УДК 581.144.2

ОСОБЕННОСТИ ВНУТРЕННЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ОДНОЛЕТНИХ ГЕМИПАРАЗИТИЧЕСКИХ НОРИЧНИКОВЫХ УРАЛА

О. А. Киселева

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук
Поступила в редакцию 14.10.2013

Аннотация. В статье представлены результаты анатомических исследований корневых систем 5 уральских видов однолетних гемипаразитических растений семейства *Scrophulariaceae* Juss. (*Melampyrum cristatum* L., *M. pratense* L., *Rhinanthus aestivalis* Schischk. et Serg., *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli, *Odontites vulgaris* Moench). Сравнительное анатомическое описание включает характеристику строения главного корня, боковых корней первого, второго и последующих порядков, гаусторий. Были описаны черты структурной специализации корней изученных видов, предложена структурная модель корня однолетних гемипаразитических норичниковых, показаны диагностические признаки подземных органов исследованных растений.
Ключевые слова: гемипаразитические растения, анатомическое строение, корень

Abstract. The paper presents the results of some anatomic researches upon root systems of 5 Ural species of annual hemiparasitic plants from Scrophulariaceae family (Melampyrum cristatum L., M. pratense L., Rhinanthus aestivalis Schischk. et Serg., Euphrasia brevipila Burn. et Gremli, Odontites vulgaris Moench). The comparative anatomic description includes the characteristic of a structure of the main root, lateral roots of the first, the second and the subsequent orders, haustoria. The description of structural specialization of roots of the studied species is performed, the structural model of annual root hemiparasitic plants from Scrophulariaceae family is offered, diagnostic signs of underground bodies of the studied plants are shown.
Keywords: hemiparasitic plants, anatomic structure, root

К настоящему моменту скопился ряд вопросов касательно характера структурных приспособлений различных групп паразитических растений в соответствии с особенностями их образа жизни [1-4]. Особый интерес представляет многочисленная неоднородная группа, объединяющая переходные от автотрофных к истинным гетеротрофам виды [5-8]. В настоящей работе для обозначения группы растений, которые содержат хлорофилл, способны к фотосинтезу, имеют гаустории, питаются за счет ресурсов других растений в ходе непосредственного контакта с ними, используется устоявшийся за рубежом термин «гемипаразитические растения» [8]. Родственное русское понятие «растения-полупаразиты» не используется, поскольку оно недостаточно четко определено [9].

Наиболее многочисленны и широко распространены в России гемипаразитические растения семейства норичниковые (Scrophulariaceae Juss.), среди которых обнаруживаются разные градации растительного паразитизма [9]. Вопросы реорганизации вегетативной сферы, связанные с постепенным развитием гетеротрофности, для большинства видов остались нерешенными. Хотя учеными обсуждаются отдельные черты строения в связи с экологией и физиологией [8, 10-12], сырьевым значением [6] гемипаразитических норичниковых, сведения о строении подземных органов вегетативной сферы многих видов отрывочны, весьма разобщены, нуждаются в дополнении, анализе с позиций экологической анатомии растений, биоморфологии.

Цель работы - исследование особенностей внутренней структуры корней гемипаразитических представителей семейства норичниковые *(Scrophulariaceae* Juss.) в связи с их приспособлением к питанию за счет других растений. В задачи работы входило изучение анатомического

© Киселева О. А., 2014

строения главного корня, боковых корней первого, второго и последующих порядков, гаусторий однолетних гемипаразитических норичниковых, анализ признаков внутренней организации подземных органов исследованных растений, описание черт структурной специализации корней изученных видов.

МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Модельными объектами стали тривиальные для уральской флоры виды однолетних гемипаразитических норичниковых: *Melampyrum cristatum* L. (Марьянник гребенчатый), *M. pratense* L. (Марьянник луговой), *Rhinanthus aestivalis* Schischk. et Serg. (Погремок летний), *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli (Очанка коротковолосистая), *Odontites vulgaris* Moench (Зубчатка обыкновенная).

Сбор материала производился на Среднем и Южном Урале в период с 2004 по 2011 год в Свердловской области (окрестности г. Екатеринбург, Сысертский район, Красноуфимский район), Челябинской области (Горнозаводской район), Башкирии (Мечетлинский район). Для заготовки подземных органов в полевых условиях использовали метод откапывания и взятия проб. В каждом выбранном местообитании выкапывали монолиты размером 15x15x15 см3 - в случае *E. brevipila,* и 20x20x20 см3 во всех остальных случаях. Выкопку производили таким образом, чтобы в центре оказалась вполне развитая, цветущая испытуемая особь гемипаразита. Корни из монолита отмывали вручную с помощью проточной воды и сит. Отдельные корни и гаустории гемипаразита с корнями фиксировали в 70% спирте.

Анатомические исследования проводили на растениях среднего габитуса, живых или фиксированных в 70% водно-спиртовом растворе. Исследовали по 100 особей каждого вида, взятых из разных местообитаний. Применяли методы сравнительного анатомического описания корня, воспользовались схемой описания структурных моделей корней [13]. Из фиксированного в спирте материала в лаборатории по стандартной методике [14] изготавливали продольные радиальные и продольные тангентальные, поперечные срезы корневой шейки, средней части главного корня, участков боковых корней I, II и последующих порядков, гаусторий на разных стадиях их формирования. Проводили микрохимические реакции с флюороглюцином, суданом III, йодную пробу. Все микропрепараты изучали под световым микроскопом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Тонкие слабо одревесневшие боковые корни изученных гемипаразитических норичниковых сохраняют черты первичного строения (рис. 1-5). Снаружи они покрыты эпиблемой, которая состоит из живых тонкостенных клеток. Часть клеток эпиблемы образуют на наружной поверхности выпячивания, которые связаны с формированием корневых волосков. Под эпиблемой тонких корней у всех изученных видов залегает первичная кора, представленная тремя - пятью слоями живых паренхимных клеток. Выражена эндодерма, которая состоит из клеток, имеющих несколько утолщенные клеточные оболочки. Внутрь от эндодермы находится осевой цилиндр. Флоэма отсутствует. Перицикл имеет вид узкого кольца. Вторичная ксилема занимает практически весь объем стелы, представлена сосудами с лестничной, сетчатой, супротивной поровостью боковых стенок. Сосуды расположены без видимого порядка, все пространство между ними заполняют волокна либриформа. В центре стелы заметны элементы первичной ксилемы диархного типа.

Одревесневшие боковые корни первого, второго порядка по строению принципиально схожи у всех исследованных видов гемипаразитических норичниковых (рис. 1-5). Эпиблема отсутствует, стенки клеток экзодермы утолщены, могут быть суберинезированы, развиваются элементы перидермы. Флоэма представлена одиночными группами недоразвитых клеток или не обнаруживается. Заметен камбий. Большую часть стелы занимает вторичная ксилема, причем преобладают сосуды с супротивной и очередной поровостью, первичная ксилема слабо заметна.

У всех изученных видов на боковых корнях возможно образование гаусторий. На поперечных срезах корня паразита, сделанных в местах, где он переходит в гаусторию, можно идентифицировать две области: область корня и область гаустории. В первой имеются все зоны, присущие корню данного порядка. Область гаустории у всех исследованных видов имеет первичное строение. Строение зрелых, внедрившихся в корни хозяев, гаусторий сходно у всех изученных видов независимо от растения-хозяина.

Гаустория покрыта снаружи эпиблемой. Клетки живые, тонкостенные, плотно прилегают друг к другу, образуют на внешней поверхности выпячивания. Под эпиблемой гаусторий залегает мощная первичная кора, причем экзодерма и эндодерма не выражены. Наружная часть первичной коры

гаусторий состоит из крупных тонкостенных, живых паренхимных клеток, в которых видны ядра.

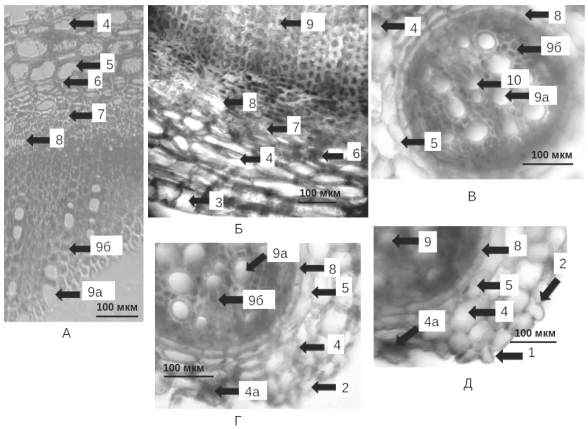

Рис. 1. Строение корней O. vulgaris. Обозначения: А – главный корень немного ниже корневой шейки; Б – главный корень в средней части; В – боковой корень второго порядка; Г – боковой корень третьего порядка; Д – боковой корень третьего порядка в месте отхождения от него гаустории; 1 - корневой волосок, 2 - эпиблема, 3 - экзодерма, 4 - первичная кора, 4а - идиобласты, 5 - эндодерма, 6 - элементы перидермы, 7 - флоэма, 8 - камбий, 9 - вторичная ксилема, 9а - сосуд вторичной ксилемы, 9б - волокна вторичной ксилемы, 10 - первичная ксилема

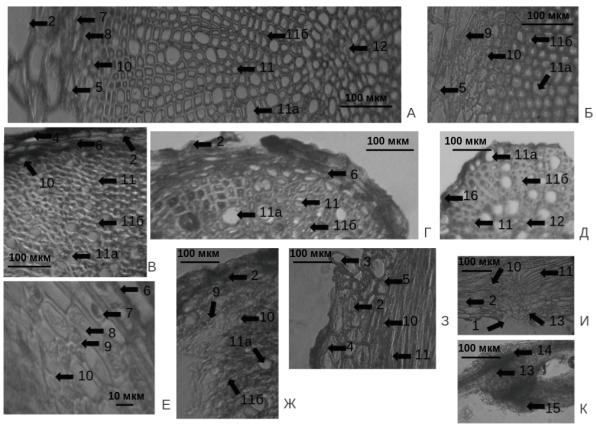

Рис. 2. Строение корней E. brevipila. Обозначения: А, Б – главный корень в области корневой шейки; В, Г, Д, Е – главный корень в средней части; Ж-И – боковые корни; К – гаустория; 1 - эпиблема, 2 - первичная кора, 3 - вторичный корневой волосок, 4 - экзодерма, 5 - эндодерма, 6 - пробка, 7 - феллодерма, 8 - феллоген, 9 - флоэма, 10 - камбий, 11 - вторичная ксилема, 11а - сосуд вторичной ксилемы, 11б - волокна вторичной ксилемы, 12 - первичная ксилема, 13 - гаустория, 14 - корни паразита, 15 - корни хозяина, 16 - остатки тканей, окружающих вторичную ксилему

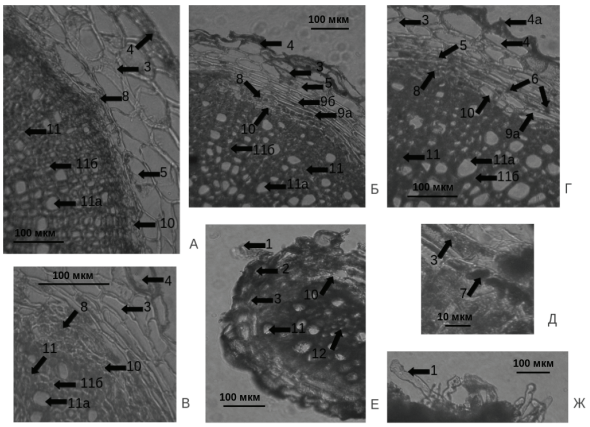

Рис. 3. Строение корней *M. cristatum*. Обозначения: А – область корневой шейки; Б, В – главный корень в средней части; Г, Д – боковой корень первого порядка; Е – боковой корень третьего порядка; Ж – поверхность гаустории; 1 - корневой волосок, 2 - эпиблема, 3 - первичная кора, 4 - экзодерма 4а - выпячивания клеток экзодермы, 5 - эндодерма, 6 - пояски Каспари, 7 - идиобласт, 8 - флоэма, 9 - элементы перидермы, 9а - феллоген, 9б - феллодерма, 10 - камбий, 11 - вторичная ксилема, 11а - сосуд вторичной ксилемы, 11б - волокна вторичной ксилемы, 12 - первичная ксилема.

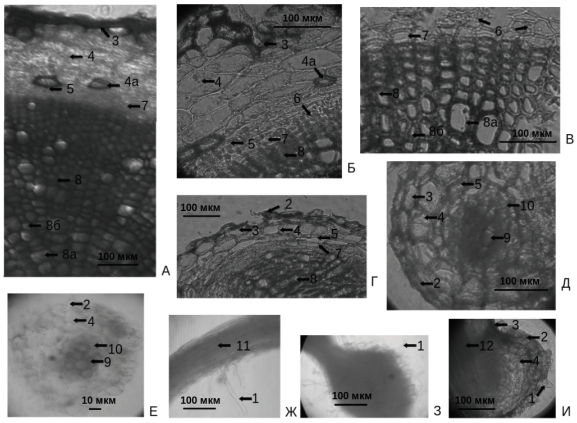

Рис. 4. Строение корней M. pratense. Обозначения: А – главный корень в области корневой шейки; Б, В – главный корень в средней части; Г – боковой корень первого порядка; Д – боковой корень второго порядка; Е, Ж – боковой корень третьего порядка; З, И – гаустория в стадии роста; 1 - корневой волосок, 2 - эпиблема, 3 - экзодерма, 4 - первичная кора, 4а - клетки первичной коры с одревесневшими стенками, 5 - эндодерма, 6 - элементы флоэмы, 7 - камбий, 8 - вторичная ксилема, 8а - сосуд вторичной ксилемы, 8б - волокна вторичной ксилемы, 9 - первичная ксилема, 10 - перицикл, 11 - корни паразита в зоне всасывания, 12 - центральный цилиндр корня паразита

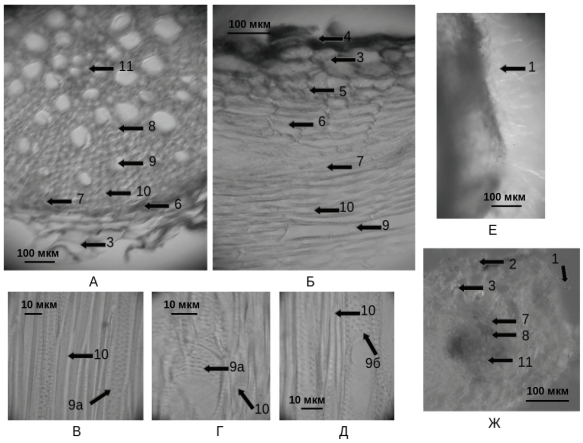

Рис. 5. Строение корней *R. aestivalis*. Обозначения: А-Д – главный корень; Е, Ж – боковые корни; 1 - корневой волосок, 2 - эпиблема, 3 - первичная кора, 4 - экзодерма, 5 - эндодерма, 6 - феллоген и феллодерма, 7 - камбий, 8 - вторичная ксилема, 9 - сосуд вторичной ксилемы, 9а - сетчатопористое утолщение клеточных стенок, 9б - беспорядочная пористость клеточных стенок, 10 - волокна вторичной ксилемы, 11 - диархная первичная ксилема

Ближе к центральной части гаустории размеры паренхимных клеток уменьшаются. В месте проникновения гаустории в корень хозяина заметен пучок трахеид, который связывает центральные цилиндры корня паразита и корня хозяина. Проводящие элементы гаустории могут иметь спиральное, кольчато-спиральное, кольчатое утолщение боковых стенок.

У вида *R. aestivalis* в центральной части гаустории, вдоль проводящего пучка формируется особая зона клеток (рис. 6). Она залегает в виде конуса, расширенная часть обращена к центральному цилиндру корня паразита, верхушка направлена в сторону корня хозяина. Клетки этой зоны напоминают клетки коры. Они мелкие, паренхимные, имеют тонкие оболочки, густое клеточное содержимое, протопласт содержит включения - не крахмал.

Главный корень у всех изученных видов имеет вторичное строение (рис. 1-5). При анатомировании средней части главного корня мы находим у всех видов отчетливо заметные зоны: покровной ткани, меристемы, вторичной ксилемы. Первичная кора главного корня модельных объектов представлена 4-5 слоями клеток, плотно прилегающих друг к другу. Ее клетки толстостенные, живые. Сильное утолщение клеточных стенок заметно в области экзодермы. Нередко часть клеток экзодермы имеет выпячивания наружу. Они хорошо заметны у видов *E. brevipila, M. cristatum* (рис. 2, 3). У *E. brevipila* отчетливо заметны вторичные корневые волоски - более короткие и толстые, по сравнению с первичными волосками эпиблемы (рис. 2). Для клеток первичной коры главного корня и боковых корней первого, второго порядков *O. vulgaris, M. cristatum* характерны случайно разбросанные клетки, заполненные темным содержимым — идиобласты (рис. 1, 3). У *M. pratense, M. cristatum* клетки экзодермы коры главного корня одревеснивают (рис. 3, 4). Одревеснение клеток экзодермы и эндодермы сильнее выражено у вида *M. pratense*. Кроме того, у этого вида образуются единичные склеренхимные волокна во внутренней части коры (рис. 4).

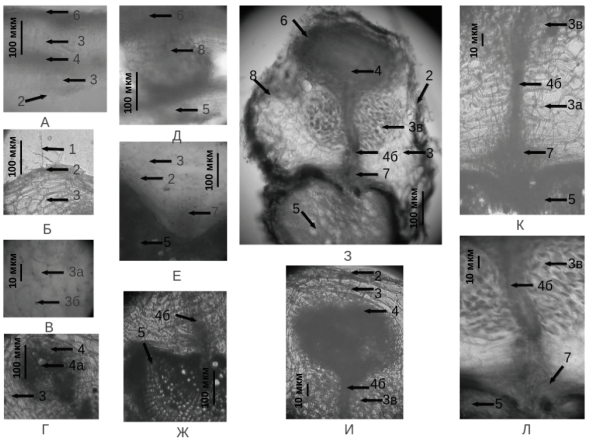

Рис. 6. Строение гаусторий *R. aestivalis.* Обозначения: А-Г – ткани гаустории в начале ее формирования; Д-Ж – внедрение гаустории в корни хозяина; З-Л – зрелые гаустории; З — гаустория, прикрепленная к корню R. aestivalis (автопаразитизм); 1 - корневой волосок, 2 - эпиблема, 3 - первичная кора, 3а - клетки первичной коры, 3б - ядра клеток, 3в - специфичные клетки первичной коры, 4 - центральный цилиндр бокового корня, 4а - сосуды первичной ксилемы, 4б - пучок трахеид, 5 - корень хозяина, 6 - область бокового корня паразита, 7 - зона внедрения гаустории, 8 - область гаустории

Под эндодермой в средней части главного корня у видов *M. cristatum, E. brevipila, R. aestivalis*, а у вида *O. vulgaris* ближе к области корневой шейки заметны элементы перидермы: один или несколько слоев живых таблитчатых клеток с тонкими или слабо утолщенными лигнифицированными стенками - феллоген и феллодерма (рис. 1, 3-5). У вида *E. brevipila* отчетливо видна пробка в средней части главного корня (рис. 2).

По периферии центрального цилиндра главного корня у всех видов расположен один или несколько слоев камбия. Флоэма хорошо заметна на срезах, сделанных в области корневой шейки. При анатомировании средней части главного корня дифференцировать ее у отдельных видов довольно сложно. Особенности организации флоэмы главного корня модельных объектов описаны в табл. 1.

Практически всю основную часть центрального цилиндра главного корня исследованных растений занимает вторичная ксилема. Мощная вторичная ксилема состоит из склеренхимных волокон и сосудов. Клетки первичной ксилемы сдавлены вторичной ксилемой и практически неразличимы. По мере утончения главного корня происходят изменения в строении покровных тканей: заметно, как первичная кора и пробка постепенно слущиваются и обнажается центральный цилиндр. У вида *E. brevipila*, в отличие от других изученных видов, на срезах главного корня, сделанных в его самой узкой части видны только элементы вторичной ксилемы и пробка (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В описаниях анатомического строения подземных органов отдельных видов однолетних геми-

Таблица 1.

Отличительные особенности анатомической организации корней видов однолетних гемипаразитических норичниковых Урала

Ткань	Облигатные паразиты			Факультативные паразиты	
	Rhinanthus aestivalis	Melampyrum pratense	Melampyrum ristatum	Euphrasia brevipila	Odontites vulgaris
Главный корень, крупные, сильно одревесневшие боковые корни					
Первичная кора	существует в остаточной форме, сильно слущивается	одревесневают отдельные клетки первичной коры и клетки экзодермы	одревеснивают клетки экзодермы и эндодермы, видны идиобласты, клетки экзодермы с выпячиваниями	заметны вторичные корневые волоски	видны идиобласты
Перидерма	заметна	выражена только в верхней части главного корня	заметна	хорошо заметна пробка	выражена в области корневой шейки
Флоэма	недоразвитые элементы встречаются единично	Группы отстоящих друг от друга элементов		Узкое, разорванное кольцо, видны ситовидные трубки, клетки-спутницы	Узкое кольцо, видны ситовидные трубки, клетки-спутницы, клетки флоэмной паренхимы
Вторичная ксилема	сосуды с беспорядочной поровостью	сосуды с супротивной, очередной поровостью			
Тонкие боковые корни без выраженного одревеснения центрального цилиндра					
Ризодерма	первичные корневые волоски			небольшие выпячивания клеток ризодермы	первичные корневые волоски
Перицикл	многослойный		однослойный		
Первичнаяй ксилема	хорошо видны метаксилема, протоксилема		разница между сосудами метаксилемы и протоксилемы нечеткая		
Зрелые гаустории					
Корневые волоски	есть			нет	есть
Первичная кора	Особая внутренняя зона клеток	Выполнена однообразными клетками			

паразитических норичниковых обычно отмечаются наличие мощной ксилемы, мелкоклеточность и недоразвитость флоэмы, сильное одревеснение [2,6,8,10]. Причины, по которым увеличивается количество ксилемы у гемипаразитов, некоторые ученые связывают с увеличением потока воды от корней к листьям паразита [8]. Те же причины, с нашей точки зрения, ведут к развитию одревеснения в клетках центрального цилиндра осевых органов. Отсутствие противодавления восходящему току воды со стороны одревесневших клеточных стенок выгодно, поскольку увеличивает сосущую силу сосудов [15].

Модифицированное строение флоэмы в корнях однолетних гемипаразитических норичниковых, вероятно, также связано с приспособлением к гетеротрофному питанию. Аргументы в пользу выдвинутого предположения обнаруживаются при анализе таблицы 1. Для главного корня изученных видов облигатных гемипаразитических растений имеет место глубокое недоразвитие флоэмы, в то время как у факультативно паразитных видов флоэма сохраняется кольцевое строение на протяжении большей части главного корня.

Нами показано, что в тонких слабо одревесневших боковых корнях (обычно третьего и выше порядков) у взрослых особей изученных однолетних гемипаразитических норичниковых флоэма отсутствует (рис. 1-5). Ранее описывались бесфлоэмные корни у некоторых видов паразитических норичниковых [2]. Отсутсвие флоэмы доказано в гаусториях у растений изученной группы [1, 8, 10, 11]. По-видимому, клетки бесфлоэмных корней у взрослых прикрепленных растений-гемипаразитов существуют за счет питательных веществ, полученных от хозяев.

Способность к чужеядному питанию изученных корневых паразитов связана с особенностями организации и функционирования их эпиблемы [1, 12]. В литературе указано, что для корней вида *O. vulgaris* характерны корневые волоски, у представителей родов *Euphrasia* и *Melampyrum* они могут быть развиты или частично утрачены, а у растений рода *Rhinanthus* отсутствуют [5,7]. Эти сведения удалось уточнить. Мы наблюдали первичные корневые волоски на тонких боковых корнях и гаусториях растений видов *R. aestivalis, O. vulgaris, M. cristatum, M. pratense* (рис. 1, 3-6). У *E. brevipila* на боковых корнях и на самих гаусториях видны только трихобласты эпиблемы (рис. 2). Отметим, что в современной терминологии, обозначающей образования эпиблемы у гемипаразитических норичниковых, остается много дискуссионных моментов. Для обозначения подобных корневым волоскам структур на поверхности гаусторий паразитических норичниковых используется несколько терминов: "penetration peg" [12], "osculum" [3], "tube-like cell" [3], "endophyte" [1], "papillae" [11]. В настоящей работе условно принято традиционное русское обозначение «корневые волоски». Наблюдаемые структуры, по всей видимости, гомологичны корневым волоскам автотрофных растений, но имеют другой биологический смысл, обусловленный паразитизмом [8].

Гаустории всех рассмотренных нами видов имели зоны, указанные в работах других авторов для гемипаразитических норичниковых [1, 3, 10, 11, 16]. Специализированные клетки, найденные нами у *R. aestivalis* в центральной части гаустории (рис. 6), ранее были обнаружены у вида *R. minor* и названы «hialine body» [1]. Строение клеток зоны «hialine body», характерной для погремков, указывает на то, что они обладают высокой синтетической активностью и участвуют в извлечении и преобразовании питательных веществ, полученных от хозяина [1]. Для представителей рода *Striga* (облигатные высоко специализированные гемипаразиты), в гаусториях описаны подобные специализированные паренхимные клетки, которые получили название «transfer cells» [3]. Итак, по сравнению с факультативными паразитами, для части облигатных гемипаразитических растений семейства норичниковых характерно усложнение строения гаусторий.

В ходе выполненного ризологического исследования было показано, что в целом микроскопическая картина строения корневых систем рассмотренных однолетних гемипаразитических норичниковых весьма однообразна. Между видами существуют различия в деталях строения покровных, проводящих тканей, гаусторий, однако общий план расположения анатомо-топографических зон корней изученных однолетних гемипаразитических норичниковых одинаков. Главными структурными признаками модели организации корней однолетних гемипаразитических норичниковых нужно считать: частичную редукцию флоэмы, мощное развитие вторичной ксилемы и одревеснения, которые характерны для главного корня и боковых корней первого и второго порядка, наличие гаусторий. Кратко модель можно характеризовать следующим образом: моностелическая, с редкими корневыми волосками, ризодермой; многослойной дифференцированной

первичной корой, перидермой, редуцированной флоэмой, массивом вторичной ксилемы, диархной первичной ксилемой, гаусториями, сохраняющими черты первичного строения корня. Отметим, что строение подземных органов группы изученных видов напоминает описанные ранее схемы «структурных моделей» корней ламиид [13] лишь в общих чертах. Описанную выше модель ранее не выделяли, она претендует на самостоятельность, может занять свое место в соответствующих системах классификации корней.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное изучение особенностей организации корней пяти видов однолетних гемипаразитических норичниковых Урала показало, что подземные органы этих растений имеют сходное строение. Специализация корней однолетних гемипаразитических норичниковых выражается в развитии комплекса анатомических признаков: формируется ветвистая моностелическая корневая система с корневыми волосками, частично редуцированной флоэмой, массивом вторичной ксилемы, гаусториями, сохраняющими черты первичного строения корня. Между изученными видами существуют различия в деталях строения гаусторий, пых и проводящих тканей корня, некоторые из которых связаны с разным уровнем трофической специализации видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Уральского отделения РАН: проект № 12-И-4-2023.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cameron D.D. Functional anatomy of haustoria formed by Rhinanthus minor: linking avidience from histology and isotope tracing / D.D. Cameron, W.E. Seel // New Phytologist. — 2007. — Vol. 174. — P. 412-419.

2. BăeşuA. Histo-anatomical observations referring to some Melampyrum species / A. Băeşu, C. Toma, I. Stănescu // Analele ştiinţifice ale Universităţii “Al. I. Cuza”. — 2009. — T. 55, fasc. 2, ser. IIa. — P. 5-12.

3. Dorr I. How Striga Parasitizes its Host: a TEM and SEM Study / I. Dorr // Annals of Botany. — 1997. Vol. 79. — P. 463-472.

4. Hibberd J.M. Solute flux into parasitic plants / J.M. Hibberd, W.D. Jeschke // J. of Experimental Botany. — 2001. — Vol. 52, № 363. — P. 2043-2049.

5. Бейлин И.Г. Цветковые полупаразиты и паразиты / И.Г. Бейлин. — М.: Наука, 1968. — 118 с.

6. Петриченко В.М. Фармакогностические исследования и биологическая активность растений семейства норичниковые: автореф. дис. ... д-ра фармацевт. наук. — Пермь, 2005. — 43 с.

7. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни / Э.С. Терехин. — Л.: Наука, 1977. — 220 с.

8. Phoenix G.K. Linking physiological traits to impacts on community structure and function: the role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae) / G.K. Phoenix, M.C. Press // J. of Ecology. — 2005. — Vol. 93. — P. 67-78.

9. Терехин Э.С. О терминах «сапрофит», «полусапрофит» и «полупаразит» (в связи с характером биотических отношений некоторых покрытосеменных растений) / Э.С. Терехин // Ботан. журн. — 1965. — Т. 50, № 1. — С. 60-69.

10. Yeo P. F. Germination, seedlings, and the formation of haustoria in Euphrasia / P. F. Yeo // Watsonia. — 1961. — Vol. 5, № 1. — P. 11-22.

11. Tomilov A.A. In vitro haustorium development in roots and root cultures of the hemiparasitic plant Triphysaria versicolor / A.A. Tomilov, N.B. Tomilova, J.I. Yoder // Plant Cell Tissue and Organ Culture. — 2004. — Vol. 77. — P. 257-265.

12. Yoder J.I. Host–plant recognition by parasitic Scrophulariaceae / J.I. Yoder // Current Opinion in Plant Biology. — 2001. — Vol. 4, №4. — P. 359-365.

13. Таршис Л.Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений / Л.Г. Таршис. — Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. — 222 с.

14. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. — М.: Высшая школа, 1960. — 206 с.

15. Раздорский В.Ф. Архитектоника растений / В.Ф. Раздорский. — М.: Сов. наука, 1955. — 432 с.

16. Силакова В.М. Особенности анатомического строения полупаразита погремка весеннего – Rhinanthus vernalis / В.М. Силакова // Современные проблемы экологической анатомии растений: материалы I всесоюз. совещ. по экологической анатомии растений. Ташкент, 1986. — С. 81-83.

Киселева Ольга Анатольевна — младший научный сотрудник лаборатории интродукции травянистых растений Ботанического сада УрО РАН; тел.: (343) 3-60-70-33; e-mail: kiselevaolga@inbox.ru

Kiseleva Olga A. — junior researcher of laboratory of an introduction of grassy plants of the Botanical garden of the Ural office of the Russian Academy of Sciences; ph.: (343) 3-60-70-33; e-mail: kiselevaolga@inbox.ru