

УДК 582.715:581.48+581.8

Н. А. Кириленко, к.б.н., доцент

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра ботаніки,
вул. Дворянська, 2, 65082, Одеса, Україна; kiril-ko@ukr.net

ОСОБЛИВОСТІ АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНОЇ БУДОВИ CRASSULACEAE, ЇХ ТАКСОНОМІЧНЕ ТА ЕВОЛЮЦІЙНЕ ЗНАЧЕННЯ

Наведено літературний огляд наукових досліджень до вивчення особливостей анатомо-морфологічної будови представників родини Crassulaceae. Показана стабільність ознак (скульптура насінневої шкірки, тип продихового апарату, ступінь розвитку провідної системи та ін.) та їх значимість у систематиці цієї родини.

Ключові слова: анатомо-морфологічна будова, Crassulaceae, систематика.

Родина Crassulaceae DC. є досить складною у систематичному відношенні. В кінці XIX – на початку XX сторіччя було запропоновано декілька систем цієї родини. Сучасна система товстолистих світу включає дві підродини: Crassuloideae Burnett (250 видів з двох родів) і Sedoideae Berger (понад 1100 видів з 28 родів) [38]. Товстолисті флори СРСР опрацювала А. Г. Борисова [7]. Представники родини широко розповсюджені по всій земній кулі. Більшість родів зосереджено в посушливих районах Південної Африки. Це сукуленти, для них характерний САМ-тип фотосинтезу, який є більш ефективним в умовах високих температур та дефіциту вологи.

Підродина Sedoideae, відома своїм поліморфізмом та складністю ідентифікації видів, розділена на дві триби: Kalanchoeae Adans і Sedeae Fr. Триба Sedeae містить підтриби: Telephiinae Graebn. і Sedinae Kitt. До першої входять, головним чином, східно-азіатські роди, до другої – роди, поширені по всій Північній півкулі. Найбільшим за кількістю видів (близько 600) є рід *Sedum* L., широко розповсюджений у помірному поясі північної півкулі.

У дикорослому стані в Україні зустрічається лише 17 видів цього роду [44]. Завдяки легкості вегетативного розмноження та декоративності, більшість із них культивується у ботанічних садах та використовується у ландшафтному озелененні.

Таксономічні проблеми сконцентровані у родовій та внутрішньовидовій класифікації підродини Sedoideae та її типового роду *Sedum*. Недостатня вивченість очитків у природних та інтродукованих популяціях привела до повторних описів багатьох видів. Дійсне ж різноманіття видів не встановлено й до сих пір, що є актуальним як для родини в цілому, так і для її представників на території України. Тому встановлення анатомічних характеристик є додат-

ковим важливим критерієм для складання ключів та визначальних таблиць для таксонів цієї родини.

Крім того, кількісні характеристики анатомічних ознак (товщина епідермісу, кількість продихів на 1 мм², діаметр стебла та ін.) Crassulaceae, які майже відсутні в літературі, можуть бути використані у вирішенні питань про походження рослин, про вплив зовнішніх умов на різні види та сорти, а також при вирішенні багатьох завдань не лише біології і агрономії, але й криміналістики та ряду галузей промисловості — харчової, фармацевтичної та ін. [2, 41].

Метою роботи було узагальнення літературних даних щодо вивченості анатомо-морфологічних особливостей будови представників родини Crassulaceae флори України та країн колишнього СНД.

Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

- 1) сформувати цілісне уявлення про особливості анатомічної будови представників родини товстолистих та виділити основні ознаки, що мають таксономічне значення;
- 2) дослідити зв'язок будови анатомічних структур рослин з їх функціями;
- 3) вивчити значення елементів внутрішньої будови Crassulaceae в онтогенезі та процесі еволюції рослин.

Вегетативні органи

Корінь *Rhodiola rosea* L., на відміну від симподіальних кореневищ представників родів *Hylotelephium* Н. Ohba і *Aizopsis* Grulich, має два концентричних шари пучкового камбію, причому внутрішній – «інвертований» [26], що продукує флоему у напрямку до центру, а ксилему – до периферії органу. За твердженням Н. Hart [37], зовнішній камбій є продовженням пучкового камбію первинної стели, а внутрішній походить з тканин аксиллярних пагонів. Цікаво відзначити, що пагін має провідну систему непучкового типу, а корінь – пучкового [37].

Дослідження багатьох авторів [4, 15, 5] показали, що стебла розвинених однорічних генеративних пагонів покриті епідермою з сильно потовщеними кутинованими зовнішніми клітинними стінками. Характерною ознакою усіх вивчених видів є добре розвинена кора, яка складається з великих паренхімних клітин, що є типовим для сукулентів (рис. 1.). У периферичній частині первинної кори у деяких видів (*Sedum aizoon* L., *S. kamtschaticum* Fisch. et Mey.) є 1–3 шари клітин пластинчастої колієнхіми, що утворює безперервний циліндр [19].

Число шарів клітин корової паренхіми варіює від 6–8 (*Aizopsis middendorffiana* subsp. *middendorffiana* Maxim.) до 28–31 (*Orostachys japonica* (Maxim.)). Клітини корової паренхіми заповнені зернами крохмалю, дубильними речовинами і слизом. У *O. japonica* в коровій паренхімі присутні молочники, знайдені раніше тільки в кореневищах *Rhodiola coccinea* (Royle) Boriss. [27]. У *A. middendorffiana* subsp. *middendorffiana* внутрішні шари корової паренхіми дерев'яніють. У осно-

ви однорічних відмираючих генеративних пагонів *Sedoideae* епідерма змінюється перидермою. Багаторічні частини надземних пагонів, які не відмирають, покриті 7–11 шарами перидерми. У корі *A. middendoriana* subsp. *middendoriana* і *Hylotelephium ussuriense* (Kom.) Н. Ohba виявлені сочевички [14].

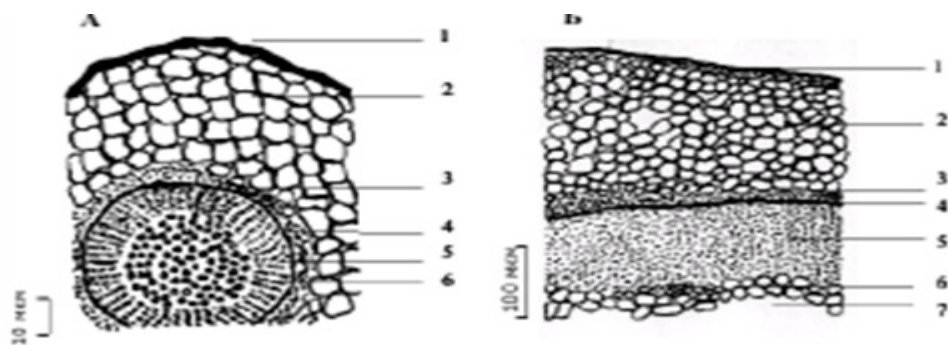


Рис. 1. Схема анатомічної будови стебел *Sedum acre* L. (А) і *Hylotelephium triphyllum* (Haworth) Holub (Б): 1 – епідерма, 2 – паренхіма первинної кори, 3 – флоема, 4 – прокамбій, 5 – ксилема, 6 – клітини серцевини, 7 – повітряна порожнина (за Т. В. Бабак, Д. С. Бачаров, 2010)

Багаторічні стебла *Hylotelephium pluricaule* (Kudo) Н. Ohba покриті кіркою, утворення якої пов'язане з неодноразовим закладенням філогену [24]. Одним з характерних ознак анатомічної будови стебел *Sedoideae*, раніше відзначених Г. М. Борисовською [8], є **слабкий розвиток флоєми та ксилеми**. Клітини флоєми дуже дрібні. Флоєма рано старіє внаслідок переходу в генеративну фазу. Межа між ксилемою і серцевиною не рівна, так як тяжі первинної ксилеми вдаються у серцевину. Серцевина складається з тонкостінних паренхімних клітин. До кінця вегетаційного періоду однорічних пагонів стебла стають порожнистими. Судини первинної ксилеми мають кільчасті й спіральні потовщення. У більшості вивчених видів вторинна ксилема непучкового типу, утворює компактний циліндр і представлена судинами, волокнистими трахеїдами, волокнами лібриформу (прозенхімні здерев'янілі клітини) і тонкостінною паратрахеальною паренхімою. Судини округлі, зібрані в невеликі групи або вузькі ланцюжки, занурені в волокнисті трахеїди або волокна лібриформу. На ранніх етапах розвитку судини вторинної ксилеми вузькі (значно вужче судин первинної ксилеми), на поперечних зрізах вони майже не помітні серед волокнистих елементів і паренхіми. На пізніших етапах розвитку формуються судини з більш широкими просвітами. Перфорації судин прості, вторинні потовщення членників судин кільчасті, спіральні, дуже рідко сходові або сітчасто-сходові. Волокна несептовані, з численними порами. У вторинній ксилемі більшості представників *Crassulaceae* відсутні вторинні промені [37, 40].

Стебла *Orostachys paradoxa* (A. Khokhr. et Worosch.) Czer. мають пучкову будову вторинної ксилеми. Пучки різного розміру (ксилема складається із судин

з кільчастими і спіральними потовщеннями і малою кількістю волокон лібриформу) розділені широкими серцевинними променями. Ширина первинних променів варіює залежно від умов зростання і віку рослини. Так, екземпляри *O. paradoxa* з природних місцезростань містять значно більшу кількість паренхіми, ніж екземпляри, вирощені в оранжереї. У старих частинах багаторічних надземних стебел ксилема сильно паренхіматизована. Крім того, серцевинні промені присутні у одно- та дворічників з секції *Epetium* Boiss. роду *Sedum* [8] та *Kalanchoe* Adans [40].

У стеблах однорічних квітконосних пагонів утворення волокон відповідає кінцевій стадії вторинного росту і початку відмирання пагона, проте в базальних частинах стебел хамефітів вторинний ріст триває кілька років, а у напівчагарникових хамефітів утворюються річні кільця [37].

Слід зазначити, що анатомічна будова стебла *Crassulaceae* не типова для звичайної будови деревини. Основні відмінності будови ксилеми товстолистих – короткі судинні елементи, відсутність вторинних променів і наявність кільчастих і спіральних потовщень трахеальних елементів вторинної ксилеми.

На думку К. Есау [30], вторинна оболонка відкладається в два етапи. Першим будується спіральний остов (вторинна оболонка першого порядку), потім між кільцями спіралі відкладається додаткова порція вторинної оболонки у вигляді пластин або тяжів.

Первинні і вторинні трахеальні елементи у деяких випадках мають не тільки різну будову, але й різні функції. Первинна ксилема, на відміну від вторинної, не тільки проводить водні розчини, але і перерозподіляє їх між навколишніми тканинами [11].

У зв'язку з анатомічними і фізіологічними особливостями сукулентів, серцевинна і коро́ва паренхіми виконують водозапасаючу функцію [8]. Ксилема ж, яка зберегла ознаки первинної будови, має значно більшу поверхню водопровідних ділянок, що сприяє ефективнішому перерозподілу і використанню води.

Так, А. Berger [32], S. Carlquist [33], Н. Hart і J. Koek-Noorman [40] вважали кільчасте або спіральне вторинне потовщення пагонів деяких представників *Crassulaceae* пристосуванням швидше до дефіциту води, ніж до високої температури. А види, поширені в помірних районах, зберігають анатомічну структуру, типову для тропічних представників [19].

Структура листка є простою і досить надійною діагностичною ознакою для оцінки взаємовідношень рослин і середовища. Під типом анатомічної будови листка розуміють певне розміщення асиміляційної, провідної та водозапасаючої тканини відносно поздовжньої та поперечної площини листка.

Клітини епідерми великі, з кутинованими стінками. На поверхні часто відкладається значний шар воску, який визначає сірувате забарвлення листків. Для багатьох видів характерне антоціанове забарвлення листків: *Sedum hybridum* L., *S. moranense* H. B. et K., *S. pachyphyllum* Rose, *S. spectabile* Boreau

та *S. spurium* Marsch. Vieb., яке визначається забарвленням пігментами всіх епідермальних клітин. У видів *S. morganianum* E. Waither і *S. weinbergii* Rose антоціанові пігменти присутні лише в окремих клітинах епідермісу [4].

Листя очиткових, як і усіх товстолистих, несуть продихи на обох сторонах листків, для них характерний анізотитний продиховий апарат з трьома побічними клітинами різних розмірів [4, 19]. За спостереженнями Є. К. Левченко [22, 23] ця анатомічна ознака зберігається у різних видів очитків, незалежно від умов зростання. Проте Н. Ohba [46] вказує для представників роду *Orostachys* Fisch. секції *Orostachys* продихи з двома побічними клітинами.

У деяких представників очитків, які ростуть на сході Грузії, спостерігається, окрім анізотитного типу, також аномітний та енциклоцитний типи продихового апарату [20].

Характерною особливістю анатомічної будови листків сукулентів взагалі і товстолистих зокрема вважається слабка диференціація мезофілу (рис. 2В.) на стовпчастий та губчастий, або її повна відсутність (рис. 2А, Б.) [4, 5, 8, 17, 18, 35], що характерно і для більшості Sedoideae, які мають характерний сукулентний вигляд.

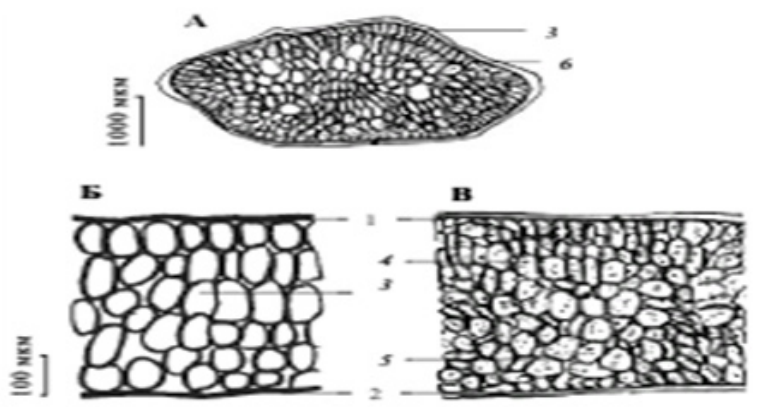


Рис. 2. Схема анатомічної будови листків *Sedum acre* (А) і *Hylotelephium triphyllum* (Б – поперечний зріз листа з недиференційованим мезофілом, В – зі слабкою диференціацією):

1 – верхня, 2 – нижня епідерми, 3 – асиміляційна, 4 – палисадна, 5 – губчаста,
6 – водоносна тканини

(за Т. В. Бабак, Д. С. Бачаров, 2010)

Проте мезофіл листків очиткових з мезофітних місцезростань може бути диференційований на стовпчасту і губчасту паренхіму і мати дорзовентральну будову. Спеціалізовані водоносні тканини, як правило, відсутні [12], вся паренхіма виконує водозапасаючу функцію. Однак за даними І. Дальке [29] листки *Sedum acre* мають водозапасаючий шар. Клітини мезофілу великі, тонкостінні, заповнені дрібними хлоропластами. Окрім цього, у видів з плоскими листками в клітинах мезофілу верхньої сторони листка міститься значно більше

хлоропластів, ніж в клітинах нижньої сторони (*S. bellum* Rose., *S. dendroideum* Moc. et Sessé ex de Candolle). У листків, які мають круглий поперечний переріз (*S. morganiatum*, *S. rubrotinctum* Clausen, *S. stahlii* Solms-Laub.), різниця в кількості хлоропластів між нижньою та верхньою сторонами листка не спостерігається [4]. Міжклітинники можуть бути добре виражені (*Orostachys*), або клітини мезофілу щільно прилягають одна до одної (*Aizopsis*, *Hylotelephium*).

У епідермі та мезофілі зустрічаються клітини, що містять слиз. Слиз може міститися і в міжклітинниках [9].

Морфогенез листка типовий для ксерофітів. Ріст листка відбувається головним чином за рахунок поділу клітин в його основі, що типово для брунькових лусок [8, 10].

Анатомія насіння

Насіння Crassulaceae вивчено досить докладно [1, 16, 21, 28, 34, 42, 43, 45]. Відомо, що ознаки макроскульптури насінневої шкірки стабільні у більшості досліджених зразків. Однак не завжди ці ознаки можуть бути використані для диференціації видів. Так, наприклад, *Rhodiola alsia* (Fröderström) S.H. Fu., *Rh. angusta* Nakai, *Rh. ishidae* (Miyabe & Kudô) Nara не мають чітких видових відмінностей за будовою насінневої шкірки, хоча добре розрізняються за іншими ознаками [13].

Дослідження насіння товстолистих флори російського Далекого Сходу *Aizopsis kamtschatica* (Fisch.) Grulich [16] та *Rh. rosea* [25] показало, що ознаки вторинної скульптури насіння цих видів досить мінливі. Найбільш часто зустрічається насіння з майже гладенькою кутикулою, рідше – зі зморшкуватою або горбкуватою. Як правило, найбільш скульптуровані епідермальні поверхні мають рослини, що живуть у посушливих умовах. Рослини вологих місць зростання часто мають більш гладенькі поверхні [31].

Дані про будову поверхні насіння *Aizopsis selskiana* (Regel et Maack) Grulich, наведені Н. Hart і W. Berendsen [39], демонструють стабільність ознак скульптури і відсутність помітного впливу природно-кліматичних умов зростання виду.

Опушення

Більшість вивчених Sedoideae зазвичай не мають опушення. Лише деякі представники мають більш або менш виражені волоски. Це, наприклад, *Aizopsis selskiana*, *A. pilosa* S. Gontch. et Koldaeva, *Sedum albertii* Regel, *S. stahlii*, *S. selskianum* Rgl. Et Maack., *Orostachys paradoxa* та інші. Ці види несуть покривні, зазвичай одноклітинні нерозгалужені волоски; дуже короткі й рідкі. У *O. paradoxa* вони помітні тільки на анатомічних препаратах, а у *S. albertii*, *A. selskiana* і *A. pilosa* – незброєним оком [13].

Тип опушення, як правило, є стабільною ознакою, але зустрічаються представники не лише з різною інтенсивністю опушення і довжиною волосків, але і

з розгалуженими багатоклітинними волосками. Так, на підставі наявності опушення *A. selskiana* був виділений в монотипу серію *Villosae* [6], а потім в секцію *Villosae* (Boiss.) S. Gontch. [36].

Еволюційне значення ознак

Як зазначено вище, анатомічна будова стебла *Crassulaceae* (наявність спіральних і кільчастих потовщень судин) не є типовою для звичайної будови деревини. Поясненням такого феномену може бути педоморфоз [40].

Теорія утворення нетипового вторинного здерев'яніння в результаті педоморфозу була запропонована і розвинена S. Carlquist [33]. В основу теорії покладено будову вторинної ксилеми, яка містить ознаки первинної. S. Carlquist описав це явище і у *Crassulaceae*. Автор вважав, що явище педоморфозу (збереження ювенільних характеристик у дорослому віці) у вторинній ксилемі зустрічається у високоспеціалізованих деревних рослин, які розвинулися від трав'янистих предків, таких як розеткові дерева і стеблові сукуленти. В протилежність камбію споріднених трав'янистих представників родини, камбій розеткових дерев і стеблових сукулентів довго залишається активним, і деякі ознаки будови первинної ксилеми зберігаються у вторинній. Однак вторинна ксилема деяких представників *Sedoideae* поряд з примітивними ознаками має і досить прогресивні – волокна лібриформу, прості перфораційні пластинки [13].

Ймовірно, що будова вторинної ксилеми *Crassulaceae* є результатом рівня розвитку і спеціалізації зрілих органів, що досягнуто в процесі еволюції.

На основі узагальнення даних літературних джерел встановлено, що родина *Crassulaceae* характеризується наступними анатомо-морфологічними ознаками:

- 1) у пагонів провідна система непучкового типу, а у коренях – пучкового;
- 2) добре розвинена кора, епідерма з кутинізованими зовнішніми клітинними стінками, провідна система слабо розвинена;
- 3) у листків наявна щільна кутикула, характерний анізоцитний тип продихового апарату, мезофіл є слабо диференційованим, відсутня спеціалізована водонесна тканина;
- 4) насіння рослин з посушливих місць зростання має більш скульптуровану епідермальну поверхню;
- 5) у більшості представників родини опушення відсутнє.

Отже, наявність залежності між деякими морфологічними ознаками товстолистя та їх анатомічними особливостями підтверджує таксономічну значущість і важливість останніх для вирішення питань еволюції та систематики *Crassulaceae*.

Список використаної літератури

1. Абанькина М. Н. Использование морфолого-анатомических признаков семян для дифференциации некоторых видов *Sedum* L. (Crassulaceae) российского Дальнего Востока / М. Н. Абанькина, С. Б. Гончарова // Тр. межд. конф. по анатомии и морфологии растений. – Санкт-Петербург: Диана, 1997. – С. 5–6.
2. Александров С. Р. Анатомія рослин / С. Р. Александров– Москва: Наука, 1966. – С. 22–28.
3. Структурные особенности представителей рода *Sedum* L. в условиях Севера / Т. В. Бабак, Д. С. Гончаров // Вестник ИБ. – № 7. – 2010. – С. 18–22.
4. Особенности анатомического строения вегетативных органов некоторых представителей рода очитков (*Sedum* L.) / В. И. Берёзкина, А. В. Брайон // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. – 1985. – № 12. – С. 103–107.
5. Особливості анатомо-морфологічної будови вегетативних органів секції *Sedum* роду *Sedum* L. (Crassulaceae DC) / В. І. Березкіна // Modern Phytomorphology. – № 4. – 2013. – С. 299–301.
6. Борисова А. Г. Семейство толстянковые – Crassulaceae DC / А. Г. Борисова // Флора СССР. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 9. – С. 11–133.
7. Борисова А. Г. Конспект системы сем. Crassulaceae DC. флоры СССР (добавления и изменения) / А. Г. Борисова // Новости систематики высших растений, 1969. – Т. 6. – С. 112–121.
8. Анатомо-систематическое исследование некоторых представителей семейства Crassulaceae DC / Г. М. Борисовская // Вестн. ЛГУ. – Сер. биол. – 1960. – Т. 21, № 4. – С. 159–162.
9. Бялт В. В. Crassulaceae / В. В. Бялт // Флора Восточной Европы. – СПб: Мир и семья. – 2001. – С. 249–285.
10. Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений / В. К. Василевская– Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. – 126 с.
11. Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы / Ю. В. Гамалей. – Ленинград: Наука, 1972. – 144 с.
12. Гасанов М. М. К анатомии вегетативных органов некоторых суккулентов флоры Азербайджана / М. М. Гасанов, А. А. Байрамов // Новости АН АзССР. – Сер. Биол. – № 1. – 1972. – С. 16–20.
13. Гончарова С. Б. Род *Sedum* L. (Crassulaceae DC) российского Дальнего Востока (биология, охрана генофонда): автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. Б. Гончарова. – Владивосток, 1996. – 22 с.
14. Гончарова С. Б. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока / С. Б. Гончарова – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 223 с.
15. Гончарова С. Б. Анатомия побегов некоторых дальневосточных Crassulaceae в связи с разнообразием жизненных форм / С. Б. Гончарова, Н. А. Царенко // Тр. VII межд. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. Н. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2004. – С. 65–66.
16. Данилова М. Ф. Crassulaceae / М. Ф. Данилова // Сравнительная анатомия семян – Санкт-Петербург: Мир и семья – 1996. – Т. 5. – С. 249–285.
17. Ільїнська А. П. Анатомічне дослідження представників родини Crassulaceae – *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. et C. V. Lehm та *Rhodiola rosea* L. / А. П. Ільїнська // Укр. ботан. журн. – 1990а. – Т. 47, № 3. – С. 24–28.
18. Ільїнська А. П. Анатомічне дослідження представників роду *Sedum* L. – *S. eversii* Ldb. та *S. ruprechtii* (Jalas) Omelcz. / А. П. Ільїнська // Укр. ботан. журн. – 1990б. – Т. 47, № 4. – С. 23–27.
19. Ільїнська А. П. Анатомічне дослідження вегетативних органів видів роду *Sedum* L. серії *Aizoon* Koch. / А. П. Ільїнська // Укр. ботан. журн. – 1990в. – Т. 47, № 6. – С. 23–27.
20. Качарова М. Л. Сукуленты предгорий и равнин Восточной Грузии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М. Л. Качарова. – Тбилиси, 1965. – 25 с.
21. Колдаева М. Н. Морфо-анатомическая характеристика семян некоторых представителей Sedoideae Berger (Crassulaceae DC.) флоры российского Дальнего Востока / М. Н. Колдаева, С. Б. Гончарова // Ботан. журн. – 2005. – Т. 90, № 11. – С. 1733–1744.
22. Левченко Е. К. К изучению Crassulaceae в ботаническом саду Омского СХИ / Е. К. Левченко // Научн. тр. Омск. с.-х. ин-та. – 1970. – Вып. 81 – С. 104–107.
23. Левченко Е. К. К изучению эпидермы листа толстянковых Западной Сибири / Е. К. Левченко // Научн. тр. Омск. с.-х. ин-та. – 1976. – Вып. 149 – С. 62–66.
24. Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений / Л. И. Лотова – Москва: Эдиториал, 2001. – 528 с.
25. Бачаров Д. С. Морфолого-анатомические и физиологические особенности семян *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) / Д. С. Бачаров, В. М. Тарбаева, И. В. Далькэ [и др.] // Ботан. журн. – 2004. – Т. 89, № 4. – С. 625–631.

26. Хныкина Л. А. Фармакологическое изучение *Rhodiola rosea* L. / Л. А. Хныкина, М. И. Зотова // Аптечное дело. – 1966. – № 15. – С. 34–38.
27. Хоружая Т. Г. Сравнительное ботанико-химическое исследование *Rhodiola quadrifida* и *Rhodiola coccinea*: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т. Г. Хоружая. – М., 1976. – 23 с.
28. Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства / Н. В. Цингер. – Москва: Изд-во АН СССР, 1958. – 285 с.
29. Экофизиология представителей семейства Толстянковые на севере / И. Далькэ, Д. Бачаров, Т. Бабак [и др.] // Вестник ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2006. – № 1 (99). – С. 9–15.
30. Эсау К. Анатомия семенных растений / К. Эсау. – Москва: Мир, 1980. – Т. 1, 2. – 558 с.
31. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic Berger A. applicability and some evolutionary aspects / W. Barthlott // Nord. J. Bot. – 1981. – Vol. 1. – № 3. – P. 345–354.
32. Berger A. Crassulaceae / A. Berger // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig: Gustav Fischer Verlag, 1930. – S. 352–483.
33. Carlquist S. A theory of paedomorphosis in cotyledonous wood / S. Carlquist // Phytomorphology. – 1962. – № 12. – P. 30–45.
34. Corner E. J. H. Seeds of dicotyledons / E. J. H. Corner– Cambridge: Univ. Press., 1976. – V. 1. – 312 p.
35. Eggl U. A monographic study of the genus *Rosularia* (Crassulaceae) / U. Eggl // Bradleya. – 1988. – Vol. 6. – 119 p.
36. Gontcharova S. B. Conspectus of Sedoideae (Crassulaceae) of the Russian Far East / S. B. Gontcharova // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). – 1999. – Ser. B. – Vol. 25. – P. 49–63.
37. Hart H. The unilacunar two-trace nodal structure of the caudex of *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) / H. Hart // Bot. J. Linn. Soc. – 1994. – Vol. 116. – P. 235–241.
38. Hart H. Intrafamilial and generic classification of the Crassulaceae / H. Hart. // Evolution and systematic of the Crassulaceae. – Leiden: Backhuys Pub, 1995. – P. 151–158.
39. Hart H. Ornamentation of the testa in *Sedum* L. (Crassulaceae) / H. Hart, W. Berendsen // Plant Syst. and Evol. – 1980. – Vol. 135, № 1–2. – P. 107–117.
40. Hart H. The origin of the woody Sedoideae (Crassulaceae) / H. Hart, J. Koek-Noorman // Taxon. – 1989. – Vol. 38, № 4. – P. 535–534.
41. Kaussmann B. Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der Kultur- und Nutzpflanzen. / B. Kaussmann. – Jena: Fischer, 1963. – 624 s.
42. Knapp U. Skulptur der Samenschale und Gliederung der Crassulaceae / U. Knapp // Bot. J. Syst. – 1994. – Vol. 116, № 2. – S. 157–187.
43. Krach J. E. Die Samen der Saxifragaceae / J. E. Krach // Bot. J. – 1976. – Bd. 97. – № 1. – S. 1–60.
44. Mosyakin S. L. Vascular plants of Ukraine: a nomenclatural checklist / S. L. Mosyakin, M. M. Fedoronchuk. – К.:М. G. Kholodny Institute of Botani, 1999. – 345 p.
45. Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen / F. Netolitzky. – Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1926. – 364 p.
46. Ohba H. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (Crassulaceae) / H. Ohba // J. Jap. Bot. – 1990. – Vol. 65, № 7. – P. 193–203.

Стаття надійшла до редакції 19.12.2014

Н. А. Кириленко

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра ботаники
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, kiril-ko@ukr.net

**ОСОБЕННОСТИ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОГО
СТРОЕНИЯ CRASSULACEAE, ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ
И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

Резюме

Приведен обзор научных исследований по изучению особенностей анатомо-морфологического строения представителей семейства Crassulaceae. Показана стабильность признаков (скульптура семенной кожуры, тип устьичного аппарата, степень развития проводящей системы и др.) и их значимость при использовании в систематике этого семейства.

Ключевые слова: анатомо-морфологическое строение, Crassulaceae, систематика.

N. A. Kirilenko

Odesa National Mechnykov University, Department of Botany,
2, Dvoryanska str., Odesa, 65082, Ukraine

**CHARACTERISTICS OF ANATOMIC-MORPHOLOGICAL
STRUCTURE OF CRASSULACEAE, THEIR TAXONOMIC
AND EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE**

Summary

The literature review of scientific research relevant to the study of the peculiarities of anatomical and morphological structure of the family Crassulaceae. There were shown the stability of characteristics (the sculpture of the testa, the type of stomatal apparatus, the degree of development of the conduction system and others) and their significance when used in the systematics of this family.

Key words: anatomic-morphological structure, Crassulaceae, systematics.