



УДК 581.47+582.998(571.6)

Морфолого-анатомическое строение семянков восточноазиатского *Synurus deltoides* (Asteraceae: Cardueae)

Э. В. Бойко, Е. В. Новожилова, И. Г. Гавриленко

ФГБУН Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159,
Владивосток, 690022, Россия. E-mails: boyachen@mail.ru, n.e.v.a.0@yandex.ru

Ключевые слова: анатомия, морфология, семянка, ультраструктура, *Synurus deltoides*.

Аннотация. В работе представлены результаты исследования морфолого-анатомической структуры, а также поверхности семянков *S. deltoides* с целью выявить специфические признаки этого вида. Семянки исследовали методом световой и сканирующей микроскопии. В результате нашего исследования выявлены диагностические признаки семянков: хорошо развитый перикарпий, наличие групп клеток с коричневым пигментом, овальные, с незначительно утолщенными стенками клетки экзотесты, которые не образуют характерного для подтрибы *Carduinae* палисадного ряда. На основании полученных результатов установлено, что семянки *S. deltoides* имеют строение покровов семени, отличное от такового близкородственных таксонов, входящих в группу родства *Onopordum*. По строению покровов семени род занимает обособленное положение в подтрибе *Carduinae*, что согласуется с данными N. Garcia-Jacas et al. (2008). Предположение N. Garcia-Jacas et al. (2002) о том, что *Synurus* следует считать синонимом *Alfredia*, не нашло подтверждения на основании полученных результатов карпологического анализа. По нашему мнению, *Synurus* следует считать самостоятельным монотипным родом подтрибы *Carduinae*.

Morphologic-anatomical structure of the cypselae of the East Asian *Synurus deltoides* (Asteraceae: Cardueae)

E. V. Boyko, E. V. Novozhilova, I. G. Gavrilenko

G. B. Elykov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, 159,
Pr-t 100 let Vladivostoku, Vladivostok, 690022, Russia

Key words: anatomy, cypselae, morphology, surface ultrastructure, *Synurus deltoides*.

Summary. We have examined the morphology, anatomy, and ultrasculpture of surface of the cypselae of *S. deltoides* with the aim of obtaining more definite data of the taxonomic position of the genus *Synurus*. Cypselae were examined by means of light microscopy and scanning electron microscopy. *Synurus deltoides* has cypselae structure atypical for the tribe *Cardueae*: well developed pericarp, presence of latex vessels, and lack of the palisade row of macrosclereid cells in the testa are not found elsewhere in the tribe. The exotesta cells in *S. deltoides* are oval with slightly thickened walls, tangentially elongated in longitudinal section and not forming a palisade row typical to the cypselae of the closely related taxa from “*Onopordum*” group of the subtribe *Carduinae*. The genus *Synurus* holds the isolated position in the subtribe *Carduinae* according to carpological data. This conclusion is in agreement with the data of N. Garcia-Jacas et al. (2008). However, the assumption of Garcia-Jacas et al. (2002) that *Synurus* should be considered as a synonym of *Alfredia* did not get confirmation by our carpological analysis. In our opinion, *Synurus* is to be treated as a separate monotypic genus within *Carduinae*.

Введение

Триба *Cardueae* Cass. включает 73 рода и более 2360 видов. Согласно последним публикациям, триба делится на 5 подтриб: *Echinopsinae* Dumort., *Carlininae* O. Hoffm., *Cardopatiinae* Less., *Carduinae* O. Hoffm. и *Centaureinae* O. Hoffm. (Sussana, Garcia-Jacas, 2007). Таксономическое положение рода *Synurus* в трибе *Cardueae* дискуссионное. Во «Флоре СССР» А. Г. Борисова (Borisova, 1963) отнесла *Synurus* Iljin к подтрибе *Carduinae*. Однако позднее этот род был перенесен в подтрибу *Centaureinae* (Dittrich, 1977; Bremer, 1994). На основе анализа последовательности ITS E. Häffner и F. Hellwig (1999) перенесли *Synurus* в *Carduinae*. Этой же позиции придерживаются N. Garcia-Jacas et al. (2002), A. Sussana и N. Garcia-Jacas (2007, 2009). На основании молекулярно-генетических исследований N. Garcia-Jacas et al. (2002) выделили в подтрибе группы «*Jurinea*», «*Cousinia*», «*Carduus*» и «*Onopordum*». A. Susanna et al. (2006, 2007) включили род *Synurus* в группу «*Onopordum*», куда также входят роды: *Alfredia* Cass., *Ancathia* DC., *Lamyropappus* Knorring et Tamamsch., *Oligaea* Iljin, *Onopordum* L., *Syreitschikovia* Pavlov, *Synurus* Iljin, *Takeikadzuchia* Kitag. et Kitam. и *Xanthopappus* C. Winkl. (Garcia-Jacas et al., 2008).

Впервые *Synurus deltoides* (Aiton) Nakai был описан W. Aiton (1789) под названием *Onopordum deltoides* Aiton (sub. nom. gen. *Onopordon*), и впоследствии он относился (под разными видовыми эпитетами), помимо указанных двух, также к родам *Carduus* L., *Centaurea* L., *Cirsium* Mill., *Rhaponticum* Ludw., *Serratula* L., *Silybum* Vaill. и *Stephanocoma* Less.

М. Ильин (Iljin, 1926) описал новый монотипный род *Synurus* с видом *S. atriplicifolius* (Trev.) Iljin. Позднее T. Nakai (1927) предложил комбинацию *S. deltoides* (Aiton) Nakai.

В настоящее время систематики на основании результатов молекулярно-генетических исследований представителей трибы ставят под сомнение самостоятельность рода *Synurus*. Так, N. Garcia-Jacas et al. (2002) высказали предположение о том, что *Synurus* следует считать синонимом *Alfredia*. Позднее A. Sussana и N. Garcia-Jacas (2007) указали, что *Synurus* является близкородственным роду *Alfredia*. Консенсуса относительно самостоятельности рода нет до настоящего времени (Garcia-Jacas et al., 2008).

Вопрос о числе видов в роде *Synurus* в течение длительного времени являлся дискуссионным. Согласно K. Bremer (1994), род представ-

лен 1 видом, *S. deltoides*, который произрастает в Китае, Монголии, Западной Сибири, Корее, Японии. Но позднее в работах A. Susasana и N. Garcia-Jacas (2007), N. Garcia-Jacas et al. (2008) сообщается о наличии 4 видов, произрастающих в Восточной Азии.

Во флористических сводках Японии, Китая и Кореи отсутствовало единое мнение в отношении видового состава рода. T. Makino (1910) для Японии указывает 3 вида рода *Synurus* (sub. nom. *Serratula*). Позднее T. Makino (1940) переносит виды из рода *Serratula* в новый род *Synurus*, описанный M. M. Ильиным (Iljin, 1926), и приводит виды: *Synurus palmatopinnatifolia* Kitam., *S. pungens* Kitam., *S. excelsus* Kitam. Для Японии J. Ohwi (1965) также указывает 3 вида: *Synurus excelsus* (Makino) Kitam., *S. palmatopinnatifidus* (Makino) Kitam., *S. pungens* (Franch. et Savat.) Kitam. T. Lee (1993) для флоры Кореи приводит 3 вида рода *Synurus*: *S. excelsus*, *S. palmatopinnatifidus* var. *indivisa* Kitam. и *S. deltoides*. Y. Lee (1996) для этого региона указывает 2 вида: *S. excelsus*, *S. palmatopinnatifidus* var. *palmatopinnatifidus* и *S. palmatopinnatifidus* var. *indivisus* Kitam. В синонимах последнего таксона приводится *S. deltoides*.

Однако M. Kitagawa (1979) для флоры Маньчжурии приводит только *S. deltoides*, но отмечает, что на территории северо-восточного Китая вид неоднороден. S. Chu (1987) для флоры Китая также указывает лишь *S. deltoides*, а многочисленные виды, вариации и формы, описанные ранее, помещает к нему в синонимы. S. Shu и G. Werner (2011) указывают для территории Китая, Японии, Кореи, Монголии и России 1 вид – *S. deltoides*.

Отечественные исследователи для Сибири и Дальнего Востока России приводят только *S. deltoides* (Voroshilov, 1966, 1982, 1985; Barkalov, 1992; Zhigova, 1997; Zuyev, 2005). В данной работе также принято широкое понимание, согласно которому, *Synurus* включает единственный полиморфный вид *S. deltoides*, произрастающий в Восточной Азии.

Целью данной работы явилось изучение морфолого-анатомического строения *S. deltoides* для выявления диагностических признаков таксона.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили образцы растений, собранные авторами и другими сотрудниками лаборатории хемотаксономии

растений ФГБУН Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН г. Владивостока, а также образцы, храня-

щиеся в Гербарии Главного ботанического сада РАН (г. Москва, МНА). Перечень исследованных образцов приведен в таблице.

Таблица

Список образцов, использованных для карпологического анализа

№	Место сбора	Дата сбора	Ф.И.О. коллектора
1	Амурская обл., Зейский р-н, скалы по берегу реки Большой Бекельдеуль.	05 IX 1963	П. Г. Горовой
2	Амурская обл., Тамбовский р-н, пос. Тамбовка, долина реки Гильчин.	02 IX 1988	В. Д. Бочкин, И. А. Шанцер, В. А. Баркалов
3	Амурская обл., берег реки Буреи.	18 IX 2003	В. М. Старченко
4	Приморский кр., Партизанский р-н, вершина горы Черный куст.	22 IX 1965	П. Г. Горовой, Э. В. Бойко
5	Приморский кр., окр. г. Владивостока.	01 XII 1985	Э. В. Бойко
6	Приморский кр., Шкотовский р-н, окр. пос. Смоляниново.	12 X 1996	Э. В. Бойко
7	Приморский кр., окр. г. Владивостока, бухта Горностай, на вершине сопки, у моря.	10 VIII 1997	Е. В. Зарембо
8	Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Шкотово.	12 X 1999	Э. В. Бойко
9	Приморский кр., окр. г. Владивостока, бухта Горностай, на вершине сопки, у моря, часто.	31 VIII 1999	Е. Зарембо
10	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. с. Андреевка, на склоне сопки.	16 X 1998	Е. В. Зарембо, И. Г. Гавриленко
11	Приморский кр., Шкотовский р-н, окр. с. Новонежино.	10 IX 2013	Е. В. Новожилова, И. Г. Гавриленко
12	Приморский кр., Хасанский р-н, пос. Андреевка.	22 IX 2013	Э. В. Бойко

Анатомию семян исследовали на поперечных и продольных срезах в средней части. Сухие семечки предварительно в течение 3 суток размягчали в смеси этанола, глицерина и воды (1:1:1). Срезы окрашивали сафранином, после чего изготавливали постоянные препараты. Достоверность полученных результатов достигалась изучением образцов семян растений, собранных из разных мест в пятикратной повторности. Фотографии препаратов выполнены с помощью бинокляра Stereo Discovery.V12 (Carl Zeiss), микроскопа Leica 4500 (Leica), микроскопа EVO 40 XVP (Carl Zeiss) в Дальневосточном центре коллективного пользования (ФГБУН Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН).

Результаты и обсуждение

Исследование растений, относящихся к роду *Synurus*, позволило установить, что на территории Дальнего Востока России произрастают растения одного вида. *S. deltoides* – травянистое растение 0,6–1,7 м выс. (рис. 1А, В), корневище короткое, толстое, с многочисленными шнуровидными корнями, стебель одиночный, мощный, вертикальный, в верхней части разветвленный, ребристый, с сизоватым войлочным опушени-

ем, наиболее интенсивным в верхней части. Листья очередные, у основания часто образуют прикорневую розетку. Прикорневые и нижние стеблевые листья длинночерешковые (черешок крылатый) до 30–35 см длины и 10–20 см ширины, дельтовидные, зубчато-лопастные или выемчато-лопастные, в основании сердцевидные или выемчатые. Верхние стеблевые листья ланцетные, короткочерешковые или почти сидячие, почти цельнокрайные или слегка (по краю) зубчатые, в основании клиновидные. Верхняя сторона зеленая, с редкими (в основном по жилкам) волосками. Нижняя сторона листа с выдающейся сетью жилок покрыта густым сизым войлочным опушением.

Корзинки крупные, 3–5 см в диаметре, поникающие, расположены на концах ветвей (рис. 1В, С). Обертка состоит из длинных, от ланцетовидных до линейно-ланцетовидных, блестящих, отогнутых, заостренных, колючих листочков, расположенных в 13–15 рядах. Молодые листочки обертки зеленые, интенсивно паутинисто-опушенные, зрелые – темно-бордовые с редким опушением. Венчик пурпурный, цветки обо-еполюе, все трубчатые, около 2,5–3 см дл., почти правильные, суженная нижняя часть венчика около 9 мм, расширенная около 15 мм дл., с 5

линейными лопастями около 3 мм дл. Тычинки около 20 мм дл., темно-пурпурные, выдаются из венчика, пыльники около 7 мм дл., свободные,

соединены только придатками 3,5 мм дл. Столбик длиннее венчика, с короткими лопастями, примерно равными тычинкам.

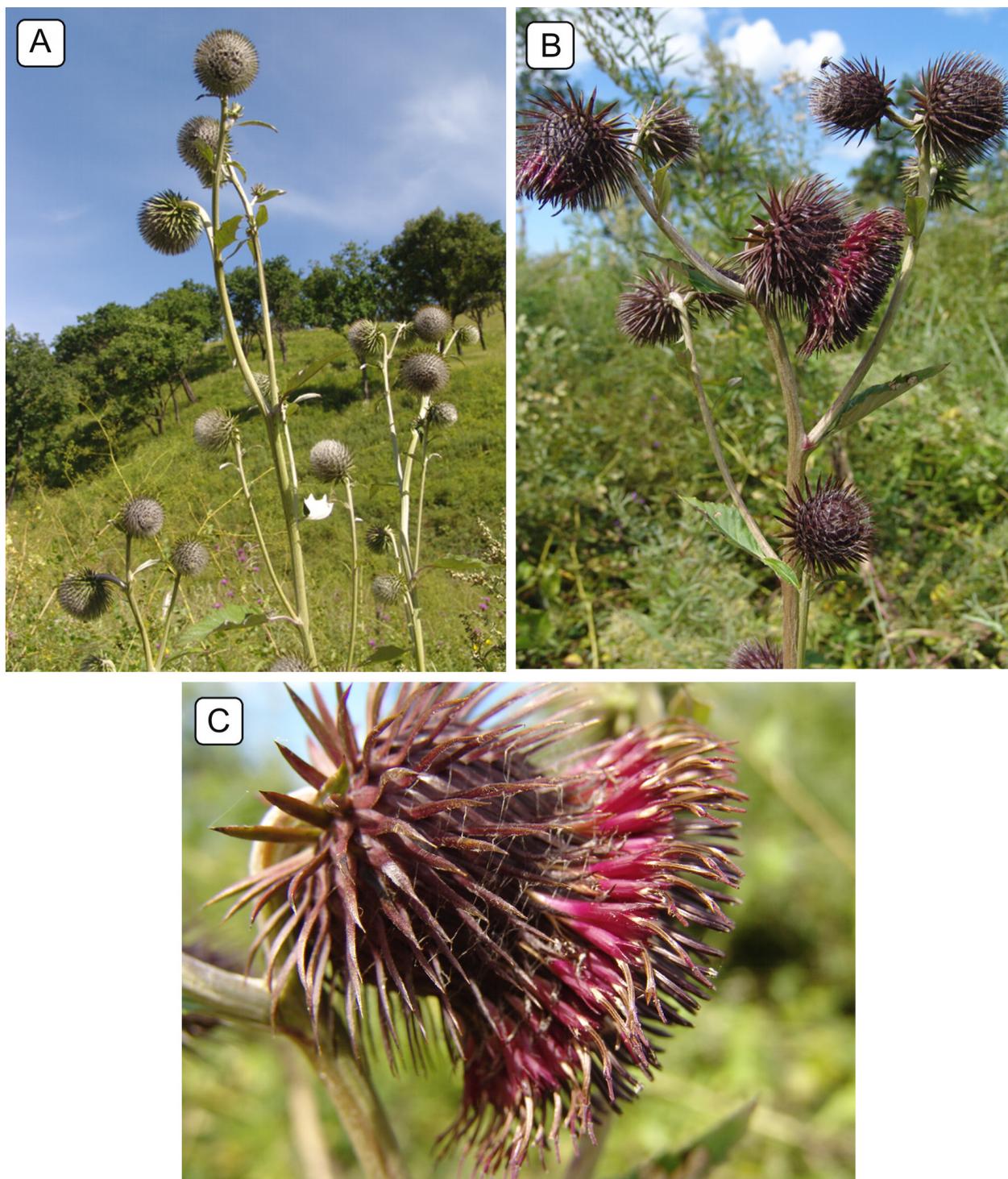


Рис. 1. Общий вид *Synurus deltoides* (Ait.) Nakai: А – в фазу бутонизации; В, С – в фазу цветения.

Морфология семян

Семянки (5,8)6,0–7,0(7,2) мм дл. (рис. 2А, В), от 1,5 (поперечная ось) до 2,5 мм (продольная ось) мм шир. в средней части сеянки, обратнотрапециевидные, эллиптически-четырёхуголь-

ные на поперечном срезе (рис. 2С), сжатые, от светло-соломенных до темно-соломенных с интенсивной темной продольной штриховатостью, неопушенные, с тонкими продольными бороздами. Окраина верхушки сеянки *S. deltoides* с

хорошо выраженной коронкой, образованной острыми, узкими зубцами (рис. 2В), высота коронки 0,3–0,5 мм (рис. 3А). Хорошо выраженная коронка является отличительным признаком рода. Площадка прикрепления семянки к ложу корзины латеральная (рис. 2В). Карпоподиум асимметричный, округло-овальной формы, образован 1(2)–20 рядами толстостенных клеток (рис. 3В, С). Хохолок (паппус) желтовато-бурый, блестящий, густой, опадающий (отделяется хорошо, полностью), двойной, неупорядоченный, 8–10 мм дл. Щетинки ломкие, зазубренные, в основании сросшиеся в кольцо, располагаются в 4–5 рядов, щетинки внутреннего круга длиннее

и шире, чем наружного круга. Волоски (бородки), выступающие над поверхностью щетинки, в 1,5 раза превышают ширину ее оси.

Анатомия семянок

Для семянок данного таксона характерен толстый перикарпий и тонкая теста (рис. 4А, В). Толщина покровов зрелой семянки колеблется от 380–480 мкм в межреберных участках, до 600–660 мкм в ребрах, что определяет возникновение на поверхности семянки многочисленных продольных ребер. Для большинства таксонов подтрибы *Carduinae* и *Centaureinae* характерным признаком является наличие мощного палисадного ряда клеток (макросклериды) экзотесты и тонкого перикарпия (Dittrich, 1968, 1970, 1977; Häffner, 2000).

Функцию защиты семячатка выполняют преимущественно клетки экзотесты. Соотношение толщины перикарпия и клеток экзотесты является диагностическим признаком на уровне рода. В противоположность большинству представителей подтрибы толщина перикарпия *S. deltooides* значительно превышает толщину экзотесты. В межреберных пространствах толщина перикарпия в 10–15 раз превосходит высоту клеток экзотесты, а в ребрах в 15–20 раз.

Перикарпий представлен экзокарпием, мезокарпием и эндокарпием. Экзокарпий (рис. 4С) образован одним рядом тонкостенных клеток прямоугольной формы, вытянутых в тангентальном направлении, 25,6 мкм дл., 15,3 мкм выс. (поперечный срез), на продольном срезе клетки прямоугольной формы с наклонными радиальными стенками, полость некоторых клеток заполнена флобафенами. По направлению к карпоподиуму длина клеток уменьшается. Кутикула гладкая, толстая, до 10 мкм толщины.

Мезокарпий состоит из трахеидальных клеток со спиралевидно утолщенными стенками (рис. 3Е, F; 4С, F). В периферической части мезокарпия трахеидальные клетки по сравнению с внутренней зоной мезокарпия более мелкие, 4–8 мкм в диаметре и имеют более толстые стенки. Клетки внутренней зоны 8–13 мкм в диаметре, тонкостенные, формируют 40–50 рядов в ребрах и 30–35 рядов в межреберном пространстве. На продольном срезе клетки прозенхимной формы, вытянуты в тангентальном направлении.

Проводящие пучки коллатерального типа находятся во внутренней зоне перикарпия. В мезокарпии находятся клетки или группы клеток с коричневым пигментом (рис. 4D).

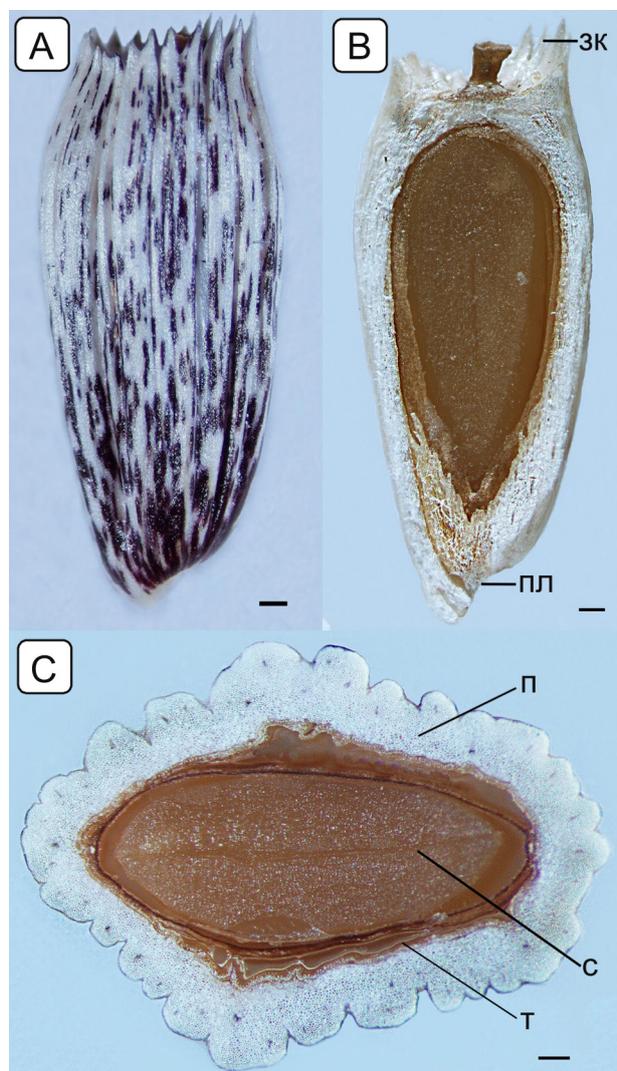


Рис. 2. Морфологическое строение семянки *Synurus deltooides*: А – внешний вид; В – продольный срез; С – поперечный срез семянки. Масштабная линейка: А, В – 0,2 мм, С – 0,1 мм.

Условные обозначения: п – перикарпий, зк – зубцы коронки, пл – площадка прикрепления, т – теста, с – семядоли.

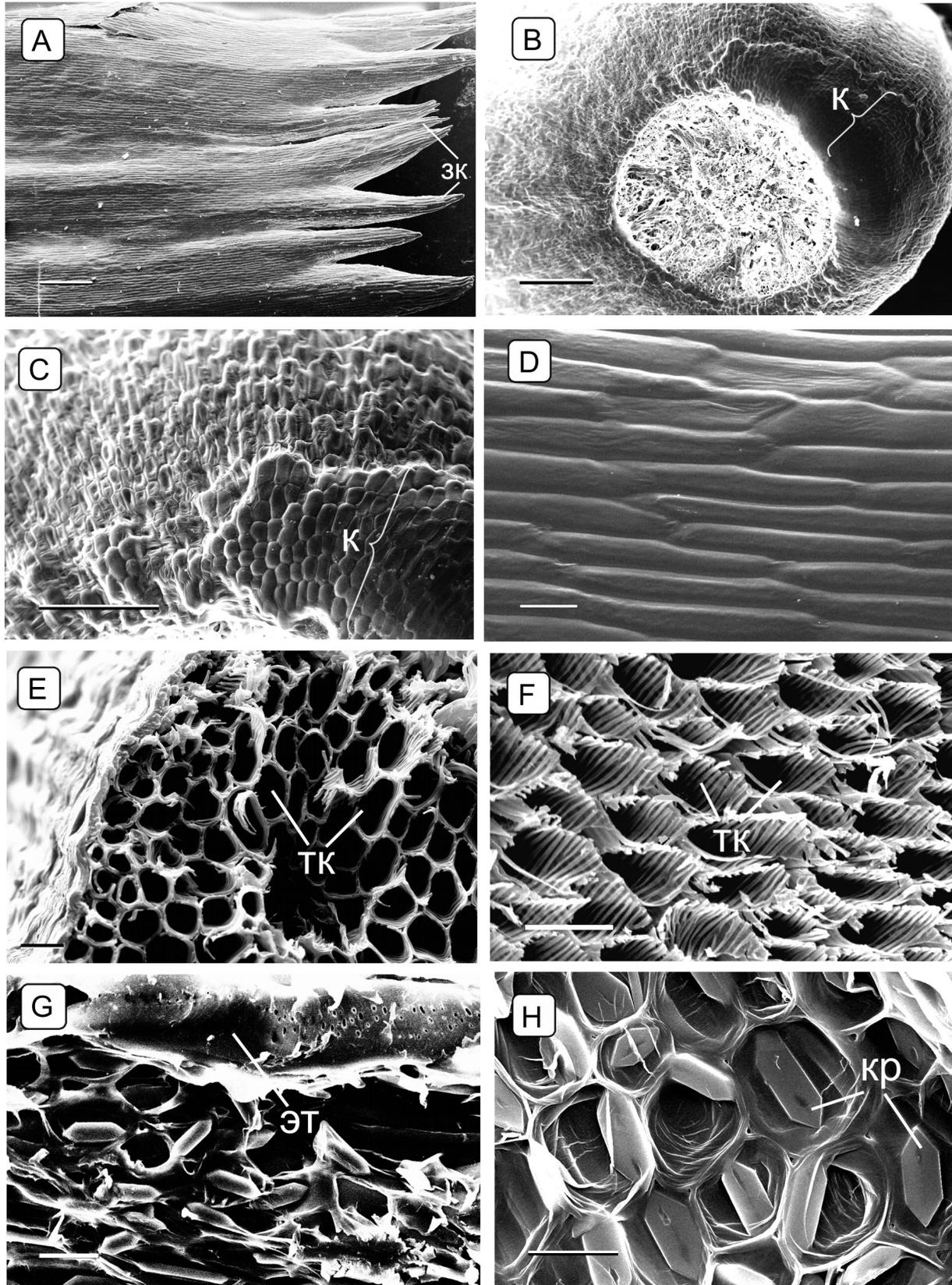


Рис. 3. Сканирующие электронные микрофотографии семянки *Synurus deltoides*: А – коронка семянки; В, С – карпоподиум; D – поверхность семянки; Е, F – трахеидальные клетки мезокарпия со спиральными утолщениями стенок (поперечный срез); G – стенка клеток экзотесты с круглыми порами (поперечный срез); H – кристаллы в клетках мезотесты (парадермальный срез). Масштабная линейка: А, В – 200 мкм; С – 100 мкм; D–H – 20 мкм.

Условные обозначения: зк – зубцы коронки, к – клетки карпоподиума, кр – кристаллы, тк – трахеидальные клетки, эт – экзотеста.

Внутренний слой клеток перикарпия (эндосперм) у семянков представлен изодиаметрическими клетками, в которых локализуются кристаллы оксалата кальция 50–80 мкм дл., 7–8 мкм выс. комбинированного типа: сочетание тетрагональной призмы с двумя тетрагональными пирамидами. Кристаллы ориентированы в тангентальном направлении, вдоль оси семянки (продольный срез). В поперечном сечении кри-

сталлы квадратной или слегка прямоугольной формы (поперечный срез). Кристаллы оксалата кальция часто встречаются в перикарпии и тесте представителей *Carduinae* (Dormer, 1962; Gochu, 1973; Namba et al., 1975; Singh, Pandey, 1984; Voyko, 2014), поэтому их наличие не является таксономическим признаком, но топография кристаллов (размеры, форма) могут иметь систематическое значение.

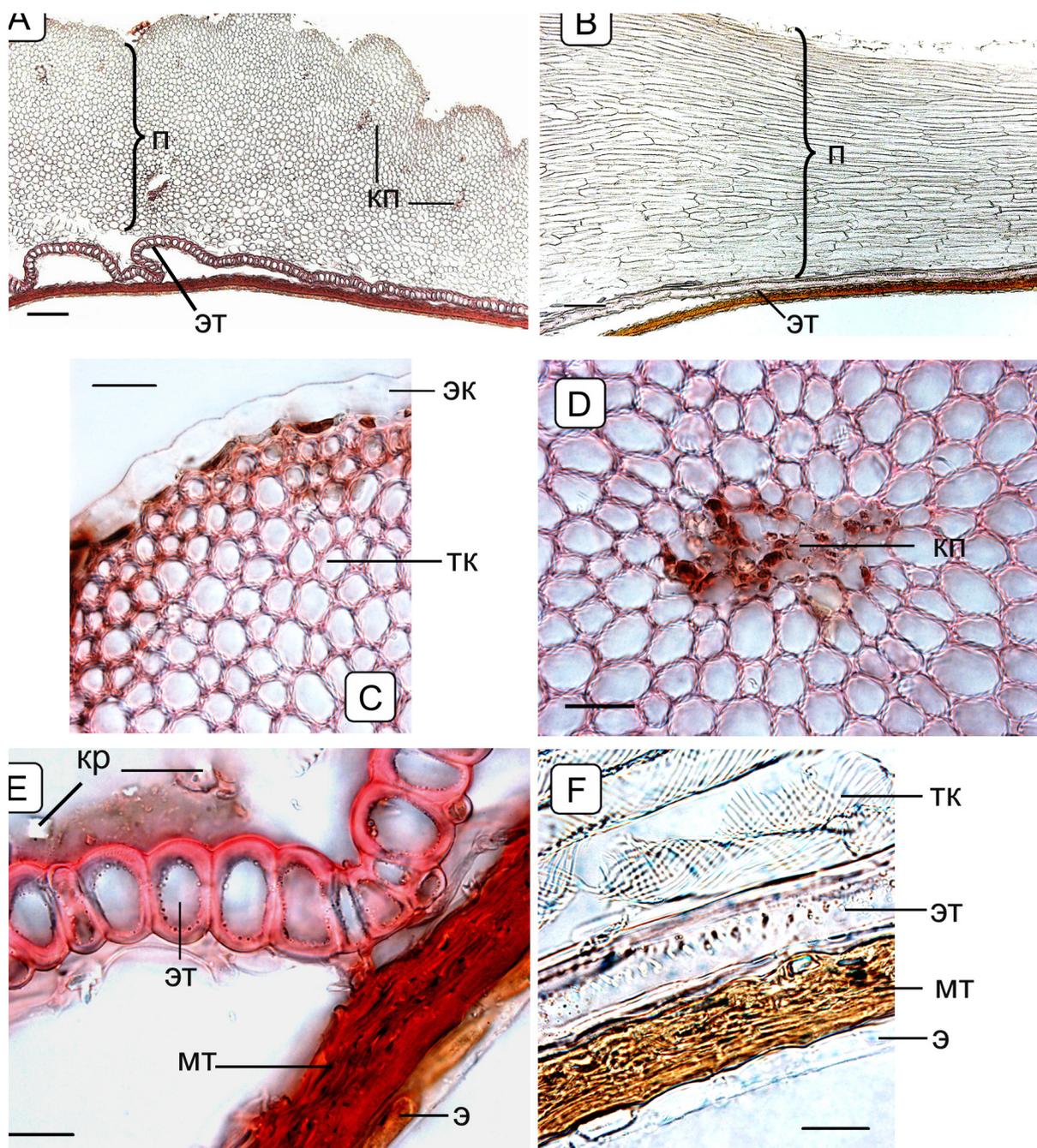


Рис. 4. Анатомическое строение семянки *Synurus deltooides*: А, В – покровы семянки; С – фрагмент поперечного среза перикарпия; D – клетки мезокарпия, содержащие пигмент (поперечный срез); Е – фрагмент поперечного среза тесты и эндосперма; F – продольный срез мезокарпия, тесты и эндосперма. Масштабная линейка: А, В – 100 мкм; С–F – 20 мкм.

Условные обозначения: кп – клетки, содержащие пигмент, кр – кристаллы, мт – мезотеста, п – перикарпий, тк – трахеидальные клетки, э – эндосперм, эк – экзокарпий, эт – экзотеста.

Теста представлена одним слоем клеток экзотесты и облитерированными клетками мезотесты (рис. 4Е). На ранних этапах развития семянки теста в виде изодиаметрических клеток, которые затем вытягиваются в радиальном направлении, их стенки подвергаются склерификации. Радиальное удлинение начинается вблизи микропиле и распространяется к подхалазальной области. Клетки не имеют направления перпендикулярного поверхности семянки, они наклонены к микропиле. Стенки клеток тесты представителей подтрибы *Carduinae* утолщены различным образом. Так, E. Häffner (2000), изучив характер утолщения стенок клеток экзотесты, выделила 4 типа:

«*Jurinea*» – наружная и внутренняя тангентальные стенки клеток экзотесты тонкие, радиальные стенки сильно утолщены. Данный тип утолщения характерен для видов рода *Jurinea* Cass.

«*Cousinia*» – внутренняя тангентальная стенка тонкая, радиальные и наружная тангентальная стенки утолщены. Подобное строение клеток экзотесты отмечается у *Cousinia* Cass. и у близкородственных ей таксонов: *Arctium* L., *Hypacanthium* Juz., *Lipskyella* Juz.

«*Cirsium*» – наружная тангентальная стенка тонкая, внутренняя тангентальная и радиальные стенки клеток утолщены. Этот тип утолщения клеток экзотесты, по мнению E. Häffner (2000), самый распространенный в *Carduinae*. Он встречается у видов родов *Carduus*, *Cirsium*, *Cynara* L., *Lamyropsis* M. Dittrich, *Ptilostemon* Cass., *Ancathia*, *Olgaea*, *Dolomiaea* DC. и *Myopordon* Boiss.

Четвертый тип характеризуется равномерным утолщением тангентальных и радиальных стенок клеток. Данный тип утолщения выявлен у *Alfredia cernua* (L.) Cass. и *Tyrimnus leucographus* Cass.

E. Häffner (2000) отмечает, что клетки экзотесты *S. deltoides* имеют очень слабо утолщенные стенки, и считает, что, возможно, такое строение является специфической модификацией клеток экзотесты с равномерным утолщением.

Наши исследования показали, что клетки экзотесты *S. deltoides* овальной формы, 15,3–20 мкм шир., 20–25 мкм выс. (поперечный срез), с незначительно утолщенными стенками, толщина стенок 1,5–2 мкм (рис. 4Е, F), на продольном срезе клетки прямоугольной формы, вытянуты в тангентальном направлении, 120–160 мкм дл., стенки с округлыми порами (рис. 3G). Клетки

экзотесты *S. deltoides* не образуют характерного для подтриб *Carduinae* и *Centaureinae* палисадного ряда. В связи с этим отнести семянки к одному из типов, предложенных E. Häffner (2000), невозможно.

Мезотеста 25–30 мкм толщины, клетки облитерированы (рис. 4F). В клетках мезотесты и межклеточном пространстве между мезотестой и эндоспермом обнаружены кристаллы комбинированного типа (тетрагональная призма с двумя тетрагональными пирамидами) 15–25 мкм дл., 3–5 мкм шир. (рис. 3H). Кристаллы мезотесты более широкие и короткие по сравнению с кристаллами в клетках эндокарпия.

Эндосперм однорядный, состоит из прямоугольных клеток, 12–26 мкм дл. и 10–13 мкм выс. (рис. 4F).

Поверхность семянки длиннаячешуйчатая, антиклинальные стенки погруженные, клетки вытянуты вдоль оси семянки, 90–100 мкм дл., 10–18 мкм шир. (рис. 3D).

Заключение

Карпологическое исследование *S. deltoides* позволило выявить диагностические морфолого-анатомические признаки семянки: хорошо развитый перикарпий, наличие групп клеток с коричневым пигментом, овальные, с незначительно утолщенными стенками клетки тесты, которые не образуют характерного для подтрибы *Carduinae* палисадного ряда. На основании полученных результатов установлено, что семянки *S. deltoides* имеют строение покровов семени, отличное от строения покровов близкородственных таксонов, группирующихся вокруг *Onopordum*. По строению покровов семени род занимает обособленное положение в подтрибе *Carduinae*, что согласуется с данными N. Garcia-Jacas et al. (2008). Предположение N. Garcia-Jacas et al. (2002) о том, что *Synurus* следует считать синонимом *Alfredia*, не нашло своего подтверждения по результатам проведенного карпологического анализа. Считаём, что *Synurus* следует считать самостоятельным родом.

Благодарности

Авторы благодарны академику РАН П. Г. Горовому за помощь при подготовке рукописи к печати, а также сотрудникам Дальневосточного центра электронной микроскопии (ФГБУН Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН) Д. В. Фомину и К. А. Шефер за техническую поддержку.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Aiton W.** 1789. Hortus Kewensis. Ed. J. C. Dryander, G. Nicol, London, 3: 146 pp.
- Barkalov V. Yu.** 1992. *Synurus* Iljin. In: *Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka* [Vascular plants of the Soviet Far East]. Ed. S. S. Kharkevich. Nauka, St. Petersburg, 6: 312–313 [In Russian]. (**Баркалов В. Ю.** Род Сростнохвостник – *Synurus* Iljin // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6 / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб.: Наука, 1992. С. 312–313).
- Borisova A. G.** 1963. *Synurus* Iljin. In: *Flora SSSR. [Flora of the USSR]*. Eds. E. G. Bobrov, C. K. Cherepanov. Academy of Sciences of USSR, Moscow – Leningrad, 28: 302 [In Russian]. (**Борисова А. Г.** Род Сростнохвостник – *Synurus* Iljin // Флора СССР. Т. 28 / Ред. Е. Г. Бобров, С. К. Черепанов. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 302).
- Boyko E. V.** 2014. Crystals in the cypselas of Asteraceae species. *Turczaninowia* 17, 3: 60–71 [In Russian]. (**Бойко Э. В.** Кристаллы в тканях семян видов Asteraceae // *Turczaninowia*, 2014. Т. 17, вып. 3. С. 60–71). DOI: 10.14258/turczaninowia.17.3.7.
- Bremer K.** 1994. Asteraceae: Cladistic and Classification. Timber Press, Portland, 729 pp.
- Chu S.** 1987. *Synurus* Iljin. In: *Flora Republicae Popularis Sinicae (Flora of China)*. Science Press, Beijing, 78(1): 225.
- Dittrich M.** 1968. Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus *Cardueae* – *Centaureinae* (Compositae). *Willdenowia* 5(1): 67–107.
- Dittrich M.** 1970. Morphologische und anatomische Untersuchungen an Früchten der *Carduinae* (Compositae). I. Morphologischer Teil. *Candollea* 25(1): 45–67.
- Dittrich M.** 1977. *Cynareae* – systematic review. In: *The biology and chemistry of the Compositae*. Eds. V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner. Academic Press, London, 999–1015 pp.
- Dormer K. J.** 1962. The taxonomic significance of crystal forms in *Centaurea*. *New Phytol.* 61(1): 32–35. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.1962.tb06269.x/pdf>.
- Garcia-Jacas N., Garnatje T., Susanna A., Vilatersana R.** 2002. Tribal and subtribal delimitation and phylogeny of the *Cardueae* (Asteraceae): A Combined Nuclear and Chloroplast DNA Analysis. *Molecular Phylogenetics and Evol.* 22(1): 51–64. DOI: 10.1006/mpev.2001.1038.
- Garcia-Jacas N., Galbany-Casals M., Romashenko K., Susanna A.** 2008. On the conflicting generic delineation in the *Onopordum* group (Compositae, *Cardueae* – *Carduinae*): a combined nuclear and plastid molecular approach. *Austral. Syst. Bot.* 21(4): 301–311. URL: <http://www.academia.edu/7895812>
- Gochu D. I.** 1973. On the anatomy of seeds of some species of the genus *Centaurea* L. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 58(2): 245–247 [In Russian]. (**Гочу Д. И.** Анатомия семян некоторых видов рода *Centaurea* L. // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 2. С. 245–247).
- Häffner E.** 2000. On the phylogeny of the subtribe *Carduinae* (tribe *Cardueae*, Compositae). *Englera* 21: 3–208. <http://www.jstor.org/stable/i291576>.
- Häffner E., Hellwig F. H.** 1999. Phylogeny of the tribe *Cardueae* (Compositae) with emphasis on the subtribe *Carduinae*: An analysis based on ITS sequence data. *Willdenowia* 29: 27–39. URL: <http://www.bgbm.org/sites/default/files/documents/w29Haeffner%2BHellwig.pdf>.
- Iljin M. M.** 1926. *Synurus* gen. nov. *Botanicheskie materialy Gerbariya Glavnogo botanicheskogo sada SSSR. [Botanical materials of the Herbarium of the Main botanical garden]* 6: 35–36 [In Russian]. (**Ильин М. М.** *Synurus* gen. nov. // Ботанические Материалы Гербария Главного ботанического сада СССР, 1926. Т. 6. С. 35–36).
- Kitagawa M.** 1979. *Neo-Lineamenta Florae Manshuricae*. Strauss & Cramer GmbH, Hirschberg, 715 pp.
- Lee T. B.** 1993. *Illustrated Flora of Korea*. Hyangmunsa, Seoul, 990 pp. [In Korean].
- Lee Y. N.** 1996. *Flora of Korea*. Kyohak Publishing Co, Seoul, 1237 pp. [In Korean].
- Makino T.** 1910. Observation on the Flora of Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 24: 71–75.
- Makino T.** 1940. *An Illustrated flora of Nippon*. Nippon Shokubutusu, Dzukuan, 440 pp.
- Nakai T.** 1927. *Kôryô Sikenrin* no-Ippan, 64 pp.
- Namba T., Kubo M., Mikage M.** 1975. Studies on the medicinal resources from Taiwan (4). *Jap. J. Bot.* 50(6): 180–189.
- Ohwi J.** 1965. *Flora of Japan*. Washington D. C., Smithsonian Institution, 1067 pp. URL: http://www.plantillustrations.org/volume.php?id_volume=5187&SID=0&mobile=0&size=1.
- Shu S., Werner G.** 2011. *Synurus* Iljin. In: *Flora of China*. Eds. Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 20–21: 154. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=132135.
- Singh R. P., Pandey A. K.** 1984. Development and structure of seeds and fruits in Compositae – *Cynareae*. *Phytomorphology* 34(1–4): 1–10.
- Susanna A., Garcia-Jacas N.** 2007. Compositae: tribe *Cardueae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Eds. J. W. Kadereit, C. Jeffrey. Springer, Berlin, 8: 123–147.

Susanna A., Garcia-Jacas N. 2009. *Cardueae* (Carduoideae). In: *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Eds. V. Funk, A. Susanna, T. Stuessy, R. Bayer. Iapt, Vienna, 293–313.

Susanna A., Garcia-Jacas N., Hidalgo O., Vilatersana R., Garnatje T. 2006. The *Cardueae* (Compositae) revised: insight from a ITS, trnL-trnF and matK nuclear and chloroplast DNA analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 150–171.

Voroshilov V. N. 1966. *Flora sovetskogo Dalnego Vostoka* [*Flora of the soviet Far East*]. Nauka, Moscow, 477 pp. [In Russian]. (**Ворошилов В. Н.** Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с.).

Voroshilov V. N. 1982. *Opredelitel rasteniy sovetskogo Dalnego Vostoka* [*The guide of plants of the soviet Far East*]. Nauka, Moscow, 672 pp. [In Russian]. (**Ворошилов В. Н.** Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.).

Voroshilov V. N. 1985. List of vascular plants of the Soviet Far East. In: *Floristicheskiye issledovaniya v raznykh rayonakh SSSR* [*Floristic studies in different regions of the USSR*]. Moscow, 139–200 pp. [In Russian]. (**Ворошилов В. Н.** Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139–200).

Zhirova O. S. 1997. *Synurus* Iljin. In: *Flora Sibiri* [*Flora of Siberia*]. Ed. I. M. Krasnoborov. Nauka, Novosibirsk, 13: 472 [In Russian]. (**Жирова О. С.** *Synurus* Пжин. // Флора Сибири. Т. 13 / Ред. И. М. Красноборов. Новосибирск: Наука, 1997. С. 472).

Zuyev V. V. 2005. *Synurus* Iljin. In: *Konspekt flory Sibiri: Sosudistyye rasteniya* [*Abstract of flora of Siberia*]. Ed. K. S. Baykov. Nauka, Novosibirsk, 236 pp. [In Russian]. (**Зуев В. В.** *Synurus* Пжин // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Отв. ред. К. С. Байков. Новосибирск: Наука, 2005. С. 236).