

УДК 581.471:581.84:581.134.3

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОВЕРХНІ НАСІНИН ВИДІВ СЕКЦІЇ *ANODONTAE* (BUNGE) MAXIM. РОДУ *PEDICULARIS* L. ФЛОРИ ЄВРОПИ

ОЛЕНА ПЕРЕГРИМ

Анотація. Проаналізовані мікроморфологічні особливості поверхні насінин 14 видів секції *Anodontae* (Bunge) Maxim. роду *Pedicularis* флори Європи. Було виявлено, що насінини цих видів дуже різноманітні за розміром, особливостями антиклінальних та периклінальних стінок клітин. Встановлено, що для насінин досліджених видів секції *Anodontae* характерні наступні типи ультраструктури поверхні: регулярно сітчаста, сітчасто-мембранна, сітчасто-комірчаста, сітчасто-гребінчаста, східчаста та зморшкувата.

Ключові слова: *Pedicularis*, *Anodontae*, поверхня насінин, флора Європи

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна; operegrym@gmail.com

Вступ

Pedicularis L. – один з найчисельніших родів напівпаразитних рослин, що входить до складу родини Orobanchaceae Vent. У світовій флорі рід нараховує 600-800 видів, у флорі Європи – 54 види. До сьогодні немає єдиного погляду на систему роду, а питання побудови системи залишається актуальним та дискусійним (Li 1948, 1949; ВВЕДЕНСКИЙ 1955; МАУЕР 1978; ІВАНІНА 1981; БЕЛЯЕВА 1986; WANG *et al.* 2003).

Секція *Anodontae* (Bunge) Maxim. у флорі Європи включає 17 видів (МАУЕР 1978). Види об'єднані у вищезгадану секцію за ознаками квітки, а саме: верхня губа віночка шароподібна, на верхівці без дзьобу та зубчиків (МАУЕР 1978).

Ознаки насінин все частіше використовуються у сучасній систематичі, так як вони є стабільними, консервативними та майже не піддаються впливу факторів навколишнього середовища, що надає їм особливого таксономічного значення (ВАРТНЛОТТ 1981, 1984; YILDIZ & CIRPICI 1998; YILDIZ 2002; Гончарова 2006; CHEN *et al.* 2007; LIU *et al.* 2013).

Ця стаття є продовженням наших досліджень морфологічних особливостей поверхні насінин видів роду *Pedicularis* (ПЕРЕГРИМ І ФУТОРНА 2013; PEREGRYM 2013).

Метою даного дослідження було виявити морфологічні особливості поверхні насінин видів роду *Pedicularis* секції *Anodontae* флори та подальшому використанні їх у систематичі роду *Pedicularis*.

Матеріали і методи досліджень

Матеріал для дослідження відібрано з гербарних зразків, що зберігаються в Гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Ботанічного Інституту ім. В.А. Комарова РАН (LW), Field Museum of Natural History (F) та Missouri Botanical Garden (MO). Мікроморфологічні ознаки досліджували використовуючи електронний скануючий мікроскоп (JSM-6060LA). Матеріал попередньо фіксували на латунних столиках і напильовали тонким шаром золота у вакуумній камері. Досліджено насінини 14 видів (20 зразків), що належать до секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори

Європи. Фактичний матеріал викладається за системою, прийнятою Е. Маєр у *Flora Europae* (МАґЕР 1978).

Насінини описували, використовуючи загальноприйняту термінологію (АРТЮШЕНКО 1990; СТЕРН 1992). Із зовнішніх ознак насінин ми звертали увагу на форму, розмір, характер поверхні насінневої шкірки, розміщення рубчика, наявність специфічних структур, що сприяють поширенню (РАУ 2007). За ВАРТНЛОТТ (1981, 1984) ми розрізняємо первинну і вторинну скульптури насінневої шкірки. Первинна структура визначається: 1) загальними обрисами клітин в парадермальній площині (ізодіаметричні) або витягнуті; 2) формою зовнішньої периклінальної стінки (випукла, увігнута, пласка); 3) формою антиклінальних стінок (прямі, звивисті, потовщені, не потовщені); 4) обриси видимих на поверхні клітинних меж. Вторинна структура визначається, головним чином, морфологічними особливостями кутикули (ВАРТНЛОТТ 1981; ГОНЧАРОВА 2006). Згідно з загальноприйнятою у ботаніці термінологією (АРТЮШЕНКО 1990; СТЕРН 1992), у клітин видовженої форми антиклінальні стінки, максимально віддалені від центра клітини, ми називаємо дистальні, а приближені до центру клітини і перпендикулярні дистальним – проксимальні.

Результати та їх обговорення

У результаті дослідження представників секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори Європи нами була описана морфологічна будова поверхні насінин цих видів (Табл. 1; Рис. 1). Встановлено, що насінини досліджених видів різноманітні. Нами було відмічено, що для досліджених видів характерна яйцеподібна (*P. acaulis* Scop., *P. arguteserrata* Vved., *P. exaltata* Besser, *P. hacquetii* Graf., *P. hirsuta* L., *P. oederi* Vahl., *P. recutita* L.), ланцетна (*P. hirsuta*, *P. foliosa* L., *P. oederi* Vahl.), ланцетнояйцеподібна (*P. foliosa*), веретеноподібна (*P. acaulis*, *P. exaltata*, *P. hacquetii*, *P. foliosa*, *P. recutita*), еліпсоїдна (*P. amoena* Adam ex Stev., *P. arguteserrata*,

P. flammea L., *P. foliosa*, *P. limnogenae* A. Kern., *P. verticillata* L.) та неправильна форма, інколи пласка або сферична (*P. dasyantha* Noda, *P. sceptrum-carolinum* L.).

Розмір насінин видів цієї секції варіює від 1,25 до 3,4 мм, найменші за розміром насінини у *P. hirsuta*, найбільші – у *P. sceptrum-carolinum*. У всіх досліджених видів насінини мають лінійний рубчик. Рафе насінин має вигляд гребня у *P. amoena*, *P. arguteserrata*, *P. exaltata*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. flammea*, *P. recutita*, *P. verticillata*. Увігнуте рафе – у *P. foliosa*, *P. limnogenae*. У насінин видів *P. acaulis* та *P. oederi* рафе інколи має вигляд гребня, інколи увігнуте. У насінин видів *P. dasyantha* та *P. sceptrum-carolinum* рафе невиразне. У всіх досліджених видів, крім *P. limnogenae* та *P. oederi*, клітини спермодерми насінин полігональні (4-6-кутні) з прямими потовщеними антиклінальними стінками клітин. У насінин видів *P. oederi* та *P. limnogenae* клітини спермодерми невиражені. У *P. oederi* антиклінальні стінки мають різне потовщення, так, проксимальні потовщені, а дистальні інколи не проглядаються або зовсім тонкі. Периклінальні стінки клітин спермодерми увігнуті (*P. dasyantha*, *P. exaltata*, *P. foliosa*, *P. recutita*, *P. sceptrum-carolinum*) або пласкі (*P. acaulis*, *P. amoena*, *P. arguteserrata*, *P. flammea*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. oederi*). Ультраструктура периклінальних клітин різноманітна, найхарактернішою є гранулярна (*P. amoena*, *P. acaulis*, *P. arguteserrata*, *P. exaltata*, *P. foliosa*, *P. flammea*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. oederi*, *P. recutita*, *P. verticillata*), також для досліджених видів характерна струменяста (*P. dasyantha*, *P. sceptrum-carolinum*), зморшкувата (*P. limnogenae*) та дрібно-сітчаста (*P. verticillata*) ультраструктура периклінальних стінок клітин.

На основі виявлених морфологічних особливостей насінин та попередніх досліджень (LIU *et al.* 2013), нами були виділені наступні типи ультраструктури поверхні насінин, що характерні для досліджених видів: регулярно-сітчастий (*P. acaulis*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. flammea*, *P. verticillata*), сітчасто-мембранний (*P. dasyantha* Noda, *P. sceptrum-carolinum*), сітчасто-комірчастий

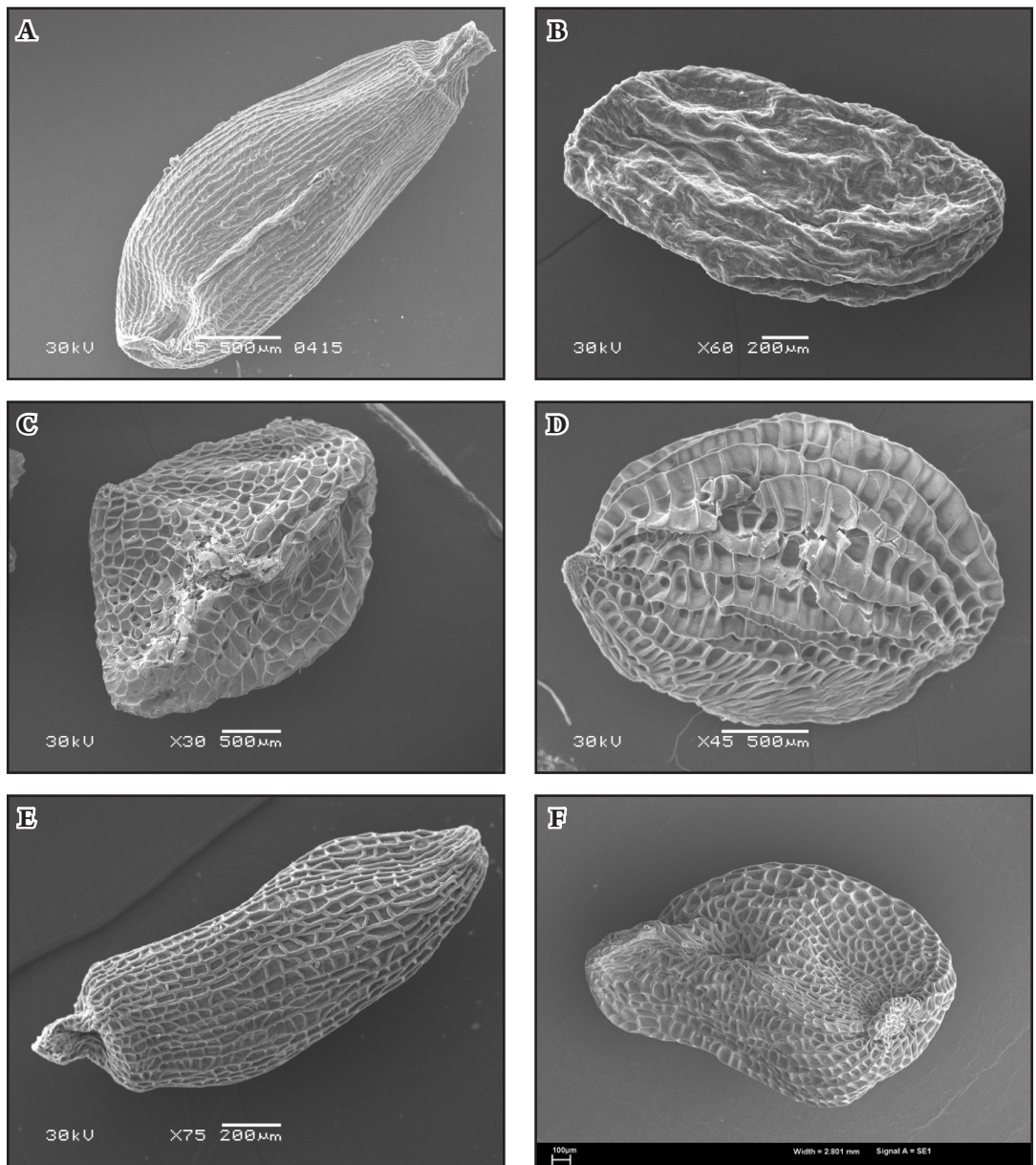


Рис. 1. Типи ультраструктури поверхні насінин (загальний вигляд насінин): **A** – східчастий (*Pedicularis oederi*); **B** – зморшкуватий (*P. limnogenae*); **C** – сітчасто-мембранний (*P. dasyantha*); **D** – сітчасто-гребінчастий (*P. amoena*); **E** – регулярно-сітчастий (*P. flammea*); **F** – сітчасто-комірчастий (*P. foliosa*).

Fig. 1. Types of seed surface (overview of seeds): **A** – ladder-like (*Pedicularis oederi*); **B** – rugose (*P. limnogenae*); **C** – reticulate-membranous (*P. dasyantha*); **D** – reticular-cristate (*P. amoena*); **E** – regular reticular (*P. flammea*); **F** – reticular-foveate (*P. foliosa*).

(*P. exaltata*, *P. foliosa*, *P. recutita*), сітчасто-гребінчастий (*P. amoena*, *P. arguteserrata*), східчастий (*P. oederi*), зморшкуватий (*P. limnogenae*). Але у деяких насінин виду

P. limnogenae на халазальній та мікропілярній частинах насінин інколи спермодерма має сітчасту ультраскульптуру з дуже тонкими антиклінальними стінками клітин.

Табл. 1. Морфологічні ознаки насінин видів секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори Європи.**Table 1.** Morphological features of seeds of *Pedicularis* species from the section *Anodontae* in European flora.

Вид	Довжина × ширина (мм)	Форма насінин	Форма рубчика	Рафе	Клітини спермодерми
<i>P. acaulis</i> Scop.	1,791-2,295 × 0,995-1,295	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	невиражене або гребінчасте	3-4-5-кутні
<i>P. amoena</i> Adam ex Stev.	2,40-2,500 × 1,30-1,80	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	4-кутні
<i>P. arguteserrata</i> Vved.	2,087-2,523 × 0,977-1,225	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	4-кутні
<i>P. dasyantha</i> Hada	3,10-3,17 × 2,25-2,31	неправильної форми, сферична, пласка	лінійна	невиражене	4-5-кутні
<i>P. exaltata</i> Besser.	2,25-2,80 × 1,10-1,50	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	гребінчасте	5-6-кутні
<i>P. flammea</i> L.	1,612-1,677 × 0,549-0,563	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	4-5-кутні
<i>P. foliosa</i> L.	2,036-2,884 × 1,17-1,25	еліпсоїдна, ланцетнояйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	увігнуте	3-4-5-кутні
<i>P. hacquetii</i> Graf.	2,25-2,80 × 1,10-1,50	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	гребінчасте	4-5-6-кутні
<i>P. hirsuta</i> L.	1,25-1,74 × 0,63-0,75	ланцетоїбна	лінійна	гребінчасте	4-5-кутні
<i>P. limnogenae</i> A. Kern.	1,858-2,172 × 0,822-0,967	еліпсоїдна	лінійна	увігнуте	не проглядаються
<i>P. oederi</i> Vahl.	2,77-2,78 × 0,762-1,076	ланцетоїбна	лінійна	увігнуте (інколи гребінчасте)	не проглядаються
<i>P. recutita</i> L.	1,56-1,99 × 587-672	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	гребінчасте	3-4-5-кутні
<i>P. sceptrum-carolinum</i> L.	3,30-3,40 × 2,10-2,80	неправильної форми, сферична, пласка	лінійна	невиражене	4-5-6-кутні
<i>P. verticillata</i> L.	1,73-2,70 × 0,85-1,12	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	3-4-кутні

Ультроструктура поверхні насінин	Характеристика антиклінальних стінок клітин	Товщина антиклінальних стінок	Характеристика периклінальних стінок клітин	Ультраскульптура поверхні периклінальних клітин
регулярно-сітчаста	прямі	тонкі	пласкі	гранулярна
сітчасто-гребінчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
сітчасто-гребінчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
сітчасто-мембранна	прямі	тонкі	увігнуті	струменяста
сітчасто-комірчаста	прямі	потовщені	увігнуті	гранулярна
регулярно- сітчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
сітчасто-комірчаста	прямі	потовщені	увігнуті	гранулярна
регулярно-сітчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
регулярно-сітчаста	прямі	потовщені проксимальні, дистальні – тонкі або потовщені	пласкі	гранулярна
зморшкувата (іноді нечітко проглядається на кінчиках насінин сітчаста ультроструктура)	не проглядаються або прямі	не проглядаються або тонкі	пласкі, випуклий,увігнуті	зморшкувата
східчаста	прямі	різний ступень потовщення (проксимальні кліт. стінки товщі (нерівномірно) за дистальні, які часто не проглядаються	пласкі	гранулярна
сітчасто-комірчаста	прямі	потовщені	увігнуті	гранулярна
сітчасто-мембранна	прямі	тонкі	увігнуті	струменястий
регулярно-сітчаста	прямі	потовщені	пласкі	дрібно-сітчастий

Для **регулярно-сітчастої** ультраструктури характерні полігональні клітини, з прямими тонкими або потовщеними антиклінальними клітинними стінками та пласкими периклінальними стінками клітин спермодерми.

Сітчасто-мембранна ультраструктура насінин характеризується полігональними клітинами спермодерми, з прямими тонкими антиклінальними стінками та увігнутими периклінальними стінками. Екзотеста насінин більша за розміром від інших шарів, тонка, має вигляд плівки (мембрани).

Сітчасто-комірчаста ультраструктура характеризується полігональними клітинами спермодерми, з прямими потовщеними антиклінальними клітинними стінками та увігнутими периклінальними стінками.

Сітчасто-гребінчаста ультраструктура характеризується полігональними клітинами спермодерми, з прямими потовщеними антиклінальними клітинними стінками, що високо підняті над рівнем насінини, часто лише проксимальні антиклінальні стінки клітин, утворюють «гребні» та пласкими периклінальними стінками.

Східчаста ультраструктура характеризується зазвичай чотирикутними клітинами, де проксимальні та дистальні стінки мають різне потовщення, проксимальні стінки клітин потовщені, дистальні не проглядаються або дуже тонкі.

Зморшкувата ультраструктура характеризується невираженими клітинами спермодерми, антиклінальні стінки клітин не припідняті, периклінальні стінки клітин спермодерми увігнуті, випуклі або пласкі, що формує зморшкувату структуру.

Висновки

У результаті дослідження нами було встановлено, що насінини видів секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори Європи є дуже різноманітними. Встановлено спільні та відмінні ознаки насінин цих видів. До спільних ознак відноситься форма рубчика, форма клітин та характер антиклінальних стінок клітин. Виключенням є насінини

видів *P. limnogeneta* та *P. oederi*, у яких антиклінальні стінки не проглядаються або нечітко проглядаються. Відмінними ознаками насінин є характеристика рафе, ультраструктура поверхні насінин, характер потовщення антиклінальних та характеристика периклінальних клітинних стінок та ультраскульптура периклінальних стінок. На нашу думку, такі ознаки, як характеристика рафе та ультраскульптура периклінальних стінок є варіабельними, але це потребує уточнення. Інші ознаки, а саме, ультраструктура поверхні насінин, характер потовщення антиклінальних та периклінальних клітинних стінок можуть бути використані як додаткові діагностичні.

Використані джерела

- АРТЮШЕНКО З.Т. 1990.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Наука, Ленинград.
- БЕЛЯЕВА Т.Н. 1986.** Род *Pedicularis* L. в горах Южной Сибири (систематика, география, биология): Автореф. дис... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 – Ботаника. Томск.
- ВВЕДЕНСКИЙ А.Н. 1955.** *Pedicularis* L. Флора СССР. Т. 22: 687–795. Академия Наук СССР, Москва – Ленинград.
- ГОНЧАРОВА С.Б. 2006.** Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Дальнаука, Владивосток.
- ИВАНИНА Л.И. 1981.** Род Мытник – *Pedicularis* L. В кн.: ФЕДОРОВ А.А. (ред.), Флора Европейской части СССР. Т. 5: 288–300. Наука, Ленинград.
- ПЕРЕГРИМ О.М., ФУТОРНА О.А. 2013.** Морфология насінин видів роду *Pedicularis* L. секції *Edentulae* Benth. (Orobanchaceae Vent.) Східної Європи. *Mod. Phytomorphol.* 3: 249–254.
- BARTHLOTT W. 1981.** Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic. J. Bot.* 1 (3): 345–355.
- BARTHLOTT W. 1984.** Microstructural features of seed surfaces. In: HEYWOOD V.H., MOREE D.M. (eds), Current concepts in plant taxonomy: 95–105. Academic Press, London.
- CHEN X.-L., JING G.-H., GUO H. 2007.** Ornamentation characteristics of seed coats in nineteen plants of *Pedicularis* from alpine meadow in east Qinghai-Xizang plateau and its ecological significance. *Acta Prataculturae Sinica* 16: 60–68.
- LI H.-L. 1948.** A revision of the genus *Pedicularis* in China. Part I. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 100: 205–378.

- LI H.-L. 1949.** A revision of the genus *Pedicularis* in China. Part II. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* **101**: 1–214.
- LIU M.-L., YU W.-B., LI D.-Z., MILL RR., WANG H. 2013.** Seed morphological diversity of *Pedicularis* (Orobanchaceae) and its taxonomical significance. *Plant Syst. Evol.* **299** (9): 1645–1657.
- MAYER E. 1978.** *Pedicularis* In: TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A. (eds), *Flora Europaea*. Vol. 3: 269–276. Cambridge University Press, Cambridge.
- PEREGRYM O. 2013.** Seed morphology of species of the genus *Pedicularis* L. (Orobanchaceae Vent.) of the Eastern European flora. 3rd *Symposium on the Biology of Non-Weedy Parasitic Plants (Namur, Belgium, 12-15 September 2013)*: 19.
- RAY F.E. 2007.** Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of plant body: their structure, function, and development. 3rd ed. John Wiley & Sons, New Jersey, Hoboken.
- STERN W.T. 1992.** *Botanical Latin*. Oxford, London.
- WANG H., MILL R., BLACKMORE S. 2003.** Pollen morphology and infrageneric evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Plant Syst. Evol.* **237**: 1–17.
- YILDIZ K. 2002.** Seed morphology Caryophyllaceae species from Turkey (North Anatolia). *Pak. J. Bot.* **34** (2): 161–171.
- YILDIZ K., CIRPICI A. 1998.** Seed morphological studied of *Silene* L. from Turkey. *Pak. J. Bot.* **30** (2): 173–188.

**MORPHOLOGICAL FEATURES OF SEED SURFACE OF THE SECTION
ANODONTAE (BUNGE) MAXIM OF PEDICULARIS L. IN EUROPEAN FLORA**

OLENA PEREGRYM

Abstract. Morphological features of seed surface of 14 *Pedicularis* species from the section *Anodontae* (Bunge) Maxim of European flora were studied. Seeds of studied species diverse by size, and character of anticlinal and periclinal cell walls. It was ascertained that the investigated species are characterized by several types of ultrastructure of seed surface: regular reticulate, reticular-membranous, reticular-foveate, reticular-cristate, ladder-like and rugose.

Key words: *Pedicularis*, *Anodontae*, seed surface, flora of Europe

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska str., Kyiv 01601, Ukraine; operegrym@gmail.com