



Строение семенной кожуры видов Asteraceae. II (триба *Heliantheae*)

Э. В. Бойко^{1,2*}, Е. В. Новожилова^{1,3}

¹ Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН,
пр. 100 лет Владивостоку, д. 159, г. Владивосток, 690022, Россия

² E-mail: boyachen@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3364-6313>

³ ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4794-9216>

* Автор для переписки

Ключевые слова: анатомия, семенная кожура (теста), семянка, систематика, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), Asteraceae, *Heliantheae*.

Аннотация. Представлены результаты исследований скульптуры поверхности семенной кожуры 52 видов из 31 рода (*Acmella*, *Ambrosia*, *Aspilia*, *Balsamorhiza*, *Blainvillea*, *Borrchia*, *Chrysogonum*, *Clibadium*, *Delilia*, *Echinacea*, *Eclipta*, *Engelmannia*, *Helianthella*, *Helianthus*, *Heliomeris*, *Heliopsis*, *Iva*, *Lindheimera*, *Parthenium*, *Ratibida*, *Rudbeckia*, *Sanvitalia*, *Silphium*, *Sphagneticola*, *Synedrella*, *Synedrellopsis*, *Tithonia*, *Verbesina*, *Xanthium*, *Zaluzania*, *Zinnia*) десяти подтриб трибы *Heliantheae* семейства Asteraceae. Изучение строения семенной кожуры проводили методом сканирующей электронной микроскопии. Установлено, что у видов трибы имеется отчетливо скульптурированная или гладкая, хорошо развитая теста, сохраняющаяся до полной зрелости семян. Скульптура поверхности семени у большинства видов определяется строением клеток экзотесты. В результате исследования семян представителей трибы *Heliantheae* выявлено несколько типов и подтипов строения клеток экзотесты в зависимости от степени и характера утолщения стенок клеток. У большинства родов и подтриб форма и характер утолщения стенок клеток экзотесты разнообразны, вследствие чего выявить признаки, характерные для всей трибы *Heliantheae*, отдельных ее подтриб и родов, не представляется возможным. Разделение трибы *Heliantheae* на подтрибы не подтверждается результатами исследования тесты. Консервативный характер признаков строения клеток тесты позволяет использовать их при решении вопросов систематики родов, филогенетики, устанавливать степень однородности таксонов, объединенных в роды, подтрибы трибы *Heliantheae*.

Structure of the seed coat of the species of Asteraceae. II (tribe *Heliantheae*)

E. V. Boyko, E. V. Novozhilova

G. B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry FEB RAS, 100 let Vladivostoku Pr., 159,
Vladivostok, 690022, Russian Federation

Keywords: anatomy, Asteraceae, cypselas, *Heliantheae*, scanning electronic microscopy (SEM), seed coat (testa), systematics.

Summary. We present the study of the structure of the seed coat of 52 species from 31 genera (*Acmella*, *Ambrosia*, *Aspilia*, *Balsamorhiza*, *Blainvillea*, *Borrchia*, *Chrysogonum*, *Clibadium*, *Delilia*, *Echinacea*, *Eclipta*, *Engelmannia*, *Helianthella*, *Helianthus*, *Heliomeris*, *Heliopsis*, *Iva*, *Lindheimera*, *Parthenium*, *Ratibida*, *Rudbeckia*, *Sanvitalia*, *Silphium*, *Sphagneticola*, *Synedrella*, *Synedrellopsis*, *Tithonia*, *Verbesina*, *Xanthium*, *Zaluzania*, *Zinnia*) of ten subtribes of the tribe *Heliantheae* of the Asteraceae family. The study of the seed coat structure was carried out by scanning electron micros-

copy. It has been established that the species of the tribe have a distinctly sculptured or smooth, well-developed testa, which remains until the full maturity of the achenes. The sculpture of the seed surface in most species is determined by the exotesta cells. The several types and subtypes of the structure of exotesta cells due to the degree and type thickening of cell walls were revealed. The sculpture of the surface of the seeds of the species that make up the tribe is diverse. The shape and specifications of the thickening of the walls of the exotesta cells within the genus and subtribe are diverse, as a result, it is not possible to identify the characters inherent in the entire *Heliantheae* tribe, as well as its subtribes and genera. The division of the *Heliantheae* tribe into subtribes is not supported by the results of our study. The conservative nature of the characters of the testa cells structure allows to use them in solving problems of taxonomy of genera, phylogenetics, to establish the degree of homogeneity of taxa united in genera and subtribes of the *Heliantheae* tribe.

Введение

Современная систематика и филогения растений опираются на данные многих разделов ботаники, так как родственные отношения между таксонами устанавливаются на основании анализа максимально возможного количества признаков. А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1966) считал, что филогенетическая система растений может быть построена только посредством изучения, сопоставления и синтеза всех имеющихся данных из разных областей ботаники. В строении плодов выявляются наиболее константные морфологические признаки растения. В данной работе мы рассматриваем признаки скульптуры поверхности семенной кожуры для систематики трибы *Heliantheae*, которая входит в группу триб, находящихся на вершине филогенетического древа семейства Asteraceae (Funk, Specht, 2007).

Семейство сложноцветные (Asteraceae) включает более 24 тысяч видов и является одним из наиболее крупных семейств цветковых растений. Семейство делится на 30 триб (*The Families and Genera ...*, 2007), большая часть которых хорошо обособлена и их состав не вызывает сомнения. Наиболее таксономически сложным является «Союз *Heliantheae*», объединяющий 13 триб. Для большинства видов этих триб характерным признаком является наличие фитомеланина в перикарпии семян. Одной из наиболее крупных в «Союзе *Heliantheae*» является триба *Heliantheae* s. s. В трибу включено 113 родов и 1500 видов, разделенных на 14 подтриб. Распределение видов трибы пантропическое, с большинством видов в Мексике и в засушливых областях тропической и умеренной Южной Америки (Panero, 2007). В Старом Свете из трибы *Heliantheae* произрастает немного видов, большая часть которых является сорняками – выходцами из регионов Нового Света (например, виды *Ambrosia* L., *Xanthium* L.).

К настоящему времени существуют различные точки зрения в отношении объема таксо-

номических групп в трибе *Heliantheae*. Первое упоминание о трибе *Heliantheae* принадлежит Н. Cassini (1821). Он представил классификацию Compositae, включающую 20 триб. Для каждой трибы он указал характерные признаки. G. Benth (1873a, b) в основном следовал системе Cassini (1821), но число триб Compositae сократил до 13. T. F. Stuessy (1977) представил обновленную классификацию *Heliantheae* s. s. Помимо морфологических особенностей, он подчеркнул важность такого признака, как числа хромосом и описал систему трибы *Heliantheae* с 15 подтрибами. H. Robinson (1981), используя данные многочисленных исследований, появившихся после публикации материалов симпозиума «The Biology and Chemistry of the Compositae» (1977), пересмотрел систему *Heliantheae* s. l. Он увеличил объем трибы *Heliantheae* за счет включения в нее ранее принятых самостоятельных триб (например, *Madieae* Jepson, *Coreopsidae* Turner et Powell, *Tageteae* Cass., *Helenieae* Benth. et Hook.), увеличив количество подтриб в трибе *Heliantheae* до 35.

J. L. Panero (2007) отметил, что понимание филогенетических отношений представителей *Heliantheae* значительно изменилось после работ Robinson (1981), P. O. Karis (1993), P. O. Karis и O. Ryding (1994). В сводке «The Families and Genera of Vascular Plants» «Союз *Heliantheae*» в обработке Panero (2007) насчитывает 13 триб. Часть этих триб, включенных ранее H. Robinson в *Heliantheae* в статусе подтриб, восстановлена, ряд триб описаны как новые, на основании подтриб Robinson (1981).

При пересмотре концепции некоторых подтриб *Heliantheae* и признании новых Panero (2007) объяснил несоответствие морфологических признаков данным, полученным при изучении ДНК, неоднократным возникновением одних и тех же морфологических признаков. Он подчеркнул, что объем некоторых таксонов продолжает оставаться проблематичным и, без сомнения, он изменится, поскольку появляется

больше данных, полученных с помощью современных морфологических и молекулярно-генетических методов.

В настоящей работе приводятся результаты исследования тесты видов трибы *Heliantheae* s. s. Исследования строения тесты для большинства представителей трибы связаны с большими трудностями, поскольку она тонкая, плотно прилегает к внутренним слоям перикарпия, поэтому у представителей трибы скульптура поверхности тесты слабо исследована. Мало данных и об ее анатомическом строении. Разрозненные данные о строении клеток тесты видов трибы *Heliantheae* имеются в работах S. Chopra (1968), S. Misra (1972), A. K. Pandey (1976, 1990), Robinson (1981), A. A. Saenz (1981), A. K. Pandey, A. Jha (1993), S. K. Garg, K. C. Sharma (2007), B. K. Jana, S. K. Mukherjee (2014), S. Paul, S. K. Mukherjee (2017). Согласно W. Barthlott (1981), признаки тесты стабильны, консервативны и почти не зависят от окружающей среды, поэтому имеют большое значение в таксономии. Ранее нами было исследовано строение тесты нескольких базальных триб семейства: *Arctotideae* Cass., *Cardueae* Cass., *Mutisieae* Cass., *Vernonieae* Cass. (Boyko, Novozhilova, 2018).

Целью данного исследования явилось изучение особенностей строения клеток экзотесты семян видов трибы *Heliantheae* s. s. для оценки возможности их использования в систематике и филогении трибы.

Материал и методы

Материалом для карпологического исследования послужили семянки, собранные авторами. Также использованы материалы Гербария лаборатории хемотаксономии Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б.

Елякова ДВО РАН (ТИБОХ). Некоторые образцы взяты из Гербариев Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (VLA), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Института ботаники НАН РА (ERE) и получены по «Delectus seminum» из ботанических садов мира. В данной работе мы указываем количество родов в подтрибах, а также придерживаемся системы семейства Asteraceae, принятой в сводке «The Families and Genera of Vascular Plants» (2007). Список исследованных видов приведен в таблице 1, в которой указаны названия растений с этикеток гербарных образцов, а также принятые в настоящее время названия таксонов (<http://www.theplantlist.org>). Номер образца соответствует номеру в коллекции семян, которая хранится в лаборатории хемотаксономии ТИБОХ.

Нами исследована поверхность тесты 52 видов из 31 рода, принадлежащих 10 подтрибам трибы *Heliantheae*, с помощью сканирующей электронной микроскопии. Для изучения внешней поверхности семени семянку раскалывали лезвием бритвы на отдельные элементы. Образцы (сколы семянок, внутренняя сторона перикарпия, поверхность и сколы тесты) наклеивали на столики 1 × 1 см и напыляли хромом в вакууме с помощью Quorum technology Q150T ES. Строение и микроскульптуру поверхности изучали по препаратам из средней и апикальной частей семени, в трехкратной повторности с помощью сканирующих электронных микроскопов EVO 40 XVP (Carl Zeiss) и Sigma 300 VP в Дальневосточном центре коллективного пользования ФГБУН Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН. Форма и очертания клеток экзотесты описаны по методике S. F. Zakharevich (1954).

Таблица 1

Список исследованных образцов представителей трибы *Heliantheae*

Таксон	Место и дата сбора
<i>Acmella oleracea</i> (L.) R. K. Jansen	Приморский кр., г. Владивосток, в культуре. 18 X 2016. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	Приморский кр., окр. г. Спасск-Дальний. 17 VIII 1968. Е. Здоровьева (ТИБОХ); Приморский кр., Хасанский р-н, пос. Андреевка. 2 X 2003. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>A. dumosa</i> (A. Gray) W. W. Payne	San Bernardino Co.: Low shrubs in dry, sandy soil above Hwy. # 62, 8.6 mile of the jct. of the rd to the visitors center at Joshua Tree Nat. Mon. e. of Twentynine Palms. 11 IV 1986. D. W. McNeal (ERE)
<i>A. trifida</i> L.	Китай, г. Аньшань, повсеместно, в массе. 15 IX 2012. Э. Бойко (ТИБОХ)

Таблица 1 (продолжение)

Таксон	Место и дата сбора
<i>Aspilia buphtalmiflora</i> (DC.) Griseb. var. <i>angustifolia</i> (DC.) Baker) – sub nom. <i>Aspilia buphtalmiflora</i> (DC.) Griseb.	Pl. Argentina. Estancia “Santa Teresa”. 19 IV 1952. Т. М. Petersen (LE)
<i>A. bussei</i> O. Hoffm. et Muschl.	Africa. Brong-Ahafo. Wenchi Farm School. 07°46'N, 02°06'W. 250 m. 4–7 X 1994. С. С. Н. Jondkind, Н. Н. Schmidt (LE)
<i>Balsamorhiza hookeri</i> (Hook.) Nutt.	* Botanical Garden, Carl Stottsbergs data 22A, SE-413 19 Göteborg, Sweden
<i>B. sagittata</i> (Pursh) Nutt.	Trans Canada Highway, Tompson River. 23 III 1969. J. Maze. (VLA)
<i>Blainvillea dichotoma</i> Cass.	Бразилия, Рио-де-Жанейро. 1831. Л. Ридель и Б. Лушнат (LE)
<i>B. latifolia</i> (L. f.) DC. – sub nom. <i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	Chota Nagpore, Ranchee, alt. 2000. 22 X 1873. С. В. Clarke, № 20944 (LE)
<i>B. rhomboidea</i> Cass.	Южная Африка. Kotschy inter Nubicum. In agris Sorghi graminosis ad montem Cordofanum Arasch-Cool. 16 X 1839 (LE)
<i>Borrhichia arborescens</i> (L.) DC.	Shore of Torch Key, Florida. 25 VI 1895. А. Н. Curtiss (LE)
<i>B. frutescens</i> (L.) DC.	Shore of Torch Key, Florida. 25 VI 1895. А. Н. Curtiss (LE)
<i>Chrysogonum virginianum</i> L.	Plants of North Carolina, USA. 27 IV 1975. D. E. Boufford (VLA)
<i>Clibadium armanii</i> (Balb.) Sch. Bip. ex O. E. Schulz	Brasil, Bahia, entre Itsbuna a Itajuba. 20 I 1865. E. Pereira (LE)
<i>C. rotundifolium</i> DC.	Растения Центральной Америки. X 1897 (LE)
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	Экспедиция Резинотреста в Латинскую Америку. Мехико. 1925–1926 гг. G. Voronov (LE)
<i>Echinacea pallida</i> (Nutt.) Nutt.	* Botanischer Garten der Universität Ulm
<i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk. – sub nom. <i>E. prostrata</i> L.	КНДР, побережье Желтого моря, устье р. Канала, илистая почва. 20 X 1958. И. В. Грушвицкий (VLA)
<i>E. prostrata</i> L.	Мальдивские острова, окр. Мале. 2 XI 1981. Л. Аверьянов (LE); Ю. Корея, сорное. 15 IX 2008. Р. Дудкин (ТИБОХ)
<i>Engelmannia peristenia</i> (Raf.) G. J. Goodman et C. A. Lawson	New Mexico. 01 IX 1897. E. L. Greene (LE)
<i>Helianthella uniflora</i> (Nutt.) Torr. et Gray	Lewis Ridge joist east of Seaman Road and Lewis Peak Road. 30 VI 1982. А. Е. Grabbe (VLA)
<i>Helianthus annuus</i> L.	Приморский кр., г. Арсеньев, садовый участок. 10 IX 2012. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>H. divaricatus</i> L.	* Botanical Garden of the Faculty of Science Palacký University in Olomouc, Czech Republic
<i>H. giganteus</i> L.	* Botanical Garden of the Faculty of Science Palacký University in Olomouc, Czech Republic
<i>H. rigidus</i> (Cass.) Desf. – sub nom. <i>H. pauciflorus</i> Nutt.	* Botanical Garden of the Faculty of Science Palacký University in Olomouc Czech Republic
<i>H. tuberosus</i> L.	Приморский кр., г. Владивосток. 20 X 2009. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>Heliomeris multiflora</i> Nutt.	Экспедиция Резинотреста в Латинскую Америку. Мехико. 1925–1926 гг. G. Voronov (LE)
<i>Heliopsis helianthoides</i> (L.) Sweet	Амурская обл., г. Благовещенск, на коллекционном участке БСИ ДВО РАН. 15 X 2005. А. Воробьева (ТИБОХ); Приморский кр., г. Владивосток, в посадках, часто. 10 X 2011. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>Iva xanthiifolia</i> Nutt.	Приморский кр., г. Владивосток, район Второй Речки. 10 IX 1972. Д. Воробьев, В. Ворошилов (ТИБОХ); Амурская обл., с. Константиновка, межи полей сои. 10 X 2000. В. Старченко (ТИБОХ)
<i>Lindheimera texana</i> A. Gray et Engelm.	* Ukraine, Kyiv, Seed Laboratory National Academy of Sciences of Ukraine, Timiryazevska, 1
<i>Parthenium integrifolium</i> L.	Plants of Arkansas. 30 VI 1983. F. H. Utech, H. Ohasa (VLA)
<i>Ratibida pinnata</i> (Vent.) Barnhart	* Вятский государственный университет, г. Киров, Ботанический сад

Таблица 1 (окончание)

Таксон	Место и дата сбора
<i>Rudbeckia amplexicaulis</i> Vahl	* Botanical Garden Turku, Finland
<i>Rudbeckia hirta</i> L.	Приморский кр., Хасанский р-н, пос. Андреевка, травянистые склоны, в массе. 10 VI 2006. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>R. fulgida</i> Aiton	* Botanical Garden of the Faculty of Science Palacký University in Olomouc, Czech Republic
<i>R. laciniata</i> L.	Приморский кр., г. Владивосток, по обочинам дорог, часто. 13 X 2010. Э. Бойко (ТИБОХ); * Germany, Universität Konstanz, Fakultät für Biologie, Botanischer Garten
<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	Приморский кр., г. Владивосток, в культуре. 18 X 2016. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>Silphium integrifolium</i> Michx.	* Ukraine, Kyiv, Seed Laboratory National Academy of Sciences of Ukraine, Timiryazevska, 1
<i>S. perfoliatum</i> L.	Louisiana, 4 miles outh of Audubon. 12 VIII 1984. A. E. Grable. (VLA); * Palacký University in Olomouc, Faculty of Science, Botanic Garden, 17; Китай, г. Аньшань, 15 IX 2012. Э. Бойко (ТИБОХ)
<i>Sphagneticola calendulaceae</i> (L.) Pruski	Экспедиция Резинотреста в Латинскую Америку. Mexico. 1925–1926 гг. G. Voronov (LE)
<i>Sphagneticola trilobata</i> (L.) Pruski	Таиланд, о. Пхукет, на газонах, часто, 10 IV 2014. Э. Бойко
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	Мальдивские острова, окр. Мале. 2 XI 1981. Л. Аверьянов (LE)
<i>Synedrellopsis grisebachii</i> Hieron. et Kuntze ex O. Hoffm.	Plants of Argentina. 21 IV 1956 (LE)
<i>Tithonia rotundifolia</i> (Mill.) S. F. Blake	Приморский кр., г. Владивосток, ботанический сад. 07 X 2011. Р. Дудкин (ТИБОХ)
<i>Verbesina alternifolia</i> (L.) Britton ex Kearney	* Germany, Universität Konstanz, Fakultät für Biologie, Botanischer Garten.; * France, Armand Davis Botanical Garden
<i>Verbesina helianthoides</i> Michx.	England, London, Royal Botanical Gardens, Kew. 14 VIII 1994. E. Boyko (ТИБОХ)
<i>V. virginica</i> L.	* France, Armand Davis Botanical Garden
<i>Xanthium californicum</i> Greene	Хабаровский кр., пос. Бычиха, Большехехцирский заповедник, на пустырях, в массе. 27 IX 2006. Бойко
<i>X. strumarium</i> L.	* Sachsen-Anhalt, Friedeburg; DE. O. Hal. 132483
<i>Zaluzania angusta</i> (Lag.) Sch. Bip.	Экспедиция Резинотреста в Латинскую Америку. Mexico. 1925–1926 гг. 22 XI 1925. G. Voronov (LE)
<i>Zinnia elegans</i> L.	Приморский кр., г. Владивосток, в культуре. 20 IX 2018. Э. Бойко (ТИБОХ)

Примеч.: * – образцы получены по “Delectus seminum”, ТИБОХ – образцы, хранящиеся в Гербарии лаборатории хемотаксономии Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН.

Результаты и обсуждение

Семянка (cypsela) сложноцветных определяется как сухой нераскрывающийся односемянной плод, производный от нижней завязи. Плодовая оболочка (перикарпий), теста (семенная кожура, спермодерма) и эндосперм защищают семязачаток. В плодах сложноцветных теста не срстается с перикарпием, а прикреплена к нему фуникулюсом. У некоторых видов трудно установить границу между перикарпием и тестой. У многих видов семейства Asteraceae, как и видов других семейств покрытосеменных растений с

невскрывающимися односемянными плодами, теста, в отличие от плодовой оболочки, имеет более простое строение.

Представители семейства Asteraceae обладают однопокровными семязачатками обычно с многорядным интегументом. Наружная эпидерма интегумента у многих таксонов трансформируется в защитный слой – экзотесту с разнообразно утолщенными стенками.

Мезотеста состоит из 1–3 рядов клеток с тонкими или утолщенными стенками. Она сохраняет клеточную структуру, хотя клетки у большинства видов деформируются. В паренхиме

мезотесты находится проводящий пучок тесты, который опоясывает зародышевый мешок от основания семязачатка к его верхушке и в обратном направлении, поэтому на поперечном срезе семени видны два проводящих пучка, представляющие собой срезы одного и того же изогнутого пучка. У ряда видов происходит разветвление проводящего пучка, дополнительные пучки можно наблюдать на поверхности (*Ambrosia trifida*, рис. 2Г) и на срезах семени. Эндотеста в зрелых семенах состоит из облитерированных клеток. В составе тесты имеется наружная и внутренняя кутикула. Эндосперм у зрелых семян образован 1–3 рядами клеток с утолщенными стенками.

В плодах большинства видов сложноцветных перикарпий плотно прилегает к тесте. При разделении перикарпия и тесты клетки экзотесты могут разрываться и их фрагменты остаются на внутренней поверхности эндокарпия (*Rudbeckia hirta*, рис. 1А, *Verbesina alternifolia*, рис. 1Б) или часть клеток эндокарпия отрывается, обнажая мезокарпий (*Ambrosia trifida*, рис. 1В). У большей части исследованных видов внутренний ряд клеток перикарпия – эндокарпий, хорошо выражен и представлен облитерированными клетками с неясными или хорошо выраженными границами (*Chrysogonum virginianum*, рис. 1Г). Клетки мезокарпия могут просвечивать сквозь тонкостенные клетки эндокарпия (*Echinacea purpurea*, рис. 1Д; *Acmella oleracea*, рис. 1Е).

Для большинства исследованных нами видов характерна бесцветная теста, состоящая из клеток, лишенных содержимого. При созревании семян клетки экзотесты некоторых видов заполняются плотным содержимым, при этом характер утолщения внутренних клеточных стенок не выявляется (*Clibadium armani*, рис. 3Е; *C. rotundifolium*, рис. 3Ж; *Acmella oleracea*, рис. 7А). Клетки образуют характерную для вида или группы видов скульптуру поверхности тесты. Наиболее хорошо скульптура экзотесты выражена в апикальной части семени. В средней части семени клетки могут быть уплощены. Поверхность наружных периклиналильных стенок у большинства исследованных видов гладкая.

Характер поверхности семени исследованных видов определяется степенью кривизны наружной периклиналильной стенки экзотесты. У большинства видов наружные периклиналильные стенки экзотесты тонкие, вогнутые, отчетливо видны антиклиналильные и внутренние периклиналильные стенки клеток экзотесты, в результате чего формируется скульптурированная (ячеи-

стая) поверхность семени. Ячеи могут быть разнообразной формы, что зависит от строения клеток экзотесты. У ряда видов наружная периклиналильная стенка клеток экзотесты тонкая, плоская или слегка выпуклая, в этом случае поверхность семени гладкая.

Таким образом, возможно выделить 2 варианта поверхности семени в зависимости от положения наружной периклиналильной стенки клеток экзотесты: гладкая (нескульптурированная) и скульптурированная. Однако есть виды, у которых все стенки клеток экзотесты тонкие, а стенки клеток наружного ряда мезотесты утолщены, вследствие чего они определяют скульптуру поверхности семени (*Helianthus tuberosus*, рис. 5Д).

При отделении перикарпия от тесты наружная периклиналильная стенка клеток экзотесты у многих видов разрушается и на сканирующих электронных фотографиях видны антиклиналильные, внутренние периклиналильные стенки клеток экзотесты, зачастую с различными утолщениями.

Так, обрыв наружной периклиналильной стенки клеток позволил выявить наличие лестничного у *Ambrosia* (рис. 2А), *Borrchia* Adans. (рис. 4В), *Rudbeckia* L. (рис. 6Б, Е) или спиралевидного у *Blainvillea* Cass. (рис. 3В – Д), *Eclipta* L. (рис. 3И, К), *Synedrella* Gaertn. (рис. 3О), *Lindheimera* A. Gray et Engelm. (рис. 4Ж), *Rudbeckia* L. (рис. 6Е), *Verbesina* L. (рис. 7В) типов утолщений клеток экзотесты.

Клетки экзотесты у изученных нами видов могут быть разнообразной формы. Антиклиналильные стенки, образующие границы клеток, незаметные или возвышаются над поверхностью клетки в виде гладкого (*Ambrosia dumosa*, рис. 2В) или бугорчатого (*Engelmannia peristenia*, рис. 4Е) валика. Погруженные стенки отмечены у нескольких видов (*Clibadium armanii*, рис. 3Е; *Acmella oleracea*, рис. 7А; *Echinacea pallida*, рис. 8А).

В результате исследования поверхности семян и клеток, слагающих экзотесту, в трибе *Heliantheae* нами выявлено несколько типов и подтипов строения клеток экзотесты (табл. 2).

Форма (с поверхности) клеток экзотесты:
овальная – клетки по очертаниям овальные;
округлая – клетки по очертаниям округлые;
веретеновидная – клетки по очертаниям эллиптической формы, широкие в середине и сужающиеся на обоих концах;

прямоугольная – клетки по очертаниям прямоугольной формы, их длина превышает ширину в несколько раз, углы клеток прямые;

неправильно-многоугольная – стороны клеток могут быть разной длины, а углы разной величины, клетки могут быть узкими и длинными, либо короткими, почти округлыми;

комбинированная – клетка неправильной формы с прямолинейно-округлыми, округло-извилистыми, извилисто-волнистыми и т. д.; одна – две стороны имеют очертания одного типа, другие – другого.

В зависимости от степени и характера утолщения стенок клеток экзотесты выделены следующие типы утолщений.

1. Упорядоченное утолщение стенок клетки экзотесты.

В этой группе выделили два подтипа утолщений:

– полностью равномерно утолщенные – равномерное утолщение всех стенок клеток (полностью равномерно утолщенные) – все стенки клеток слабо утолщенные, могут быть видны стенки клеток мезотесты, наружная периклиальная стенка не западает;

– частично равномерно утолщенные – равномерное утолщение антиклинальных и внутрен-

ней периклиальной стенок клеток, наружная периклиальная стенка не утолщена.

2. Неупорядоченное утолщение стенок клетки экзотесты – неравномерное утолщение стенок клеток. В этой группе выделили три подтипа:

– спиралевидный – все стенки клетки со спиралевидными утолщениями (утолщения замкнутые);

– лестничный – антиклинальные и внутренние периклиальные стенки с дуговидными незамкнутыми утолщенными, наружные периклиальные стенки тонкие, легко разрушаются или западают в полость клетки;

– смешанный – внутренняя периклиальная и антиклинальные стенки клеток экзотесты утолщены различным образом (внутренняя периклиальная стенка с бугорчатыми утолщениями, антиклинальные стенки – с равномерным).

3. Неопределенный тип – характер утолщения установить не представляется возможным, так как клетки заполнены плотным содержимым.

Таблица 2

Характеристика поверхности семян видов некоторых подтриб трибы *Heliantheae*

Таксон	Строение клеток экзотесты		Номер рисунка
	форма	Тип/подтип утолщения стенок	
Подтриба <i>Ambrosiinae</i> Less.			
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	неправильно-многоугольная	НП/ЛТ	2А, Б
<i>A. dumosa</i>	прямоугольная	УП/ЧР	2В
<i>A. trifida</i>	овальная	НП/ЛТ	2Д
<i>Iva xanthiifolia</i>	веретеновидная	НП/ЛТ	2Е
<i>Parthenium integrifolium</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	2Ж
<i>Xanthium californicum</i>	неправильно-многоугольная	УП/ПР	2З
<i>X. strumarium</i>	округлая	НП/СМ	2И
Подтриба <i>Ecliptinae</i> Less.			
<i>Aspilia buphtalmiflora</i>	округлая	НП/СМ	3А
<i>A. bussey</i>	неправильно-многоугольная	УП/ЧР	3Б
<i>Blainvillea dichotoma</i>	веретеновидная	НП/СП	3В
<i>B. latifolia</i>	овальная	НП/СП	3Г
<i>B. rhomboidea</i>	веретеновидная	НП/СП	3Д
<i>Clibadium armani</i>	неправильно-многоугольная	НО/-	3Е
<i>C. rotundifolium</i>	неправильно-многоугольная	НО/-	3Ж
<i>Delilia biflora</i>	неправильно-многоугольная	УП/ЧР	3З
<i>Eclipta alba</i>	овальная	НП/СП	3И
<i>E. prostrata</i>	веретеновидная	НП/СП	3К
<i>Heliomeris multiflora</i>	овальная	НП/ЛТ	3Л
<i>Sphagneticola calendulaceae</i>	округлая	НП/СП	3М
<i>S. trilobata</i>	комбинированная	НП/ЛТ	3Н

Таблица 2 (окончание)

Таксон	Строение клеток экзотесты		Номер рисунка
	форма	Тип/подтип утолщения стенок	
<i>Synedrella nodiflora</i>	веретеновидная	НП/ЛТ	3О
<i>Synedrellopsis grisebachii</i>	неправильно-многоугольная	УП/ЧР	3П
Подтриба <i>Engelmanniinae</i> Stuessy			
<i>Balsamorhiza hookeri</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	4А
<i>B. sagittata</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	4Б
<i>Borrchia arborescens</i>	неправильно-многоугольная	НП/ЛТ	4В
<i>B. frutescens</i>	веретеновидная	НП/ЛТ	4Г
<i>Chrysogonum virginianum</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	4Д
<i>Engelmannia peristenia</i>	неправильно-многоугольная	НП/ЛТ	4Е
<i>Lindheimera texana</i>	неправильно-многоугольная	НП/СП	4Ж
<i>Silphium integrifolium</i>	неправильно-многоугольная	НП/СП	4З
<i>S. perfoliatum</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	4И
Подтриба <i>Helianthinae</i> Dumort.			
<i>Helianthus annuus</i>	округлая	НП/СМ	5А
<i>H. divaricatus</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	5Б
<i>H. giganteus</i>	комбинированная	НО/-	5В
<i>H. rigidus</i>	комбинированная	НО/-	5Г
<i>H. tuberosus</i>	комбинированная	УП/ПР	5Д
<i>Tithonia rotundifolia</i>	округлая	НП/СМ	5Е
Подтриба <i>Rudbeckiinae</i> H. Rob.			
<i>Ratibida pinnata</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	6А
<i>Rudbeckia hirta</i>	неправильно-многоугольная	НП/ЛТ	6Б
<i>R. laciniata</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	6В
<i>R. amplexicaulis</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	6Г, Д
<i>R. fulgida</i>	неправильно-многоугольная	НП/ЛТ	6Е
Подтриба <i>Spilanthinae</i> Panero			
<i>Acmella oleracea</i> Jansen	неправильно-многоугольная	НО/-	7А
Подтриба <i>Zaluzaniinae</i> H. Rob.			
<i>Zaluzania angusta</i>	неправильно-многоугольная	НП/СП	7Б
Подтриба <i>Verbesininae</i> Benth.			
<i>Verbesina alternifolia</i>	неправильно-многоугольная	НП/СП	7В
<i>V. virginica</i>	неправильно-многоугольная	НП/ЛТ	7Г
<i>V. helianthoides</i>	овальная	НП/ЛТ	7Д
Подтриба <i>Enceliinae</i> Panero			
<i>Helianthella uniflora</i>	неправильно-многоугольная	НП/СМ	7Е
Подтриба <i>Zinniinae</i> Benth.			
<i>Echinacea pallida</i>	прямоугольная	УП/ПР	8А
<i>Heliopsis helianthoides</i>	клетки 2 форм: неправильно-многоугольная, прямоугольная	УП/ЧР	8В 8Г
<i>Sanvitalia procumbens</i>	неправильно-многоугольная	УП/ЧР	8Д
<i>Zinnia elegans</i>	неправильно-многоугольная	УП/ЧР	8Е

Примеч.: УП/ПР – упорядоченное утолщение/полностью равномерно утолщенные стенки; УП/ЧР – упорядоченное утолщение/частично равномерно утолщенные стенки; НП/СП – неупорядоченное утолщение/ спиралевидный подтип утолщения; НП/ЛТ – неупорядоченное утолщение/ лестничный подтип утолщения; НП/СМ – неупорядоченное утолщение/ смешанный подтип утолщения; НО – неопределенный тип утолщения.

Теста видов подтрибы *Ambrosiinae*

В подтрибу *Ambrosiinae* включено 8 родов. Ее представители по облику и строению генеративных органов резко отличаются от остальных таксонов семейства, поэтому еще в начале XIX в. некоторые авторы выделяли особое семейство *Ambrosiaceae* Link (Link, 1829; Du Mortier, 1829). В настоящее время амброзиевые включены в состав *Asteraceae* в качестве подтрибы трибы *Heliantheae* (Bremer, Gustafsson, 1997; Panero, 2007). Предварительные результаты исследований хлоропластной ДНК показали, что *Ambrosiinae* является парафилетической подтрибой (Panero, 2007).

В последние несколько лет проводились молекулярно-филогенетические исследования подтрибы с целью выяснения филогенетических отношений внутри отдельных родов подтрибы и установлено, что *Parthenium* L. (Ilut et al., 2015), *Xanthium* (Tomasello, Heubl, 2017), *Ambrosia* (Martin et al., 2018) являются полифилетическими или парафилетическими. S. Tomasello et al. (2019) предприняли попытку установить взаимоотношения между родами *Ambrosiinae*, а также между видами в более крупных родах подтрибы, определить объем подтрибы и проверить гипотезу о монофилетичности подтрибы. Ре-

зультаты их работы свидетельствуют о том, что группа отличается разнообразием, а роды, входящие в состав подтрибы, являются парафилетическими или полифилетическими. Несмотря на многочисленные работы и обзоры последнего столетия (Rollins, 1950; Jackson, 1960; Payne, 1964; Ilut et al., 2015; Tomasello, Heubl, 2017; Martin et al., 2018; Tomasello et al., 2019), современная филогения для всей подтрибы до сих пор отсутствует.

Нами исследована поверхность семян 8 видов из четырех родов подтрибы. Поверхность семян гладкая или скульптурированная. Скульптура поверхности, форма и характер утолщения стенок клеток экзотесты могут различаться в пределах одного рода, что наблюдается у трех исследованных видов рода *Ambrosia*. У зрелых плодов *A. artemisiifolia* поверхность семени гладкая (рис. 2А) или скульптурированная у недостаточно зрелых плодов (рис. 2Б), клетки неправильно-многоугольные с лестничным утолщением. У *A. dumosa* (рис. 2В) поверхность скульптурированная, наружные периклиальные стенки тонкие и западают в полость клетки, антиклинальные и внутренние периклиальные стенки клеток частично равномерно утолщенные.

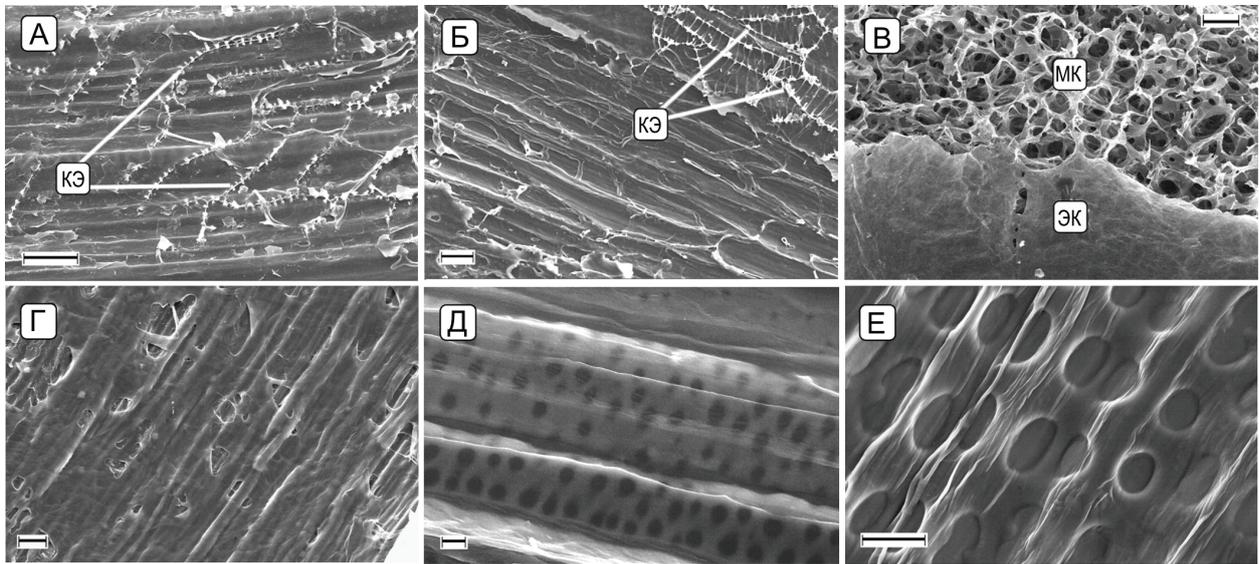


Рис. 1. Сканирующие электронные микрофотографии семян видов трибы *Heliantheae*: А – *Rudbeckia hirta*; Б – *Verbesina alternifolia*; В – *Ambrosia trifida*; Г – *Chrysogonum virginianum*; Д – *Echinacea purpurea*; Е – *Acmela oleracea*. А, Б – фрагменты клеток экзотесты на поверхности внутренней стороны эндокарпия; В – внутренняя сторона перикарпия с частично разрушенными клетками эндокарпия; Г – внутренняя сторона перикарпия; Д, Е – тонкостенные клетки эндокарпия.

Масштабная линейка: А, Б, Г – 20 мкм, В – 50 мкм, Д – 2 мкм, Е – 10 мкм. Условные обозначения: МК – мезокарпий; кэ – фрагменты клеток экзотесты; эк – эндокарпий.

Семя *A. trifida* крупное, с разветвленным проходящим пучком (рис. 2Г). Поверхность семени *A. trifida* скульптурированная, клетки овальной

формы, при разрушении наружной периклиальной стенки видны лестничные утолщения (рис. 2Д). Поверхность семени *Iva xanthiifolia*

скульптурированная, клетки веретеновидные, с лестничным утолщением (рис. 2Е). У *Parthenium integrifolium* поверхность скульптурированная, клетки экзотесты неправильно-многоугольные, стенки клеток со смешанным утолщением (рис. 2Ж). У видов рода *Xanthium* поверхность семени слабо (*X. californicum*, рис. 2З) или значительно (*X. strumarium*, рис. 2И) скульптурирована. Скульптурированность поверхности *X. californicum* при тонкостенных клетках экзотесты обусловлена утолщением антиклинальных стенок мезотесты. Таким образом, исследованные нами таксоны подтрибы *Ambrosiinae* различаются по скульптурированности поверхности, размерам клеток экзотесты, характеру утолщения их стенок.

Теста видов подтрибы *Ecliptinae*

В трибу включено 49 родов. Robinson (1981) понимал широко объем подтрибы *Ecliptinae*, включая в нее описанные ранее подтрибы *Zinniinae*, *Verbesininae*, *Engelmanniinae*. Он отмечал,

что принятая им подтриба *Ecliptinae* является аморфной, но при этом рассматривается им как естественная. Р. О. Karis (1993, 1996) и Karis, О. Ryding (1994) провели кладистические исследования *Heliantheae*, которые позволили выдвинуть различные филогенетические гипотезы, касающиеся родовых отношений внутри трибы. В своей схеме классификации они использовали для подтрибы название не *Ecliptinae*, а *Verbesininae*, потому что считали, что род *Eclipta* не может быть отнесен ни к одной из подтриб. Результаты исследований J. L. Panero et al. (1999) показали, что *Ecliptinae* в объеме, принятом Robinson (1981), является полифилетической и подчеркнули, что этот результат ожидаемый, так как подтриба *Ecliptinae* содержит наиболее разнородную группу родов в *Heliantheae*. На основании полученных данных Panero et al. (1999) таксоны *Zinniinae*, *Verbesininae*, *Engelmanniinae*, ранее включенные Robinson (1981) в подтрибу *Ecliptinae*, восстановили в качестве подтриб.

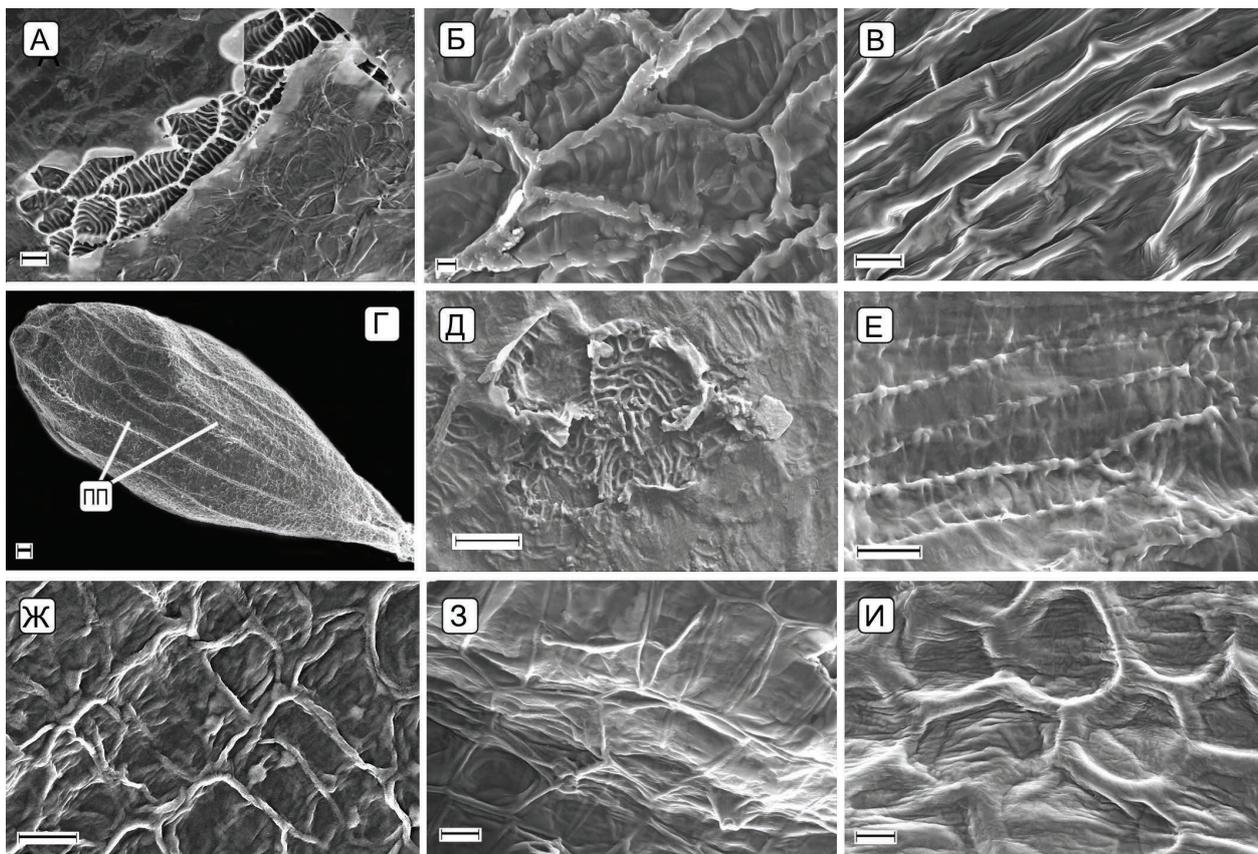


Рис. 2. Поверхность тесты видов подтрибы *Ambrosiinae*: А – *Ambrosia artemisiifolia* (наружные периклиальные стенки некоторых клеток разрушены); Б – *A. artemisiifolia* (наружные периклиальные стенки втянуты в полости клеток); В – *A. dumosa*; Г – *A. trifida* (разветвленный проводящий пучок семени); Д – *A. trifida*; Е – *Iva xanthiifolia*; Ж – *Parthenium integrifolium*; З – *Xanthium californicum*; И – *X. strumarium*. Масштабная линейка: А, В, Е–И – 10 мкм; Б – 2 мкм; Г – 100 мкм, Д – 20 мкм. Условные обозначения: ПП – проводящие пучки.

Результаты наших исследований тесты, даже при уменьшенном объеме подтрибы *Ecliptinae*, показывают, что включенные в нее роды имеют различное строение клеток экзотесты (табл. 2). Поверхность семени гладкая или скульптурированная. По форме клетки экзотесты разнообразной формы: округлые (рис. 3А, М), неправильно-многоугольные (рис. 3Б, Е, Ж, З, П), овальные (рис. 3Г, И, Л), веретеновидные (рис. 3В, Д, К, О) или комбинированные (рис. 3Н). Стенки клеток экзотесты имеют неопределенный, спиралевидный или лестничный типы утолщения. У *Clibadium* F. Allam. ex L. выявлено уникальное строение семян. Некоторые виды имеют костяночные семечки, твердые и гладкие. Клетки экзотесты неправильно-многоугольные, со значительно утолщенными стенками. Robinson (1978, 1981) рекомендовал поместить род *Clibadium* в отдельную подтрибу *Clibadiinae* Н. Robinson. Наши данные подтверждают необходимость внесения изменений в подтрибу *Ecliptinae*.

Теста видов подтрибы *Engelmanniinae*

Подтриба *Engelmanniinae* включает 8 родов, некоторые из которых рассматривались как члены других подтриб. Так, L. E. Urbatsch et al. (2000) на основе данных ITS включали *Balsamorhiza* Hook. ex Nutt. и *Wyethia* Nutt. в подтрибу *Ecliptinae*. Род *Borrchia* систематики относили к разным подтрибам: *Zinniinae* (Stuessy, 1977), *Ecliptinae* (Robinson, 1981) и *Verbesininae* (Karis, Ryding, 1994). В кладограмме трибы *Heliantheae*, построенной на основании изучения последовательностей ITS (внутренние транскрибируемые спейсеры), rDNA (ядерная рибосомальная ДНК) и cpDNA (хлоропластная ДНК), *Borrchia* является базальным элементом в кладе родов, традиционно рассматриваемых в подтрибе *Engelmanniinae* (Urbatsch et al., 2000). У большинства изученных видов подтрибы поверхность тесты скульптурированная, с неравномерно утолщенными антиклинальными и внутренними периклинальными стенками. По форме клетки экзотесты разнообразного строения. У большинства видов они неправильно-многоугольные (рис. 4А–В, Д–И) или веретеновидные (*Borrchia frutescens*, рис. 4Г). Утолщение стенок клеток экзотесты также разнообразно. У *Lindheimera texana* (рис. 4Ж) и *Silphium integrifolium* (рис. 4З) выявлен спиралевидный тип утолщения стенок. При этом *Silphium perfoliatum* характеризуется смешанным типом (рис. 4И). Виды рода *Borrchia* имеют

лестничный тип утолщения стенок клеток (*B. arborescens* (рис. 4В), *B. frutescens* (рис. 4Г)).

Теста видов подтрибы *Helianthinae*

Подтриба объединяет 19 родов. Нами исследованы 5 видов рода *Helianthus* L. (рис. 5А–Г) и *Titonia rotundifolia*, которые характеризуются скульптурированным типом поверхности семени с разнообразной формой клеток: округлая (рис. 5А, Е), неправильно-многоугольная (рис. 5Б), комбинированная (рис. 5В–Д) и с разнообразным типом утолщения стенок клеток. Многолетние и однолетние виды рода *Helianthus*, относящиеся к разным секциям, имеют разное строение тесты. Многолетний вид *H. tuberosus* выделяется тонкостенными клетками экзотесты, сквозь которые видны клетки мезотесты (рис. 5Д). Поверхность *Titonia rotundifolia* (рис. 5Е) сходна по строению с *Helianthus annuus* (рис. 5А).

Теста видов подтрибы *Rudbeckiinae*

Подтриба является северо-американской группой, ранее относимой к интерпретируемой в широком смысле подтрибе *Verbesininae* (Bentham, 1873b). В настоящее время подтриба объединяет два рода: *Ratibida* Raf. и *Rudbeckia*. Скульптурированный тип поверхности тесты имеет *Ratibida pinnata* (рис. 6А). Род *Rudbeckia* делится на три секции: *Rudbeckia*, *Macrocline* (Cass.) A. Gray и *Dracopis* (Cass.) A. Gray (Urbatsch, Cox, 2006). Из этого рода нами исследованы 4 вида из разных секций, которые имеют различное строение поверхности семени (рис. 6Б–Е). *Rudbeckia hirta* (рис. 6Б) и *R. fulgida* (рис. 6Е), относящиеся к секции *Rudbeckia*, характеризуются наличием лестничного типа утолщения клеток экзотесты. *R. laciniata* (секция *Macrocline*) и *R. amplexicaulis* (монотипная секция *Dracopis*) имеют смешанный тип строения поверхности тесты (рис. 6В, Г, Д).

Теста видов подтрибы *Spilanthinae*

Подтриба объединяет 5 родов. Из рода *Acmella* Rich. ex Pers. нами изучен один вид *Acmella oleracea*. Robinson (1981) относит этот род к подтрибе *Ecliptinae*, а Panero (2007) род *Acmella*, наряду с родами *Tetranthus* Sw., *Oxycarpha* S. F. Blake, *Spilanthus* Jacq., *Salmea* DC., выделил в отдельную подтрибу *Spilanthinae*. Поверхность семени *Acmella oleracea* (рис. 7А) гладкая, наружные периклинальные стенки клеток экзотесты слабо выпуклые, клетки заполнены плотным содержи-

мым, характер утолщения стенок клеток экзотесты определить не представляется возможным. Такой же тип выявлен у видов рода *Clibadium* (подтриба *Ecliptinae*) (рис. 3Е, Ж).

Теста видов подтрибы *Zaluzaniinae*

В подтрибу включены *Zaluzania* Pers. (10 видов) и монотипный род *Hybridella* Cass. Согласно Т. F. Stuessy (1977), род *Zaluzania* в системе трибы

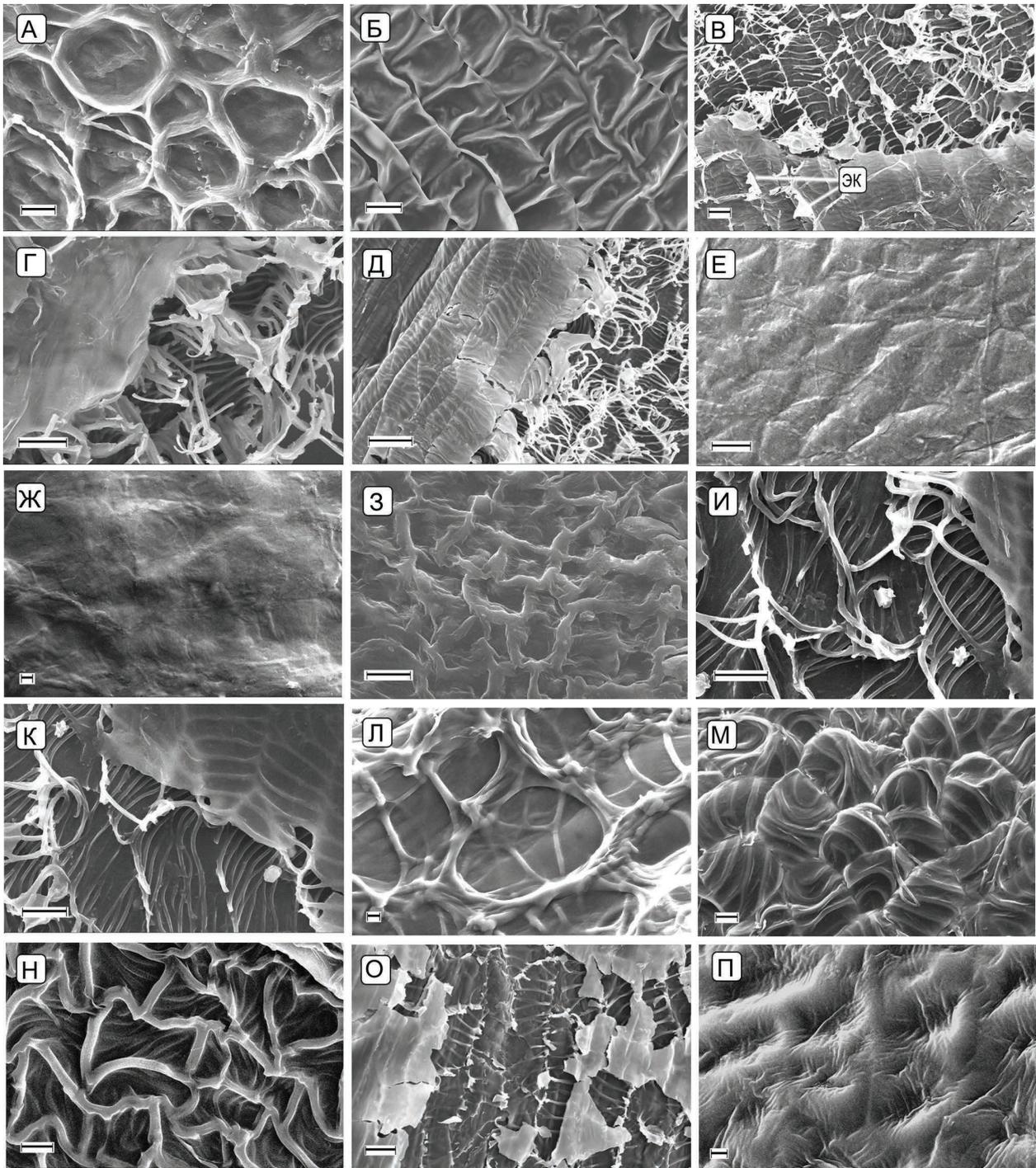


Рис. 3. Теста видов подтрибы *Ecliptinae*: А – *Aspilia bupthalmiflora*; Б – *A. bussei*; В – *Blainvillea dichotoma*; Г – *B. latifolia*; Д – *B. rhomboidea*; Е – *Clibadium armanii*; Ж – *C. rotundifolium*; З – *Delilia biflora*; И – *Eclipta alba*; К – *E. prostrata*; Л – *Heliomeris multiflora*; М – *Sphagneticola calendulaceae*; Н – *S. trilobata*; О – *Synedrella nodiflora*; П – *Synedrellopsis grisebachii*. В, Г, Д, И, К, О – наружные периклиальные стенки некоторых клеток разрушены. Масштабная линейка: А–Г, З–К, М–О – 10 мкм; Д, Е – 20 мкм; Ж, Л – 2 мкм; П – 3 мкм. Условные обозначения: см. рис. 1.

Heliantheae находится в подтрибе *Neurolaeniinae* Rydb. Особенности строения язычковых цветков (отсутствие смоляных каналов, отсутствие характерной шероховатости основания венчика) позволили Robinson (1978) выделить самостоятельную подтрибу *Zaluzaniinae*, объединяющую 3 рода: *Zaluzania*, *Hybridella* Cass., *Chromolepis* Benth. Позднее Panero (2007) поддержал позицию Robinson (1981) относительно самостоятельности подтрибы *Zaluzaniinae*. У исследованного нами вида *Zaluzania trilobata* поверхность семени слабо скульптурирована, клетки экзотесты вытянуты вдоль оси семени, стенки клеток экзотесты спиралевидно утолщены (рис. 7Б).

Теста видов подтриб *Verbesiniinae* и *Enceliinae*

Подтрибы *Verbesiniinae* (4 рода) и *Enceliinae* (5 родов) в настоящее время рассматриваются как самостоятельные. Karis и Ryding (1994) считают, что подтриба *Enceliinae*, включающая роды *Encelia* Adans., *Enceliopsis* A. Nelson, *Flourensia* DC., *Helianthella* Torr. et A. Gray, должна быть включена в подтрибу *Verbesiniinae*. E. E. Schilling et al. (1996) считают, что линия, содержащая

роды *Encelia*, *Flourensia* и *Helianthella* может быть сестринской к подтрибе *Helianthinae*. Исследования хлоропластной ДНК поддерживают сестринский статус *Encelia* и *Helianthella* (Panero et al., 1999).

Из данных подтриб нами исследованы виды двух родов: *Verbesina* L. (3 вида) и *Helianthella* (1 вид).

Из трех видов рода *Verbesina*: *V. alternifolia*, *V. virginica*, *V. helianthoides*, два последних вида имеют скульптурированную поверхность из-за западающих в полость клеток наружных стенок клеток экзотесты (рис. 7Г, Д). Поверхность *V. alternifolia* гладкая, спиралевидные утолщения проявляются при разрушении тонких наружных периклиальных стенок клеток экзотесты (рис. 7В). Из подтрибы *Enceliinae* нами исследовано строение семени *Helianthella uniflora*. Поверхность семени скульптурированная, клетки со смешанным утолщением: наружные периклиальные стенки тонкие, западают в полость клеток, внутренние периклиальные и антиклиальные стенки клеток неравномерно утолщены (рис. 7Е).

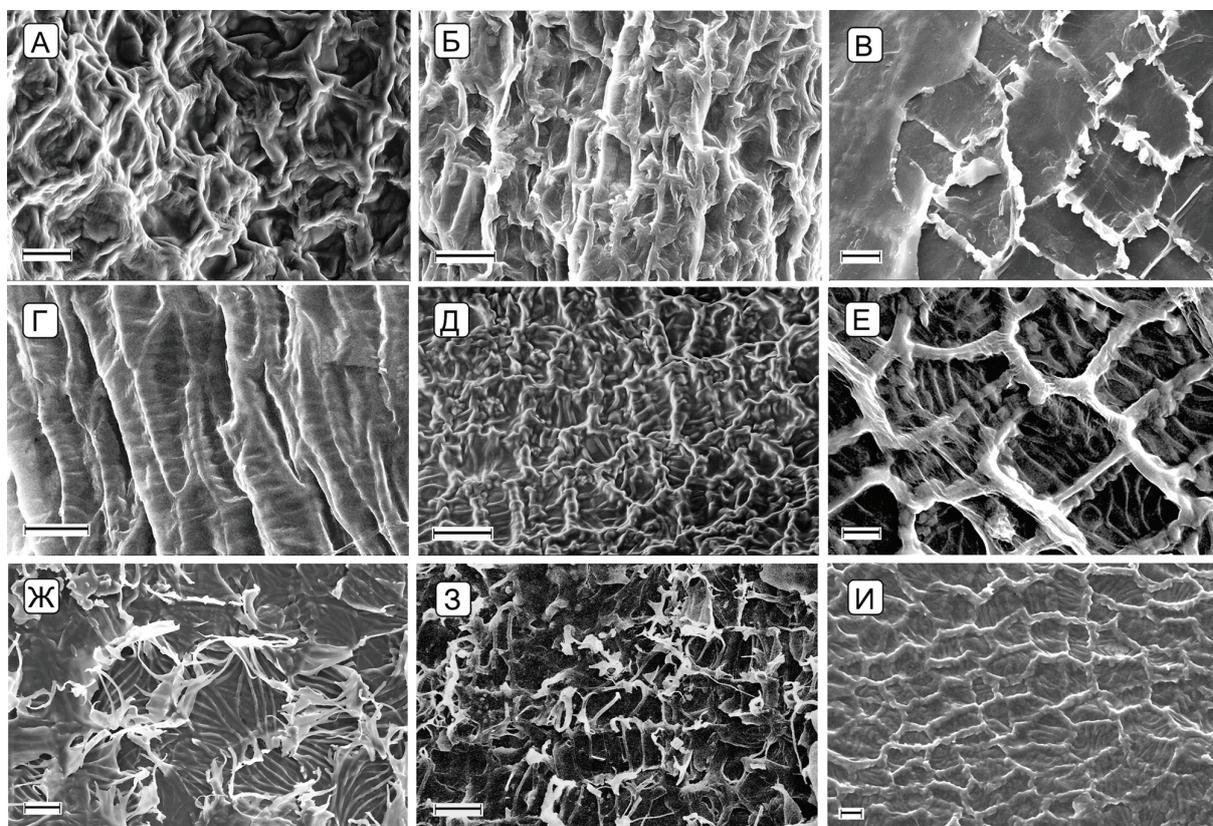


Рис. 4. Поверхность тесты видов подтрибы *Engelmanniinae*: А – *Balsamorhiza hookeri*; Б – *B. sagittata*; В – *Borrichia arborescens*; Г – *B. frutescens*; Д – *Chrysogonum virginianum*; Е – *Engelmannia peristenia*; Ж – *Lindheimeria texana*; З – *Silphium integrifolium*; И – *S. perfoliatum*. В, Ж, З – наружные периклиальные стенки некоторых клеток разрушены. Масштабная линейка: А, В, Е, Ж – 10 мкм; Б, Г, Д, З, И – 20 мкм.

Теста видов подтрибы *Zinniinae*

Подтриба объединяет 7 родов. Urbatsch et al. (2000), используя данные молекулярно-генетического анализа, подтвердили обоснованность отнесения *Echinacea* Moench к подтрибе *Zinniinae*. Морфологические и цитологические данные также согласуются с размещением *Echinacea* в *Zinniinae*. Как и большинство других таксонов

Zinniinae, *Echinacea* имеет одиночные корзинки, конические цветоложа, жесткие чешуи и короткий, похожий на корону хохолок.

Изученные нами виды подтрибы имеют скульптурированный тип строения поверхности семени, но различаются деталями строения клеток экзотесты (форма клеток, их расположение).

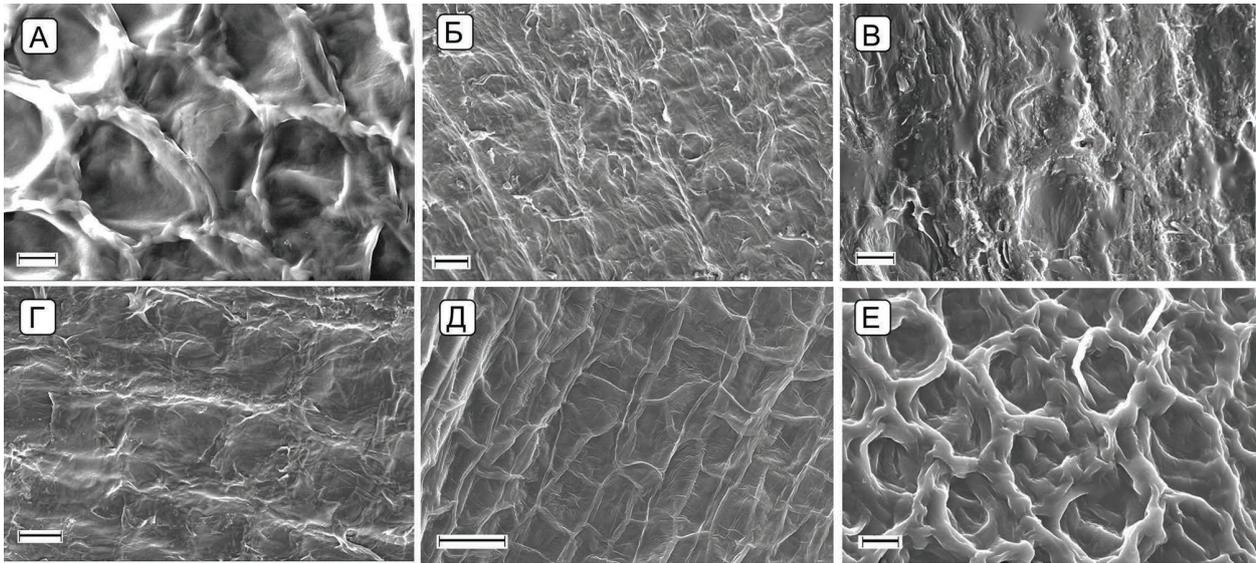


Рис. 5. Поверхность тесты видов подтрибы *Helianthinae*: А – *Helianthus annuus*; Б – *H. divaricatus*; В – *H. giganteus*; Г – *H. rigidus*; Д – *H. tuberosus*; Е – *Tithonia rotundifolia*. Масштабная линейка: А, В, Е – 10 мкм, Б, Г, Д – 20 мкм.

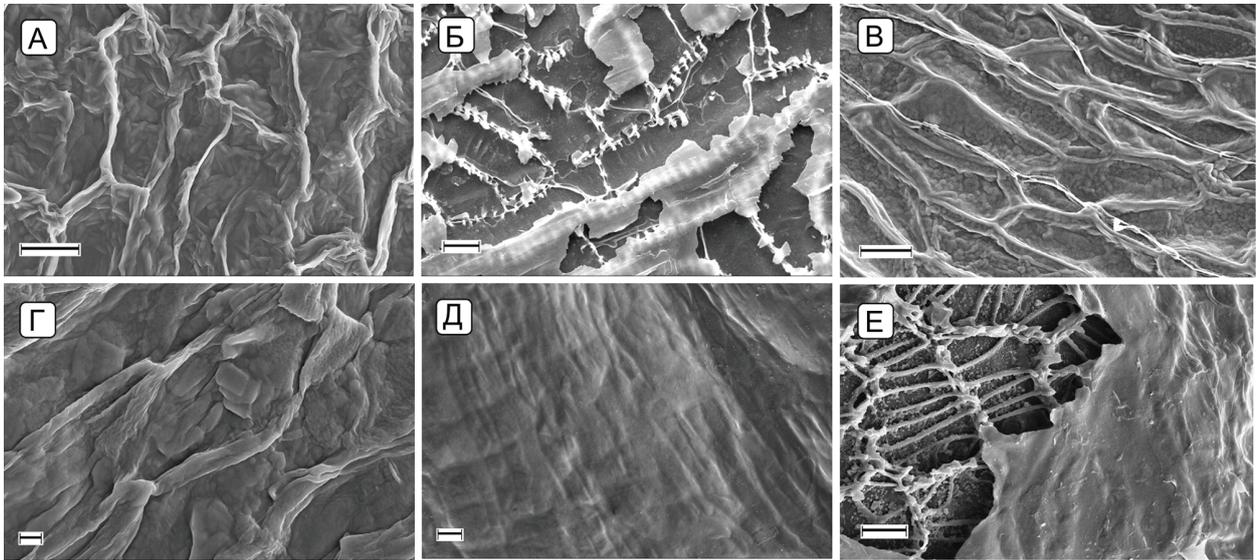


Рис. 6. Теста видов подтрибы *Rudbeckiinae*: А – *Ratibida pinnata*; Б – *Rudbeckia hirta*; В – *R. laciniata*; Г, Д – *R. amplexicaulis*; Е – *R. fulgida*. Б, Е – наружные периклиальные стенки некоторых клеток разрушены. Масштабная линейка: А, Б, Е – 10 мкм, В, Д – 20 мкм, Г – 2 мкм.

У *Echinacea pallida* (рис. 8А) клетки экзотесты располагаются упорядоченно, они вытянуты вдоль оси семени, на поверхности семени находятся крупные железистые вместилища (рис.

8Б). Семянки *Echinacea* по скульптуре поверхности семени отличаются от всех исследованных нами видов трибы *Heliantheae*. У *Heliopsis helianthoide* (рис. 8В, Г) клетки на поверхности семени

двух типов: неправильно-многоугольные и прямоугольные, частично равномерно утолщенные. Неправильно-многоугольные клетки без опре-

деленного направления выявлены у *Sanvitalia procumbens* (рис. 8Д) и *Zinnia elegans* (рис. 8Е).

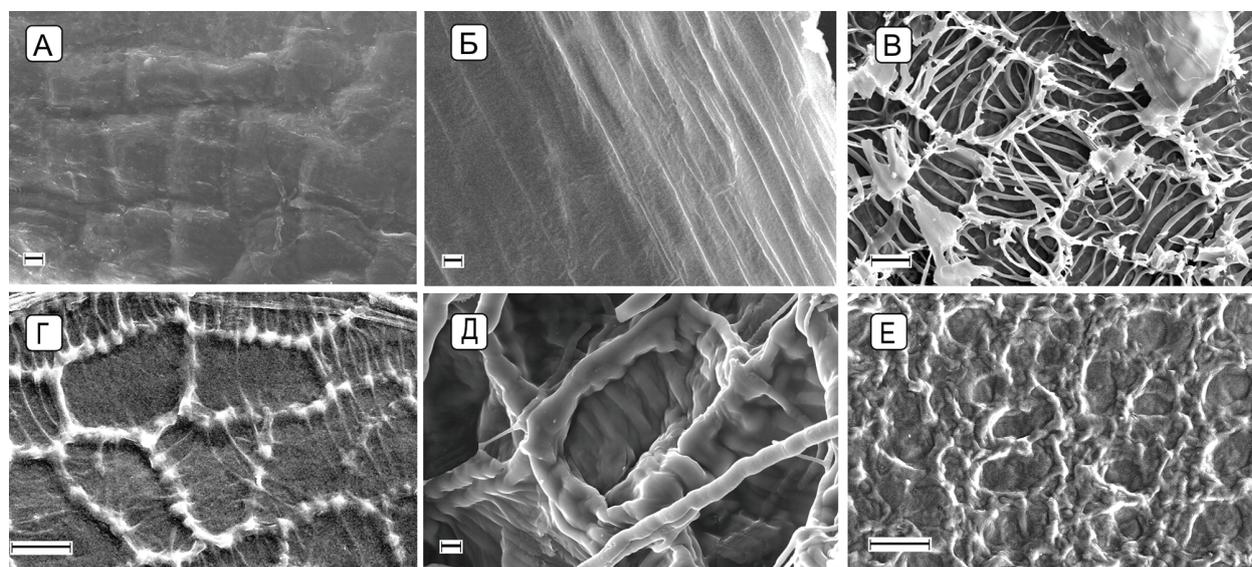


Рис. 7. Поверхность тесты видов подтрибы *Spilanthinae*, *Zaluzaniinae*, *Verbesininae* и *Enceliinae*: А – *Acnella oleracea*; Б – *Zaluzania angusta*; В – *Verbesina alternifolia*; Г – *V. virginica*, Д – *V. helianthoides*; Е – *Helianthella uniflora*. Масштабная линейка: А, В – 10 мкм, Б – 3 мкм, Г, Е – 20 мкм, Д – 2 мкм.

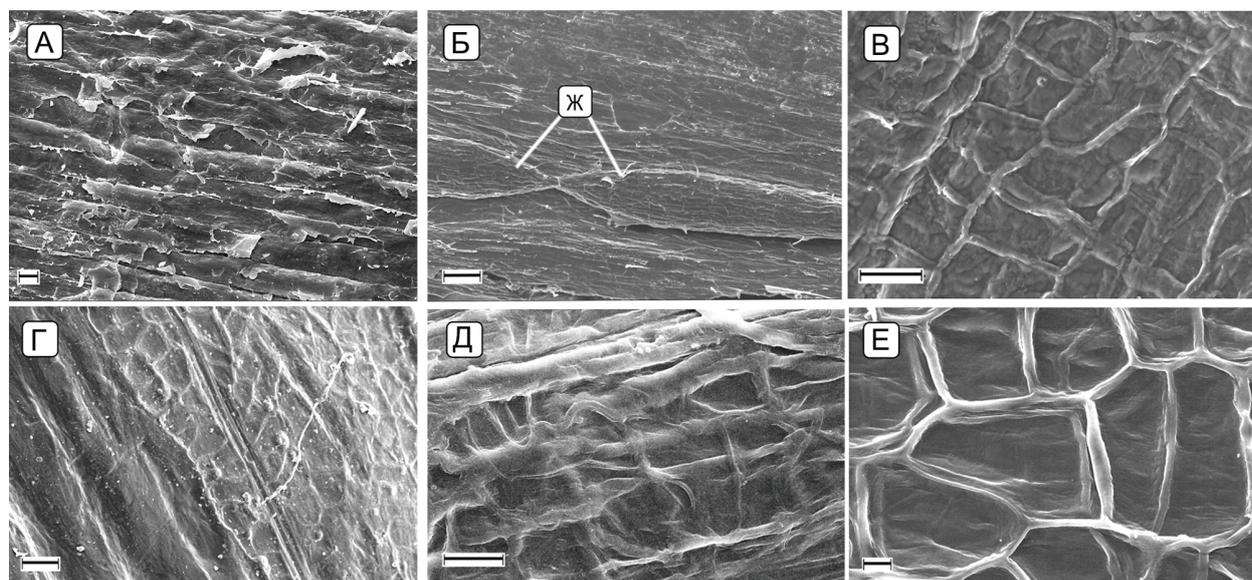


Рис. 8. Поверхность тесты видов подтрибы *Zinniinae*: А, Б – *Echinacea pallida*; В, Г – *Heliopsis helianthoides*; Д – *Sanvitalia procumbens*; Е – *Zinnia elegans*. Условные обозначения: ж – железистые вместилища на поверхности семени. Масштабная линейка: А, Е – 10 мкм, Б – 100 мкм, В–Д – 20 мкм.

Заключение

В плодах видов трибы *Heliantheae* s. s. имеется хорошо развитая теста, которая сохраняется до полной их зрелости. Для большинства исследованных нами видов характерна бесцветная теста, состоящая из клеток, лишенных содержимого.

Строение поверхности семени определяется в основном строением клеток экзотесты (положение наружной периклиальной стенки, степень и характер ее утолщенности). На основании особенностей строения тесты выделены два типа поверхности семени: гладкая (нескульптурированная) и скульптурированная. Скульптурированная поверхность семени обусловлена

впячиванием тонких наружных периклиальных стенок в полость клеток экзотесты или их выпячиванием. Есть виды, у которых все стенки экзотесты тонкостенные, при этом стенки клеток наружного ряда мезотесты утолщены, вследствие чего они определяют скульптуру поверхности семени (*Helianthus tuberosus*).

В зависимости от степени и характера утолщения стенок клеток экзотесты нами выделены следующие типы утолщений: упорядоченное – утолщение, при котором полностью или частично утолщены стенки клеток экзотесты, и неупорядоченное – стенки клеток экзотесты с неравномерно утолщенными стенками (спиральное, лестничное, смешанное). Для части таксонов определить характер утолщения не представляется возможным, так как клетки заполнены плотным содержимым (*Acmeilla*, *Clibadium*). Виды одного рода могут иметь хорошо различающуюся скульптуру поверхности семян (*Helianthus annuus* и *H. tuberosus*; *Rudbeckia hirta* и *R. laciniata*). Близкие виды имеют подобное строение (*Eclipta alba* и *E. prostrata*).

В результате исследования поверхности семени установлено, что в пределах рода и подтрибы форма и характер утолщения стенок клеток экзотесты разнообразны. Выявить признаки, характерные для всей трибы *Heliantheae*, отдельных ее подтриб и родов, не представляется возможным. Строение тесты позволяет устанавливать степень однородности таксонов, объединенных в роды, подтрибы. Признаки семян можно использовать для определения ряда видов, групп видов. Консервативный характер признаков скульптуры тесты позволяет использовать их при решении вопросов систематики родов и филогенетики трибы *Heliantheae*.

Многими систематиками предпринимались попытки установить родственные связи внутри

отдельных родов и подтриб, но, тем не менее, в трибе *Heliantheae* границы между подтрибами и родами до сих пор плохо изучены. Кладистические исследования *Heliantheae*, проведенные Karis (1993, 1996) и Karis, Ryding (1994), позволили выдвинуть различные филогенетические гипотезы, касающиеся родовых отношений внутри трибы. Karis (1993) указал, что для создания естественной новой классификации *Heliantheae* на основе монофилетических групп требуется деинтеграция некоторых подтриб. Каждая подтриба является проблемной. Авторы, исследовавшие *Heliantheae*, отмечали, что триба отличается значительным разнообразием, многие таксоны (подтрибы, роды) являются полифилетическими, что затрудняет установление их границ и объема (Rollins, 1950; Jackson, 1960; Payne, 1964; Plut et al., 2015; Tomasello, Heubl, 2017; Martin et al., 2018; Tomasello et al., 2019). Panero (1999) считает, что только при использовании молекулярных данных в сочетании с тщательными морфологическими исследованиями может быть достигнута классификация, которая будет отражать истинную эволюционную историю группы.

Благодарности

Авторы благодарны сотруднику Тихоокеанского института биорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН академику П. Г. Горовому за помощь при подготовке рукописи, сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН к. б. н. Г. Ю. Конечной за проверку местонахождений ряда исследованных видов, сотрудникам Дальневосточного центра электронной микроскопии Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН Д. В. Фомину и К. А. Шефер за техническую помощь.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Barthlott W.** 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic J. Bot.* 1: 345–355. DOI: 10.1111/j.1756-1051.1981.tb00704.x
- Bentham G.** 1873a. Notes on the classification, history, and geographical distribution of the Compositae. *J. Linn. soc. Bot.* 13: 335–577.
- Bentham G.** 1873b. Compositae. In: G. Bentham, J. D. Hooker (eds.). *Genera Plantarum*. Vol. 2, part 1. London: Lovell Reeve and Co. Pp. 163–533.
- Boyko E. V., Novozhilova E. V.** 2018. Structure of the seed coat of the Asteraceae species. I (tribes *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*). *Turczaninowia* 21, 4: 44–62. [In Russian] (Бойко Э. В., Новожилова Е. В. Строение семенной кожуры видов Asteraceae. I (трибы *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*) // *Turczaninowia*, 2018. Т. 21, № 4. С. 44–62). DOI: 10.14258/turczaninowia.21.4.6
- Bremer K., Gustafsson M. H. G.** 1997. East-Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. *Proc. Nat. Acad. U.S.A.* 94: 9188–9190.

- Cassini H.** 1821. Compositae. In: G. Cuvier (ed.). *Dictionnaire des sciences naturelles*. Vol. 20. 2nd edn. Paris: Le Normant. Pp. 369–371.
- Chopra S.** 1968. Embryological studies in *Xanthium strumarium*. *Tech. Com. Nat. Bot. Gardens* 1: 75–86.
- Du Mortier B.-C.** 1829. Analyse des familles des plantes: avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent. *Tournay: Impr. de J. Casterman, Ainé*. 104 pp. DOI: 10.5962/bhl.title.443
- Funk V. A., Specht C.** 2007. Meta-trees: grafting for a global perspective. *Proc. Biol. Soc. Washington* 120: 232–240. DOI: 10.2988/0006-324X(2007)120[232:MGFAGP]2.0.CO;2
- Garg S. K., Sharma K. C.** 2007. Taxonomical significance of the morphological and scanning electron microscopic surface patterns of cypselas in some members of the tribe *Heliantheae* (Asteraceae). *Feddes Repert.* 118(5–6): 165–191. DOI: 10.1002/fedr.200711134
- Jackson R. C.** 1960. A revision of the genus *Iva* L. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 41: 793–876. URL: https://archive.org/stream/cbarchive_35670_arevisionofgenusiva1902/arevisionofgenusiva1902_djvu.txt
- Jana B. K., Mukherjee S. K.** 2014. Diversity of testal structure among some tribes of Compositae. *J. Sci.* 4(5): 327–338.
- Iltut D. C., Sanchez P. L., Costich D. E., Friebe B., Coffelt T. A., Dyer G. M., Jenks M. A., Gore M. A.** 2015. Genomic diversity and phylogenetic relationships in the genus *Parthenium* (Asteraceae). *Ind. Crop Prod.* 76: 920–929. DOI: 10.1016/J.INDCROP.2015.07.035
- Karis P. O.** 1993. *Heliantheae* sensu lato (Asteraceae), clades and classification. *Pl. Syst. Evol.* 188: 139–195. DOI: 10.1007/BF00937727
- Karis P. O.** 1996. Phylogeny of the Asteraceae – *Asteroideae* revisited. In: D. J. N. Hind, H. J. Beentje (eds.). *Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference 1994*. Vol. 1. Kew: Royal Botanic Gardens. Pp. 41–47.
- Karis P. O., Ryding O.** 1994. Tribe *Heliantheae*. In: K. Bremer (ed.). *Asteraceae: cladistic and classification*. Portland, Oregon: Timber Press. Pp. 559–624.
- Link J. H. F.** 1829. Ambrosiaceae. In: *Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse*. Vol. 1. Berlin: Haude und Spenerschen Buchhandlung. P. 816.
- Martin M. D., Quiroz-Claros E., Brush G. S., Zimmer E. A.** 2018. Herbarium collection-based phylogenetics of the ragweeds (*Ambrosia*, Asteraceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 120: 335–341. DOI: 10.1016/j.ympev.2017.12.023
- Misra S.** 1972. Floral morphology of the family Compositae V. The seed coat and pericarp in *Verbesina encelioides* (Cav.) Benth. and Hk. f. ex. A. Gray. *J. Indian Bot. Soc.* 51: 332–341. DOI: 10.1007/BF02489211
- Pandey A. K.** 1976. Development of seed and fruit in *Eclipta erecta*. *Geobios* 3: 194–195.
- Pandey A. K.** 1990. Development and structure of seeds and fruits in *Tithonia diversifolia* (Hemsley) A. Gray (Asteraceae). *J. Japan Bot.* 65(3): 74–80. URL: <https://archive.org/details/journal-japanese-botany-65-074-080>
- Pandey A. K., Jha A.** 1993. Seed coat and pericarp anatomy in some *Heliantheae* (Asteraceae). *J. Japan. Bot.* 68: 170–173. URL: <https://archive.org/details/journal-japanese-botany-65-074-080>
- Panero J. L.** 2007. Compositae: tribe *Heliantheae* Cass. In: K. Kubitzki (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 8. Berlin: Springer. Pp. 440–477.
- Panero J. L., Jansen R. K., Clevinger J. A.** 1999. Phylogenetic relationships of subtribe *Ecliptinae* (Asteraceae: *Heliantheae*) based on chloroplast DNA restriction site data. *Am. J. Bot.* 86(3): 413–427. DOI: 10.2307/2656762
- Paul S., Mukherjee S. K.** 2017. Diversity of cypselar features in some species of the tribe *Heliantheae*, family Compositae. *Asian Journal of Plant Science and Research* 7(5): 1–9. URL: www.pelagiaresearchlibrary.com
- Payne W. W.** 1964. A re-evaluation of the genus *Ambrosia* (Compositae). *J. Arnold Arbor.* 45: 401–430. DOI: 10.5962/p.30872
- Robinson H.** 1978. Studies in the *Heliantheae* (Asteraceae), XIV; Validation of Subtribes. *Phytology* 41(1): 39–44. DOI: 10.5962/BHL.PART.21683
- Robinson H.** 1981. Are visions of the tribal and subtribal limits of the *Heliantheae* (Asteraceae). *Smithsonian Contributions of Botany*. 51: 1–102. DOI: 10.5962/bhl.title.131655
- Rollins R. C.** 1950. The guayule rubber plant and its relatives. *Contrib. Gray Herb. of Harvard University* 172: 1–72. URL: <https://eurekamax.com/research/025/807/025807578.php>
- Saenz A. A.** 1981. Anatomía y morfología de frutos de *Heliantheae* (Asteraceae). *Darwiniana* 23: 37–117.
- Schilling E. E., Panero J. L., Cox P. B.** 1996. Phylogenetic reticulation in subtribe *Heliantheae*. *Amer. J. Bot.* 83(7): 939–948. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1996.tb12787.x
- Stuessy T. F.** 1977. *Heliantheae* – systematic review. In: V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner (eds.). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Chapt. 23. London; New York: Academic Press. Pp. 621–671.
- Takhtajan A. L.** 1966. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy* [The system and phylogeny of flowering plants]. Moscow, Leningrad; Nauka. 611 pp. [In Russian] (*Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений*. М.–Л.: Наука, 1966. 611 с.).

The Biology and Chemistry of the Compositae. 1977. V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner (eds.). London, New York: Academic Press. 1189 pp.

The Families and Genera of Vascular Plants. 2007. In 15 vols. K. Kubitzki (ed.). Vol. 8. Flowering Plants. Eudicots: Asterales. J. W. Kadereit, C. Jeffrey (eds.). Berlin, Springer. 636 pp. DOI: 10.1007/978-3-540-31051-8

Tomasello S., Heubl G. 2017. Phylogenetic analysis and molecular characterization of *Xanthium sibiricum* using DNA barcoding, PCR-RFLP, and specific primers. *Planta Med.* 83: 946–953. DOI: 10.1055/s-0043-106585

Tomasello S., Stuessy T. F., Oberprieler C., Heubl G. 2019. Ragweeds and relatives: Molecular phylogenetics of *Ambrosiinae* (Asteraceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 130: 104–114. DOI: 10.1016/j.ympev.2018.10.005

Urbatsch L. E., Baldwin B. G., Donoghue M. J. 2000. Phylogeny of the coneflowers and relatives (*Heliantheae*: Asteraceae) based on nuclear rDNA internal transcribed spacer (ITS) sequences and chloroplast DNA restriction site data. *Systematic Botany* 25(3): 539–565. DOI: 10.2307/2666695

Urbatsch L. E., Cox P. B. 2006. *Rudbeckia*. In: *Flora of North America*. Vol. 21. New York, Oxford: Oxford University Press. Pp. 44–60. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=128840

Zakharevich S. F. 1954. On the description methods of the leaf epidermis. *Vestnik Leningradskogo universiteta* [*The Bulletin of the Leningrad University*] 4: 65–75. [In Russian] (**Захаревич С. Ф.** К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та, 1954. № 4. С. 65–75).