УДК 581.4.582.70
DOI https://doi.org/10.32846/2306-9716/2020.eco.1-28.51

МІКРОМОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ (АНАТОМІЧНА СТРУКТУРА ЛИСТКІВ ТА СТЕБЕЛ, УЛЬТРАСТРУКТУРА НАСІНИН) *SEMPERVIVUM GLOBIFERUM L.*

Воробей П.М.[1], Футорна О.А.[2], Ольшанський І.Г.[2], Жигалова С.Л.[2], Безсмертна О.О.[3]
[1]Інститут зоології імені Шмальгаузена Національної академії наук України
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 02000
vorobejpasha7@gmail.com
[2]Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного Національної академії наук України
вул. Терещенківська, 2, 01004, м. Київ
zhygalova2015@gmail.com, oksana_drofa@ukr.net, olshansky1982@ukr.net
[3]Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64, 01601, м. Київ
olesya.bezsmertna@gmail.com

У статті наводяться результати мікроморфологічного дослідження (анатомічної структури листків та стебел, ультраструктури насінин) *Sempervivum globiferum* L. *Sempervivum globiferum* включений до Червоної книги України як *Jovibarba sobolifera* (Sims.) Opiz у статусі «рідкісний». Він знаходиться в Україні на південній межі ареалу. За гербарними та літературними даними авторами було встановлене поширення виду на території України і складена відповідна карта. Важливою причиною зміни чисельності популяцій є антропогенний вплив на них: викопування, знищення при розробках кар'єрів, будівництво, рекреація, витоптування. Дослідження рідкісних і зникаючих видів є актуальним та необхідним у зв'язку з тим, що антропогенний вплив на навколишнє середовище призводить до зменшення біорізноманіття. Авторами було проведено аналіз зрізів листкової пластинки та стебла, визначено їх анатомічні особливості, а також досліджена ультраструктура насінин *S. globiferum*. Отримані дані було порівняно з двома видами цього роду, які зростають на території України у схожих умовах та із загальними анатомічними характеристиками родини *Crassulaceae*. Аналіз результатів дослідження показав, що *S. globiferum* зберігає характерні анатомічні ознаки родини *Crassulaceae* та роду *Sempervivum*. Основними морфолого-анатомічними відмінностями досліджуваного виду від *S. ruthenicum* і *S. tectorum* є наявність двошарового епідермісу стебла та жолобчастої форми розрізу листкової пластинки. Спільні риси спостерігаються у кільцевому типі провідної системи стебла, слабкому розвитку ксилеми та флоеми, не диференційованості мезофілу та розміщенні танінів. Також види мають амфістоматичні листки та продихи анізоцитного типу. Насінини мають веретеноподібну форму, специфічну орнаментацію, що свідчить про посушливі місця зростання виду. *Ключові слова:* Sempervivum, анатомічні ознаки листка та стебла, Crassulaceae, ультраструктура насінин.

Micromorphological study (anatomical structure of lamina surface, ultrastructure of seeds) of *Sempervivum globiferum L.* Vorobej P., Futorna O., Olshanskyi I., Zhygalova S., Bezsmertna O.

The results of micromorphological study (anatomical structure of leaves and stems, seed ultrastructure) of *Sempervivum globiferum* L. *Sempervivum globiferum* is included in the Red Data Book of Ukraine as *Jovibarba sobolifera* (Sims.) Opiz in the status of "rare". It is located in Ukraine on the southern border of the area. According to herbarium and literary data we have established the distribution of the species in Ukraine and have made a map. An important cause of population change is the anthropogenic impact on them: excavation, destruction during quarrying, construction, recreation, trampling. The study of rare and endangered species is relevant and necessary in view of the fact that anthropogenic environmental impacts are reducing biodiversity. We analyzed cross-sections of leaf blade and stem, determined their anatomical features, and investigated the ultrastructure of *S. globiferum* seeds. We have compared the obtained data with two species of this genus that grow on the territory of Ukraine under similar conditions and with the general anatomical characteristics of the Crassulaceae family. Analysis of the results of the study showed that *S. globiferum* retains the typical anatomical features of the Crassulaceae family and the genus *Sempervivum*. The main morphological and anatomical differences of the studied species from *S. ruthenicum* and *S. tectorum* are the presence of a two-layer epidermis of the stem and a grooved form cross-section of the leaf blade. The circle type of the vascular tissue stem system, poor development of xylem and phloem, non-differentiation of mesophyll and disposition of tannins are the common features of these species. The species also has amphistomatic leaves and anisocyte-type stomata. The seeds have a fusiform shape, specific ornamentation, which indicates the arid habitat of the species. *Key words:* Sempervivum, anatomical features of leaf and stem, Crassulaceae, ultrastructure of seeds.

Постановка проблеми. На сьогодні набуває особливої актуальності проблема охорони біорізноманіття. У зв'язку з тим, що антропогенний вплив на навколишнє середовище призводить до зменшення біорізноманіття, дослідження рідкісних і зникаючих видів є актуальним та необхідним.

Актуальність дослідження. У роботі автори приймали обсяг родів за базою даних "Plants of the World online – Kew Science" (доступна онлайн: http://www.plantsoftheworldonline.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:276452-1) і розглядали рід *Sempervivum* у широкому розумінні (включаючи в нього рід *Jovibarba*).

Зв'язок авторського доробку з важливими науковими та практичними завданнями. Для встановлення межі поширення *S. globiferum* на території України авторами були критично опрацьовані гербарні колекції Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (*KW*), Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (*KWHA*), Ботанічного саду ім. академіка О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка (*KWHU*), Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна (*CWU*), Львівського національного університету імені Івана Франка (*LW*), Державного природознавчого музею НАН України (*LWS*), Інституту екології Карпат НАН України (*LWKS*), опрацьовані літературні джерела та проведені власні польові дослідження.

Виклад основного матеріалу. В Україні *S. globiferum* трапляється у Волинській, Рівненській, Київській, Чернігівській і Сумській областях (Андрієнко, 2008; Андрієнко та ін., 2009; Кузьмішина та ін., 2015; Панченко, Іванець, 2019). (Рис. 1).

Sempervivum globiferum – гемікриптофіт, сукулентна багаторічна трав'яна рослина з прикореневими розетками (2–5 см діаметром), які дають численні паросткові розетки. Прикореневі розетки з видовжено-клиноподібними листками (найширші у верхній третині), розетка зімкнена, майже куляста. Паросткові розетки розкриті, світло-зелені, їх листки яйцеподібні, загострені, війчасті. Стебло 15–25 (40) см заввишки, товсте, пряме, опушене м'якими залозистими волосками. Стеблові листки широко- або яйцеподібно-ланцетні, по краю довговійчасті. Суцвіття щиткоподібне, з 3–4 завійок, квітки правильні, шестичленні, залозистоопушені, віночок світло-жовтий або зеленувато-білий. Плід – багатолистянка. Цвіте у липні-серпні, плодоносить у вересні. Розмножується переважно вегетативно (розетками), а також насіннєво (Raunkiaer, 1934; Бордзіловський, 1953; Серебряков, 1962; Андрієнко та ін., 2009).

Sempervivum globiferum росте у Центральній і Східній Європі. Його відносять до рідкісних видів в Україні, Естонії, Словаччині, Польщі, Румунії та в багатьох регіонах Російської Федерації (Letachowicz, 1986; Letz, 1997; Андрієнко та ін., 2009. Узагальнені дані про зростання цього виду в РФ можна побачити тут: http://oopt.aari.ru/bio/86538). *Sempervivum globiferum* включений до Червоної книги України як *Jovibarba sobolifera* (Sims.) Opiz у статусі «рідкісний». Він знаходиться в Україні на південній межі ареалу. Важливою причиною зміни чисельності популяцій є антропогенний вплив на них, а саме викопування, знищення при розробках кар'єрів, будівництві, рекреація, витоптування (Андрієнко та ін., 2009).

Морфолого-анатомічні ознаки широко застосовуються у систематиці рослин (Эсау, 1980; Barthlott, 1981; Zhygalova, Futorna, Levanets, 2014; Футорна, Жигалова, Ольшанський, 2016;

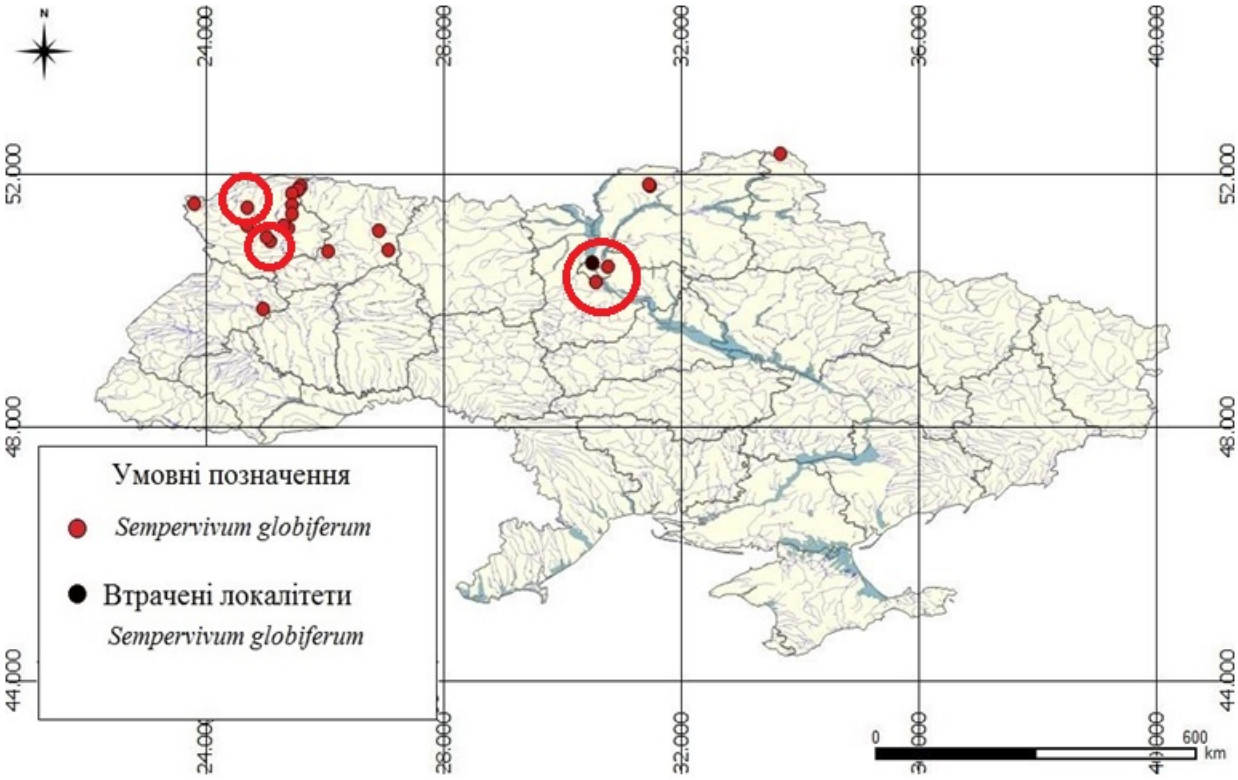

Рис. 1. Поширення Sempervivum globiferum L. на території України

Примітка: колами позначено місця збору матеріалу

Жигалова, Футорна, 2016; Wahyuni, 2019 та інші). У літературі досить широко представлені результати морфолого-анатомічних досліджень представників родини Crassulaceae, проте з роду *Sempervivum* найбільш дослідженими є види *S. tectorum* і *S. ruthenicum* (Борисовская, 1960; Гасанов, 1972; Хоружая, 1976; Березкина, 1985, 2013; Hart, 1989, 1994; Ільїнська, 1990 а, б, в; Ohba, 1990; Данилова, 1996; Бачаров, 2004; Кириленко, 2015; Kirilenko, 2016 та інші).

Метою роботи було встановити морфолого-анатомічні особливості рідкісного виду *S. globiferum* та порівняти результати досліджень із даними літератури по інших видах роду та родини в цілому для цілей систематики та таксономії.

Матеріали та методи. Для проведення анатомічних досліджень було здійснено два експедиційні виїзди та відібрано матеріал із чотирьох популяцій у двох областях – Волинській (околиці села Угли Ковельського району; східний берег озера Синове біля села Соколище Старовижівського району) та Київській (південно-східна околиця заказника «Лісники» біля села Ходосівка Києво-Святошинського району; східний берег озера Алмазне Деснянського району міста Києва) (Рис. 1).

Для анатомічних досліджень зразки фіксували в ФОС (формалін-оцтова кислота + спирт). З однієї популяції відбиралися листки з трьох особин. Беручи до уваги зміни будови мезофілу і проекції епідермальних клітин у різних частинах рослини, для аналізу завжди брали фрагменти стебла та листка в середніх частинах їх довжини.

При виготовленні препаратів вегетативних органів рослин на мікротомі-кріостаті дотримувалися методики А.П. Ільїнської та інших (Ільїнська, 2001). Епідермальну тканину вивчали додатково, досліджуючи її на скануючому електронному мікроскопі. Для цього відбирали непошкоджений рослинний матеріал, потім його фіксували на латунному столику і напилювали у вакуумній камері тонким шаром золота. Ультраскульптуру поверхні вивчали за допомогою СЕМ JSM-6060 LA. Описи анатомічної будови та виміри клітин проводили, використовуючи мікроскоп LM Carl Zeiss (PrimStar) з камерою ScopeTek (Etrek DCM 510).

Виміри проводились із використанням програми AxioVision 8.0. Для розрахунку статистичних показників ознак об'єм вибірок складав 50 вимірів для кожної. При підрахунку кількості клітин на одиницю площі об'єм вибірок складав 10 вимірів. Всі кількісно-анатомічні показники оброблялись методами варіаційної статистики за програмою "STATISTICA 10.0". Опис анатомічних ознак листків і стебел здійснювали за методикою Б.Р. Васильєва (Васильев, 1988) та С.Ф. Захаревича (Захаревич, 1954). Оцінку анатомічних ознак листків і стебел досліджених видів здійснювали за класифікацією Б.Р. Васильєва з доповненнями (Васильев, 1988).

Результати та їх обговорення. Анатомічна будова стебла. На поперечному зрізі стебло у рослин *S. globiferum* округлої форми. Епідермальна тканина двошарова, її клітини дрібні, ізодіаметричні або витягнуті в тангентальному напрямі. Клітини зовнішнього шару мають дещо потовщені зовнішні периклінальні стінки та шар кутикули. На поверхні епідерми розташовані численні залозисті булавоподібні волоски (Рис. 2, 3), які формують просте розсіяне опушення. На зовнішніх периклінальних стінках клітин епідерми наявна гладенька кутикула. Віск добре розвинений. Продихи розміщені розсіяно, дещо вище рівня основних епідермальних клітин. Продихові щілини в переважної більшості продихів закриті воском.

На поперечному розрізі чітко виділяється корова паренхіма, провідна система та серцевина. Корова паренхіма представлена хлоренхімою, безхлорофільною паренхімою та луб'яними волокнами. Хлоренхіма міститься субепідермально і представлена двома, дуже рідко трьома шарами великих пухко розміщених клітин (Рис. 4).

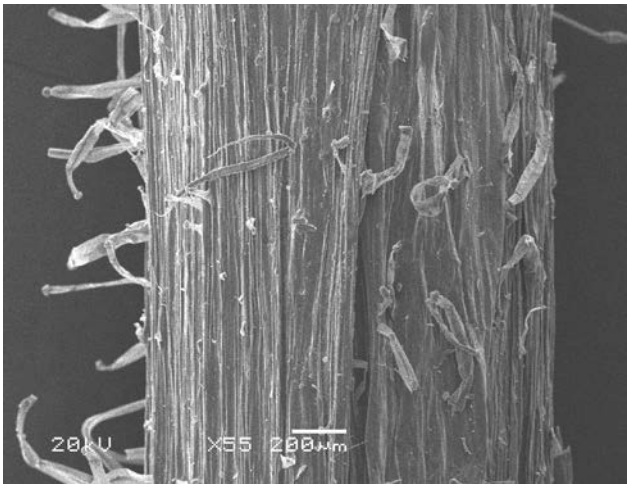

Рис. 2. Ультраструктура поверхні епідерми стебла із залозистими булавоподібними волосками

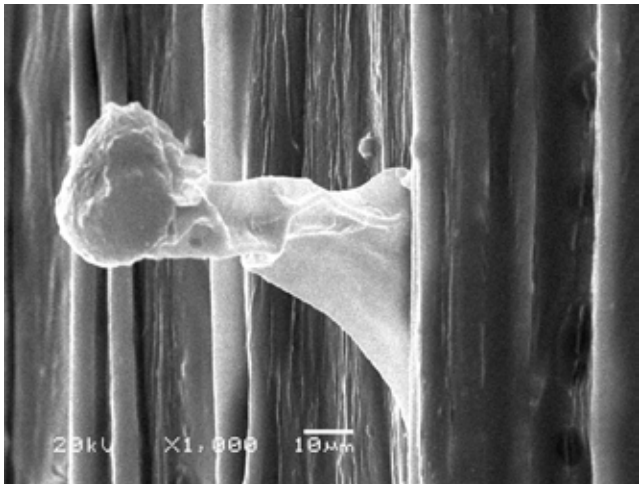

Рис. 3. Булавоподібний волосок на поверхні епідерми стебла

Клітини хлоренхіми дещо витягнуті вертикально, чим і відрізняються від клітин покривної тканини. Глибше розміщуються шари клітин безхлорофільної паренхіми, які за розміром не відрізняються від клітин хлоренхіми. Луб'яні волокна розміщуються безперервним потужним кільцем.

Провідна система кільцевого типу. Елементи флоеми дрібні, ледь помітні. Невеликі судини ксилеми розміщуються радіальними рядами. Між елементами ксилеми спостерігаються масиви склеренхіми.

Серцевина змішана. Її клітини варіюють за розміром, від більших у центрі стебла до дрібніших по перимедулярній зоні. Таніни містяться в клітинах епідерми, у безхлорофільній паренхімі, в багатьох клітинах флоеми і в серцевині, а також у деяких клітинах кори (Рис. 4).

Анатомічна будова листкової пластинки. На поперечному розрізі форма листкової пластинки рослин цього виду – жолобчаста. Листкова пластинка 2235,6±7,11 мкм завтовшки, вона характеризується як надзвичайно товста (класифікація Б.Р. Васильєва). Епідермальна тканина однорядна, загальна її товщина дорівнює 82±7,7 мкм, що становить 3,66 % від товщини листка. З обох боків листка на епідермі спостерігається добре виражений шар кутикули. Верхня епідермальна тканина дрібноклітинна, її товщина дорівнює 40±5,7 мкм або 1,78 % від товщини листкової пластинки. На поперечному зрізі її клітини помітно витягнуті в горизонтальному напрямі, мають тонкі зовнішні стінки. Клітини епідермальної тканини варіюють від дрібних (побічних клітин продихів) до дуже великих (таніновмісних ідіобластів) (Рис. 5).

Адаксіальна епідерма характеризується середнім числом продихів, продиховий індекс дорівнює 17 %. Товщина нижньої епідерми дорівнює 42±5,9 мкм або 1,87 % від товщини листкової пластинки. Клітини нижньої епідерми подібні до клітин верхньої епідерми формою, розміром, меншим продиховим індексом (14 %). При розгляді в парадермальній площині епідермальні клітини з обох боків листка мають звивисті (клітини, які розміщуються по периферії листка) обриси та прямокутні проекції. Продихи анізоцитного типу орієнтовані своєю більшою віссю вздовж листкової пластинки (Рис. 5). Листок амфістоматичний.

Мезофіл не диференційований, характеризується як багатошаровий. З верхнього боку розміщені п'ять-шість шарів округлих і досить упорядкованих палісадоподібних клітин (товщина становить 2159±8,3 мкм). Із нижнього боку листка клітини мезофілу також округлі, але більшого розміру і розміщені пухкіше, ніж це характерно для клітин губчастої паренхіми.

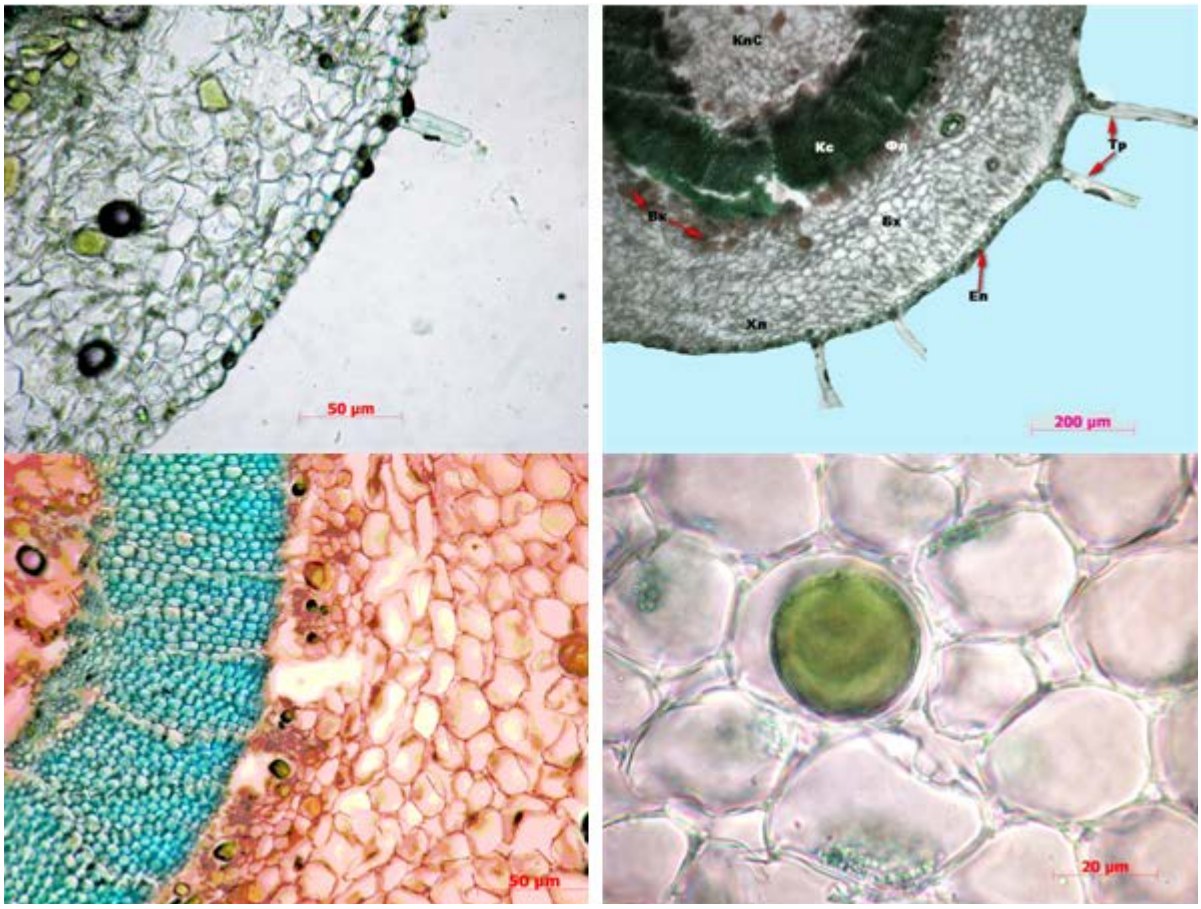

Рис. 4. Поперечний розріз стебла: КлС – клітини склеренхіми, Кс – ксилема, Фл – флоема, Вк – включення, Бх – безхлорофільна хлоренхіма, Хл – хлоренхіма, Е – епідерма, Тр – трихоми (забарвлення діамантовим зеленим). Клітина безхлорофільної паренхіми стебла, заповнена танінами (забарвлення діамантовим зеленим)

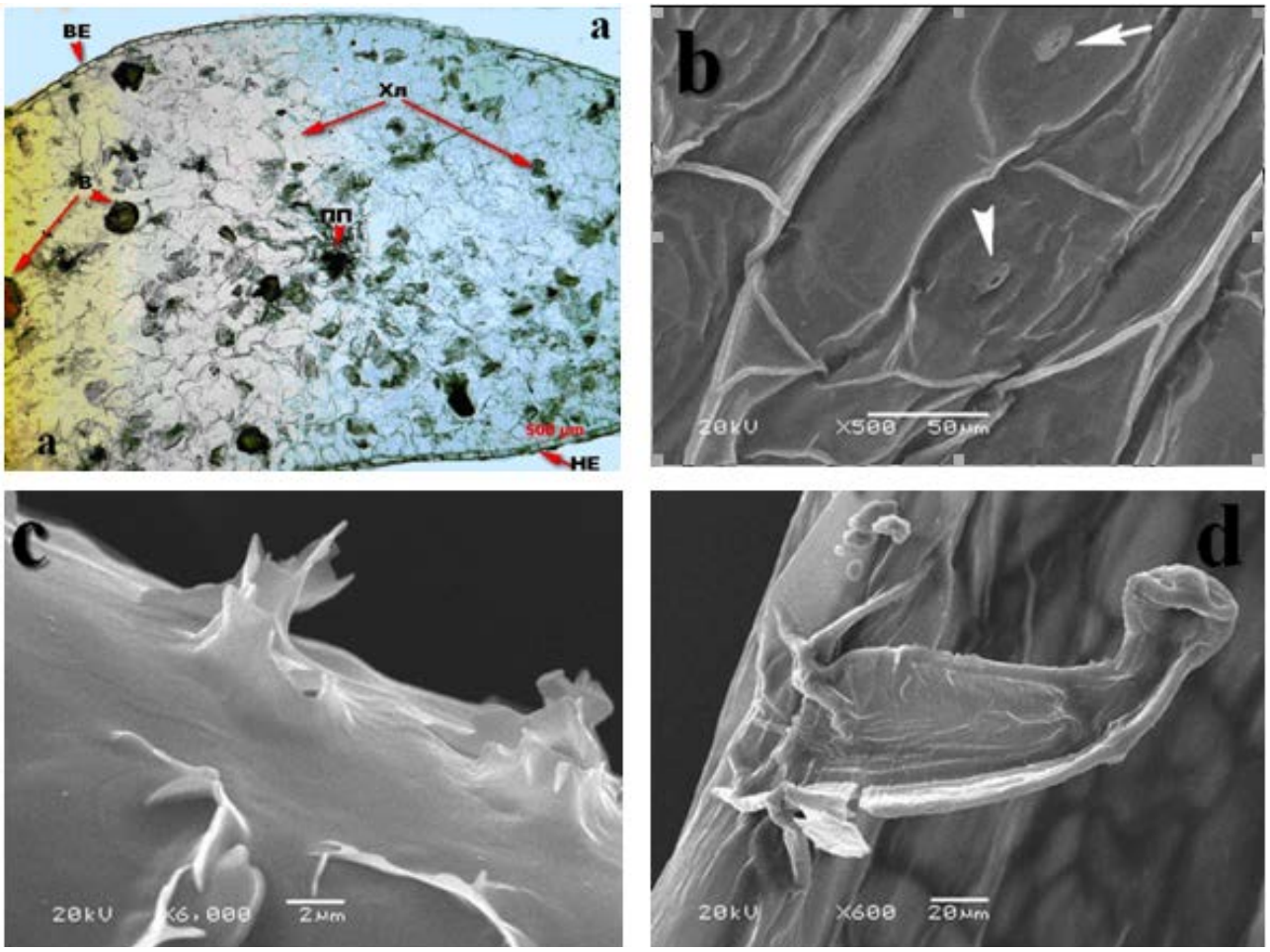

Рис. 5. а – поперечний розріз листкової пластинки: ВЕ – верхня епідерма, Хл – хлоренхіма, В – включення, ПП – провідні пучки, НЕ – нижня епідерма (забарвлення діамантовим зеленим); b, c, d – ультраструктура поверхні листкової пластинки. Стрілками вказані продихи анізоцитного типу

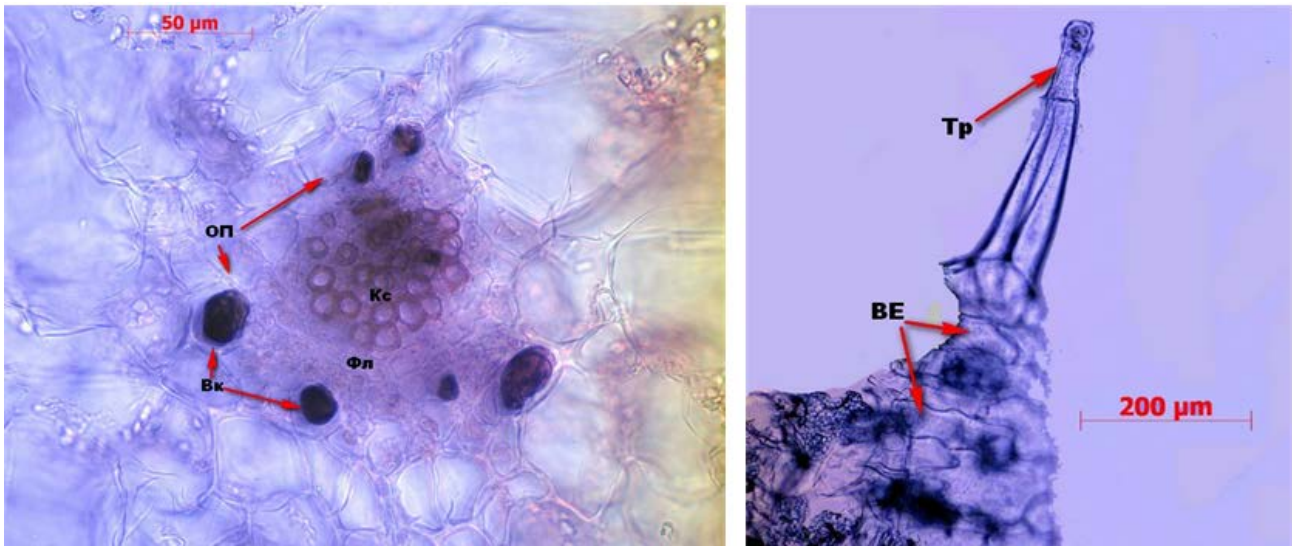

Рис. 6. Анатомічна структура листкової пластинки: Кс – ксилема, Фл – флоема, ОП – обкладка провідних пучків, Вк – включення, Тр – трихоми; ВЕ – верхня епідерма

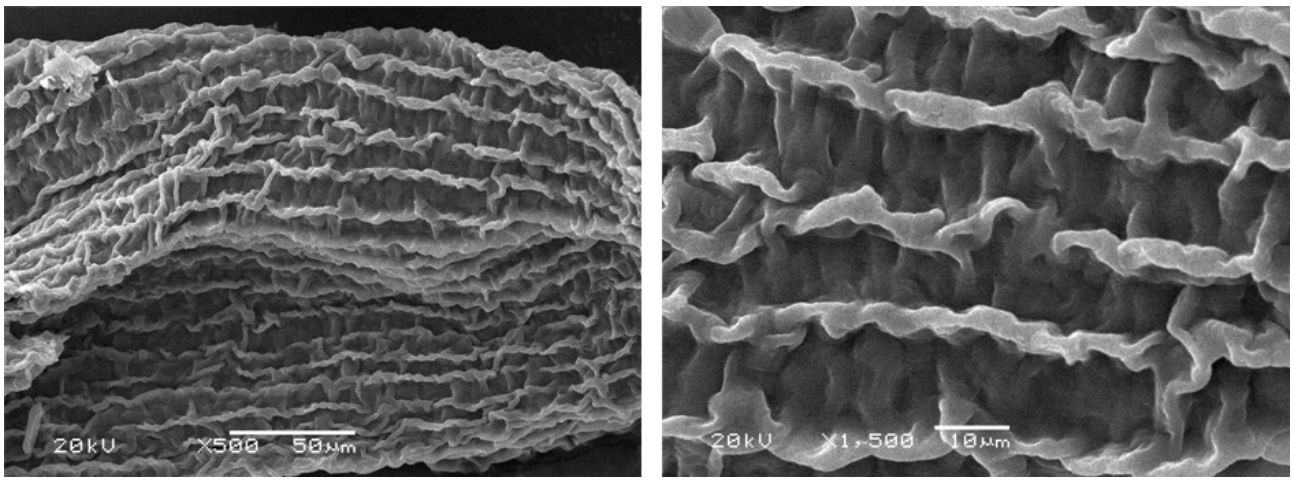

Рис. 7. Ультраструктура поверхні насінин S. globiferum

Провідна система у рослин цього виду дуже слабо розвинена, представлена малим центральним провідним пучком і двома парами бічних пучків, які мають виразні безхлорофільні обкладки та в яких практично відсутня механічна тканина. У ксилемі центрального провідного пучка, а також найбільших бічних пучках розвинена незначна кількість судин ксилеми. Флоема в усіх провідних пучках листка розвинена дуже слабо. Провідні пучки супроводжуються паренхімними клітинами, які містять таніни (Рис. 6).

Анатомічна структура насінин. Насінини веретеноподібні, 768,5±2,2 мкм завдовжки, з помітно звуженим мікропілярним і заокругленим халазним кінцем. Рубчик округлий. Рафе добре виражене, має вигляд борозни, тягнеться вздовж насінини до халазного кінця. Рельєф (загальний вигляд насіннєвої шкірки) східчастий. Форма клітин спермодерми кутова, прямокутна. Дистальні та проксимальні антиклінальні стінки клітин мають різну товщину: значно потовщеними є дистальні антиклінальні стінки, не потовщені – проксимальні стінки клітин. Межі клітин погано проглядаються. Кутикула гладенька. Епікутикулярний віск – плівки (Рис. 7).

Загалом авторами було проведено аналіз зрізів листкової пластинки та стебла, визначено їх анатомічні особливості, а також досліджено ультраструктуру насінин *S. globiferum*. Отримані дані було порівняно з двома видами цього роду, які зростають на території України у схожих умовах та із загальними анатомічними характеристиками родини *Crassulaceae*. Аналіз результатів дослідження показав, що *S. globiferum* зберігає характерні анатомічні ознаки родини *Crassulaceae* та роду *Sempervivum.*

Основними морфолого-анатомічними відмінностями досліджуваного виду від *S. ruthenicum* і *S. tectorum* є наявність двошарового епідермісу стебла та жолобчастої форми розрізу листкової пластинки. Спільні риси спостерігаються у кільцевому типі провідної системи стебла, слабкому розвитку ксилеми та флоеми, не диференційованості мезофілу та розміщенні танінів. Також види мають амфістоматичні листки та продихи анізоцитного типу.

За літературними даними види роду *Sempervivum* мають у своєму складі речовину кемпферол, яка накопичуються в спеціалізованих секреторних клітинах паренхіми листка (Abram, 1999; Calderon-Montaño, 2011). Наразі ця речовина використовується в протиракових цілях. У листках і стеблах *S. globiferum* автори зафіксували клітини з включеннями танінів. На їх думку, ці включення і є кемпферолом, проте для підтвердження цього потрібні додаткові дослідження.

Головні висновки. Таким чином, авторами встановлені і/або уточнені певні морфолого-анатомічні ознаки *S. globiferum.* Епідермальна тканина двошарова, її клітини дрібні, дещо витягнуті, ізодіаметричні або витягнуті в тангентальному напрямі, мають дещо потовщені стінки та шар кутикули. Чітко виділяється корова паренхіма, провідна система та серцевина. Корова паренхіма представлена хлоренхімою, безхлорофільною паренхімою та луб'яними волокнами. Хлоренхіма міститься субепідермально і представлена двома, дуже рідко трьома шарами великих пухко розміщених клітин.

Провідна система кільцевого типу, що характерно для роду *Sempervivum.* Елементи флоеми дрібні, ледь помітні. Невеликі судини ксилеми розміщуються радіальними рядами. Між елементами ксилеми спостерігаються масиви склеренхіми. Серцевина змішана. Її клітини варіюють за розміром, від більших у центрі стебла до дрібніших по периферії. Таніни містяться в клітинах епідерми, у безхлорофільній паренхімі, в багатьох клітинах флоеми і в серцевині, а також у деяких клітинах кори.

Листок *S. globiferum* на поперечному розрізі має жолобчасту форму. Листкова пластинка характеризується як надзвичайно товста. Епідермальна тканина однорядна. З обох боків листка на епідермі спостерігається добре виражений шар кутикули. Верхня епі-

дермальна тканина дрібноклітинна. На поперечному зрізі її клітини помітно витягнуті в горизонтальному напрямі, мають тонкі зовнішні стінки. Клітини на одному зрізі однієї сторони листка варіюють від дрібних (побічних клітин продихів) до дуже великих (таніновмісних ідіобластів). Адаксіальна епідерма характеризується середньою кількістю продихів. Товщина нижньої епідерми дорівнює 42±5,9 мкм або 1,87 % від товщини листкової пластинки. Клітини нижньої епідерми подібні до клітин верхньої епідерми за формою, розміром, меншим продиховим індексом.

Продихи анізоцитного типу, що характерно для представників родини *Crassulaceae*. Листок амфістоматичний. Мезофіл не диференційований, багатошаровий. З верхнього боку розміщені п'ять-шість шарів округлих і досить упорядкованих палісадоподібних клітин. Із нижнього боку листка клітини мезофілу також округлі, але більшого розміру і розміщені пухкіше, ніж це характерно для клітин губчастої паренхіми. Провідна система дуже слабко розвинена, представлена малим центральним провідним пучком і двома парами бічних пучків, які мають виразні безхлорофільні обкладки та практично відсутня механічна тканина. Флоема в усіх провідних пучках листка розвинена дуже слабо. Провідні пучки супроводжуються паренхімними клітинами, які містять таніни. Насінини мають веретеноподібну форму, специфічну орнаментацію, що свідчить про посушливі місця зростання виду.

Література

1. Abram V. Tentative Identification of Polyphenols in *Sempervivum tectorum* and Assessment of the Antimicrobial Activity of *Sempervivum* L. / V. Abram, M. Donko. J. Agric. Food Chem. 1999. № 47 (2). P. 485–489.
2. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic *Berger A.* applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot*. 1981. Vol. 1. № 3. P. 345–354.
3. Calderon-Montaño J.M. A review on the dietary flavonoid kaempferol [et al.]. *Mini Rev Med Chem*. 2011. Vol. 11. № 4. P. 298–344.
4. Hart H. The origin of the woody *Sedoideae* (Crassulaceae). Taxon. 1989. Vol. 38. № 4. P. 535–534.
5. Hart H. The unilacunar two-trace nodal structure of the caudex of *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae). *Bot. J. Linn. Soc*. 1994. Vol. 116. P. 235–241.
6. Kirilenko N.A. Structural peculiarities of vegetative organs of *Sempervivum tectorum* L. (Crassulaceae) and *Salicornia europea* I. (Chenopodiaceae) – residents of extreme habitats. *Journal of Education, Health and Sport*. 2016. № 6 (9). P. 883–892.
7. Letachowicz B. Ekologiczna charakterystyka populacji *Sempervivum soboliferum* Sims na pogórzu Sudeckim. Monographiae Botanicae. Vol. 68. Warszawa : Państwowe wydawnictwo naukowe, 1986. 61 s.
8. Letz R. *Jovibarba globulifera* (L.) J. Parn. (Crassulaceae, Sempervivoideae) in Bratislava (Slovakia): notes on taxonomy, nomenclature, distribution, ecology and conservation status. *Biologia* (Bratislava). 1997. 52. P. 41–47.
9. Ohba H. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (Crassulaceae). *J. Jap. Bot*. 1990. Vol. 65. № 7. P. 193–203.
10. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford : Clarendon Press, 1934. 632 p.
11. Wahyuni Dwi Kusuma, Rahayu Shilfiana, Purnama Putut Rakhmad, Saputro Triono Bagus, Suharyanto, Wijayanti Nastiti, Purnobasuki Hery. Morpho-anatomical structure and DNA barcode of *Sonchus arvensis* L. *Biodiversitas*. 2019. № 20 (8). P. 2418–2427.
12. Zhygalova S., Futorna O., Levanets A. Micromorphological study (ultrastructure of lamina surface, seeds, ultrasculpture of pollen grains) of *Gladiolus* L. species (Iridaceae Juss.) of Ukrainian flora. *Environmental & Socio-economic Studies*. 2014. № 2, 4. P. 21–27.
13. Андрієнко Т.Л., Коніщук В.В., Панченко С.М. Борідник паростковий. *Червона книга України. Рослинний світ* / за ред. Я.П. Дідуха. К. : Глобалконсалтинг, 2009. с. 414.
14. Бачаров Д.С. [и др.] Морфолого-анатомические и физиологические особенности семян *Rhodiola rosea* (Crassulaceae). *Ботан. журн*. 2004. Т. 89, № 4. С. 625–631.
15. Берёзкина В.И. Особенности анатомического строения вегетативных органов некоторых представителей рода очитков (*Sedum* L.). *Охрана, изучение и обогащение растительного мира*. 1985. № 12. С. 103–107.
16. Березкіна В.І. Особливості анатомо-морфологічної будови вегетативних органів секції *Sedum* роду *Sedum* L. (Crassulaceae DC). *Modern Phytomorphology*. 2013. № 4. С. 299–301.
17. Бордзіловський Є.І. Рід 385. Молодило – *Sempervivum* L. *Флора УРСР*. Т. 5. Київ : Вид-во АН УРСР, 1953. С. 446–451.
18. Борисовская Г.М. Анатомо-систематическое исследование некоторых представителей семейства Crassulaceae DC. *Вестн. ЛГУ. Сер. биол*. 1960. Т. 21. № 4. С. 159–162.
19. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л. : ЛГУ, 1988. 208 с.
20. Гасанов М.М. К анатомии вегетативных органов некоторых суккулентов флоры Азербайджана. *Новости АН АзССР. Сер. Биол*. 1972. № 1. С. 16–20.
21. Данилова М.Ф. Сравнительная анатомия семян: Crassulaceae. СПб : Мир и семья. 1996. Т. 5. С. 249–285.
22. Жигалова С., Футорна О. Ультраструктура поверхні насінин видів підроду *Xyridion* (Tausch) Spach роду *Iris* L. (*Iridaceae*) флори України. *Modern Phytomorphology.* 2016. № 9. С. 97–105.
23. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленинград. ун-та*. 1954. №4. С. 65–75.
24. Ільїнська А.П. Анатомічне дослідження вегетативних органів видів роду *Sedum* L. серії *Aizoon* Koch. *Укр. ботан. журн*. 1990в. Т. 47. № 6. С. 23–27.
25. Ільїнська А.П. Анатомічне дослідження представників роду *Sedum* L. – *S. eversii* Ldb. та *S. ruprechtii* (Jalas) Omelcz. *Укр. ботан. журн*. 1990б. Т. 47. № 4. С. 23–27.
26. Ільїнська А.П. [та ін.]. Методика виготовлення препаратів вегетативних органів рослин на мікротом-кріостаті. *Укр. ботан. журн*. 2001. Т. 58. № 2. С. 256–260.

27. Ільїнська А.П. Анатомічне дослідження представників родини Crassulacea – *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. et *C. B.* Lehm та *Rhodiola rosea* L. *Укр. ботан. журн*. 1990а. Т. 47. № 3. С. 24–28.
28. Кириленко Н.А. Особливості анатомо-морфологічної будови Crassulaceae, їх таксономічне та еволюційне значення. *Вісник ОНУ. Біологія*. 2015. Т. 20. Вип. 1. № 36. С. 40.
29. Кузьмішина І.І., Коцун Л.О., Войтюк В.П. Нова знахідка *Jovibarba globulifera* (Crassulaceae) у Волинській області (Україна). *Укр. ботан. журн*. 2015. № 72 (1). С. 19–21.
30. Панченко С., Іванець В. 50 рідкісних рослин Сумщини. Атлас-довідник. Чернівці : Друк Арт, 2019. 64 с.
31. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойних. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
32. Футорна О., Жигалова С., Ольшанський І. Мікроморфологічна характеристика (анатомічна структура листків та стебел, ультраструктура плодів, ультраскульптура пилкових зерен) Sonchus oleraceus L. (Asteraceae). Чорноморськ. бот. ж. 2016. № 12 (2). С. 141–153.
33. Хоружая Т.Г. Сравнительное ботанико-химическое исследование *Rhodiola quadrifida* и *Rhodiola coccinea* : автореф. дис. канд. биол. Наук. М., 1976. 23 с.
34. Эсау К. Анатомия семенных растений. М. : Мир, 1980. Т. 1, 2. 558 с.