

СООБЩЕНИЯ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯН
ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ РОДА *CUSCUTA* (CUSCUTACEAE)
АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. Е. В. Лесик^{1, *}, И. А. Крещенок^{2, **}, Н. Ю. Леусова³, Г. Ф. Дарман¹

¹Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
Игнатьевское шоссе, 2-й км, Благовещенск, 675000, Россия

²ФГБОУ ВО «Амурская государственная медицинская академия»
ул. Горького, 95, Благовещенск, 675000, Россия

³Институт геологии и природопользования ДВО РАН
пер. Релочный, 1, Благовещенск, 675000, Россия

*e-mail: stork-e@yandex.ru

**e-mail: ikreshhenok@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.11.2022 г.

Получена после доработки 10.08.2024 г.

Принята к публикации 13.08.2024 г.

Род *Cuscuta* представляет собой одну из сложных таксономических групп цветковых растений. В настоящей работе приведены результаты исследований морфологии семян и скульптуры семенной кожуры у видов *Cuscuta campestris* Yanck., *C. tinei* Inzenga, *C. japonica* Choisy, *C. europaea* L., встречающихся в Амурской области. Изучение внешнего строения семян показало, что цвет, форма, признаки поверхности семени и форма рубчика видоспецифичны. Рубчик семени у *C. japonica*, *C. campestris*, *C. europaea* хорошо заметен, а у *C. tinei* слабозаметный, слегка вдавленный. На основании морфологических признаков составлен краткий ключ для идентификации видовой принадлежности семян изученных представителей рода *Cuscuta*.

Ключевые слова: идентификационный ключ, морфология семени, повилика, сканирующая электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0006813624080048, EDN: PBISDU

Cuscutaceae Dum. — монотипное семейство из порядка Solanales, которое включает 150–180 видов (Chrtek, Osbornova, 1991; McNeal et al., 2007), широко распространенных по всему земному шару (кроме Антарктиды, а также некоторых островов Океании) в пределах от 60° с.ш. в Европе и Азии к Мысу Южной Африки и до 47° ю.ш. в Аргентине и Чили (Barkalov, 1995; Stefanovic et al., 2007; Welsh et al., 2010). На территории России и сопредельных государств (в границах бывшего СССР) отмечено более 40 видов (Barkalov, 1995).

Представители семейства — выющиеся паразитные травянистые растения, с нитевидными или шнуровидными стеблями, с редуцированными до незаметных чешуек листьями (или полностью лишенными их), которые обвиваются вокруг растений-хозяев и присасываются к ним с помощью гаусторий (Barkalov, 1995; Sarić-

Krsmanović, Vrbničanin, 2017). Все виды внесены в перечень карантинных растений.

Род повилика представляет собой одну из сложных и спорных таксономических групп цветковых растений (Takhtajan, 1964, 1987, 2009; Cronquist, 1981; Stefanovic et al., 2002, 2007; Stefanovic, Olmstead, 2004; Nickrent, Musselman, 2004; An update of the Angiosperm ..., 2003, 2009; Elsiddig et al., 2018; Shena et al., 2020; Simões et al., 2022), что связано с редукцией вегетативных органов (стебель, лист), изменением структуры и размера цветка (мелкие цветки). Это затрудняет определение таксонов, поскольку основные признаки, используемые при идентификации сосудистых растений, полностью отсутствуют или ограничены только цветком, плодом и семенем. Анатомическое изучение стеблей и гаусторий не показало различия между видами (Zare, Dönmez,

2020). Наиболее стабильными являются анатомические признаки строения цветка, пыльца и семени (Ayrapetyan, 2010; Inkyu Park et al., 2019; Olszewski, 2019; Zare, Dönmez, 2020).

В разные годы для территории Дальнего Востока России (ДВР) указывалось от 1 до 7 видов повилек (Komarov, Klobukova-Alisova, 1932; Nikitin, 1983; Voroshilov, 1966, 1982; 1985; Barkalov, 1995). Два вида (*C. japonica* Choisy и *C. chinensis* Lam.) являются аборигенными для ДВР, а 5 видов (*C. campestris* Yunck., *C. europaea* L., *C. epilinum* Weihe, *C. epithymum* (L.) Nathh., *C. tinei* Insenga) считаются адвентивными. В настоящее время на территории ДВР *C. epilinum* и *C. epithymum* не отмечены, а *C. chinensis* произрастает только на территории Приморского края (Aistova, Leusova, 2015). Во флоре Амурской области род *Cuscuta* L. представлен только 4 видами: широко распространены *C. campestris*, *C. japonica*, реже встречаются *C. europaea* и *C. tinei*.

Плод представителей рода *Cuscuta* — коробочка, которая формируется из двухгнездной завязи (Costea et al., 2016; Но, Costea, 2018). Форма плодов, наличие или отсутствие их вскрывания и его способ послужили основой для сложной внутриродовой классификации *Cuscuta*, предложенной Т. Yuncker, в которой автор показал филогенетические связи и различия в под родах, выделив в роде *Cuscuta* три под рода: *Grammica*, *Monogynella*, *Cuscuta* (Yuncker, 1932; García et al., 2014). А. Но и М. Costea (2018) в качестве отличительного признака указывают зону вскрывания плода.

Как показали исследования Inkyu Park с соавторами (2019), форма семян и экзотеста *C. japonica* и *C. chinensis* имеют четкие различия, при этом строение экзотесты остается на уровне вида практически неизменным. По мнению этих авторов, скульптура поверхности семенной кожуры может быть постоянным признаком и не изменяться в зависимости от географических условий.

Е.Е. Gaertner (1950) отмечает, что форма семян *C. campestris* может немного варьировать в зависимости от количества семян в коробочке. Позже в работе М. Olszewski с соавторами (2020) отмечается данный факт и для других видов повилек.

Исследования ряда авторов показали, что виды под рода *Monogyna* отличаются от остальных видов рода своеобразной скульптурой поверхности

экзотесты семян. Виды под рода *Cuscuta* различаются по сочетанию морфологических и карпологических признаков. Виды под рода *Grammica* сложно отличаются друг от друга, так как имеют одинаковую длину или ширину семян, ширину эпидермальных клеток и т. д. (Costea et al., 2015; Olszewski et al., 2020).

Строение экзотесты — важный элемент в структуре морфологических признаков семян, часто используется для идентификации видов (Key..., 1966; Nikitin, 1983; Barkalov, 1995; Plisko, 2010). Хорошо изучены морфология и микроморфология семян *C. campestris*, *C. japonica*, *C. europaea* (Hamed, 2005; Costea et al., 2006; Costea, Tardif, 2006; Bojňanský, Fargašová, 2007; Plisko, 2010; Kanwal et al., 2010; Olszewski et al., 2020; Zare, Dönmez, 2020 и др.), морфология семян *C. tinei* исследована фрагментарно (Dobrokhотов, 1961; Bojňanský, Fargašová, 2007). Анатомическими исследованиями семенной кожуры *C. campestris* занимались О. В. Lyshede (1984, 1992), а *C. japonica*, *C. europaea* — Э.С. Терехин, В.А. Котов (1988). В проанализированных нами литературных источниках (Maak, 1861; Komarov, Klobukova-Alisova, 1932; Voroshilov, 1966, 1982; 1985; Key ..., 1966; Nikitin, 1983; Barkalov, 1995 и др.) авторы приводят краткое и часто противоречивое описание формы, размера и цвета семян даже в пределах одного вида повилек.

Семена повилек, произрастающих в Амурской области, ранее не изучались. Для исследования были выбраны виды, относящиеся к трем под родам: *Grammica* (*C. campestris*, *C. tinei*), *Cuscuta* (*C. europaea*), *Monogyna* (*C. japonica*). Изучались форма, размеры, окраска семян, а также поверхности семенной кожуры. На основе оригинальных и литературных данных составлен ключ для идентификации 4 видов повилек, произрастающих в Амурской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Во время полевых наблюдений в Амурской области были собраны зрелые семена повилек, а также использованы образцы из гербария ABGI (Гербарий Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН). Исследования скульптуры поверхности семян проводилось с применением сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Выборка составляла 2–3 зрелых семени с каждого гербарного образца. Исследования вы-

полнены в аналитическом Центре минералого-геохимических исследований ИГиП ДВО РАН (аналитик-исследователь В.И. Рождествина) на растровом электронном микроскопе JSM-6390LV JEOL (Япония), съемка в режиме вторичных (SEI) и обратнорассеянных (BEI TOPO) электронов.

Перечень изученных образцов

Подрод *Grammica*

Cuscuta campestris Yunck.: Амурская обл., Благовещенский р-н, окр. п. Моховая Падь, пустырь, разгрузочная часть ж.-д. Паразитирует на полыни, 08 IX 2013, Аистова Е.В.; Амурская обл., г. Благовещенск. Паразитирует на вике и доннике. 19 IX 2011. Аистова Е.В.; Амурская обл., Бурейский р-н, п. Новобурейский. Ж.-д. насыпь. Паразитирует на клевере. 20 IX 2015. Аистова Е.В., Крещенок И.А. — 3 образца.

Cuscuta tinei Insenga: Амурская обл., Михайловский р-н, оз. Дубовое, вдоль берега, очень много, 26 XIII 08. 2016, Дарман Г.Ф. (ABGI Уникальный код образца: 1166). — 1 гербарный образец.

Подрод *Cuscuta*

Cuscuta europaea L.: Амурская обл., Зейский р-н, Зейский заповедник, 3-й распадок ключа “Теплый”, берег водохранилища. Паразитирует на *Urtica angustifolia*, 13 XIII 2009, Веклич Т.Н. (ABGI Уникальный код образца: 120668); Амурская обл., Сковородинский р-н, Спуск к Вяткинскому утесу, 08 XIII 2004, Старченко В.М. (ABGI Уникальный код образца: 79462). — 2 гербарных образца.

Подрод *Monogyna*

Cuscuta japonica Choisy: Амурская обл., Благовещенский р-н, п. Садовое. Паразитирует на малине. 30 IX 2019. Аистова Е.В., Леусова Н.Ю.; Амурская обл., Бурейский р-н, п. Прогресс. На ж.-д. насыпи. Паразитирует на полыни. 20 IX 2017. Аистова Е.В., Крещенок И.А.; Амурская обл., Архаринский р-н, п. Архара. Обочина дороги. Паразитирует на полыни. 18 IX 2016. Аистова Е.В., Крещенок И.А. — 3 образца.

Названия и объем видов приведены по базам данных The Plant List и IPNI. Описание семени осуществляли с использованием терминов из работ W. Barthlott (1981), E.S. Terekhin (1977), V. N. Dobrokhotoy (1961), V. Vojňanský и A. Fargašová (2007), М.А. Plisko (2010) и монографии “Сравнительная анатомия семян” (Danilova, Kirpichnikov, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На основании исследований получены следующие данные.

Cuscuta japonica

Семена (1–3 реже 4 шт. в коробочке) эллипсоидальной или неправильно-шаровидной формы, угловатые, на вентральной стороне с небольшим углублением (рис. 1А, В). На дорсальной — грани широкоовальные, почти равные. Поверхность шероховатая, первичная скульптура неглубоко и неправильно сетчатая, клетки экзотесты прямоугольной формы, продольно удлинен-

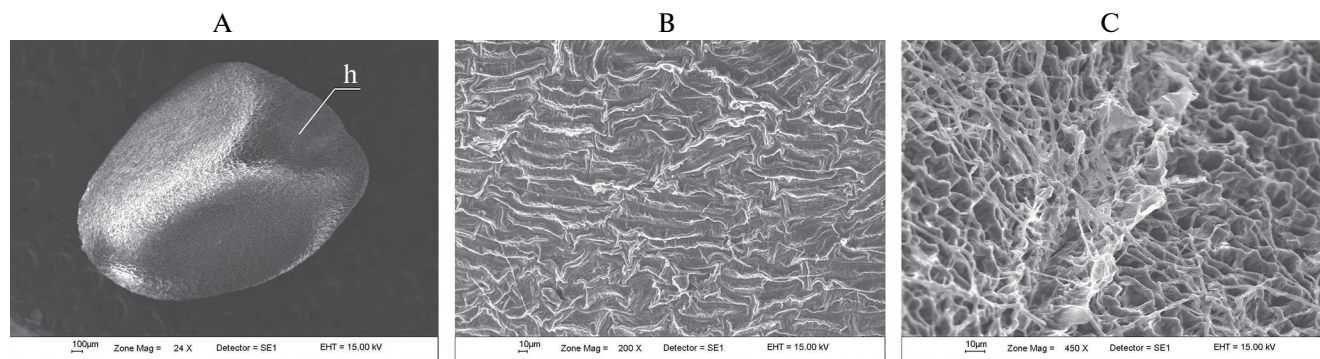


Рис. 1. Семя *Cuscuta japonica*. А — общий вид семени с вентральной стороны, В — клетки экзотесты на вентральной стороне семени, С — фрагмент рубчика семени; h — рубчик семени.

Fig. 1. Seed of *Cuscuta japonica*. А — general view of the seed from the ventral side, В — exotesta cells on the ventral side of the seed, С — fragment of the seed hilum; h — seed hilum.

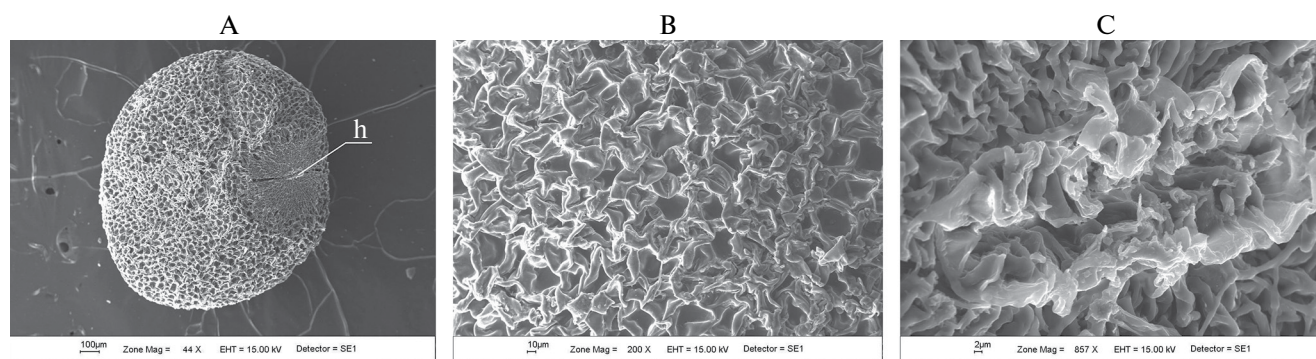


Рис. 2. Семя *Cuscuta campestris*. А — общий вид семени с вентральной стороны, В — клетки экзотесты на вентральной стороне семени, С — рубчик семени; h — рубчик семени.

Fig. 2. Seed of *Cuscuta campestris*. А — general view of the seed from the ventral side, В — exotesta cells on the ventral side of the seed, С — seed hilum; h — seed hilum.

ные, расположены в виде паззла, антиклинальные стенки клеток экзотесты прямые или слегка изогнутые, (см. рис. 1В). Наружные периклинальные стенки клеток экзотесты слегка вогнутые. Поверхность антиклинальных и наружных периклинальных стенок (вторичная скульптура) поперечно-морщинистая. Цвет семян темно-коричневый (иногда до черного), поверхность — матовая. Рубчик удлиненный, широколинейный, вдавленный, хорошо видна трещина, не окруженная валиком (рис. 1С). Околорубчиковая область треугольной формы с закругленными краями. Средний размер семени 2.17×1.57 мм.

Распространение на Дальнем Востоке России: Амурская и Еврейская автономная области, Хабаровский и Приморский края (Aistova, Leusova, 2015).

Cuscuta campestris

Форма семян варьирует от обратнойцевидной до почти шаровидной (рис. 2А). Количество семян в коробочке — 1–4 (чаще 4) шт. Поверхность семян шероховатая, точно-ямчатая, первичная скульптура неправильно сетчато-ямчатая (рис. 2В). Антиклинальные стенки клеток экзотесты прямые или слегка извилистые, неодинаковой толщины; периклинальные стенки вогнутые, имеют ровную поверхность. Вентральная сторона семени плоская, ее поверхность ближе к рубчику глубоко-складчатая, не ямчатая. Семена от светло-коричневого (или желтовато-серого) до темно-коричневого цвета. Поверхность — матовая. Рубчик хорошо заметный, округлый, на вен-

тральной стороне семени выпуклый, слабо изогнутый, в центре рубчиковой области имеется щель, окруженная валиком (рис. 2С). Средний размер семени 1.28×1.4 мм.

Распространение на Дальнем Востоке России: Амурская область, Хабаровский и Приморский края (Aistova, Leusova, 2015).

Cuscuta europaea

Форма семян от обратнойцевидной до шарообразной (рис. 3А). Количество семян 1–4 шт. в коробочке. На вентральной стороне семени хорошо видны широко овальные грани, которые могут быть от слабо вдавленных или почти плоских до вдавленных. Поверхность семени шероховатая, первичная скульптура неправильно-мелкосетчатая или мелкосетчатая (рис. 3В). Антиклинальные стенки клеток экзотесты приподнятые, прямые или слегка изогнутые, с поперечно морщинистой поверхностью, имеют примерно одинаковую толщину; наружные периклинальные стенки слабоскладчатые, глубоко вогнутые. Цвет семени коричневый, поверхность — матовая. Рубчик семени хорошо заметный, выпуклый, округлый (рис. 3С), щель окружена валиком. Трещина короткая, хорошо заметная, находится в границах рубчика. Средний размер семени 1.13×1.25 мм.

Распространение на Дальнем Востоке России: Амурская область, Хабаровский и Приморский края, о. Сахалин (Aistova, Leusova, 2015).

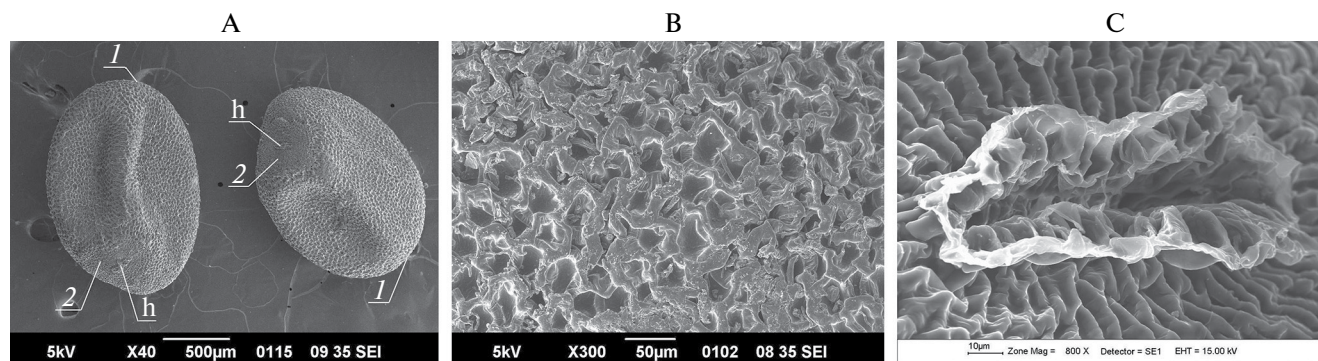


Рис. 3. Семя *Cuscuta europaea*. А — общий вид семени с дорсальной (1) и вентральной (2) сторон: h — рубчик семени; В — клетки экзотесты на вентральной стороне семени, С — рубчик семени.

Fig. 3. Seed of *Cuscuta europaea*. А — general view of the seed from the dorsal (1) and ventral (2) sides: h — seed hilum; В — exotesta cells on the ventral side of the seed, С — seed scar.

Cuscuta tinei

Семена могут иметь эллипсоидальную или шаровидную форму. Количество семян 1–4 (чаще 4) шт. в коробочке. Дорсальная сторона выпуклая, вентральная — слегка вдавленная или вогнутая (рис. 4А). Поверхность семян мелкосетчатая, первичная скульптура сетчато-ямчатая (рис. 4В). Поверхность антиклинальных стенок клеток экзотесты сильно скульптурирована, в основном с хаотично ориентированными неравномерными складками, местами поперечно морщинистая или желобчатая. Наружные периклинальные стенки вогнутые, слабоморщинистые. Цвет семени от серовато-желтого до коричневого, поверхность — матовая. Рубчик семени слабозаметный, слегка вдавленный (рис. 4С). Трещина короткая, хоро-

шо заметная, окружена валиком. Средний размер семени 1.40×1.30 мм.

Распространение на Дальнем Востоке России: Амурская область (АВГИ), Приморский край (Aistova, Leusova, 2015).

Основываясь на вышеприведенных данных, составлен ключ для идентификации семян.

1 + Семенная кожура сетчато-ямчатая, клетки экзотесты более или менее изодиаметрические.....2

– Семенная кожура сетчатая, клетки экзотесты прямоугольные.....*C. japonica*

2 + Поверхность клеточных стенок экзотесты слегка морщинистая.....3

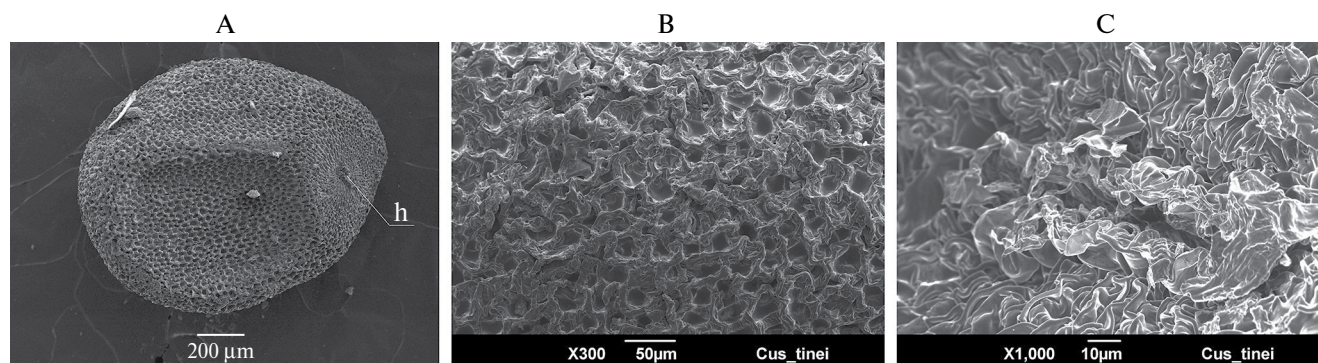


Рис. 4. Семя *Cuscuta tinei*. А — общий вид семени с вентральной стороны, В — клетки экзотесты на вентральной стороне семени, С — рубчик семени; h — рубчик семени.

Fig. 4. Seed of *Cuscuta tinei*. А — general view of the seed from the ventral side, В — exotesta cells on the ventral side of the seed, С — seed hilum; h — seed hilum.

ОБСУЖДЕНИЕ

– Поверхность клеточных стенок экзотесты гладкая.....*C. campestris*

3 + Поверхность антиклинальных клеточных стенок экзотесты поперечно морщинистая.....*C. europaea*

– Поверхность антиклинальных клеточных стенок экзотесты желобчатая, с хаотично ориентированными неравномерными складками...*C. tinei*

Сравнительный анализ литературных данных (Dobrokhotov, 1961; Bojňanský, Fargašová, 2007; Kanwal et al., 2010 и т. д.) и собственных исследований (табл. 1), показывает, что семена изучаемых видов могут варьировать по разным параметрам. Размеры семян *Cuscuta japonica* по нашим наблюдениям оказались меньше, чем указывает-

Таблица 1. Морфологическая характеристика семян рода *Cuscuta* по литературным и авторским данным

Table 1. Morphological characteristics of seeds of the genus *Cuscuta* according to published and original data

Автор, год Author, year	Средний размер (мм) Average size (mm)	Цвет Color	Форма Shape	Поверхность Surface	Семенной рубчик Seed hilum
<i>C. campestris</i>					
Dobrokhotov, 1961	1.25–2.5 × 1–1.5	Серовато-желтый или желтовато-коричневый Grayish yellow or yellowish brown	Неправильно шаровидная Irregularly spherical	Мелкобугорчатая, шероховатая, в основании рубчика темная Finely tuberculate, rough, dark at the hilum base	Изогнуто-овальный, несколько косо расположенный, светлый Curved-oval, somewhat obliquely located, light
Bojňanský, Fargašová, 2007	1.1–1.3 × 0.9–1.1	Желтовато-серый или коричневый Yellowish gray or brown	Неправильно сферическая Irregularly spherical	Шероховатая Rough	Беловатый Whitish
Kanwal et al., 2010	1–1.5 × 1–1.5	Светло- или темно-коричневый Light or dark brown	Угловатая, обратно-почкообразная Angular, reversed kidney-shaped	Ямчатая, черная в основании рубчика Pitted, black at the hilum base	Расположенный под основанием (или базальной мембраной) Located beneath the base (or basement membrane)
Hamed, 2005	—	Коричневый Brown	Шаровидная Spherical	Шероховатая Rough	Заметный Clearly visible
Barkalov, 1995	1.2–1.5	—	Овальная Oval	—	—
Авторские данные Original data	1.28 × 1.4	Светло-коричневый (желтовато-серый) или темно-коричневый Light brown (yellowish gray) or dark brown	Обратнойцевидная или почти шаровидная Obovoid or almost spherical	Шероховатая, точно-ямчатая Rough, punctate-pitted	Заметный, округлый, выпуклый, слабо изогнутый Clearly visible, rounded, convex, slightly curved
<i>C. europaea</i>					
Dobrokhotov, 1961	1–1.5 × 0.75–1.25	Серовато-коричневый или желтовато-коричневый (или темных тонов) Grayish-brown or yellowish-brown (or dark colors)	Шаровидно-угловатая, к основанию слегка суженная Spherical-angular, slightly narrowed towards the base	Губчато-шероховатая, ямчато-точечная Spongy-rough, pitted-punctate	Косой, округлый, слабоуглубленный, иногда со светлой бородавочкой в центре Oblique, rounded, slightly impressed, sometimes with a light wart in the center
Bojňanský, Fargašová, 2007	1.1–1.3 × 0.9–1.1	Серовато- или темно-коричневый Grayish brown or dark brown	Почти сферическая или обратнойцевидная Subspherical or obovoid	Шероховатая Rough	Округлый Rounded

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Автор, год Author, year	Средний размер (мм) Average size (mm)	Цвет Color	Форма Shape	Поверхность Surface	Семенной рубчик Seed hilum
Kanwal et al., 2010	1.5 × 0.5–1	Темно коричнево-черный Dark brown-black	Угловатая, широко обратно-шаровидная Angular, broadly reversed spherical	Альвеолярная, темная возле рубчика Alveolar, dark near the hilum	Расположенный под основанием (или базальной мембраной) Located beneath the base (or basement membrane)
Barkalov, 1995	1–1.2	—	Округлая Rounded	Шероховатая Rough	—
Авторские данные Original data	1.13 × 1.25	Коричневый Brown	Обратнояйцевидная или шарообразная Obovoid or spherical	Шероховатая Rough	Хорошо заметный, выпуклый, округлый Clearly visible, convex, rounded
<i>C. tinei</i>					
Dobrokhotoy, 1961	1.5 × 1 × 1.25	Желтая, серовато-желтая или коричневая Yellow, grayish yellow or brown	Шаровидно-угловатая, неправильная, к основанию слегка суженная Spherical-angular, irregular, slightly narrowed towards the base	Точечно-губчатая Punctate-spongy	Косой, продолговатый, в виде двойной черточкой на фоне округлого пятна Oblique, oblong, in the form of double dash against a rounded spot
Bojňanský, Fargašová, 2007	1.4–1.6 × 1.1–1.3	Светло- или темно- коричневый Light brown or dark brown	Эллипсоидная или шаровидная Ellipsoidal or spherical	Мелко сетчато- вдавленная (ямчатая) Finely reticulate- indented (pitted)	Округлый Rounded
Barkalov, 1995	до 1.5 up to 1.5	—	Неправильно овальная Irregularly oval	Шероховатая Rough	—
Авторские данные Original data	1.40 × 1.30	Серовато-желтый или коричневый Grayish yellow or brown	Эллипсоидальная или шаровидная Ellipsoidal or spherical	Мелкосетчатая Finely reticulate	Слабозаметный, слегка вдавленный Poorly visible, slightly impressed
<i>C. japonica</i>					
Inkyu Park et al., 2019	—	—	Грушевидная или практически плоская Pear-shaped or almost flat	Шероховатая Rough	Хорошо заметный Clearly visible
Reed, Hughes, 1977	2.5–3 × 2–3	Бледно-соломенный или черноватый Pale straw-yellow or blackish	—	—	Хорошо заметный, вдавленный Clearly visible, impressed
Barkalov, 1995	2 × 2.5–3	—	Округло-яйцевидная Rounded-ovoid	Шероховатая Rough	—
Авторские данные Original data	2.17 × 1.57	Темно-коричневый (иногда до черного) Dark brown (sometimes to black)	Эллипсоидальная или неправильно- шаровидная Ellipsoidal or irregularly spherical	Шероховатая Rough	Удлиненный, широколинейный, вдавленный Elongated, wide-linear, depressed

ся в литературе (см. табл. 1). Для остальных видов размеры соответствовали данным других исследователей, с небольшими отклонениями. Цвет, форма, поверхность семян и форма рубчика у изученных образцов видоспецифичны (см. ключ для определения видов и описание) и частично совпадали с данными более ранних исследований (см. табл. 1).

Что касается поверхности семенной кожуры, то М. Olszewski с соавторами (Olszewski et al., 2020) выделили два типа ее скульптуры у семян повилик. Для типа I, который встречается в подроде *Monogyna*, характерны прямоугольные удлиненные эпидермальные клетки, причем параллельные группы из 2–6 таких клеток перпендикулярны длинной оси подобных групп клеток. Клетки экзотесты в подроде *Monogyna* (тип I) морфологически неизменны, не подвержены влиянию сухости и влажности. В отличие от него, для типа II, который встречается в под родах *Cuscuta*, *Pachystigma* и *Grammica*, характерны более или менее изодиаметрические эпидермальные клетки, которые могут изменять свою морфологию, чередуя два состояния: либо ямчатые (вогнутые), когда семена сухие, либо с куполообразной наружной периклиальной стенкой, бугорчатые = сосочковидные (выпуклые), когда семена увлажнены.

Сравнивая полученные нами результаты с типификацией М. Olszewski с соавторами (Olszewski et al., 2020), мы отметили, что клетки экзотесты изучаемых видов имели разные размер и форму. Размер наружных эпидермальных стенок клеток экзотесты *Cuscuta japonica* составлял 71–104 × 9–20 μm, что соответствует описаниям М. Olszewski с соавторами (Olszewski et al., 2020) и позволяет отнести скульптуру семенной кожуры *C. japonica* к типу I, который характеризует виды подрода *Monogyna*.

В типе II скульптуры поверхности семенной кожуры форма клеток экзотесты была разной. Так у *Cuscuta campestris* клетки неправильно-полигональные, размер наружных эпидермальных стенок клеток экзотесты – 42–60 × 34–56 μm; у *C. tinei* форма клеток овальная, размер наружных эпидермальных клеток – 22–44 × 22–26.5 μm; у *C. europaee* – многоугольная, размер наружных эпидермальных стенок клеток экзотесты – 34–48 × 28–36 μm, что также соответствует описаниям М. Olszewski с соавторами (Olszewski et al., 2020) для видов под родов *Grammica* и *Cuscuta*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами исследования показали, что семена четырех представителей рода *Cuscuta* имеют характерные отличительные морфологические особенности, удовлетворяющие цели идентификации видов в лабораторных условиях при наличии сканирующего электронного микроскопа (форма, размер, цвет семени, поверхность семенной кожуры, рубчика, форма антиклиальной и периклиальной стенок клетки и т. д.) и частично совпадают с литературными данными.

Составленный нами идентификационный ключ может быть использован в качестве дополнительного материала для более точного разграничения и диагностики 4 видов рода *Cuscuta* при флористических, таксономических исследованиях, а также в фитосанитарных лабораториях, работающих непосредственно с семенным материалом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н. Г.В. Таловиной (ВИР, Санкт-Петербург) за ценные рекомендации в написании статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ проект: № 1021060307535-7-1.6.11 (АФ БСИ ДВО РАН), № 122041800128-5 (ИГиП ДВО РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aistova, Leusova] Аистова Е.В., Леусова Н.Ю. 2015. Род *Cuscuta* L. в Восточной Азии. — *Turczaninowia*. 18(2): 111–128.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. The angiosperm phylogeny group. 2003. — *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399–436.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. The angiosperm phylogeny group. 2009. — *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105–121.
- [Ayrapetyan] Айрапетян А.М. 2010. Морфология пыльцы рода *Cuscuta* L. — Ученые записки Ереванского гос. ун-та. Серия химия и биология. 1: 42–49.
- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 1995. Семейство Повиликовые — *Cuscutaceae* Dum. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб. С. 279–284.
- Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. — *Nord. J. Bot.* 1: 345–355.

- Bojňanský V., Fargašová A. 2007. Atlas of seeds and fruits of central and east-european flora. The Carpathian Mountains Region. Springer. 1046 p.
- Chrtěk J., Osbornova J. 1991. Notes on the Synanthropic Plants of Egypt. 3. *Grammica campestris* and other species of family Cuscutaceae. — Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. 26: 287 — 314.
- Costea M., Garcia M.A., Stefanovic S. 2015. A phylogenetically based infrageneric classification of the parasitic plant genus *Cuscuta* (Dodders, Convolvulaceae). — Systematic Botany. 40(1): 269–285.
<https://doi.org/10.1600/036364415X686567>
- Costea M., Nesom G.L., Stefanovic S. 2006. Taxonomy of the *Cuscuta pentagona* complex (Convolvulaceae) in North America. — Sida. 22(1): 151–175.
- Costea M., Tardif F.J. 2006. The biology of Canadian weeds. 133. *Cuscuta campestris* Yuncker, *C. gronovii* Willd. ex Schult., *C. umbrosa* Beyr. ex Hook., *C. epithymum* (L.) L. and *C. epilinum* Weihe. — Canadian Journal Plant Science. 86: 293–316.
- Costea M., Stefanović S., García M.A., De La Cruz S., Casazza M.L., Green A.J. 2016. Waterfowl endozoochory: an overlooked long-distance dispersal mode for *Cuscuta* (dodder). — Am. J. Bot. 103(5): 957–962.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500507>
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. 262 p.
- [Danilova, Kirpichnikov] Данилова М.Ф., Кирпичников М.Э. 1985. Словарь терминов. В кн.: Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Т. 1. Л. 317 с.
- [Dobrokhoto] Доброхотов В.Н. 1961. Семена сорных растений. Определитель (справочник). М. 464 с.
- Elsiddig M.A., Mahadi Y.M., Mohamed E.H., Alamin S.E., Alrahim A.I.A., Haroun N.E., Eltayeb A.H., Ibraheem Y.M. 2018. Genetic diversity of dodder (*Cuscuta* spp.) collected from Khartoum and Gezira states. — International Journal of Scientific and Research Publications. 8(12): 634–640.
<https://doi.org/10.29322/IJSRP.8.12.2018.p8482>
- Gaertner E.E. 1950. Studies of seed germination, seed identification, and host relationships in dodders, *Cuscuta* spp. — Mem Cornell Univ Agri Exp Station. 294: 1–56.
- García M.A., Costea M., Kuzmina M., Stefanović S. 2014. Phylogeny, character evolution, and biogeography of *Cuscuta* (dodders; Convolvulaceae) inferred from coding plastid and nuclear sequences. — Am. J. Bot. 101(4): 670–690.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1300449>
- Hamed K.A. 2005. Pollen and seed characters of certain *Cuscuta* species growing in Egypt with a reference to a taxonomic treatment of the genus. — International Journal of Agriculture and Biology. 7(3): 325–332.
- Ho A., Costea M. 2018. Diversity, evolution and taxonomic significance of fruit in *Cuscuta* (dodder, Convolvulaceae); the evolutionary advantages of indehiscence. — Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 32: 1–17.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.02.001>
- Inkyu Park, Jun-Ho Song, Sungyu Yang, WookJin Kim, Goya Choi, Byeong Cheol Moon. 2019. *Cuscuta* species identification based on the morphology of reproductive organs and complete chloroplast genome sequences. — International Journal of Molecular Sciences. 20: 2726.
<https://doi.org/10.3390/ijms20112726>
- Kanwal D., Abid R., Qaiser M. 2010. The seed atlas of Pakistan-III. Cuscutaceae. — Pakistan Journal of Botany. 42(2): 703–709.
<https://doi.org/10.3390/ijms20112726>
- [Кеу...] Определитель растений Приморья и Приамурья. 1966. М. —Л. 491 с.
- [Комаров, Клобукова-Алисова] Комаров В.Л., Клобукова-Алисова Е.Н. 1932. Определитель растений Дальневосточного края. Т. 2. Л. С. 623–1175.
- Lyshede O.B. 1984. Seed structure and germination in *Cuscuta pedicellate* and *C. campestris*. — Nordic Journal of Botany. 4: 69–74.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1984.tb01992.x>
- Lyshede O.B. 1992. Studies on mature seeds of *Cuscuta pedicellate* and *C. campestris* by electron microscopy. — Annals of Botany. 69(4): 365–371.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088353>
- [Маак] Маак Р.К. 1861. Путешествие по долине реки Уссури, совершенное по поручению сибирского отдела Императорского русского географического общества. Т. 1. СПб. 240 с.
- McNeal J.R., Arumugunathan K., Kuehl J.V., Boore J.L., de Pamphilis C.W. 2007. Systematics and plastid genome evolution of the cryptically photosynthetic parasitic plant genus *Cuscuta* (Convolvulaceae). — BMC Biology. 5: 55.
<https://doi.org/10.1186/1741-7007-5-55>
- Nickrent D.L., Musselman L.J. 2004. Introduction to parasitic flowering plants. The plant health instructor. <http://www.apsnet.org/edcenter/intropp/Pathogen-Groups/Pages/ParasiticPlants.aspx>
<http://dx.doi.org/10.1094/PHI-I-2004-0330-01>
- [Никитин] Никитин В.В. 1983. Сорные растения флоры СССР. Л. 454 с.
- Olszewski M. 2019. Diversity and Evolution of Seeds in *Cuscuta* (dodders, Convolvulaceae): Morphology and structure. Theses and Dissertations (Comprehensive). 111 p.
<https://scholars.wlu.ca/etd/2186>
- Olszewski M., Dilliot M., García-Ruiz I., Bendarvandi B., Costea M. 2020. *Cuscuta* seeds: Diversity and evolution, value for systematics/identification and exploration of allometric relationships. — PLoS ONE. 15(6): 1–23.
<https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0234627>
- [Плиско] Плиско М.А. 2010. Семейство Cuscutaceae. Сравнительная анатомия семян. Двудольные. Lamiidae, Asteridae. Т. 7. СПб. С. 183–191.

- Reed C., Hughe R. 1977. Economically Important Foreign Weeds. Agricultural Handbook Agricultural Research Service, Animal and Plant Health Inspection Service, United States Department of Agriculture. 498: 746.
- Sarić-Krsmanović M., Vrbničanin S. 2017. Field dodder life cycle and interaction with host plants. — *Pestic. Phyto-med.* (Belgrade). 32(2): 95–103.
<https://doi.org/10.2298/PIF1702095S>
- Shena G., Liua N., Zhanga J., Xua Y., Baldwin I.T., Wu J. 2020. *Cuscuta australis* (dodder) parasite eavesdrops on the host plants' FT signals to flower. — *PNAS*. 117(37): 23125–23130.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2009445117/-/DCSupplemental>
- Simões A.R.G., Eserman L.A., Zuntini A.R., Chattrou L.W., Utteridge T.M.A., Maurin O., Rokni S., Roy S., Forest F., Baker W.J., Stefanovic S. 2022. A bird's eye view of the systematics of Convolvulaceae: novel insights from nuclear genomic data. — *Frontiers in Plant Science*. 13: 889–988.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.889988>
- Stefanovic S., Krueger L., Olmstead R.G. 2002. Monophyly of the Convolvulaceae and circumscription of their major lineages based on DNA sequences of multiple chloroplast loci. — *Am. J. Bot.* 89(9): 1510–1522.
<https://doi.org/10.3732/ajb.89.9.1510>
- Stefanovic S., Kuzmina M., Costea M. 2007. Delimitation of major lineages within *Cuscuta* subgenus *Grammica* (Convolvulaceae) using plastid and nuclear DNA sequences. — *Am J. Bot.* 94(4): 568–589.
- Stefanovic S., Olmstead R.G. 2004. Testing the Phylogenetic Position of a Parasitic Plant (*Cuscuta*, Convolvulaceae, Asteridae): Bayesian Inference and the Parametric Bootstrap on Data Drawn from Three Genomes. — *Systematic Biology*. 53(3): 384–399.
<https://doi.org/10.1080/10635150490445896>
- Takhtajan A. 2009. Flowering Plants. Second Edition. Netherlands. 872 p.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л. 236 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. Л. 439 с.
- [Terekhin] Терехин Э.С. 1977. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л. 220 с.
- [Terekhin] Терехин Э.С., Котов В.А. 1988. Эмбриология *Cuscuta japonica* (Cuscutaceae). — *Бот. журн.* 73(2): 222–230.
- [Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1966. Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М. 479 с.
- [Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. М. 672 с.
- [Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1985. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока. Флористические исследования в разных районах СССР. М. С. 139–200.
- Welsh M., Stefanovic S., Costea M. 2010. Pollen evolution and its taxonomic significance in *Cuscuta* (dodders, Convolvulaceae). — *Plant Systematics and Evolution*. 285: 83–101.
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0259-4>
- Yuncker T.G. 1932. The genus *Cuscuta*. — *Torrey Botanical Society*. 18: 113–331.
- Zare G., Dönmez Ali.A. 2020. *Cuscuta campestris* Yunck. Morphology, anatomy and traditional use in Turkey. — *Hacettepe University Journal of the Faculty of Pharmacy*. 40(1): 1–10.

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SEEDS OF FOUR SPECIES OF THE GENUS *CUSCUTA* (CUSCUTACEAE) OF THE AMUR REGION

E. V. Lesik^{1,*}, I. A. Kreshchenok^{2,**}, N. Yu. Leusova^{3,***}, G. F. Darman^{1,****}

¹Amur Branch of Botanical Garden-Institute FEB RAS
Ignatievskoye Hwy., 2nd km, Blagoveshchensk, 675000, Russia

²Amur State Medical Academy
Gor'kogo Str., 95, Blagoveshchensk, 675000, Russia

³Institute of Geology and Nature Management FEB RAS
Relochny Lane, 1, Blagoveshchensk, 675000, Russia

*e-mail: stork-e@yandex.ru

**e-mail: ikreshhenok@yandex.ru

***e-mail: leusova@mail.ru

****e-mail: gfdarman@yandex.ru

The genus *Cuscuta* is one of the complex taxonomic groups of flowering plants. This paper presents the results of the study of the seed morphology and the seed coat sculpture of the *Cuscuta campestris* Yanck.,

C. tinei Inzenga, *C. japonica* Choisy, *C. europaea* L., occurring in the Amur Region. The study of the seed external structure has shown that the color, shape, the characteristics of the seed surface and the shape of the hilum are species-specific. The seed hilum in *C. japonica*, *C. campestris*, *C. europaea* is clearly visible, while in *C. tinei* it is barely noticeable, slightly depressed. Based on morphological characteristics, a short key has been compiled to identify the studied species of the genus *Cuscuta* by their seeds.

Keywords: identification key, seed morphology, morphological characteristics of seeds, dodder, scanning electron microscopy

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their sincere gratitude to Ph.D. G.V. Talovina (VIR, St. Petersburg) for valuable advice when writing the article.

This study was supported by the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, projects No. 1021060307535-7-1.6.11 (Amur Branch of Botanical Garden-Institute FEB RAS), No. 122041800128-5 (Institute of Geology and Nature Management FEB RAS).

REFERENCES

- Aistova E.V., Leusova N.Yu. 2015. Genus *Cuscuta* L. in East Asia. — Turczaninowia. 18(2): 111–128 (In Russ.).
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. The angiosperm phylogeny group. 2009. — Bot. J. Linn. Soc. 161: 105–121.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. The angiosperm phylogeny group. 2003. — Bot. J. Linn. Soc. 141: 399–436.
- Ayrapetyan A.M. 2010. Morfologiya pyl'tsy roda *Cuscuta* L. [Pollen morphology of the genus *Cuscuta* L.]. — Uchenyye zapiski Yerevanskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya khimiya i biologiya. 1: 42–49 (In Russ.).
- Barkalov V.J. 1995. Semeystvo Povilikovyye — Cuscutaceae Dum. 1995. Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Family Cuscutaceae Dum. Vascular plants of the Soviet Far East]. Saint-Petersburg. Vol. 7. P. 279–284 (In Russ.).
- Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. — Nord. J. Bot. 1: 345–355.
- Bojňanský V., Fargašová A. 2007. Atlas of seeds and fruits of central and east-european flora. The Carpathian Mountains Region. 1046 p.
- Chrtěk J., Osbornova J. 1991. Notes on the Synanthropic Plants of Egypt. 3. *Grammica campestris* and other species of family Cuscutaceae. — Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. 26: 287–314.
- Costea M., Garcia M.A., Stefanovic S. 2015. A phylogenetically based infrageneric classification of the parasitic plant genus *Cuscuta* (Dodders, Convolvulaceae). — Systematic Botany. 40(1): 269–285. <https://doi.org/10.1600/036364415X686567>
- Costea M., Nesom G.L., Stefanovic S. 2006. Taxonomy of the *Cuscuta pentagona* complex (Convolvulaceae) in North America. — Sida. 22(1): 151–175.
- Costea M., Tardif F.J. 2006. The biology of Canadian weeds. 133. *Cuscuta campestris* Yuncker, *C. gronovii* Willd. ex Schult., *C. umbrosa* Beyr. ex Hook., *C. epithymum* (L.) L. and *C. epilinum* Weihe. — Canadian Journal Plant Science. 86: 293–316.
- Costea M., Stefanović S., García M.A., De La Cruz S., Casazza M.L., Green A.J. 2016. Waterfowl endozoochory: an overlooked long-distance dispersal mode for *Cuscuta* (dodder). — Am. J. Bot. 103(5): 957–962. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500507>
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. 262 p.
- Danilova M.F., Kirpichnikov M.E. 1985. Slovar' terminov. Sravnitel'naya anatomiya semyan [Dictionary of terms. In: Comparative Anatomy of Seeds]. Monocotyledons. Vol. 1. L. 317 p. (In Russ.).
- Dobrohotov V.N. 1961. Semena sornykh rasteniy. Opredeletel' (spravochnik) [Weed seeds. Determinant (reference book)]. Moscow. 464 p. (In Russ.).
- Elsiddig M.A., Mahadi Y.M., Mohamed E.H., Alamin S.E., Alrahim A.I.A., Haroun N.E., Eltayeb A.H., Ibraheem Y.M. 2018. Genetic diversity of dodder (*Cuscuta* spp.) collected from Khartoum and Gezira states. — International Journal of Scientific and Research Publications. 8(12): 634–640. <https://doi.org/10.29322/IJSRP.8.12.2018.p8482>
- García M.A., Costea M., Kuzmina M., Stefanović S. 2014. Phylogeny, character evolution, and biogeography of *Cuscuta* (dodders; Convolvulaceae) inferred from coding plastid and nuclear sequences. — Am. J. Bot. 101(4): 670–690. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300449>
- Gaertner E.E. 1950. Studies of seed germination, seed identification, and host relationships in dodders, *Cuscuta* spp. — Mem Cornell Univ Agri Exp Station. 294: 1–56.
- Hamed K.A. 2005. Pollen and seed characters of certain *Cuscuta* species growing in Egypt with a reference to a taxonomic treatment of the genus. — International Journal of Agriculture and Biology. 7(3): 325–332.

- Ho A., Costea M. 2018. Diversity, evolution and taxonomic significance of fruit in *Cuscuta* (dodder, Convolvulaceae); the evolutionary advantages of indehiscence. — *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 32: 1–17.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.02.001>
- Inkyu Park, Jun-Ho ong, Sungyu Yang, WookJin Kim, Goya Choi, Byeong Cheol Moon. 2019. *Cuscuta* species identification based on the morphology of reproductive organs and complete chloroplast genome sequences. — *International Journal of Molecular Sciences*. 20: 2726.
<https://doi.org/10.3390/ijms20112726>
- Kanwal D., Abid R., Qaiser M. 2010. The seed atlas of Pakistan-III. Cuscutaceae. — *Pakistan Journal of Botany*. 42(2): 703–709.
<https://doi.org/10.3390/ijms20112726>
- Komarov V.L., Klobukova-Alisova E.N. 1932. *Opredelitel' rastenij Dal'nevostochnogo kraja* [Key for plants of the Far Eastern region of the USSR]. Leningrad. Vol. 2. P. 623–1175 (In Russ.).
- Lyshede O.B. 1984. Seed structure and germination in *Cuscuta pedicellate* and *C. campestris*. — *Nordic Journal of Botany*. 4: 69–74.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1984.tb01992.x>
- Lyshede O.B., 1992. Studies on mature seeds of *Cuscuta pedicellate* and *C. campestris* by electron microscopy. — *Annals of Botany*. 69(4): 365–371.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088353>
- Maak R.K. 1861. *Puteshestviye po doline reki Ussuri, sovershennoye po porucheniyu sibirskogo otdela Imperatorskogo russkogo geograficheskogo obshchestva* [Journey through the valley of the Ussuri River, commissioned by the Siberian Department of the Imperial Russian Geographical Society]. Saint-Petersburg. Vol. 1. 240 p. (In Russ.).
- McNeal J.R., Arumugunathan K., Kuehl J.V., Boore J.L., de Pamphilis C.W. 2007. Systematics and plastid genome evolution of the cryptically photosynthetic parasitic plant genus *Cuscuta* (Convolvulaceae). — *BMC Biology*. 5: 55.
<https://doi.org/10.1186/1741-7007-5-55>
- Nickrent D.L., Musselman L.J. 2004. Introduction to parasitic flowering plants. The plant health instructor. <http://www.apsnet.org/edcenter/intropp/Pathogen-Groups/Pages/ParasiticPlants.aspx>
<http://dx.doi.org/10.1094/PHI-I-2004-0330-01>
- Nikitin V.V. 1983. *Sornyye rasteniya flory SSSR* [Weeds of the flora of the USSR]. Leningrad. 454 p. (In Russ.).
- Olszewski M. 2019. Diversity and Evolution of Seeds in *Cuscuta* (dodders, Convolvulaceae): Morphology and structure. Theses and Dissertations (Comprehensive). 111 p.
<https://scholars.wlu.ca/etd/2186>
- Olszewski M., Dilliot M., García-Ruiz I., Bendarvandi B., Costea M. 2020. *Cuscuta* seeds: Diversity and evolution, value for systematics/identification and exploration of allometric relationships. — *PLoS ONE*. 15(6): 1–23.
<https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0234627>
- Opredelitel' rasteniy Primor'ya i Priamur'ya [Key to plants of Primorye and Amur region.]. 1966. Moscow–Leningrad. 491 p. (In Russ.).
- Plisko M.A. *Semeystvo Cuscutaceae. Sravnitel'naya anatomiya semyan. Dvudol'nye. Lamiidae, Asteridae*. 2010 [Family Cuscutaceae. Comparative anatomy of seeds. Dicotyledonous. Lamiidae, Asteridae]. Saint-Petersburg. Vol. 7. P. 183–191 (In Russ.).
- Reed C., Hughe R. 1977. Economically Important Foreign Weeds. Agricultural Handbook Agricultural Research Service, Animal and Plant Health Inspection Service, United States Department of Agriculture. 498: 746.
- Sarić-Krsmanović M., Vrbničanin S. 2017. Field dodder life cycle and interaction with host plants. — *Pestic. Phytomed. (Belgrade)*. 32(2): 95–103.
<https://doi.org/10.2298/PIF1702095S>
- Shena G., Liua N., Zhanga J., Xua Y., Baldwin I.T., Wu J. 2020. *Cuscuta australis* (dodder) parasite eavesdrops on the host plants' FT signals to flower. — *PNAS*. 117(37): 23125–23130.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2009445117/-/DCSupplemental>
- Simões A.R.G., Eserman L.A., Zuntini A.R., Chatrou L.W., Utteridge T.M.A., Maurin O., Rokni S., Roy S., Forest F., Baker W.J., Stefanovic S. 2022. A bird's eye view 'of the systematics of Convolvulaceae: novel insights from nuclear genomic data. — *Frontiers in Plant Science*. 13: 889–988.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.889988>
- Stefanovic S., Krueger L., Olmstead R.G. 2002. Monophyly of the Convolvulaceae and circumscription of their major lineages based on DNA sequences of multiple chloroplast loci. — *American Journal of Botany*. 89(9): 1510–1522.
<https://doi.org/10.3732/ajb.89.9.1510>
- Stefanovic S., Kuzmina M., Costea M. 2007. Delimitation of major lineages within *Cuscuta* subgenus *Grammica* (Convolvulaceae) using plastid and nuclear DNA sequences. — *Am. J. Bot.* 94(4): 568–589.
- Stefanovic S., Olmstead R.G. 2004. Testing the Phylogenetic Position of a Parasitic Plant (*Cuscuta*, Convolvulaceae, Asteridae): Bayesian Inference and the Parametric Bootstrap on Data Drawn from Three Genomes. — *Systematic Biology*. 53(3): 384–399.
<https://doi.org/10.1080/10635150490445896>
- Takhtajan A. 2009. Flowering Plants. Second Edition. Netherlands. 872 p.
- Takhtajan A.L. 1964. *Osnovy evolyucionnoj morfologii pokrytosemnykh* [Fundamentals of evolutionary morphology of angiosperms]. Moscow–Leningrad. 236 p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1987. *Sistema magnoliofitov* [Magnoliophyte system]. Leningrad. 439 p. (In Russ.).
- Terekhin E.S. 1977. *Parazitnyye tsvetkovyye rasteniya: evolyutsiya ontogeneza i obraz zhizni* [Parasitic flowering plants: the evolution of ontogeny and lifestyle]. Leningrad. 220 p. (In Russ.).

- Terekhin E.S., Kotov V.A. Embryology of *Cuscuta japonica* (Cuscutaceae). — Bot. Zhurn. 73(2): 222–230 (In Russ.).
- Voroshilov V.N. 1966. Flora sovetskogo Dal'nego Vostoka (konspekt s tablicami dlya opredeleniya vidov) [Flora of the Soviet Far East (compendium with tables for identifying species)]. Moscow. 479 p. (In Russ.).
- Voroshilov V.N. 1982. Opredelitel' rasteniy sovetskogo Dal'nego Vostoka [Key to plants of the Soviet Far East]. Moscow. 672 p. (In Russ.).
- Voroshilov V.N. 1985. Spisok sosudistyh rastenij sovetskogo Dal'nego Vostoka. Floristicheskie issledovaniya v raznyh rajonah SSSR [List of vascular plants of the Soviet Far East. Floristic research in different regions of the USSR.]. Moscow. P. 139–200 (In Russ.).
- Welsh M., Stefanovic S., Costea M. 2010. Pollen evolution and its taxonomic significance in *Cuscuta* (dodders, Convolvulaceae). — Plant Systematics and Evolution. 285: 83–101. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0259-4>
- Yuncker T.G. 1932. The genus *Cuscuta*. — Torrey Botanical Society. 18: 113–331.
- Zare G., Dönmez Ali.A. 2020. *Cuscuta campestris* Yunc. Morphology, anatomy and traditional use in Turkey. — Hacettepe University Journal of the Faculty of Pharmacy. 40(1): 1–10.