

УДК 581.47(582.998)

Кутикула семянков видов *Asteraceae* Cuticle of the cypselas of the *Asteraceae* species

Э. В. Бойко

E. V. Boyko

Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова Дальневосточного отделения Российской академии наук (ТИБОХ ДВО РАН), ведущий научный сотрудник, пр-т 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022, Россия

G. B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (PIBOC FEB RAS), leading researcher, 159, Pr-t 100-let Vladivostoku, Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: boyachen@mail.ru

Ключевые слова: Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ), конфокальный лазерный сканирующий микроскоп, семянки.

Key words: SEM, TEM, confocal laser scanning microscopy (CLSM), cypselas.

Аннотация. Представлены результаты морфологических и анатомических исследований семянков видов семейства *Asteraceae*. Установлено, что складчатость поверхности клеток экзокарпия семянков является проявлением не складок кутикулы, а выростов наружных стенок клеток экзокарпия. Приведено 6 типов эпикутикулярного воска, встречающихся на поверхности семянков. Установлено наличие кутикулы на поверхности экзотесты и эндосперма у исследованных видов.

Summary. Results of morphological and anatomic researches of cypselas of species of *Asteraceae* family are presented. It is established that the plicatum of a surface of cypsela exocarpium is manifestation not of folds of a cuticle, but outgrowths of external walls of cypsela exocarpium. The 6 types of epicuticularis wax which are found on a surface of cypselas are given. Existence of the cuticle on a surface of exotest and endosperm of the studied species is established.

Введение

Кутин вместе с погруженными в него восками образует кутикулу, которая покрывает наружные стенки эпидермальных клеток растения. Поверхность семянков видов семейства *Asteraceae* покрыта кутикулой разной толщины.

Поверхность внешних стенок клеток экзокарпия (поверхность кутикулы) может быть гладкой

или структурированной гранулами, чешуйками или хлопьями эпикутикулярного воска. Для семянков многих видов *Asteraceae* характерно наличие бороздчатой поверхности клеток экзокарпия. Бороздчатость поверхности наружных периклинальных стенок клеток плодовой оболочки или семенной кожуры объясняют складчатостью покрывающей ее кутикулы (Velez, 1981). W. Barthlott (1981) отметил, что структурно бороздчатость и микропапиллы могут возникать из различных частей стенки клетки. Он считает, что для диагностических целей может быть достаточно охарактеризовать микроскульптуру с помощью описательных терминов. Но при сравнительном систематическом анализе необходимо определить структурно наблюдаемую вторичную скульптуру. Характер вторичной скульптуры может быть установлен анализом тонких срезов при помощи трансмиссионного электронного микроскопа.

W. Barthlott et al. (1998), при анализе с помощью SEM кутикулярного воска у более чем 13000 видов, представляющих все основные группы семенных растений, выявили 23 типа воска. Авторами отмечено, что тонкие пленки воска широко распространены среди растений, а более толстые восковые слои встречаются редко.

О нахождении кутикулы на поверхности семенной кожуры и эндосперме плодов сложноцветных данных мало. J. Bruhl и C. Quinn (1990) отмечали, что эпидермис тесты *Cotula australis* (Sieber ex Spreng.) Hook. f. подобно эпидермису перикарпия покрыт четко выраженной кутикулой. В работе О. Яковлевой (Yakovleva, 2002) приведены результаты изучения с помощью трансмиссионного электронного микроскопа внутренней кутикулы диаспор 50 видов, относящихся к разным семействам и родам покрытосеменных растений, в том числе исследованы семянки шести видов рода *Artemisia* L. из семейства Asteraceae. Автор отмечает, что у семянок видов *Artemisia* толщина кутикулы на клетках эндосперма варьирует от 2,31 до 5,81 мкм. У *A. pycnorhiza* Ledeb. наиболее толстая кутикула (5,81 мкм) из всех исследованных видов разных семейств.

Задачей нашего исследования является установление строения кутикулы и эпикутикулярного воска на поверхности семянок, наличия кутикулы в тканях семянки и оценки значения строения кутикулы в таксономии семейства Asteraceae.

Материалы и методы

Материалом для карпологического исследования послужили семянки, собранные автором. Также использованы материалы Гербария лаборатории хемотаксономии Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б. Елякова Дальневосточного отделения РАН. Некоторые образцы взяты из Гербариев Владивостока (VLA), Ташкента (TASH), Новосибирска (NS),

Благовещенска (БГПУ) и получены по Delectus Seminum из ботанических садов мира. В данной работе мы придерживаемся системы семейства Asteraceae, принятой в сводке под редакцией К. Kubitzki “The Families and Genera of Vascular Plants” (Kadereit, Jeffrey, 2007).

Строение кутикулы и кутикулярных образований (эпикутикулярный воск) определялось исследованием поверхности и срезов семянок. Семянки и завязи после напыления хромом изучались с помощью сканирующего электронного микроскопа EVO 40 (Carl Zeiss) (СЭМ). Для выяснения вариабельности признаков микроскульптуры поверхности просматривали участки средней части семянок в 3-кратной повторности. Строение перикарпия у *Bidens frondosa*, *B. radiata*, *Sigesbeckia orientalis* исследовали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ). Семянки фиксировали и исследовали по методике, приведенной в статье О. Яковлевой с соавторами (Yakovleva et al., 2002). Для исследования анатомического строения семянки размачивались в смеси спирта, глицерина и воды (1:1:1). Поперечные семянок сделаны с помощью безопасной бритвы. Готовые препараты заключались в глицерин-желатин. Срезы *Heteropappus hispidus* и *Syneilesis aconitifolia* исследованы с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа и светового микроскопа с ртутной лампой.

Список исследованных видов, которые упоминаются в тексте, приведён ниже. Номер образца соответствует номеру в коллекции семянок, которая хранится в лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН.

Ainsliaea reflexa Merrill.

Andryala integrifolia L.

Aster alpinus L.

Bidens bipinnata L.

B. frondosa L.

B. pilosa L.

Brickellia grandiflora (Hook.) Nutt.

Catananche arenaria Coss. et Durieu

Centipeda minima (L.) A. Br. et Aschers.

Chaptalia lyrata (Willd.) Spreng.

№ 2724. Fl. Philippines

№ 2600. France, Nantes Mairie (Jardin Botanique)

№ 1322. Амурская обл., пос. Джалинда. 31 VIII 1985. Э. Бойко

№ 2220. Республика Корея, г. Чонгжу. 10 IX 2008. Р. Дудкин

№ 1274. Приморский кр., Черниговский р-н, с. Буянки. 03 IX 1967. Л. Левенец (СЭМ), № 1995. Приморский кр., Хасанский р-н, пос. Андреевка. 02 X 2003. Э. Бойко (ТЭМ)

№ 2696. Г. Владивосток. X 2008. В. Верховат

№ 2224

№ 2749. Innsbruck, Austria

1546. Хабаровский кр., с. Бичевая, в пойме р. Хор. 18 VIII 1965. Э. Бойко, А. Петроченкова

№ 2759

<i>Chrysogonum virginianum</i> L.	№ 2760
<i>Cota tinctoria</i> (L.) J. Gay ex Guss.	№ 1588. О. Сахалин, бассейн р. Тыми, дер. Альба. 19 VIII 1955. Гижа
<i>C. woronowii</i> Sosn.	№ 2561. Абхазия, Гудаутский р-н, с. Хейвани, у дороги. 04 VII 1969. Е. Шенгелия
<i>C. zughia</i> Woron.	№ 2563. Абхазия, Гагринский хр., р. Хырка, на щебнистом склоне. 06 IX 1987. С. Читанова
<i>Cotula coronopifolia</i> L.	№ 1545. Сахалинская обл., о. Кунашир, пос. Головинно. 28 VIII 1983. Д. Басаргин, В. Баранов
<i>Dicoma capensis</i> Less.	№ 2765
<i>Doellingeria scabra</i> (Thunb.) Nees	№ 1950. Приморский кр., Хасанский р-н, пос. Андреевка. 03 X 2003. Э. Бойко
<i>Doronicum austriacum</i> Jacq.	№ 2499
<i>D. columnae</i> Ten.	№ 2669
<i>D. macrophyllum</i> Fisch.	№ 2668
<i>D. stenoglossum</i> Maxim.	№ 667. Тибет, басс. р. Меконг. 29 VIII 1900. В. Ладыгин
<i>Dyssodia aurea</i> (A. Gray) A. Nelson	№ 2681. USA, Colorado, Las Animas CO: Mesa de Maya. 23 VIII 1985. W. A. Weber
<i>D. thurberi</i> (A. Gray) A. Nelson	№ 2680. USA, Nevada, Plant Clark County. 17 V 1987. J. D. Morefield
<i>Echinops ritro</i> L.	№ 2447. Botanischer Garten, Bochum. 2013
<i>Erechtites valerianifolius</i> (Wolf.) DC.	№ 2567. Абхазия, пос. Цандрыпш. 29 VI 2013. Э. Бойко
<i>Erigeron oharae</i> (Nakai) Botsch.	№ 1818. Приморский кр., Хасанский р-н, п-ов Краббе. IX 1998. Р. Дудкин
<i>Filago minima</i> (Sm.) Pers.	№ 1420. Польша. 15 VII 1897. Н. Пуринг
<i>Haplopappus chrysanthemifolius</i> Less.	№ 2310
<i>Helianthus annuus</i> L.	№ 2845. Приморский кр., г. Арсеньев, садовый участок. 10 IX 2012. Э. Бойко
<i>H. tuberosus</i> L.	№ 2187. Г. Владивосток. 20 X 2009. Э. Бойко
<i>Heliopsis helianthoides</i> (L.) Sweet	№ 2352. Г. Владивосток, в посадках, часто. 10 X 2011. Э. Бойко
<i>Heteropappus biennis</i> (Ledeb.) Tamamsch. ex Grub.	№ 1247. Приморский край, Хасанский р-н, пос. Славянка. 03 X 1986. Е. Здравьева
<i>H. hispidus</i> (Thunb.) Less.	№ 830. Г. Владивосток, Ботанический сад. 20 IX 1981. Э. Бойко
<i>H. villosus</i> Kom.	№ 829. Приморский кр., пос. Терней. 19 IX 1969. Е. Здравьева
<i>Hymenopappus flavescens</i> A. Gray	№ 2687. USA, New Mexico, Socorro
<i>Hypochaeris crepidioides</i> (Miyabe et Kudô) Tatew. et Kitam.	№ 2123. Приморский кр., Тетюхинский р-н, Кенцухинский перевал. 17 VII 1967. Н. Павлова
<i>Leontodon saxatilis</i> Lam.	№ 2459. Germany, Universität Konstanz, Fakultät für Biologie, Botanischer Garten
<i>Liatris spicata</i> (L.) Willd.	№ 2708. Г. Владивосток, в культуре. 09 X 2014. Э. Бойко
<i>Madia glomerata</i> Hook.	№ 2396. Herb. Washington, USA. 01 VIII 1982. А. Е. Grable
<i>Packera heterophylla</i> (Fisch.) E. Wiebe	№ 2195. Камчатка, Быстринский р-н, п. Эссо, тундра. 31 VIII 1965. Т. Нечаева
<i>Pterocypsela indica</i> (L.) Shih	№ 1233. Амурская обл., Серышевский р-н, с. Новосергеевка, сорное. 13 IX 1983. Э. Бойко
<i>Sigesbeckia orientalis</i> L.	№ 2176. Г. Владивосток, сорное. 20 IX 2009. Э. Бойко

<i>Solidago gigantea</i> Ait.	№ 2047. Г. Владивосток, ст. Кипарисово. IX 2006. Э. Рудыка
<i>Synedrellopsis grisebachii</i> Hieron. et Kuntze.	№ 2824
<i>Syneilesis aconitifolia</i> Maxim.	№ 1970. Приморский кр., Хасанский р-н, пос. Андреевка. 03 X 2003. Э. Бойко
<i>Tephrosieris flammea</i> (Turcz. ex DC.) Holub	№ 1139. Приморский кр., Надеждинский р-н, пос. Тереховка. 30 VIII 1984. Э. Бойко
<i>Townsendia excapa</i> (Richards.) T. Porter	№ 2529. Ljubljana, Slovenian
<i>Turczaninowia fastigiata</i> (Fisch.) DC.	№ 2181. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Речица. 12 X 2009. Э. Бойко
<i>Verbesina helianthoides</i> Michx.	№ 2318. Лондон, Кью. VIII 1994. Э. Бойко
<i>V. virginica</i> L.	№ 2599. France
<i>Wyethia mollis</i> A. Gray	№ 2836
<i>Zinnia elegans</i> Jacq.	№ 2240. Г. Владивосток, обочина дороги. 20 IX 2010. Э. Бойко

Результаты и их обсуждение

При исследовании семянков сложноцветных с помощью сканирующего электронного микроскопа нами выявлена упорядоченная складчатость поверхности клеток экзокарпия у семянков ряда видов из разных триб (табл.).

Anthemideae. У *Cotula coronopifolia* складчатая только поверхность клеток экзокарпия центральной части адаксиальной стороны краевых семянков, поверхность клеток на абаксиальной стороне и крыльях гладкая. У видов *Cota* вся поверхность семянков складчатая. У большинства видов трибы с ослизняющимися семянками складчатость их поверхности обусловлена строением комплексов слизесодержащих клеток (Boyko, 2013, рис. 2, 20-).

Astereae. У семянков большинства видов трибы поверхность клеток экзокарпия гладкая. Из исследованных нами 16 видов *Aster* складчатость выявлена у 6 видов.

Athroismeae. Нами исследовано строение семянков *Centipeda minima*. На семянках которого все клетки экзокарпия заканчиваются апикальным папиллообразным выростом. Поверхность экзокарпия складчатая (Boyko, 2011, рис. 1, 5).

Bahieae. Из исследованных видов 3 родов трибы складчатость поверхности клеток экзокарпия выявлена только *Hymenopappus flavescens*.

Coreopsidaeae. Из исследованных видов 3 родов трибы складчатость поверхности клеток экзокарпия выявлена у отдельных видов *Bidens*.

Cichorieae. Среди исследованных видов 40 родов трибы складчатость поверхности клеток экзокарпия нами выявлена только у отдельных видов *Catananche*.

Heliantheae. Строение поверхности семянков трибы разнообразно, но у большинства исследованных видов поверхности клеток экзокарпия не имеет упорядоченной складчатости.

Mutisieae. Строение поверхности семянков трибы разнообразно, складчатость поверхности клеток экзокарпия нами выявлена у видов 3 родов: *Ainsliaea*, *Chaptalia*, *Dicoma capensis*.

Senecioneae. У большинства видов трибы поверхность клеток экзокарпия гладкая. Складчатость выявлена у *Erechtites valerianifolius*, *Packera*, *Syneilesis aconitifolia* и у всех исследованных видов *Doronicum*. Складчатость поверхности семянков *Syneilesis aconitifolia* сложная: крупноскладчатая поверхность наружных периклиальных стенок клеток экзокарпия в свою очередь дает многочисленные выросты до 1 мкм высоты, которые на поверхности выступают в виде тяжей, равномерно покрытых кутикулой и пластинками эпикутикулярного воска.

Tageteae. Строение поверхности семянков трибы разнообразно, но у большинства исследованных видов поверхности клеток экзокарпия не имеет упорядоченной складчатости.

Складчатость на клетках экзокарпия ориентирована обычно вдоль, редко поперек (*Cota tinctoria*, рис. 1, 1) оси семянки или в разные направления. У многих видов складки радиально расходятся от центральной папиллы клетки (*Doronicum macrophyllum* рис. 1, 10; *Hymenopappus flavescens* рис. 1, 6), (Boyko, 2013, рис. 3, 8).

У исследованных видов из триб *Arctotideae*, *Barnadesieae*, *Calenduleae*, *Cardueae*, *Chaenactideae*, *Cichorieae* (исключая отдельные виды рода *Catananche*), *Eupatorieae*, *Gnaphalieae*, *Helenieae*, *Inuleae*, *Madieae*,

Таблица

Характеристика поверхности клеток экзокарпия исследованных представителей Asteraceae

Вид	Характеристика поверхности клеток экзокарпия и эпикутикулярного воска на ней	Номер рисунка в тексте
Триба <i>Anthemideae</i>		
<i>Cota tinctoria</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы поперек оси семянки	1, 1
<i>C. woronowii</i>	– // –	
<i>C. zughia</i>	– // –	
<i>Cotula coronopifolia</i>	поверхность клеток экзокарпия адаксиальной стороны семянков складчатая; складки радиально расходятся от центральной папиллы клетки	
Триба <i>Astereae</i>		
<i>Aster alpinus</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки радиально расходятся от центральной папиллы клетки	
<i>Doellingeria scabra</i>	поверхность клеток экзокарпия продольно-поперечно складчатая	1, 2
<i>Erigeron oharae</i>	поверхность клеток экзокарпия неупорядоченно складчатая	
<i>Haplopappus chrysanthemifolius</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки радиально расходятся от центральной папиллы клетки	1, 3
<i>Heteropappus biennis</i>	– // –	
<i>H. hispidus</i>	– // –	3, 5
<i>H. villosus</i>	– // –	
<i>Townsendia excapa</i>	– // –	
<i>Turczaninowia fastigiata</i>	– // –	
<i>Solidago gigantea</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая, складки ориентированы вдоль оси семянки	1, 4
Триба <i>Athroismeae</i>		
<i>Centipeda minima</i>	– // –	
Триба <i>Bahieae</i>		
<i>Hymenopappus flavescens</i>	– // –	1, 5
Триба <i>Cardueae</i>		
<i>Echinops ritro</i>	эпикутикулярный воск в виде мелких округлых папиллообразных бугорков	2, 4
Триба <i>Cichorieae</i>		
<i>Andryala integrifolia</i>	– // –	2, 2
<i>Catananche arenaria</i>	эпикутикулярный воск в виде мелких чешуек	2, 10
<i>Hypochaeris crepidioides</i>	эпикутикулярный воск в виде небольших холмиков	2, 5
<i>Leontodon saxatilis</i>	эпикутикулярный воск в виде хлопьев	2, 6
<i>Pterocypsela indica</i>	эпикутикулярный воск в виде мелких округлых папиллообразных бугорков	2, 1
Триба <i>Coreopsideae</i>		
<i>Bidens bipinnata</i>	эпикутикулярный воск в виде хлопьев	2, 12
<i>B. frondosa</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы вдоль оси семянки	1, 13–15
<i>B. pilosa</i>	– // –	
Триба <i>Eupatorieae</i>		
<i>Brickellia grandiflora</i>	эпикутикулярный воск из смеси чешуек и гранул неопределенной формы	2, 13
<i>Liatris spicata</i>	эпикутикулярный воск мелкозернистый	2, 11

Окончание таблицы

Вид	Характеристика поверхности клеток экзокарпия и эпикутикулярного воска на ней	Номер рисунка в тексте
Триба <i>Gnaphalieae</i>		
<i>Filago minima</i>	эпикутикулярный воск в виде папиллообразных бугорков	2, 3
Триба <i>Heliantheae</i>		
<i>Chrysogonum virginianum</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки извилистые, ориентированы вдоль оси семянки	1, 6
<i>Helianthus tuberosus</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы вдоль оси семянки	
<i>Heliopsis helianthoides</i>	– // –	
<i>Synedrellopsis grisebachii</i>	эпикутикулярный воск в виде гранул неопределенной формы на трихомах	2, 15
<i>Verbesina helianthoides</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы вдоль оси семянки	1, 7
<i>V. virginica</i>	эпикутикулярный воск в виде чешуек	2, 14
<i>Zinnia elegans</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы вдоль оси семянки	1, 8
<i>Wyethia mollis</i>	– // –	
Триба <i>Madieae</i>		
<i>Madia glomerata</i>	– // –	2, 8
Триба <i>Millerieae</i>		
<i>Sigesbeckia orientalis</i>	кутикула на поверхности тесты, эндосперма	3 1, 2, 3
Триба <i>Mutisieae</i>		
<i>Ainsliaea reflexa</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы вдоль оси семянки	
<i>Chaptalia lyrata</i>	поверхность клеток экзокарпия продольно-поперечная складчатая	1, 9
<i>Dicoma capensis</i>	неупорядоченная складчатость отдельных клеток, образующих полосы, вытянутые вдоль оси семянки	1, 10
Триба <i>Senecioneae</i>		
<i>Doronicum austriacum</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки радиально расходятся от центральной папиллы клетки	
<i>D. columnae</i>	– // –	
<i>D. macrophyllum</i>	– // –	1, 11
<i>D. stenoglossum</i>	– // –	
<i>Erechtites valerianifolius</i>	– // –	
<i>Packera heterophylla</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы вдоль оси семянки; покрыты чешуйками воска	2, 9
<i>Syneilesis aconitifolia</i>		1, 12; 2, 7; 3, 4
Триба <i>Tageteae</i>		
<i>Dyssodia aurea</i>	поверхность клеток экзокарпия складчатая; складки ориентированы вдоль оси семянки	
<i>D. thurberi</i>	– // –	

Примечание. Знак – // – строение, подобное описанному выше.

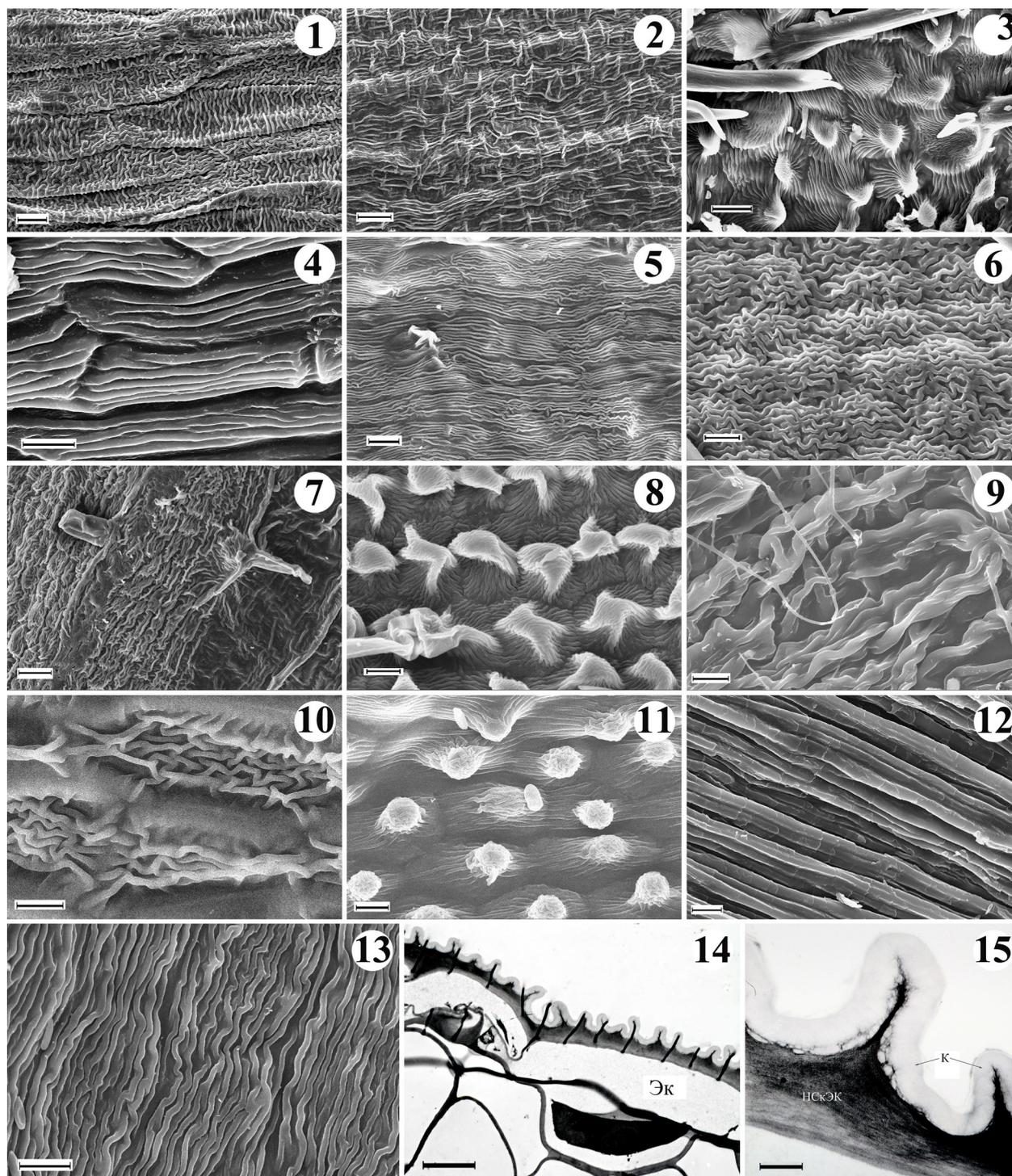


Рис. 1. Складчатость наружных периклиальных стенок клеток экзокарпия семянков видов Asteraceae. 1 – *Anthemis tinctoria*; 2 – *Aster tataricus*; 3 – *Doellingeria scabra*; 4 – *Haplopappus chrysanthemifolius*; 5 – *Solidago gigantea*; 6 – *Hymenopappus flavescens*; 7 – *Chrysogonum virginianum*; 8 – *Verbesina helianthoides*; 9 – *Chaptalia lyrata*; 10 – *Doronicum macrophyllum*; 11 – *Syneilesis aconitifolia*; 12 – *Dicoma capensis*; 13–15 – *Bidens frondosa*: 13 – поверхность семянки; 14 часть среза перикарпия; 15 – часть среза наружной периклиальной стенки клетки экзокарпия.

Условные обозначения: НСкЭк – наружная стенка клетки экзокарпия; Эк – экзокарпий. Масштабная линейка, мкм: 14–10; 15–1.

Perityleae, *Vernonieae* упорядоченная складчатость не обнаружена, однако неупорядоченная складчатость довольно часто проявляется. Особенно хорошо выражена складчатость поверх-

ности клеток экзокарпия у не полностью созревших плодов.

Исследования, проведенные с помощью различных микроскопов (трансмиссионного

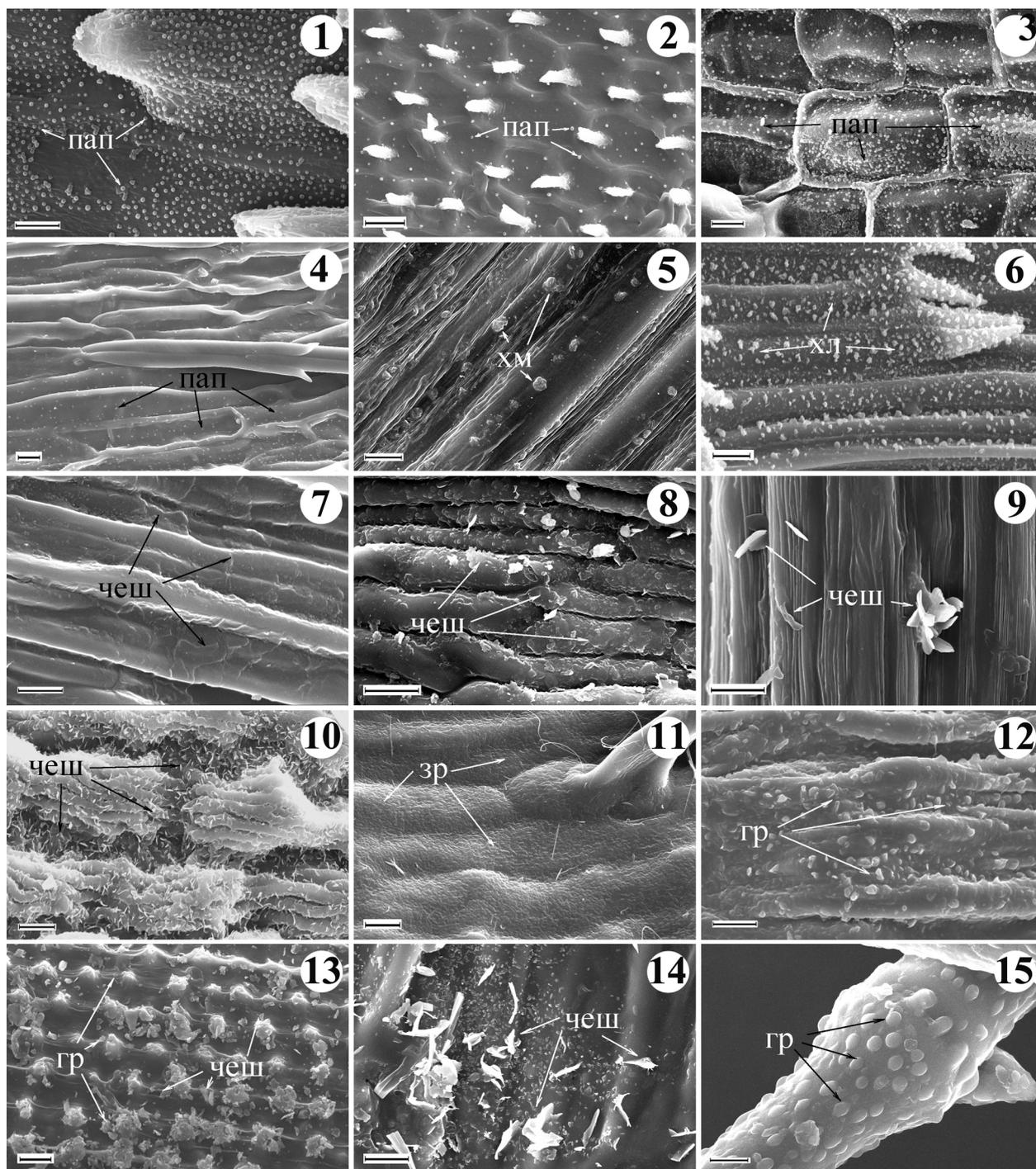


Рис. 2. Эпикуткулярный воск семян видов Asteraceae. 1 – *Pterocypsela indica*; 2 – *Andryala integrifolia* (мелкие округлые бугорки); 3 – *Hypochaeris crepidioides* (небольшие холмики); 4 – *Leontodon saxatilis*; 5 – *Filago minima*; 6 – *Echinops ritro* (мелкие округлые бугорки); 7 – *Syneilesis aconitifolia* (чешуйки воска); 8 – *Madia glomerata* (чешуйки воска); 9 – *Liatris spicata*; 10 – *Bidens bipinnata*; 11 – *Packera heterophylla*; 12 – *Catananche caespitosa*; 13 – *Brickellia grandiflora*; 14 – *Verbesina virginica*; 15 – *Synedrellopsis grisebachii*.
Условные обозначения: КВ – эпикуткулярный воск.

электронного, конфокального лазерного, сканирующего, светового микроскопа с ртутной лампой) позволили установить, что упорядоченная складчатость поверхности клеток экзокарпия *Bidens frondosa* (рис. 1, 13, 14, 15), *Syneilesis aconitifolia* (рис. 3, 4), *Heterorappus hispidus* (рис.

3, 5) образована выростами наружных периклиальных стенок. О строении кутикулы на складчатых поверхностях наружных клеток экзокарпия семян *Bidens frondosa* мы писали ранее (Boyko, 2009). Вероятно, упорядоченная складчатость поверхности семян всех видов семей-

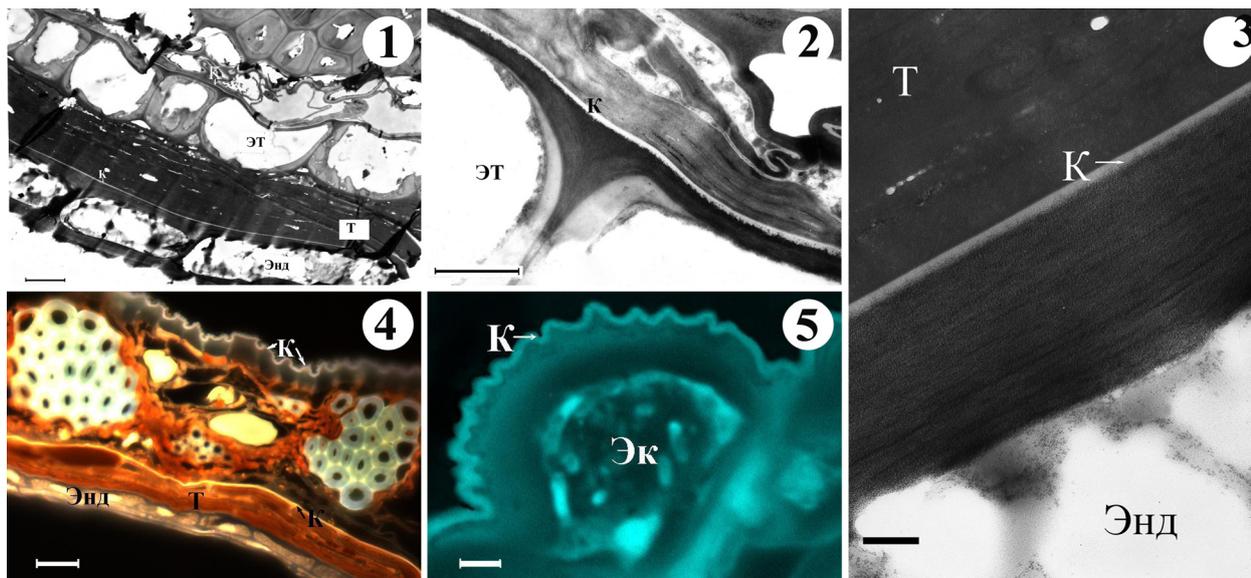


Рис. 3. Кутикула на поверхности перикарпия, тесты и эндосперма семянков видов Asteraceae. 1 – часть поперечного среза семянки *Sigesbeckia orientalis*; 2 – кутикула на поверхности тесты *S. orientalis*; 3 – кутикула на поверхности эндосперма *S. orientalis*; 4 – фрагмент поперечного среза семянки *Syneilesis aconitifolia*; 5 – кутикула на складчатой поверхности клетки экзокарпия *Heteropappus hispidus*. Условные обозначения: К – кутикула; Т – теста; Эк – экзокарпий; ЭТ – экзотеста; Энд – эндосперм. Масштабная линейка, мкм: 1 – 10; 2 – 2; 3 – 1; 4 – 20; 5 – 1.

ства Asteraceae является отражением строения выростов наружных стенок клеток экзокарпия. Мелкая, неупорядоченная складчатость поверхности семянков видов *Artemisia* также образована неровностью наружной части периклинальных стенок экзокарпия (Yakovleva et al., 2002, табл. III, рис. 1-6).

Гладкое, различной толщины восковое покрытие клеток экзокарпия отмечается на всех анатомических срезах семянков, которое имеет разную толщину. У некоторых видов на кутикуле находится эпикутикулярный воск. Нами выявлено 6 типов эпикутикулярного воска.

Эпикутикулярный воск в виде папиллообразных бугорков грибовидной или округлой формы размер которых достигает 0,5 мкм наиболее характерен для семянков видов трибы *Cichorieae* (*Pterocypsela indica*, рис. 2, 1; *Andryala integrifolia*, рис. 2, 2; Войко, 2013, рис. 1, 2). Папиллообразные бугорки беспорядочно и в разной степени плотности покрывают поверхность семянки. Папиллообразные кутикулярные образования, наряду с неупорядоченной складчатостью, довольно часто встречаются на поверхности семянков видов трибы *Gnaphalieae*: *Antennaria*, *Gnaphalium*, *Filago* (*Filago minima*, рис. 2, 3), редко на семянках видов из трибы *Synareae* (*Echinops ritro*, рис. 2, 4). На поверхности семянков видов *Cichorieae* редко находится эпикутикулярный воск в виде упорядоченно расположенных холмиков и хлопьев. Холмики не имеют

гладкой поверхности, а состоят из плотно соединенных кристаллов воска до 2 мкм в диаметре (*Hypochaeris crepidioides*, рис. 2, 5). Хлопья состоят из рыхло расположенных пластинок воска разной величины до 1,5 мкм (*Leontodon saxatilis*, рис. 2, 6). Чешуйки воска (пластинчатые кристаллы воска до 0,03 мкм толщины) различного размера плотно прилегают к поверхности семянков *Syneilesis aconitifolia* (рис. 2, 7) или хорошо выражены на поверхности *Madia glomerata* (рис. 2, 8). Чешуйки могут быть крупными (*Packera heterophylla*, рис. 2, 9) или мелкими (*Catananche arenaria*, рис. 2, 10). Поверхность семянков *Liatris spicata* мелкозернистая (рис. 2, 11), такую скульптуру поверхности придают мелкие округлые кристаллы воска 0,01 мкм в диаметре, плотно покрывающие клетки экзокарпия. Крупные гранулы до 3 мкм в диаметре, округлые или неопределенной формы, образованные различным количеством округлых, сглаженных с поверхности кристаллов воска, расположены на семянках *Bidens bipinnata* (рис. 2, 12). Поверхность семянков может быть покрыта смесью чешуек и гранул неопределенной формы (*Brickellia grandiflora*, рис. 2, 13; *Verbescina virginica*, рис. 2, 14). Гранулы эпикутикулярного воска могут быть единичными (*Andryala integrifolia*, рис. 2, 2) или в массе (*Pterocypsela indica*, рис. 2, 1), равномерно или хаотично покрывать поверхность семянков и трихомов (*Synedrellopsis grisebachii*, рис. 2, 15).

Наличие воска на поверхности плода зависит от условий произрастания растения. М. С. Franchini et al. (2010), при исследовании двух гибридов подсолнечника (*Helianthus annuus*), установили, что поверхность семян покрыта гранулированным воском, количество и качество которого изменяется при различном водном режиме. Семянки *Helianthus annuus*, взятые нами с растений, произрастающих в Приморском крае (г. Арсеньев, садовый участок) не имеют эпикутикулярного воска.

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа и светового микроскопа с ртутной лампой нами установлено наличие кутикулы на эндосперме и тесте семян *Sigesbeckia orientalis* (рис. 3, 1, 2, 3), *Syneilesis aconitifolia* (рис. 3, 4), на тесте *Bidens frondosa* (Войко, 2009, табл. II, 5, 6).

По результатам проведенного исследования нами выявлено, что все покровы семени сложноразветвленных (перикарпий, теста, эндосперм) имеют кутикулу. Складчатость поверхности клеток экзокарпия семян обусловлена выростами наружных стенок клеток. На поверхности семян выявлено 6 типов эпикутикулярного воска: папиллообразные бугорки, холмики, чешуйки, хлопья, мелкая зернистость, гранулы неопределенной формы.

Для целей таксономии имеет значение присутствие папиллообразных бугорков и упорядоченная складчатость наружных периклиальных стенок клеток экзокарпия семян. По строению складчатости выделяется род *Cota* J. Gay (складки на поверхности клетки экзокарпия расположены поперек оси семени), *Syneilesis aconitifolia* (сдвоенная складчатость), *Dicoma capensis* (неупорядоченная складчатость отдельных клеток, образующих полосы, вытянутые вдоль оси семени). Многообразие в строении поверхности семян видов трибы *Astereae* отражает сложное положение в таксономии трибы, и, в частности, рода *Aster*.

Наличие большинства типов кристаллов эпикутикулярного воска на поверхности семян не является видовым признаком.

Благодарности

Автор выражает благодарность П. Г. Горовому за помощь в подготовке статьи, О. В. Яковлевой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН) за помощь при работе на трансмиссионном электронном микроскопе, Д. В. Фомину (Институт биологии моря ДВО РАН) за помощь в работе на микроскопах Дальневосточного центра электронной микроскопии.

ЛИТЕРАТУРА

- Barthlott W.** Epidermal and seed surface characters of plants : systematic applicability and some evolutionary aspects // Nordic Journal of Botany, 1981. – Vol. 1, No. 3. – P. 345–355.
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Meusel I., Theisen I., Wilhelmi H.** Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Botanical Journal of the Linnean Society, 1998. – Vol. 126. – P. 237–260.
- Войко Е. В.** Morphological and anatomical structure of the achenes of the far eastern species of *Bidens* (Asteraceae) // Bot. Zhurn. (Moscow, St. Peterburg), 2009. – Vol. 94, No. 12. – P. 75–82 [In Russian]. (**Бойко Э. В.** Морфолого-анатомическое строение семян дальневосточных видов рода *Bidens* (Asteraceae) // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 1. – С. 75–82).
- Войко Е. В.** Trichomes of achenes of Asteraceae. I. Covering hairs // Turczaninowia, 2011. – Vol. 14, No. 2. – P. 130–144 [In Russian]. (**Бойко Э. В.** Трихомы семян видов Asteraceae. I. Кроющие волоски // Turczaninowia, 2011. – Vol. 14, No. 2. – P. 130–144). – URL: http://ssbg.asu.ru/turcz/turcz_14_2_130-144.pdf Дата обращения: 01.09.2015.
- Войко Е. В.** Micromorphology of achenes of the *Artemisia* species (*Anthemideae* – Asteraceae) // Turczaninowia, 2013. – Vol. 16, No. 2. – P. 91–105 [In Russian]. (**Бойко Э. В.** Микроморфология семян видов рода *Artemisia* (*Anthemideae*–Asteraceae) // Turczaninowia, 2013. – Т. 16, № 2. – С. 91–105). – URL: <http://journal.asu.ru/index.php/tur/article/view/724> Дата обращения: 01.09.2015.
- Bruhl J. J., Quinn Ch. J.** Cypsel anatomy in the “*Cotuleae*” (Asteraceae–*Anthemideae*) // The Journal of the Linnean Society. Botany, 1990. – Vol. 102. – P. 37–59.
- Franchini M. C., Hernández L. F., Lindström L. I.** Cuticle and cuticular wax development in the sunflower (*Helianthus annuus* L.) pericarp grown at the field under a moderate water deficit // Phytton (Buenos Aires), 2010. – Vol. 79, No. 2. – P. 153–161.
- Kadereit J. W., Jeffrey C.** (eds.) Asteraceae // The Families and Genera of Vascular Plants (series editor K. Kubitzki). Asterales. Heidelberg, Berlin: Springer, 2007. – Vol. 8. – P. 61–636.
- Velez M. C.** Karpologische Untersuchungen an amerikanischen *Astereae* (Compositae) // Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München, 1981. – Bd. 17. – S. 1–170.

Yakovleva O. V. On the inner cuticle of angiospermous seeds // Bot. Zhurn. (Moscow, St. Peterburg), 2002. – Vol. 87, No. 7. – P. 1–15 [In Russian]. (**Яковлева О. В.** О внутренней кутикуле семян покрытосеменных растений // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 7. – С. 1–15).

Yakovleva O. V., Korobkov A. A., Boyko E. V. Structure of mucilage containing cells in achene pericarp of some species of *Artemisia* (Asteraceae) // Bot. Zhurn. (Moscow, St. Peterburg), 2002. – Vol. 87, No. 7. – P. 1–9 [In Russian]. (**Яковлева О. В., Коробков А. А., Бойко Э. В.** Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семян некоторых видов *Artemisia* (Asteraceae) // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 9. – С. 1–9).