chen et al., 2007) вивчали таксономічне й морфологічне різноманіття 19 видів роду *Pedicularis*. На основі досліджень вони виділили 4 типи ультраструктури поверхні, а саме сітчастий, мембрано-сітчастий, губчастий та борозенчастий.

У 2013 р. китайські вчені (Liu et al., 2013) найбільш повно дослідили морфологічні особливості насінин 109 видів роду *Pedicularis* з флори Китаю. Автори виділили 2 типи ультраструктури, а саме сітчастий та хвилястий. У межах сітчастого типу виділено 3 підтипи: гребінчато-сітчастий, справжньо-сітчастий, мембранно-сітчастий.

Загальна інформація про анатомічні та морфологічні особливості будови насінин та плодів видів родини *Scrophulariaceae* подана у «Сравнительной анатомии семян» (Kravtsova, Vasil'eva, 2013). Автори розглядають лише 3 види з флори України, а саме *P. palustris* L., *P. sylvatica* L. та *P. verticillate* L., та зазначають особливості будови тести цих видів.

Таким чином, повні детальні описи і аналіз морфологічних особливостей насінин видів роду *Pedicularis*, які представлені у флорі України, відсутні. Найважливішими зовнішніми ознаками насінин є форма, розмір, характер поверхні насінневої шкірки, розміщення рубчика, наявність специфічних структур, що сприяють поширенню (Esau, 1977). Отже, метою нашого дослідження було встановлення особливостей ультраструктури насінин роду *Pedicularis*, що представлені у флорі України, та виявлення їхньої видової специфічності.

Матеріали та методи досліджень

Матеріалом для дослідження слугували гербарні зразки, що зберігаються в *KW*, *LE*, *F*, *MO*. Мікроморфологічні ознаки, в тому числі ультраструктуру поверхні насінин, досліджували, використовуючи електронний скануючий мікроскоп (*JSM-6060LA*) та *LEO EVO 60*). П'ятдесят зразків кожного виду відбирали з різних точок ареалу.

Насінини описували за загальноприйнятою термінологією. Розрізняли первинну і вторинну скульптуру насінневої шкірки за В. Барлотт (Barthlott, 1981, 1984). Первинна структура визначається: 1) загальними обрисами клітин в парадермальній площині (ізодіаметричні або витягнуті); 2) формою зовнішньої периклінальної стінки (випукла, ввігнута, пласка); 3) формою антиклінальних стінок (прямі, звивисті, потовщені, не потовщені); 4) обрисами видимих на поверхні клітинних меж. Вторинна структура визначається переважно морфологічними особливостями кутикули (Barthlott, 1981; Gontcharova, 2006). Згідно з термінологією, поданою З. Артюшенко (Artyushenko, 1990) та В. Стерн (Stern, 1992), у клітин видовженої форми антиклінальні стінки, що максимально віддалені від центра клітини, – дистальні, а приближені до центру клітини і перпендикулярні до дистальних – проксимальні. Види роду *Pedicularis* подані за системою Л. Іваніної (Ivanina, 1981).

Результати досліджень та їх обговорення

Subgen *Pedicularis*

Sect. *Edentulae* Benth.

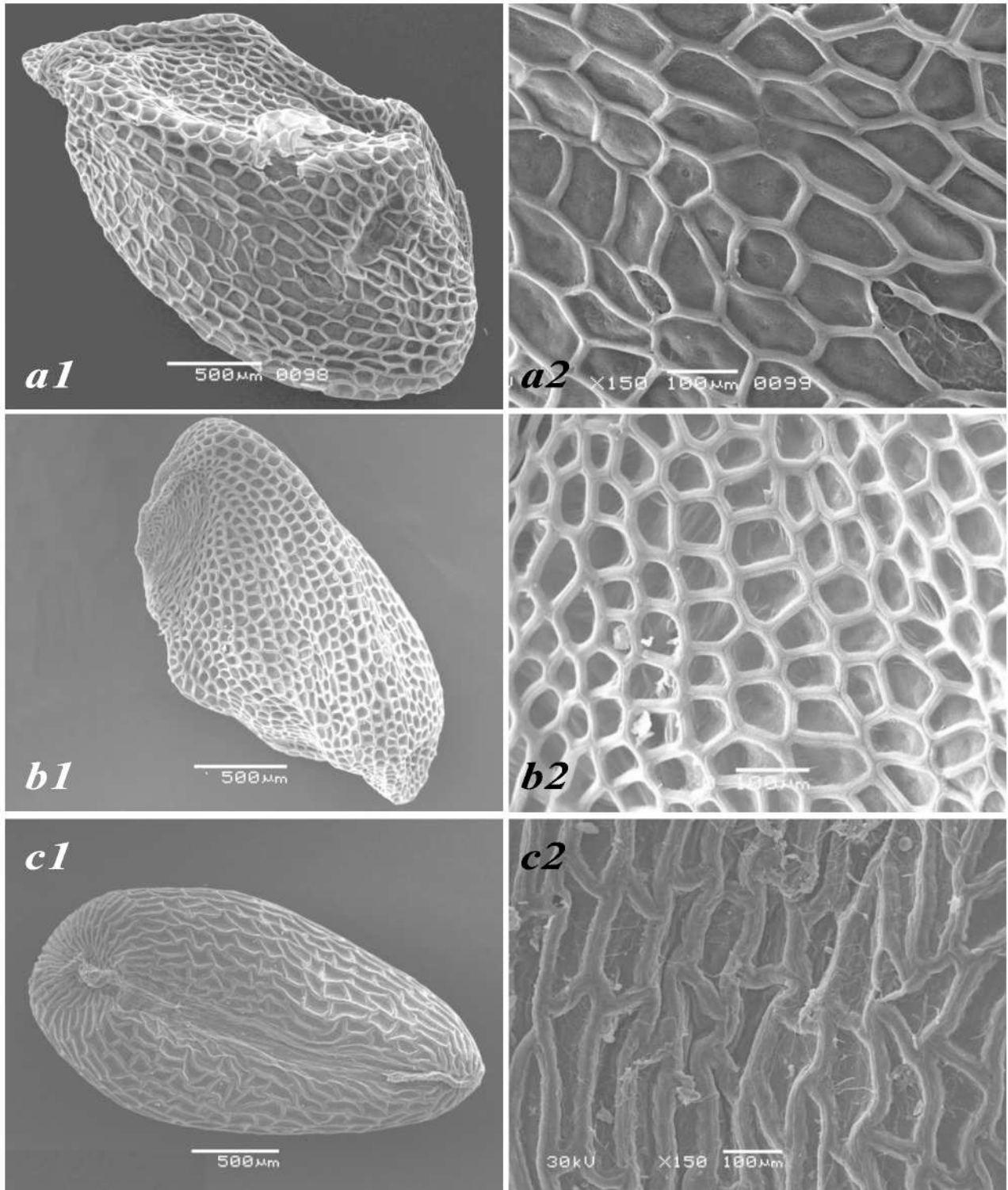
1. *Pedicularis oederi* Vahl. Розмір насінин 1,8–2,78 × 0,74 мм. За формою ланцетоподібні, з помітно звуженим мікропілярним та заокругленим халазним кінцем. Рубчик лінійної форми. Рафе добре виражений, має вигляд бронзи, інколи, вузького тонкого гребня, який тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф (загальний вигляд насінневої шкірки) східчастий. Форма клітин спермодерми кутова, прямокутна. Дистальні та проксимальні антиклінальні стінки клітин мають різну товщину: значно потовщені – дистальні антиклінальні стінки, не потовщені – проксимальні стінки клітин. У результаті різного потовщення антиклінальних стінок клітин тести поверхня насінин здається ребристою. Периклінальні стінки клітин тести пласкі, ультраскульптура гранулярна.
2. *P. exaltata* Besser. Розмір насінин 2,25–2,80 × 1,10–1,50 мм. За формою яйце- або веретеноподібні. Рубчик лінійної форми. Рафе у вигляді вузького тонкого гребня, який тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф поверхні насінин сітчасто-комірчастий. Клітини спермодерми п'яти-, чотирикутні. Антиклінальні стінки клітин тести рівномірно потовщені, прямі.

Периклінальні стінки клітин тести глибоко увігнуті, їхня текстура гранулярна.

3. *P. hacquetii* Graf. Розмір насінин 2,25–2,80 × 1,10–1,50 мм. За формою яйце- або веретеноподібні, з помітно звуженим або заокругленим мікропілярним та звуженим халазним кінцем. Рубчик лінійної форми. Рафе у вигляді вузького тонкого гребня, який тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф поверхні насінин справжньо-сітчастий. Клітини спермодерми мають форму багатокутників: чотири-, п'яти-, шестикутні. Антиклінальні стінки клітин тести чітко проглядаються, дещо звивисті, рівномірно потовщені. Периклінальні стінки клітин тести пласкі або злегка увігнуті, ультраскульптура гранулярна.

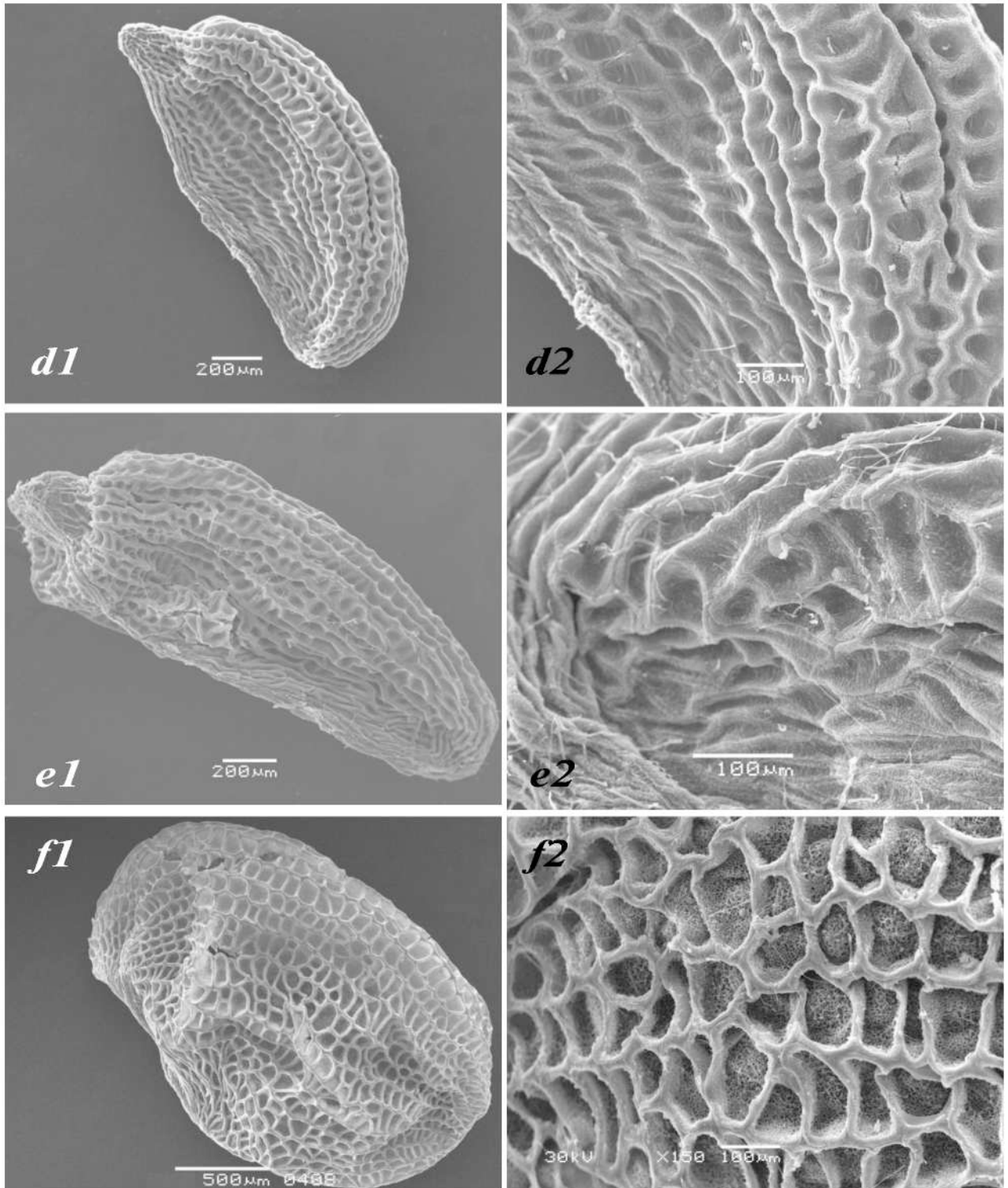
Sect. *Pedicularis*

4. *P. kaufmannii* Pinzger Розмір насінини 1,60–1,70 × 0,75–0,85 мм. За формою яйцеподібні, з помітно звуженим мікропілярним та дещо заокругленим халазним кінцем, сплюснуті з боків. Рубчик лінійної форми. Рафе має вигляд гребня, який тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф поверхні насінин сітчасто-колікулярний. Клітини спермодерми мають три- або чотирикутну форму. Антиклінальні стінки клітин тести прямі, рівномірно потовщені. Периклінальні стінки клітин тести увігнуті, мають струменево текстуру.
5. *P. sibthorpii* Boiss. Розмір насінин 1,75–1,70 × 0,75–0,85 мм. За формою яйцеподібні, еліптичні. Рубчик лінійної форми. Рафе має вигляд гребня, який тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф поверхні насінин сітчасто-колікулярний. Клітини тести насінин округлі, з потовщеними антиклінальними стінками. Периклінальні стінки клітин тести увігнуті та мають гранулярну ультраскульптуру.
6. *P. dasystachys* Schrenk. Розмір насінин 2,34–2,50 × 1,60–1,90 мм. За формою еліптичні. Рубчик лінійної форми Рафе має вигляд гребня, який тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф поверхні насінин сітчасто-мембранний. Клітини епідерми шкірки насінин три-, чотири- та п'ятикутні, з прямими потовщеними антиклінальними стінками, що чітко проглядаються. Антиклінальні стінки клітин тести значно підняті і знаходяться вище рівня периклінальних



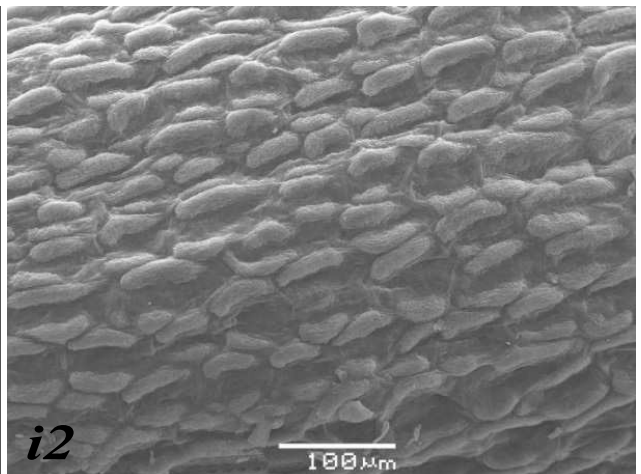
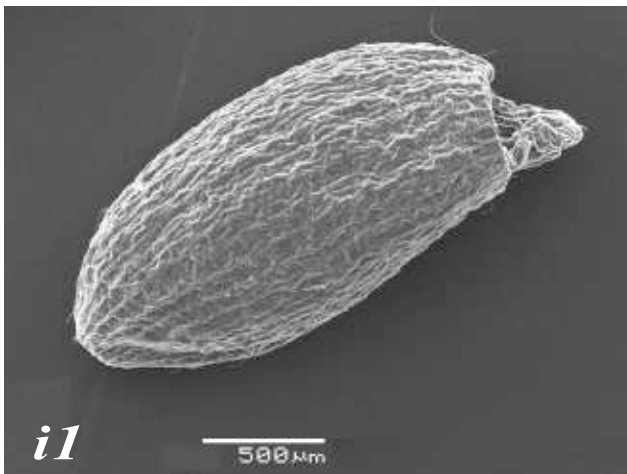
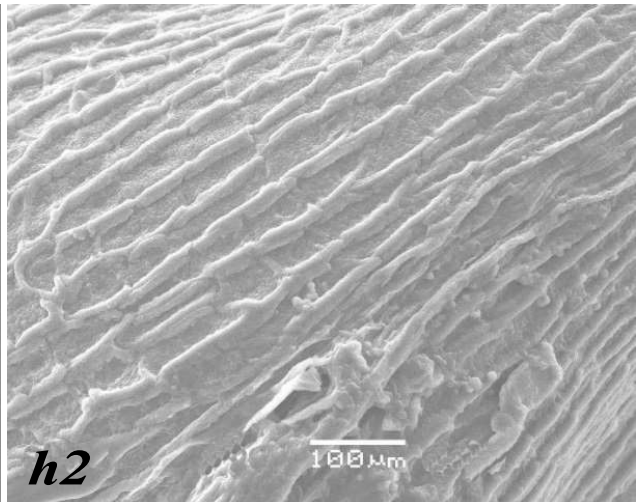
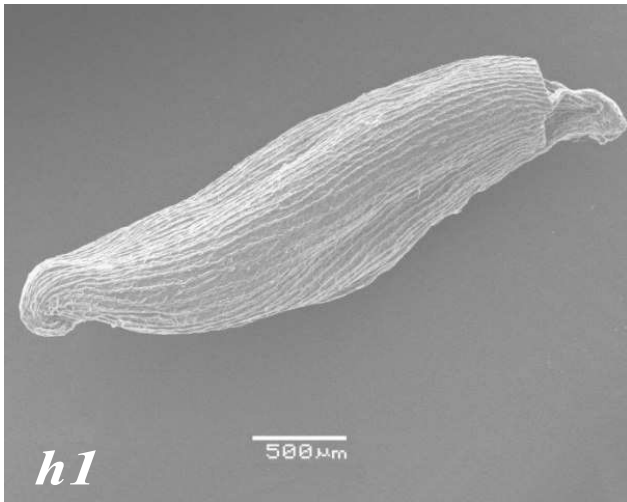
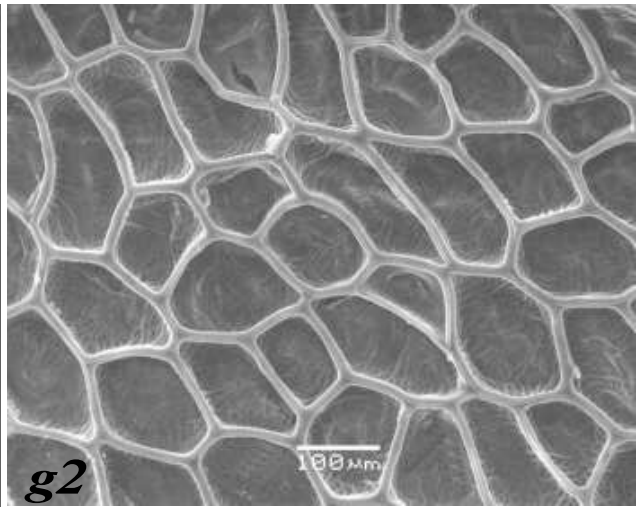
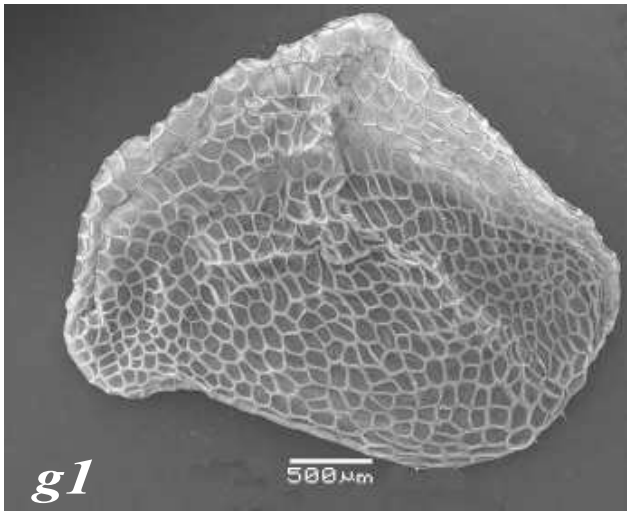
Скульптура спородерми насінин видів роду *Pedicularis*: a – *P. hacquetii*; b – *P. exaltata*; c – *P. palustris*;
1 – загальний вид насінини; 2 – ультраструктура поверхні насінини

Sculpture of seed sporoderma of *Pedicularis* species: a – *P. hacquetii*; b – *P. exaltata*; c – *P. palustris*;
1 – general view of seed; 2 – ultrastructure of seed surface



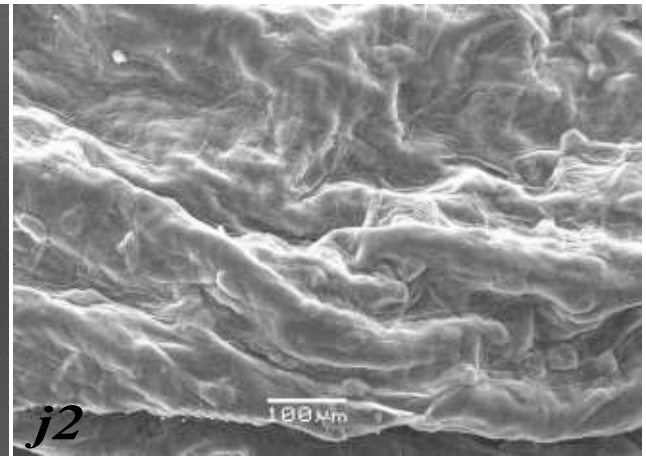
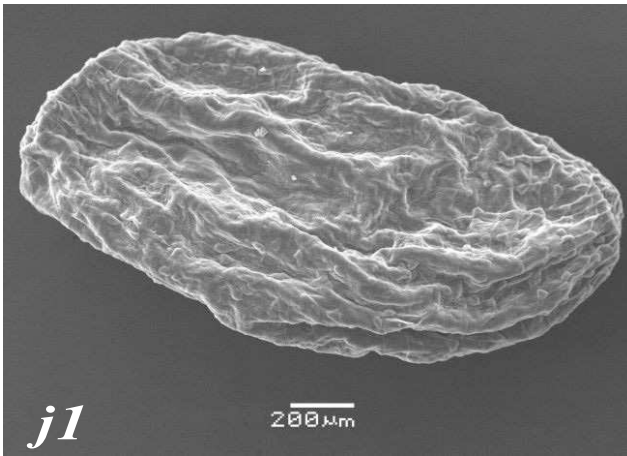
Продовження. Скульптура спородерми насінин видів роду *Pedicularis*: *d* – *P. kaufmannii*; *e* – *P. sibthorpii*; *f* – *P. dasystachys*; 1 – загальний вид насінини; 2 – ультраструктура поверхні насінини

Continuation. Sculpture of seed sporoderma of *Pedicularis* species: *d* – *P. kaufmannii*; *e* – *P. sibthorpii*; *f* – *P. dasystachys*; 1 – general view of seed; 2 – ultrastructure of seed surface



Продовження. Скульптура спородерми насінин видів роду *Pedicularis*: g – *P. sceptrum-carolinum*; h – *P. oederi*; i – *P. verticillata*; 1 – загальний вид насінини; 2 – ультраструктура поверхні насінини

Continuation. Sculpture of seed sporoderma of *Pedicularis* species: g – *P. sceptrum-carolinum*; h – *P. oederi*; i – *P. verticillata*; 1 – general view of seed; 2 – ultrastructure of seed surface



Закінчення. Скульптура спородерми насінин видів роду *Pedicularis*: *j* – *P. sylvatica*; *1* – загальний вид насінини; *2* – ультраструктура поверхні насінини

End. Sculpture of seed sporoderma of *Pedicularis* species: *j* – *P. sylvatica*; *1* – general view of seed; *2* – ultrastructure of seed surface

стінок. Периклінальні стінки клітин тести увігнуті, мають дрібносітчасту текстуру.

7. *P. sylvatica* L. Розмір насінин 1,50–2,10 × 0,76–1,11 мм. За формою еліптичні. Рубчик лінійної форми. Рафе злегка увігнутий, тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф поверхні насінин зморшкуватий. Антіклінальні стінки клітин тести не проглядаються, або інколи проглядаються на кінцях насінин. Периклінальні стінки увігнуті або випуклі зі струменево-гранулярною ультраскульптурою.

Sect. *Pharyngodon* Bunge

8. *P. palustris* L. Розмір насінин 2,22–2,50 × 0,80–1,40 мм. За формою яйце- та ланцетоподібна. Рубчик лінійної форми. Рафе злегка увігнутий, тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф насінин даного виду сітчасто-комірчастий. Клітини спермодерми п'яти-, чотирикутні. Антиклінальні стінки клітин тести рівномірно потовщені, прямі. Периклінальними стінками клітин тести насінин, з гранулярною ультраскульптурою.

Subgen. *Sceptrum* Bunge

Sect. *Sceptrum*

9. *P. sceptrum-carolinum* L. Розмір насінин 3,30–3,40 × 0,80–1,40 мм. Деякі насінини неправильної форми, сферичні або пласкі. Рубчик лінійної форми. Рафе невиражене. Рельєф сітчасто-мем-

браний. Екзотеста більша за розміром від інших шарів, тонка, має вигляд плівки, мембрани. Периклінальні стінки увігнуті зі струменево-зморшкуватою ультраскульптурою.

Subgen. *Verticillatae* (Benth.) Ivanina

Sect. *Verticillatae* Benth.

10. *P. verticillata* L. Розмір насінин 1,73–2,70 × 0,70–1,12 мм. За формою насінини еліптичні. Рубчик лінійної форми. Рафе добре виражений, має вигляд вузького тонкого гребня, який тягнеться вздовж насінини від мікропілярного до халазного кінця. Рельєф східчато-сітчастий та справжньо-сітчастий (лише один зразок з Швейцарії – Switzerland, Davos, Sertig Pass – був зібраний Patrick Kuss і зберігається в лабораторії Richard Ree, Field Museum of Natural History, Chicago, USA). Форма клітин спермодерми прямокутна, інколи кутова (п'яти-, чотирикутні). У зразків, що мають східчато-сітчастий рельєф, дистальні та проксимальні антиклінальні стінки клітин потовщені і мають різну товщину: значно потовщені – дистальні антиклінальні стінки клітин, не потовщені – проксимальні. Дистальні стінки клітин припідняті над поверхнею, тоді як проксимальні практично не вирізняються. Периклінальні стінки клітин пласкі, ультраскульптура горбкувата. У зразка, що має справжньо-сітчастий рельєф, антиклінальні

стілки клітини потовщені рівномірно, периклінальні – плоскі з горбкуватою поверхнею.

Таким чином насінини видів роду *Pedicularis* флори України розрізняються за рядом ознак: розмірами, формою, морфологією насінневого рубчика, морфологією клітин спермодерми, ультраскульптурою периклінальних клітин спермодерми (таблиця, рисунок).

На основі виявлених нами морфологічних особливостей насінин і аналізу літератури (Liu et al., 2013) видів роду *Pedicularis* флори України нами були виділені два типи ультраструктури поверхні – сітчастий та зморшкуватий.

Сітчастий тип (*P. dasystachys*, *P. exaltata*, *P. hacquetii*, *P. kaufmannii*, *P. sibthorpii*, *P. oederi*, *P. palustris*, *P. sceptrum-carolinum*, *P. verticillata*) (рисунок, а–і) характеризується наступними ознаками: припідняті, прямі, потовщені антиклінальні стінки, периклінальні стінки плоскі чи вигнуті, з гранулярною, дрібно-сітчастою та струменево-зморшкуватою ультраскульптурою (всі види роду *Pedicularis* флори України, крім *P. sylvatica*).

За ознаками антиклінальних та периклінальних стінок ми поділяємо сітчастий тип на шість підтипів, які наводимо нижче.

Справжньо-сітчастий (рисунок, а) підтип: плоскі периклінальні стінки клітин тести насінин, інколи трохи вигнуті, але не глибоко, що мають гранулярну ультраскульптуру (*P. hacquetii*, *P. verticillata*).

Сітчасто-комірчастий (рисунок, b, c) підтип: глибоко увігнуті периклінальні стінки клітин тести насінин з гранулярною ультраскульптурою (*P. palustris*, *P. exaltata*).

Сітчасто-колікулярний (рисунок, d, e) підтип: антиклінальні та периклінальні стінки з колікулярним потовщенням, периклінальні стінки вигнуті з гранулярною ультраскульптурою (*P. kaufmannii*, *P. sibthorpii*).

Сітчасто-мембранний (рисунок, f, g) підтип: верхній шар тести більший за розміром від інших, тонкий, має вигляд плівки, мембрани; периклінальні стінки увігнуті зі струменево-зморшкуватою або дрібно-сітчастою ультраскульптурою (*P. dasystachys*, *P. sceptrum-carolinum*).

Сітчасто-східчастий (рисунок, h, i) підтип: наявні різні потовщення антиклінальних стінок клітин; значно потовщені – дистальні антиклінальні стінки, не потовщені – проксимальні стінки клі-

тин. Дистальні стінки клітин припідняті над поверхнею, тоді як проксимальні практично не вирізняються. Переклінальні стінки з гранулярною ультраскульптурою (*P. oederi*, *P. verticillata*).

Зморшкуватий тип (рисунок, j) характеризується тим, що клітини тести не проглядаються, або інколи проглядаються на кінцях насінин. Периклінальні стінки увігнуті або випуклі зі струменево-гранулярною ультраскульптурою (*P. sylvatica*).

Виділені морфотипи не співпадають з системою роду *Pedicularis*, яка раніше використовувалася для флори України (Ivanina, 1981). Це підтверджує необхідність проведення комплексного дослідження видів цього роду. Виявлені ознаки насінин можна використовувати як додаткові діагностичні на видовому рівні. Так наприклад, *P. sylvatica* чітко відрізняється від інших досліджених видів зморшкуватим типом ультраструктури тести.

Цікавим є також той факт, що насінини різних зразків виду *P. verticillata* мають два типи ультраструктури: східчасто-сітчастий та справжньо-сітчастий. У попередніх дослідженнях китайські вчені зазначали, що для насінин даного виду характерний справжньо-сітчастий тип ультраструктури (Liu et al., 2013). Нами було досліджено 5 зразків, з них лише 1 має справжньо-сітчастий тип ультраскульптури (Switzerland, Davos, Sertig Pass), інші мають східчасто-сітчастий тип. Можливо, це обумовлено поліморфізмом даного виду, ультраскульптура насінин є адаптацією до екологічних особливостей місцезростання цього виду.

На основі проведених досліджень та аналізу літератури (Musselman, Mann, 1976; Juan et al., 2000), вважаємо, що справжньо-сітчастий підтип та невеликий розмір насінин є плезіоморфними ознаками цієї групи рослин. Від нього розвивалися інші підтипи поверхні. Так наприклад, потовщення антиклінальних стінок є пристосуванням до посушливих умов як захист або для поширення насінин водою. Наявність тонкого шару екзотести є пристосуванням для розповсюдження насінин на велику відстань. Вважаємо, що наявність комірок та мембран сприяє розповсюдженню насінин повітрям і є адаптаційною характеристикою.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Artyushenko Z.T. *Atlas po opysatelnoy morfologyy vysshykh rasteny. Semya*, Leningrad: Nauka, 1990, 303 pp. [Артюшенко З.Т. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя*. – Л.: Наука, 1990. – 303 с.].

Ознаки поверхні насінин видів роду *Pedicularis*
Features of seed surface of *Pedicularis* species

Вид	Розмір насінин, мм		Форма насінин	Ультраструктура поверхні насінин		Форма клітин	Антиклінальні стінки клітин		Периклінальні стінки клітин	
	довжина	ширина		тип	підтип		характер потовщення	рівень	рівень	рівень
<i>Pedicularis oederi</i>	1,8–2,78	0,74–1,00	ланцетоподібна	СІТЧАСТІ	східчастий	кутова	нерівномірний (дистальні товщі за проксимальні)	піднятий, зрідка лише дистальний	пласкі	гранулярна
<i>P. palustris</i>	2,22–2,50	0,80–1,40	яйцеподібна, ланцетоподібна		комірчастий	кутова	рівномірний	піднятий	увігнуті	гранулярна
<i>P. dasystachys</i>	2,34–2,50	1,60–1,90	еліптична		мембранний	кутова	рівномірний	піднятий	увігнуті	дрібно-сітчаста
<i>P. exaltata</i>	2,25–2,80	1,10–1,50	яйцеподібна, веретеноподібна		комірчастий	кутова	рівномірний	піднятий	глибоко увігнуті	гранулярна
<i>P. haequetii</i>	2,25–2,80	1,10–1,50	яйцеподібна, веретеноподібна		справжньо-сітчастий	кутова	рівномірний	піднятий	увігнуті	гранулярна
<i>P. kaufmannii</i>	1,60–1,70	0,75–0,85	яйцеподібна		колікулярний	округла	рівномірний	піднятий	увігнуті	струменева
<i>P. scertrum-carolinum</i>	3,30–3,40	2,10–2,80	неправильної форми, сферична, пласка		мембранний	округла	рівномірний	піднятий	увігнуті	струменево-зморшкувата
<i>P. sibthorpii</i>	1,75–2,25	0,9–1,12	яйцеподібна, еліптична		колікулярний	округла	рівномірний	піднятий	увігнуті	гранулярна
<i>P. verticillata</i>	1,73–2,70	0,7–1,12	еліптична		східчастий справжньо-сітчастий	нечітка	нерівномірний, зрідка рівномірний	дистальний піднятий, зрідка всі підняті	пласкі	горбкувата
<i>P. sylvatica</i>	1,50–2,10	0,76–1,11	еліптична		-	нечітка	-	не проглядаються або підняті	пласкі, випуклі, увігнуті	струменева
				ЗМОРШКУВАТІЙ						

- Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic. J. Bot.*, 1981, **1**(3): 345–355.
- Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces. In: *Current concepts in plant taxonomy*. Eds V.H. Heywood, D.M. Moree, London: Acad. Press, 1984, pp. 95–105.
- Belyaeva T.N. *Genus Pedicularis in the South Siberian Mountains (taxonomy, geography, biology)*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Tomsk, 1986, pp. 17. [Беляева Т.Н. Род *Pedicularis* L. в горах Южной Сибири (систематика, география, биология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 1986. – 17 с.]
- Boesewinkel F.D., Bouman F. The seed: structure. In: *Embryology of Angiosperms*. Ed. B.M. Johri, Berlin: Springer-Verlag, 1984, pp. 567–610.
- Bojňanský M., Fargašová A. *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora. The Carpathian Mountains region*, Netherlands: Springer, 2007, pp. 631–633.
- Chen X-L., Jing G-H., Guo H. Ornamentation characteristics of seed coats in nineteen plants of *Pedicularis* from alpine meadow in east Qinghai-Xizang plateau and its ecological significance. *Acta Pratacult. Sinica*, 2007, **16**: 60–68.
- Chuang T-I., Heckard L.R. Seed coat morphology in *Cordylanthus* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance. *Amer. J. Bot.*, 1972, **59**: 258–265.
- Esau K. *Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed., New York: John Wiley & Sons, 1977, 550 pp.
- Gontcharova S.B. *Sedoideae, Crassulaceae flory Rossiyskogo Dalnego Vostoka*, Vladivostok: Dalnauka, 2006, 223 pp. [Гончарова С.Б. *Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока*. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 223 с.]
- Gontcharova S.B., Gontcharov A.A., Yakubov V.V., Kondo K. Seed surface morphology in some representatives of the genus *Rhodiola* sect. *Rhodiola* (*Crassulaceae*) in the Russian Far East. *Flora*, 2009, **204**: 17–24.
- Ivanina L.I. *Pedicularis*. In: *Flora parties Europeae USSR*. Ed. A. Fedorova, Leningrad: Nauka, 1981, vol. 5, pp. 288–300. [Иванина Л.И. Род Мытник – *Pedicularis* // Флора европ. части СССР / Ред. А.А. Федорова. – Л.: Наука, 1981. – Т. 5. – С. 288–300].
- Ivanina L.I., *Bot. Zhurn.*, 1998, **83**(10): 92–99. [Иванина Л.И., Попова Т.Н. Система подрода *Verticillatae* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и прилежащих территорий // *Ботан. журн.* – 1998. – **83**(10). – С. 92–99].
- Juan R., Passtor J., Fernandez I. SEM and light microscope observations on fruit and seeds in *Scrophulariaceae* from Southwest Spain and their systematic significance. *Ann. Bot.*, 2000, **86**: 323–338.
- Kotov M.I. *Pedicularis*. In: *Flora USSR*, Kyiv: Vyd-vo AN URSSR, 1960, vol. 9, pp. 607–626. [Котов М.И. Рід Шолодівник – *Pedicularis* // Флора УРСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – Т. 9. – С. 607–626].
- Kravtsova T.I., Vasil'eva A.E. In: *Sravnitel'naya anatomiya semyan. Vol. 7 (dopolneniya). Dvudolnyie. Lamiidae*. Ed. A.L. Takhtadzhyan, St. Petersburg: Nauka, 2013, pp. 83–164. [Кравцова Т.И., Васильева А.Е. *Сравнительная анатомия семян. Т. 7 (дополнения). Двудольные. Lamiidae* / Ред. А.Л. Тахтаджян. – СПб: Наука, 2013. – С. 83–164].
- Li H-L. A revision of the genus *Pedicularis* in China. Pt 1, *Proc. Acad. Natur. Sci. Phila.*, 1948, **100**: 205–378.
- Li H-L. A revision of the genus *Pedicularis* in China. Pt 2, *Proc. Acad. Natur. Sci. Phila.*, 1949, **101**: 1–214.
- Limpricht W. Studien über die Gattung *Pedicularis*, *Feddes Repert.*, 1924, **20**: 161–265.
- Liu M-L., Yu W-B, Li D-Z., Mill R.R., Wang H. Seed morphological diversity of *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) and its taxonomical significance, *Plant Syst. Evol.*, 2013, **299**(9): 1645–1657.
- Maximowicz C.J. *Pedicularis* L. Synopsis generis nova, *Bull. Acad. Sci. St.-Petersb.*, 1888, **32**: 515–619.
- Mayer E. *Pedicularis*. In: *Flora Europaea*. Ed. T.G. Tutin, Cambridge, 1978, Vol. 3, pp. 269–276.
- Mosyakin S., Fedoronchuk M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiv+345 pp.
- Musselman L.J., Mann W.F. A survey of surface characteristics of seeds of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae* using scanning electronic microscopy, *Phytomorphology*, 1976, **26**(4): 370–378.
- Popova T.N. *Genus Pedicularis L. in Caucasian flora*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Leningrad, 1965, 21 pp. [Попова Т.Н. Род *Pedicularis* L. во флоре Кавказа – мытники Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1965. – 21 с.]
- Prain D. *The species of Pedicularis of the Indian Empire and its frontiers*. Calcutta, 1890, 196 pp.
- Ree R. Phylogeny and evolution of the floral diversity in *Pedicularis* (*Orobanchaceae*), *Int. J. Plant. Sci.*, 2005, **166**: 595–613.
- Stern W.T. *Botanical Latin*. Oxford; London, 1992, 566 pp.
- Steven C. Monographia *Pedicularis*, *Mém. Soc. Impér. Natur. Moscou.*, 1823, **6**: 1–60.
- Tsoong P.C. A new system for the genus *Pedicularis*, *Acta Phytotax. Sin.*, 1955, **5**: 71–147.
- Tsoong P.C. A new system for the genus *Pedicularis*, *Acta Phytotax. Sin.*, 1956, **5**: 19–74; 205–278.
- Vvedenskiy A.I. Rod *Pedicularis* L. In: *Flora USSR*. Ed. B.K. Shyskin, E.H. Bobrov, Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, 1955, vol. 22, pp. 687–795. [Введенский А.И. Род *Pedicularis* L. // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина, Е.Г. Боброва. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 687–795].
- Whiffin T., Tomb S.A. The systematic significance of seed morphology in the Neotropical capsular-fruited *Melastomaceae*, *Amer. J. Bot.*, 1972, **59**(4): 411–422.
- Yang F.S., Wang X.Q. Extensive length variation in the cpDNA trnT-trnF region of hemiparasitic *Pedicularis* and its phylogenetic implications, *Plant Syst. and Evol.*, 2007, **264**: 251–264.
- Yildiz K. Seed morphology *Caryophyllaceae* species from Turkey (North Anatolia), *Pak. J. Bot.*, 2002, **34**(2): 161–171.
- Yildiz K., Cırpıcı A. Seed morphological studied of *Silene* L. from Turkey, *Pak. J. Bot.*, 1998, **30**(2): 173–188.

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 28.09.2015

Данилевська О.М.¹, Футорна О.А.^{2,3} **Морфологічні особливості насінин видів роду *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) флори України.** – Укр. ботан. журн. – 2016. – 73(5): 492–502.

¹ННІ лісового та садово-паркового господарства Національного університету біоресурсів та природокористування
вул. Героїв Оборони, 19, м. Київ, 03041, Україна

²НДЛ «Ботанічний сад» Навчально-наукового центру «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна

³Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Вивчена мікроморфологічна будова ультраструктури насіння 10 видів роду *Pedicularis* флори України. Проаналізовані морфологічні особливості (розмір, форма насіння, ультраструктура поверхні насінин, форма клітин, особливості антиклінальних і периклінальних клітинних стінок клітин), на основі яких виділено два типи ультраструктури: сітчастий і зморшкуватий. Сітчастий тип характеризується піднятими, прямими, потовщеними антиклінальними стінками та плоскими з гранулярною ультраструктурою периклінальними стінками. В межах сітчастого типу виділено п'ять підтипів: справжній сітчастий, сітчато-ямчастий, сітчато-колікулярний, сітчато-мембранний, сітчато-східчастий. У зморшкуватого типу клітини тести майже не проглядаються; периклінальні стінки увігнуті або випуклі зі струменево-гранулярною ультраструктурою. Виділені типи ультраструктури насінин можуть бути використані як додаткові діагностичні на видовому таксономічному рівні.

Ключові слова: *Pedicularis*, ультраструктура поверхні насінин, СЕМ дослідження, флора України

Данилевская Е.Н.¹, Футорна О.А.^{2,3} **Морфологические особенности семян видов рода *Pedicularis* (*Orobanchaceae*) флоры Украины.** – Укр. ботан. журн. – 2016. – 73(5): 492–502.

¹УНИ лесного и садово-паркового хозяйства Национального университета биоресурсов и природоиспользования
ул. Героев Оборони, 19, г. Киев, 03041, Украина

²НИЛ «Ботанический сад» Учебно-научного центра «Институт биологии» Киевского национального университета имени Тараса Шевченко
ул. Симона Петлюры, 1, г. Киев, 01032, Украина

³Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

Изучено микроморфологическое строение ультраструктуры семян 10 видов рода *Pedicularis* флоры Украины. Проанализированы морфологические особенности (размер, форма семян, ультраструктура поверхности семян, форма клеток, особенности антиклинальных и периклинальных клеточных стенок клеток) на основе которых выделено два типа ультраструктуры: сетчатый и морщинистый. Сетчатый тип характеризуется приподнятыми, прямыми, утолщенными антиклинальными стенками, периклинальные стенки плоские с гранулярной ультраструктурой. В пределах сетчатого типа выделено пять подтипов: настоящий сетчатый, сетчато-ямчатый, сетчато-коликлярный, сетчато-мембранный, сетчато-лестничный. У морщинистого типа ультраструктуры клетки тесты почти не просматриваются; периклинальные стенки выпуклые со струисто-гранулярной ультраструктурой. Выделенные типы ультраструктуры семян могут быть использованы как дополнительные диагностические на видовом таксономическом уровне.

Ключевые слова: *Pedicularis*, ультраструктура поверхности семян, СЭМ исследования, флора Украины