

УДК 582.998:581.48

Строение семенной кожуры видов Asteraceae. I. Трибы *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*

Э. В. Бойко, Е. В. Новожилова

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

Ключевые слова: анатомия, семенная кожура (теста), семянки, систематика, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ).

Аннотация. Представлены результаты исследований методами световой и сканирующей микроскопии скульптуры поверхности семян и анатомического строения семенной кожуры 35 видов из 28 родов семейства Asteraceae, относящихся к четырем трибам: *Arctotideae* (*Arctotis*, *Berkheya*, *Gazania*), *Cardueae* (*Acroptilon*, *Alfredia*, *Ancathia*, *Berardia*, *Carthamus*, *Cirsium*, *Echinops*, *Klasea*, *Lamyropappus*, *Olgaea*, *Onopordum*, *Rhaponticum*, *Serratula*, *Silybum*, *Synurus*, *Syreitschikovia*, *Takeikadzuchia*), *Mutisieae* (*Adenocaulon*, *Dicoma*, *Gochnatia*, *Jungia*, *Leibnitzia*, *Trichocline*, *Trixis*) и *Vernonieae* (*Vernonia*). Семенная кожура исследованных видов хорошо выражена и сохраняется до полной зрелости семян. Для характеристики семенной кожуры основное значение имеет строение клеток экзотесты, которые имеют преимущественно один тип строения по всей поверхности семени. Однако есть виды, у которых клетки экзотесты представлены несколькими типами. Так, у *Acroptilon repens* по всей поверхности семени клетки с утолщёнными стенками чередуются с тонкостенными. У *Dicoma schimperi* клетки экзотесты в апикальной и базальной частях семени имеют различное строение. Установлено, что морфологическое разнообразие клеток экзотесты связано с формой, размерами, пространственной ориентацией клеток по отношению к оси семени, а также характером утолщений тангентальных и радиальных стенок клеток. Комплекс вышеперечисленных признаков отражает видовую специфику структуры семенной кожуры. Выявлены и описаны признаки, которые могут быть использованы в систематике исследованных триб. Признаки строения семенной кожуры, характерные для каждой отдельной трибы, не установлены.

Structure of the seed coat of the Asteraceae species. I. Tribes *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*

E. V. Boyko, E. V. Novozhilova

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

Keywords: anatomy, cypselas, scanning electronic microscopy (SEM), seed coat, systematics.

Summary. The sculpture of the seeds surface and the anatomic structure of the seed coat of 35 species from 28 genera from 4 tribes of the Asteraceae: *Arctotideae* (*Arctotis*, *Berkheya*, *Gazania*), *Cardueae* (*Acroptilon*, *Alfredia*, *Ancathia*, *Berardia*, *Carthamus*, *Cirsium*, *Echinops*, *Klasea*, *Lamyropappus*, *Olgaea*, *Onopordum*, *Rhaponticum*, *Serratula*, *Silybum*, *Synurus*, *Syreitschikovia*, *Takeikadzuchia*), *Mutisieae* (*Adenocaulon*, *Dicoma*, *Gochnatia*, *Jungia*,

Leibnitzia, *Trichocline*, *Trixis*) and *Vernonieae* (*Vernonia*) are investigated by methods of the light and scanning microscopy. The seed coat of the studied species is well developed and remains until the complete maturity of cypselas. The structure of the cells of an exotesta has a basic meaning for the characteristic of a seed coat. Cells of the exotesta have mainly one type of structure on all surfaces of the seed, however there are types at which cells of the exotesta are presented by several types. For example, *Acroptilon repens* has thin-walled cells alternating with thick-walled cells on all surface of the seed. The exotesta cells of *Dicoma schimperii* have different structure in apical and basal parts of the seed. As a result of this research it is established that the morphological differences of exotesta cells are caused by form, size, dimensional orientation of cells in relation to the seed axis and also degree of thickenings of tangential and radial walls of cells. The complex of the revealed features of a seed coat characterizes specifics of taxon at the species level. The features of seed coat structure, the characteristic for each separate tribe, are not established.

Введение

Семянка сложноцветных (Asteraceae) – сухой нераскрывающийся односемянный плод, производный от нижней завязи. Плодовая оболочка (перикарпий), семенная кожура (теста, спермодерма) и эндосперм защищают семязачаток. Покровы семянков сложноцветных разнообразны по анатомическому строению. Соотношение толщины перикарпия и семенной кожуры у разных видов неодинаково. Обычно функция защиты зародыша от неблагоприятных экологических факторов выполняется преимущественно одним из этих покровов. У видов, произрастающих в засушливых местообитаниях, обычно перикарпий плотный, состоит из толстостенных клеток. Перикарпий у видов мезофитных условий чаще представлен тонкостенными клетками.

Признаки перикарпия и тесты важны для таксономии семейства. Исследователи плодов сложноцветных уделяют основное внимание строению перикарпия. У многих представителей семейства семенная кожура к моменту созревания семянки облитерируется, в связи с чем особенности ее строения не используются в систематике. Для зрелых семянков некоторых таксонов теста описана в виде гомогенной пленки (Reese, 1989; Galastri, Oliveira, 2010). Поэтому указания на строение семенной кожуры видов семейства Asteraceae в литературе приводятся в основном при изучении анатомического строения семянков видов триб *Cardueae* (Dittrich, 1970, 1977; Häffner, 2000), *Cichorieae* (Tegel, 2002) и *Mutisieae* (Grau, 1980; Davies, 2010), у которых она хорошо выражена и имеет разнообразное строение.

В трибе *Cardueae* особенности строения экзотесты имеют первостепенное значение и широко применяются для таксономических построений (Knorring, Tamamshyan, 1953; Karawya et al., 1974; Tscherneva, Surukhina, 1979).

Ф. Tegel (2002), исследуя семенную кожуру 300 видов из 90 родов *Lactuceae* и 18 видов из других триб (*Liabeae*, *Arctoteae*, *Vernonieae*), по-

казал константность признаков экзотесты, которые эволюционно обусловлены, стабильны и не зависят от внешних условий, в связи с чем обладают высокой систематической ценностью. Он выявил в строении экзотесты признаки, характерные как для отдельных видов, родов, так и для ряда подтриб.

А. М. R. Davies (2010), изучая особенности строения клеток экзотесты представителей трибы *Mutisieae* (*Chaetanthera* Ruiz et Pav., *Oriastrum* Poepp. et Endl.) с поверхности и на поперечных срезах семянков, выявил четыре типа орнамента поверхности: параллельные, параллельно-продолговатые клетки; извилистые, псевдодендритные клетки; округлые параллельно-продолговатые клетки; плотно извилистые мозаичные клетки, а на поперечных срезах разнообразные склеренхиматозные утолщения, которые классифицировал в четыре типа: равномерно утолщенные стенки; множественные U-образные ребра в клетках; клеточные стенки равномерно U-образно утолщенные; неравномерно утолщенные стенки клеток. Полученные данные автор использовал для ревизии р. *Chaetanthera* с двумя подродами и восстановил р. *Oriastrum* с двумя подродами.

Данные о скульптуре поверхности семени единичны (Robinson, 1981; Tegel, 2002). В настоящее время в систематике сложноцветных всё большее значение приобретают комплексные исследования структуры семянков с использованием светового и сканирующего микроскопов, которые позволяют получить более подробные сведения об особенностях структуры и ультра-скульптуры поверхности семянков для систематики сем. Asteraceae.

Целью данного исследования явилось изучение семян (скульптура поверхности и анатомическое строение) видов базальных триб семейства Asteraceae (*Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*) для пополнения данных о строении семенной кожуры плодов сложноцветных и выявления признаков, которые можно использовать

в таксономии и филогенетических построениях семейства.

Материал и методы

Материалом для карпологического исследования послужили семянки, собранные авторами. Также использованы материалы Гербария лаборатории хемотаксономии ФГБУН Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН (далее ТИБОХ). Некоторые образцы взяты из Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE, г. Санкт-Петербург), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА, г. Москва) и получены по “*Delectus seminum*” из ботанических садов мира. В данной работе мы придерживаемся системы семейства Asteraceae, принятой в сводке “*The Families and Genera of Vascular Plants*” (Kadereit, Jeffrey, 2007).

Строение семенной кожуры изучали на поперечных и продольных срезах средней части семянков. Семянки размачивали в смеси этанола, глицерина и воды (1:1:1). Поперечные и продольные срезы делали с помощью безопасной

бритвы. Срезы окрашивали сафранином, с последующим заключением в глицерин-желатин. Фотографии препаратов выполняли с помощью микроскопов Leica 4500 (Leica) и Axio Imager.Z2 (Carl Zeiss).

Для изучения внешней поверхности семени семянку раскалывали лезвием бритвы на отдельные элементы. Образцы (поверхность семянки, сколы семянок, обратная сторона перикарпия, поверхность и сколы семенной кожуры) напыляли хромом в вакууме с помощью Quorum technology Q150T ES. Строение и микроскульптуру поверхности изучали по препаратам участков средней части семянок в трехкратной повторности с помощью сканирующего микроскопа EVO 40 XVP (Carl Zeiss) в центре коллективного пользования «Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского» ДВО РАН.

Список исследованных видов, которые упоминаются в тексте, приведён в таблице. Номер образца соответствует номеру в коллекции семянок, которая хранится в лаборатории хемотаксономии ТИБОХ ДВО РАН.

Таблица

Место сбора образцов, использованных для карпологического анализа

Таксон	Место и дата сбора	Рисунок
<i>Arctotideae</i> Cass.		
* <i>Arctotis grandis</i> Thunb.	№ 2225. Ville de Clermont–Ferrand, Jardin Botanique 10, rue de la Charme 63100 Clermont–Ferrand, France	рис. 2А
* <i>Berkheya purpurea</i> Mast.	№ 2495. Institut für Botanic – Botanischer Garten – der Universität. Sternwartestraße, 15. A-6020 Innsbruck, Austria; № 2534. France, Conservatoire et Jardins Botaniques de Nancy	рис. 2В
<i>Gazania rigens</i> (L.) Gaertner	№ 2250. г. Владивосток, в культуре. 26 IX 2010. Э. В. Бойко (ТИБОХ)	рис. 2С
<i>Cardueae</i> Cass.		
<i>Acroptilon repens</i> (L.) DC.	№ 2124. Приморский кр., Яковлевский р-н, ст. Сысоевка, у дороги. 17 VIII 1988. В. Швыдкая, Т. Буч (ТИБОХ)	рис. 1Д
<i>Alfredia cernua</i> Cass.	№ 3014. Горно-Алтайская АО, Шебалинский р-н, около 40 км на северо-восток от с. Элекмонар, верховье реки Каракол, высокотравье в березняке. 18 VIII 1989. Н. А. Шеварева, Т. Ю. Коновалова (МНА); № 3015. Казахстан, Семипалатинская обл., Урджарский р-н, южный склон хр. Тарбагатай, долина р. Актуга, выше с. Алексеевка, заросли кустарников. 03 VIII 1972. З. Алферова, Н. Белянина (МНА)	рис. 4Е, Н
<i>Ancathia igniaria</i> (Spreng.) DC.	№ 2972. МНР, Гоби-Алтайский аймак, в 90 км к СЗ от со-мона Алтай, северная часть гор Их-Алаг-Ула. 25 1973. Е. А. Исаченко, Е. И. Рачковская (LE); № 3024. Казахстан, граница Семипалатинской и Карагандийской обл. окр. пос. Кайнар, невысокие горы на гранитных скалах и выходах известняка, выс. 610 над ур. м., 18 VIII 1984. Е. Е. Гогина (МНА)	рис. 1А, 3F, 4В, 5С

Продолжение таблицы

Таксон	Место и дата сбора	Рисунок
<i>Berardia laevis</i> E. Mey. ex Sond	№ 2417. Elh. (LE)	рис. 5E
<i>B. subacaulis</i> (Lam.) Vill.	№ 2738. Italy. (LE)	рис. 1B, 5D
* <i>Carthamus tinctorius</i> L.	№ 2612. Ukraine, Kyiv, Seed Laboratory National Academy of Sciences of Ukraine, Timiryazevska, 1	рис. 5H
<i>Cirsium schantarense</i> Trautv. et Mey.	Хабаровский край, ЕАО, долина реки Бира, у трассы. 11 VII 1979. Э. Бойко (ТИБОХ)	
<i>C. vlassovianum</i> Fisch.	№ 1077. Амурская обл., пос. Новосергеевка, кустарниковые заросли. 13 IX 1983. Э. Бойко, В. Старченко (ТИБОХ); № 1678. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Смоляниново, склон сопки. 12 X 1996. Э. Бойко (ТИБОХ)	рис. 3H
* <i>Echinops humilis</i> M. Bieb.	№ 2544. Berlin, Humboldt-Universität zu Berlin Institut für Biologie Späth-Arboretum	рис. 5F
* <i>E. ritro</i> L.	№ 2447. Ruhr-Universität Bochum, Botanischer Garten, D-44780, Bochum	рис. 5G
<i>Klasea centauroides</i> (L.) Cass.	№ 1186. Амурская обл., пос. Игнашино, р. Томача, склоны сопки. 22 VIII 1980. Э. Бойко (ТИБОХ)	
<i>Lamyropappus schakaptaricus</i> (B. Fedtsch.) Knorr. et Tamamsch.	№ 2973. Тянь-Шань, низкогорье Чаткальского хр., ущелье р. Афлагун (правый приток Наронка), обнажения красных глин. 29 VIII 1953. П. Поляков (LE); № 3099. Центральный Тянь-Шань, горы Чикикты-тау, долина р. Кара-су, в 10-15 км выше устья р. Кара-куль. 15 VII 1927. Коровин (МНА)	рис. 5A
<i>Olgaea nidulans</i> Iljin	№ 3204. Киргизская ССР, Центр. Тянь-Шань, Таласский Алатау, ущелье р. Кумыштаг, каменистый склон. 16 VII 1927. М. Советкина (МНА)	
<i>O. tangutica</i> Iljin	№ 2971. China borealis, prov. Kansu, in pago Kan Chuan. 19 IX 1885. G. N. Potanin (LE)	рис. 5B
<i>Onopordum acanthium</i> L.	№ 3225. Болгария, 3 км южнее г. Созополь, морские дюны на пляже Каваци, у дороги, массово. 25 VIII 2014. Е. В. Новожилова (ТИБОХ)	рис. 3A, D, 4A, G
<i>Rhaponticum uniflorum</i> (L.) DC.	№ 565. Приморский кр., заповедник «Кедровая падь». 22 VI 1964. П. Горовой, Н. Павлова (ТИБОХ)	рис. 3G
<i>Serratula manshurica</i> Kitag.	№ 2255. Приморский край, Хасанский район, озеро Тальми, склоны сопки, часто. 24 IX 2010. Э. Бойко (ТИБОХ)	
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	№ 2326. г. Владивосток, ботанический сад. 01 IX 2011. Э. Бойко (ТИБОХ); № 3226. Болгария, 3 км южнее г. Созополь, морские дюны на пляже Каваци, у дороги, массово. 25 VIII 2014. Е. В. Новожилова (ТИБОХ)	рис. 1F, 3B
<i>Synurus deltoides</i> (Ait.) Nakai	№ 2647. Приморский край, Хасанский район, пос. Андреевка, травянистый склон. 23 IX 2013. Э. В. Бойко (ТИБОХ)	рис. 3E, 4C
<i>Syreitschikovia tenuifolia</i> (Bong.) Pavlov	№ 2369. Казахстан, Заилийский Алатау, на каменистых склонах. 15 VII 1984 (LE)	рис. 4D
<i>Takeikadzuchia lomonosowii</i> (Trautv.) Kitag. et Kitam.	№ 2974. Mongolia orientalis, Дариганга, к востоку от Молцуксумэ, склон горы Баин-тологой. 25 IX 1931. Е. Победимова (LE); № 3109. Монгольская Народная Республика, Сухэ-Батор, аймак Дзодол, 35 км, восточно-ковыльная степь. 14 V 1944. А. А. Юнатов (МНА)	рис. 3C, 4F,
Mutisieae Cass.		
<i>Adenocaulon himalaicum</i> Edgew.	№ 969. Окр. г. Владивостока. 20 IX 1977. Э. Бойко (ТИБОХ)	рис. 6B, H, 7A, B
<i>Dicoma capensis</i> Less.	№ 2765. Caput bonae spei. Zeyher. Africa. 1847 (LE)	рис. 6C

Окончание таблицы

Таксон	Место и дата сбора	Рисунок
<i>D. schimperi</i> (DC.) Baill. ex O. Hoffm.	№ 2778. In montibus ad vallem Fatmensem Arab. felicis. 26 II 1837. Leg. W. Schimper (LE)	рис. 1E, 6F, G
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	№ 2827. Leg. Sellow. Mesit Schlechtendal 1835 (LE)	рис. 1C, 6E
<i>Jungia floribunda</i> Less.	№ 2791. In siccis Barbacena. VI 1824. L. Riedel, South America (LE)	рис. 6A
<i>Leibnitzia anandria</i> (L.) Turcz.	№ 1861. Приморский кр. Хасанский р-н, пос. Андреевка, бухта Гротовая. 10 IX 2000. Э. Бойко (ТИБОХ); № 2159. Приморский кр. Октябрьский р-н, пос. Чернятино. 29 IX 2009. Э. Бойко (ТИБОХ)	
* <i>Trichocline speciosa</i> Less.	№ 2828. Institut für Botanic – Botanischer Garten – der Universität. Sternwartestraße, 15. A-6020 Innsbruck, Austria	рис. 6D
<i>Trixis angustifolia</i> DC.	№ 2831. Pl. Mexicana. 1885. (LE)	
<i>Vernonieae</i> Cass.		
<i>Vernonia crinita</i> Mamuth	№ 2319. Лондон, ботанический сад Кью, коллекционный участок. 20 VIII 1994. Э. Бойко (ТИБОХ)	рис. 2D
* <i>V. fasciculata</i> Michx.	№ 2216. Таллин. 2004	рис. 2E
* <i>V. gigantea</i> (Walter) Trel.	№ 2200. Hungary. 2010	рис. 2F

Примеч.: * – образцы получены по “Delectus seminum”.

Общая характеристика семенной кожуры видов семейства Asteraceae

В сем. Asteraceae семязачатки однопокровные, обычно с многорядным интегументом. Под наружной эпидермой интегумента в паренхиме находится проводящий пучок, который опоясывает зародышевый мешок от основания семязачатки к его верхушке и в обратном направлении, поэтому на поперечном срезе семянки в интегументе видны два проводящих пучка, представляющие собой срезы одного и того же изогнутого пучка. Для видов, имеющих крупные семена, характерно разветвление проводящего пучка (Dittrich, 1996). У всех исследованных видов *Cardueae* васкуляризация тесты осуществляется единственным неразветвленным проводящим пучком (Häffner, 2000).

После оплодотворения начинается превращение интегумента в семенную кожуру (тесту). Теста состоит из экзотесты, мезотесты и эндотесты. Экзотеста зрелой семенной кожуры представлена одним рядом тонкостенных или различным образом утолщённых клеток. Мезотеста состоит из одного или нескольких рядов паренхимных клеток. Эндотеста у большинства видов не выражена.

Семенная кожура в зрелых семянках Asteraceae всегда сохраняется, даже в случае отсутствия в семянке эмбриона, хотя в зрелых плодах некоторых видов она сильно облитерирована. В пло-

дах сложноцветных околоплодник (перикарпий) не сростается с семенной кожурой, а прикреплен к нему фуникулусом. Обычно перикарпий более или менее плотно прилегает к семенной кожуре, при этом у большей части видов они с трудом разделяются. В этих случаях на поперечных срезах зрелых плодов трудно определить границу между тестой и перикарпием, особенно у видов, имеющих тесту в виде не клеточной ткани, что характерно для видов родов *Doniophyton* Wedd., *Dusenilla* H. A. Weddell (Grau, 1980). При разделении перикарпия и тесты на поверхности семени могут оставаться фрагменты клеток эндотесты с расположенными в них включениями кристаллов (*Ancathia igniaria*, рис. 1A), что затрудняет установление типа скульптуры поверхности семенной кожуры. В иных случаях при разделении перикарпия и тесты клетки экзотесты разрываются, и их фрагменты остаются на поверхности эндотесты. Граница перикарпия и тесты хорошо выражена у незрелых плодов или у семянок с неразвитым эмбрионом. У видов с неплотно прилегающим к семенной кожуре околоплодником поверхность семени хорошо выявляется на всех участках, при этом можно установить скульптуру внутренней поверхности перикарпия, состоящую из слоя клеток с хорошо выраженными (*Berardia subacaulis*, рис. 1B) или трудно различимыми границами (*Gochnatia polymorpha*, рис. 1C).

Для описания ультраскульптуры поверхности семянки и семени используется методика W. Barthlott (1981), в которой признаки поверхности сгруппированы в категории:

1) форма клеток («первичная скульптура» поверхности), обусловленная контуром радиальных и кривизной тангентальных стенок эпидермы;

2) рельеф стенок клеток («вторичная скульптура»), обусловленный утолщением радиальных и тангентальных стенок;

3) эпикуткулярная секреция («третичная скульптура»), представленная главным образом восками и подобными им веществами в виде тонкой пленки или в форме отдельных частиц различной формы.

Строение клеток экзотесты имеет основное значение для характеристики семенной кожуры, но есть виды с тонкостенными клетками экзотесты, в этом случае скульптуру поверхности семени определяют клетки мезотесты. Так, у представителей родов *Gladiopappus* Humbert

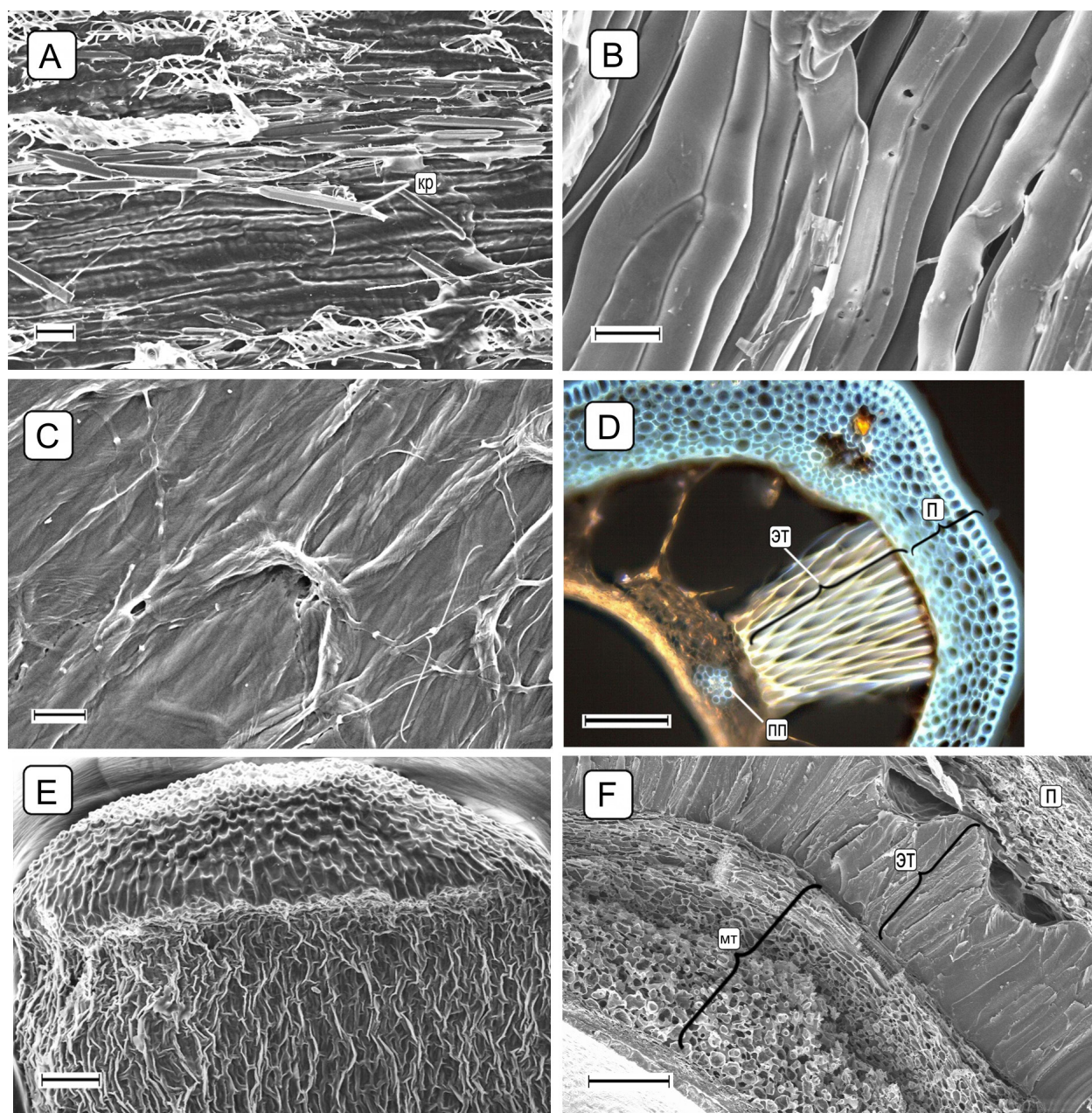


Рис. 1. Строение семянок представителей Asteraceae: А – *Ancathia igniaria* (поверхность семени); В – *Berardia subacaulis* (внутренняя сторона перикарпия); С – *Gochnatia polymorpha* (внутренняя сторона перикарпия); D – *Acroptilon repens* (фрагмент поперечного среза семянки); Е – *Dicoma schimperi* (поверхность семени в апикальной части); F – *Silybum marianum* (фрагмент скола семенной кожуры). Масштабная линейка: А, В – 20 мкм; С – 10 мкм; D – 50 мкм; Е, F – 100 мкм. Условные обозначения: кр – кристалл, мт – мезотеста, п – перикарпий, пп – проводящий пучок тесты, т – теста, э – эндосперм, эт – экзотеста.

и *Onoseris* Willd. клетки экзотесты тонкостенные, а ряд (или ряды) ниже расположенных клеток мезотесты имеет разнообразно утолщённые стенки клеток (Grau, 1980).

Клетки экзотесты имеют преимущественно один тип строения по всей поверхности семени. Однако есть виды, у которых клетки экзотесты представлены несколькими типами. Например, у *Acroptilon repens* (рис. 1D) по всей поверхности семени чередуются тонкостенные клетки и клетки с утолщёнными стенками. Тонкостенные клетки в тесте и полости плодовой оболочки создают облегченную конструкцию семян злостного карантинного сорняка *Acroptilon repens*. За счет такой конструкции семянки *A. repens* легко распространяются. У *Dicoma schimperi* (рис. 1E) клетки экзотесты в апикальной и базальной частях имеют различное строение.

Клетки экзотесты зрелого семени изодиаметрические (с поверхности), волнисто-извилистые или в различной степени вытянуты вдоль оси семени, с различным строением стенок. Наружные тангентальные стенки клеток могут быть гладкими или иметь утолщения. Клетки образуют характерный для вида или группы видов рисунок поверхности семени.

Мезотеста сохраняет клеточную структуру, хотя клетки могут облитерировать, образуя тонкую однородную или слоистую пленку. У видов с хорошо сохраняющейся мезотестой стенки клеток иногда проявляют структурированность (*Silybum marianum*, рис. 1F).

Клетки эндотесты по строению в основном не отличаются от клеток внутреннего слоя мезотесты, у большинства видов они облитерированы. Хорошо сохраняющаяся эндотеста, состоящая из клеток с утолщёнными стенками, выявлена нами у видов *Bidens frondosa* (Boyko, 2009), *Gaillardia aristata*, *Tragopogon orientalis*.

О нахождении кристаллов оксалата кальция в клетках семенной кожуры в литературе имеется немного сведений. Нами при исследовании семян сложноцветных выявлено, что кристаллы оксалата кальция присутствуют в перикарпии и тесте многих видов, но они наиболее характерны для видов трибы *Cardueae* (Dormer, 1962; Zarembo, Boyko, 2008; Mukherjee, Nordenstam, 2010; Boyko, 2014; Kartal, 2016; Boyko et al., 2017). Кристаллы могут быть в виде монокристаллов разнообразного строения, друз или кристаллического песка.

Теста плотно прилегает к эндосперму, но хорошо от него отделяется, не оставляя на поверх-

ности фрагментов клеток. Поверхность тесты и эндосперма покрыты гладкой кутикулой (Boyko, 2009, 2015).

Строение семенной кожуры в большинстве случаев не оказывает влияния на скульптуру поверхности семянки. Но у видов с малорядным перикарпием из тонкостенных клеток и его плотным прилеганием к тесте скульптуру поверхности семянки может определять скульптура поверхности семенной кожуры (Boyko, 2013).

Результаты и обсуждение

В данной работе нами исследовано строение семенной кожуры семян отдельных представителей триб *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Veronieae*.

1. Триба *Arctotideae*

Триба объединяет 215 преимущественно африканских видов из 17 родов. Нами исследованы виды из трёх родов.

У изученных видов перикарпий и теста хорошо разделяются. Скульптура поверхности семян относится к разным типам. У *Arctotis grandis* поверхность клеток экзотесты изодиаметрическая (рис. 2A); у *Berkheya purpurea* – прозенхимная, длина клеток во много раз превышает ширину, радиальные стенки прямые (рис. 2B); у *Gazania rigens* радиальные стенки волнисто-изогнутые, границы клеток чёткие (рис. 2C).

Данных о строении семян, в том числе тесты, для *Arctotideae* немного. Н. Reese (1989) при характеристике анатомического строения семян 37 видов трибы отметил, что в зрелом состоянии наружные стенки изодиаметрических клеток экзотесты обычно западают в полости, но структура остается видимой благодаря утолщённым радиальным стенкам. Он выделил три типа строения семенной кожуры. 1. У видов родов *Berkheya* Ehrh. p. p., *Cullumia* R. Br., *Cuspidia* Gaertn. и *Didelta* L'Hér. прозенхимные клетки экзотесты имеют волнисто-изогнутые радиальные стенки, ниже которых расположены 1–3 ряда субэпидермальных клеток с равномерно утолщёнными стенками, в каждой из которых находится прямоугольный кристалл оксалата кальция. 2. У видов *Hirpicium* Cass. клетки экзотесты изодиаметрические с неутолщёнными стенками, в клетках субэпидермального слоя находятся друзы оксалата кальция. 3. Виды подтрибы *Arctotidinae* имеют утолщённые внутренние тангентальные стенки клеток экзотесты, кристаллы не

обнаружены. У видов *Gorteria* L. неклеточная структура тесты.

Наши данные по скульптуре поверхности тесты соответствуют трём выделенным Reese (1989) типам.

2. Триба *Vernonieae*

Триба объединяет 118 родов и более 1000 видов, произрастающих в основном в тропических регионах. Семянки видов трибы мало изучены. Нами исследованы три вида рода *Vernonia*.

Плодовая оболочка и семенная кожура хорошо разделяются. Экзотеста *Vernonia crinita* (рис. 2D) состоит из более или менее прямоугольных клеток, наружные тангентальные стенки тонкие, вогнутые. У *Vernonia fasciculata* (рис. 2E) экзотеста состоит из удлинённых клеток, радиальные и наружные тангентальные стенки неравномерно утолщённые. Теста *Vernonia gigantea* (рис. 2F) прижата к околоплоднику, и только в области ребра у клеток экзотесты хорошо выражены полости, все стенки слабо равномерно утолщённые.

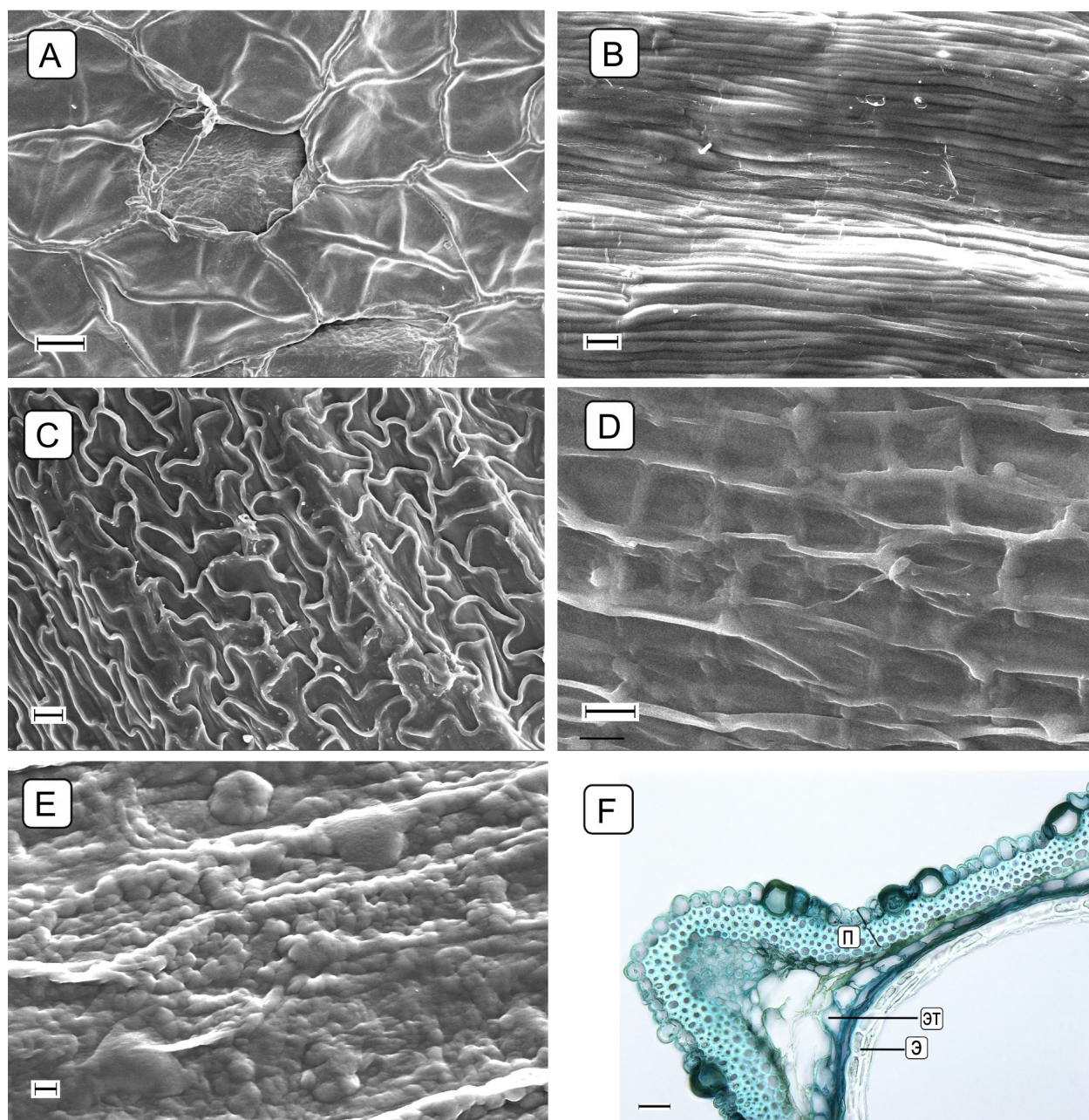


Рис. 2. Строение семянок (А–Е – поверхность семени; F – фрагмент поперечного среза семянки) представителей триб *Arctotideae* и *Vernonieae*: А – *Arctotis grandis*; В – *Berkheya purpurea*; С – *Gazania rigens*; D – *Vernonia crinita*; Е – *Vernonia fasciculata*; F – *Vernonia gigantea*. Масштабная линейка: А, D – 10 мкм.; В, С – 20 мкм.; Е – 2 мкм.; F – 30 мкм. Условные обозначения: см. рис. 1.

Клетки мезотесты облитерированы (поперечный срез).

Многие авторы, исследующие строение семян *Vernonieae* (Isawumi, 1999; Jana, Mukherjee, 2012, 2014; Talukdar, 2015), отмечают, что теста плотно прижата к перикарпию и её признаки имеют важное значение в таксономии трибы. Согласно данным N. Galastri и D. Oliveira (2010), исследовавшим развитие плодов *Vernonia platensis* (Spreng.) Less., теста зрелых семян состоит из разрушенных клеток.

3. Триба *Cardueae*

Триба объединяет 73 рода и более 2 360 видов. Виды трибы произрастают в основном в Старом Свете (Северная Африка и Евразия). Очень немного родов в Северной Америке, тропической Африке, Австралии и Южной Америке. Нами исследовано строение семенной кожуры 19 видов.

Триба *Cardueae* разделена на пять подтриб: *Echinopsinae* Dumort., *Carlininae* O. Hoffm., *Cardopatiinae* Less., *Carduinae* O. Hoffm. и *Centaureinae* O. Hoffm. (Susanna, Garcia-Jacas, 2007). В семействе Asteraceae строение семян видов *Cardueae*, в том числе тесты, изучено наиболее полно (Lavialle, 1912; Dittrich, 1977; Häffner, 2000; Zarembo et al., 2004; Zarembo, Boyko, 2008; Talukdar, 2013; Boyko et al., 2017; Ozcan, 2017). В таксономии трибы широко используются карпологические данные. Основное внимание в исследовании семян уделяется строению экзотесты. Экзотеста состоит из радиально удлинённых клеток (палисадный ряд клеток), стенки которых различным образом утолщены и одревеснели. Ввиду такого специфического строения эти клетки часто называют макросклереидами.

Удлинение, утолщение и одревеснение клеток эпидермы тесты также наблюдается в трибах *Mutisieae* (Heineck, 1890; Grau, 1980) и *Astereae* (Velez, 1981). Для установления особенностей строения клеток экзотесты необходимо исследовать поперечные и продольные срезы семян (Zarembo, Boyko, 2008).

М. Dittrich (1970, 1977) на основании особенностей строения клеток экзотесты разделил *Carduinae* на четыре группы, соответствующие делению трибы на подтрибы. У представителей подтриб *Echinopsinae* и *Carlininae* удлинение клеток экзотесты тангентальное с незначительным утолщением стенок (поперечный срез). Клетки экзотесты большинства представителей подтриб *Carduinae* и *Centaureinae* радиально вытянуты и

образуют палисадный ряд. Dittrich (1977) указал, что у разных таксонов соотношение длины радиальных стенок к тангентальным варьирует значительно, и этот показатель можно использовать в диагностических целях. У исследованных нами видов соотношение длины радиальных и тангентальных стенок клеток (коэффициент палисадности) макросклерейд разнообразно: у *Ancathia* – 2–3; у *Cirsium* – 4–5; у *Klasea* – 2–2,5; у *Lamyropappus* – 6; у *Olgaea* – 4; у *Onopordum* – 15–20; у *Rhaponticum* – 15; у *Synurus* – 1,5; у *Syreitschikovia* – 2–2,5; у *Takeikadzuchia* – 6 раз. Таким образом, высота клеток-макросклерейд, образующих палисадный ряд экзотесты, у видов трибы *Cardueae* различается от слегка до значительно радиально вытянутых.

У ряда видов наблюдается разное удлинение смежных клеток экзотесты (*Onopordum acanthium*, рис. 3А; *Silybum marianum*, рис. 3В), которое проявляется в волнообразной скульптуре поверхности семени (*Takeikadzuchia lomonosowii*, рис. 3С). При тонком перикарпии волнистость поверхности семени может обуславливать волнистую скульптуру поверхности семянки (*Onopordum acanthium*, рис. 3D). Эта особенность строения поверхности семенной кожуры у видов родов *Alfredia* Cass., *Carduus* L., *Lamyropappus* Knorring et Tamamsch., *Olgaea* Iljin, *Onopordum* L., *Silybum* Adans и *Synurus* Iljin. отмечается в работе Е. Häffner (2000).

Клетки экзотесты у разных таксонов различаются характером утолщения стенок. Этот признак является диагностическим. Е. Häffner (2000), изучив характер утолщения стенок клеток экзотесты семян видов подтрибы *Carduinae*, выделила четыре типа:

«*Jurinea*» – наружная и внутренняя тангентальные стенки клеток экзотесты тонкие, радиальные стенки сильно утолщены. Данный тип утолщения выявлен нами у *Klasea centauroides*, *Olgaea nidulans*, *O. tangutica*, *Onopordum acanthium*, *Rhaponticum uniflorum*, *Serratula manshurica*, *Takeikadzuchia lomonosowii*.

«*Cousinia*» – внутренняя тангентальная стенка тонкая, радиальные и наружная тангентальная стенки утолщены. Этот тип утолщения у исследованных видов нами не обнаружен.

«*Cirsium*» – наружная тангентальная стенка тонкая, внутренняя тангентальная и радиальные стенки клеток утолщены. Данный тип утолщения выявлен нами у *Acroptilon repens*, *Ancathia igniaria*, *Cirsium vlassovianum*, *Lamyropappus schakaptaricus*, *Syreitschikovia tenuifolia*.

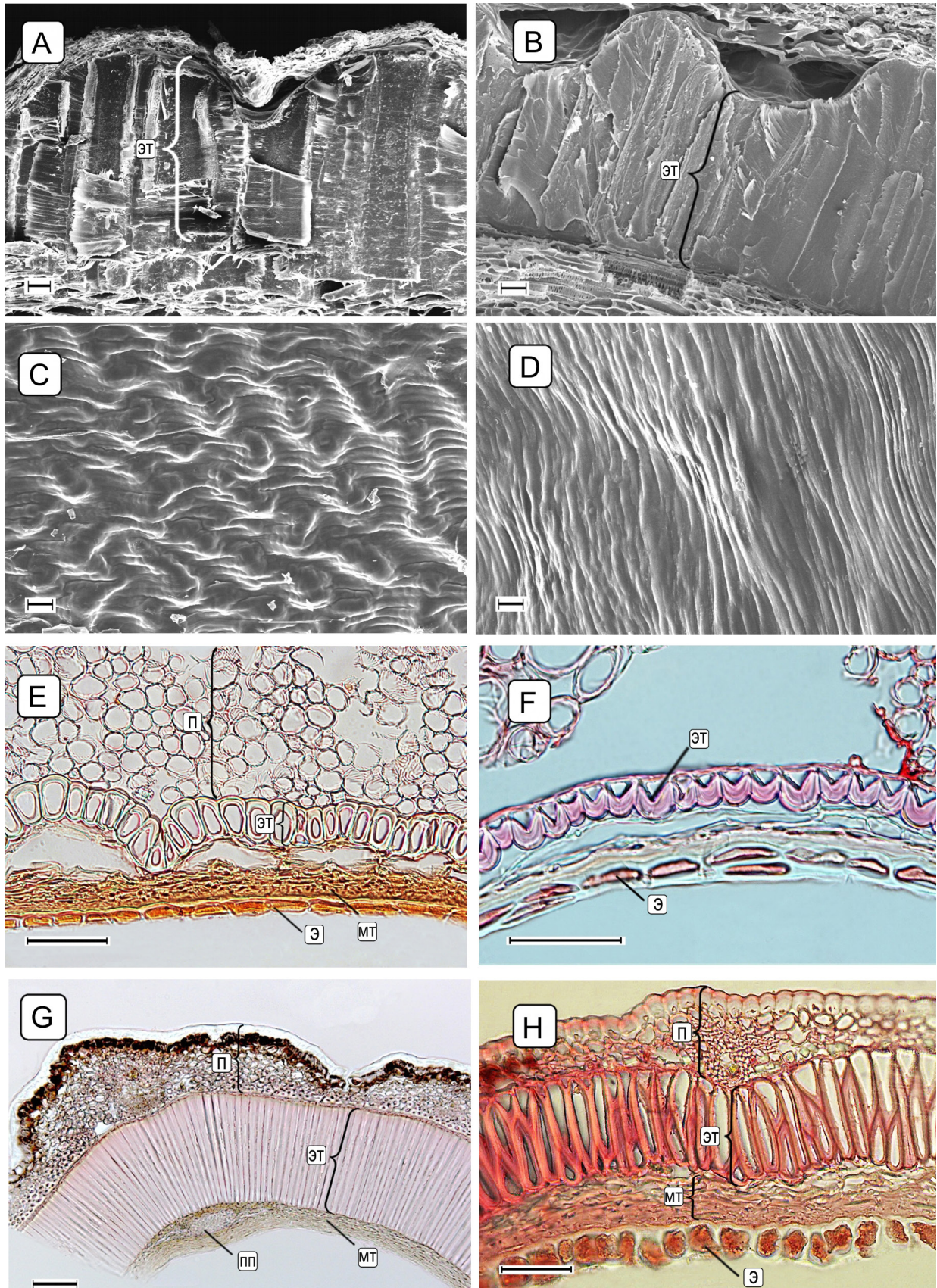


Рис. 3. Строение семян представителей трибы *Cardueae* (A, B – фрагмент продольного скола экзотесты; C, D – поверхность семени; E–H – фрагмент поперечного среза семени): A – *Onopordum acanthium*; B – *Silybum maritimum*; C – *Takeikadzuchia lomonosowii*; D – *Onopordum acanthium*; E – *Synurus deltoides*; F – *Ancathia igniaria*; G – *Rhaponticum uniflora*; H – *Cirsium vlassovianum*. Масштабная линейка: A–D – 20 мкм; E–H – 50 мкм. Условные обозначения: см. рис. 1.

Четвертый тип характеризуется равномерным утолщением тангентальных и радиальных стенок клеток. Данный тип утолщения выявлен нами у *Alfredia cernua* и *Synurus deltoides*.

У исследованных нами видов на поперечном срезе семени клетки экзотесты овальные (*Synurus deltoides*, рис. 3Е, 4С), слабо (*Ancathia igniaria*, рис. 3F) или сильно радиально удлинённые (*Rhaponticum uniflorum*, рис. 3G; *Cirsium schantarense*; *C. vlassovianum*, рис. 3H; *Onopordum acanthium*, рис. 4А).

Клетки экзотесты имеют различную пространственную ориентацию по отношению к оси семени. Эту особенность возможно выявить на продольных срезах. У ряда видов клетки длинные и вытянуты вдоль оси семени (*Ancathia igniaria*, рис. 4В; *Synurus deltoides*, рис. 4С; *Syreitschikovia tenuifolia*, рис. 4D), у других видов клетки наклонены по отношению к поверхности семени под углом (*Alfredia cernua*, рис. 4Е; *Olgaea tangutica*; *Klasea centhauroides*; *Takeikadzuchia lomonosowii*, рис. 4F) или располагаются перпендикулярно поверхности семени (*Rhaponticum uniflorum*; *Onopordum acanthium*, рис. 4G; *Silybum marianum*, рис. 3В).

Угол расположения клеток в средней части семени может быть от 90° (*Rhaponticum uniflorum*, рис. 3G) до 45° (*Alfredia cernua*, рис. 4Е). При положении клеток экзотесты под углом менее 90° поперечный срез семени проходит через несколько клеток, при этом экзотеста выглядит как многорядная (виды *Serratula* L., *Klasea* Cass.) (Zarembo et al., 2004; Zarembo, Войко, 2008). Эта особенность расположения клеток экзотесты явилась причиной ошибочных утверждений о наличии многорядной экзотесты у видов рода *Carthamus* (Ebert, Knowles, 1968).

Мезотеста обычно состоит из овальных, тонко- или толстостенных клеток. У большинства видов мезотеста представлена клетками наружной и внутренней зон, которые наиболее хорошо выражены в микропилярной области семени. Слой клеток мезотесты, примыкающий к экзотесте, обычно хорошо сохраняется. Его клетки тонкостенные (*Onopordum acanthium*, рис. 4А), и при разделении перикарпия и тесты часто разрываются, отделяя слой перикарпия с палисадной экзотестой от внутренней зоны мезотесты и эндосперма (*Alfredia cernua*, рис. 4H). Отделившийся палисадный слой экзотесты, плотно примыкающий к перикарпию, в некоторых работах (Kharisova, 2014; Kosheleva, 2014) до настоящего времени принимается за эндокарпий.

У *Silybum marianum* (рис. 1F) в наружной зоне экзотесты находятся округлые, перфорированные, плотно расположенные клетки; внутренняя зона состоит из аэренхимных клеток неопределённой формы. У *Onopordum acanthium* и *Lamyropappus schkaptaricus* (рис. 5А) внутренняя зона мезотесты состоит из губчатой паренхимы.

Клетки внутреннего слоя мезотесты и эндотеста у большинства видов облитерированы.

В клетках мезотесты находятся крупные прямоугольные, кубические или ромбовидные кристаллы (*Lamyropappus schkaptaricus*, рис. 5А; *Olgaea tangutica*, рис. 5В).

У большинства исследованных нами видов трибы перикарпий и семенная кожура плохо разделяются, на поверхности семенной кожуры могут оставаться фрагменты клеток эндокарпия и находящиеся в них кристаллы. Теста представлена клетками экзотесты и хорошо сохранившимися или в различной степени облитерированными клетками мезо- и эндотесты. Скульптуру поверхности семени определяет строение наружных тангентальных и радиальных стенок клеток экзотесты.

У видов *Ancathia igniaria* (рис. 5С), *Berardia subacaulis* (рис. 5D), *B. laevis* (рис. 5Е) поверхность семян сглаженная, ячеистая или удлиненно-ячеистая. Границы клеток хорошо выражены.

У *Echinops humilis* (рис. 5F), *E. ritro* (рис. 5G) наружные тангентальные стенки клеток экзотесты вогнутые, радиальные стенки хорошо выражены.

Поверхность семени *Carthamus tinctorius* (рис. 5H) ямчатая, радиальные стенки клеток экзотесты утолщены, наружные тангентальные стенки вогнутые.

У *Takeikadzuchia lomonosowii* (рис. 3С) поверхность семян волнистая. Морщинистость и волнистость поверхности семени обусловлены неравномерным радиальным удлинением палисадных клеток экзотесты (рис. 4Е).

4. Триба *Mutisieae*

82 рода этой трибы с более чем 950 видами, произрастающими в Южной и Северной Америке, Африке, Азии; один род – в Австралии. Нами изучено строение поверхности семенной кожуры у восьми видов.

По результатам исследования выявлено четыре типа скульптуры поверхности семени:

1) узкие продолговатые клетки экзотесты вытянуты вдоль оси семени, наружные тангентальные стенки гладкие, вогнутые, радиальные –

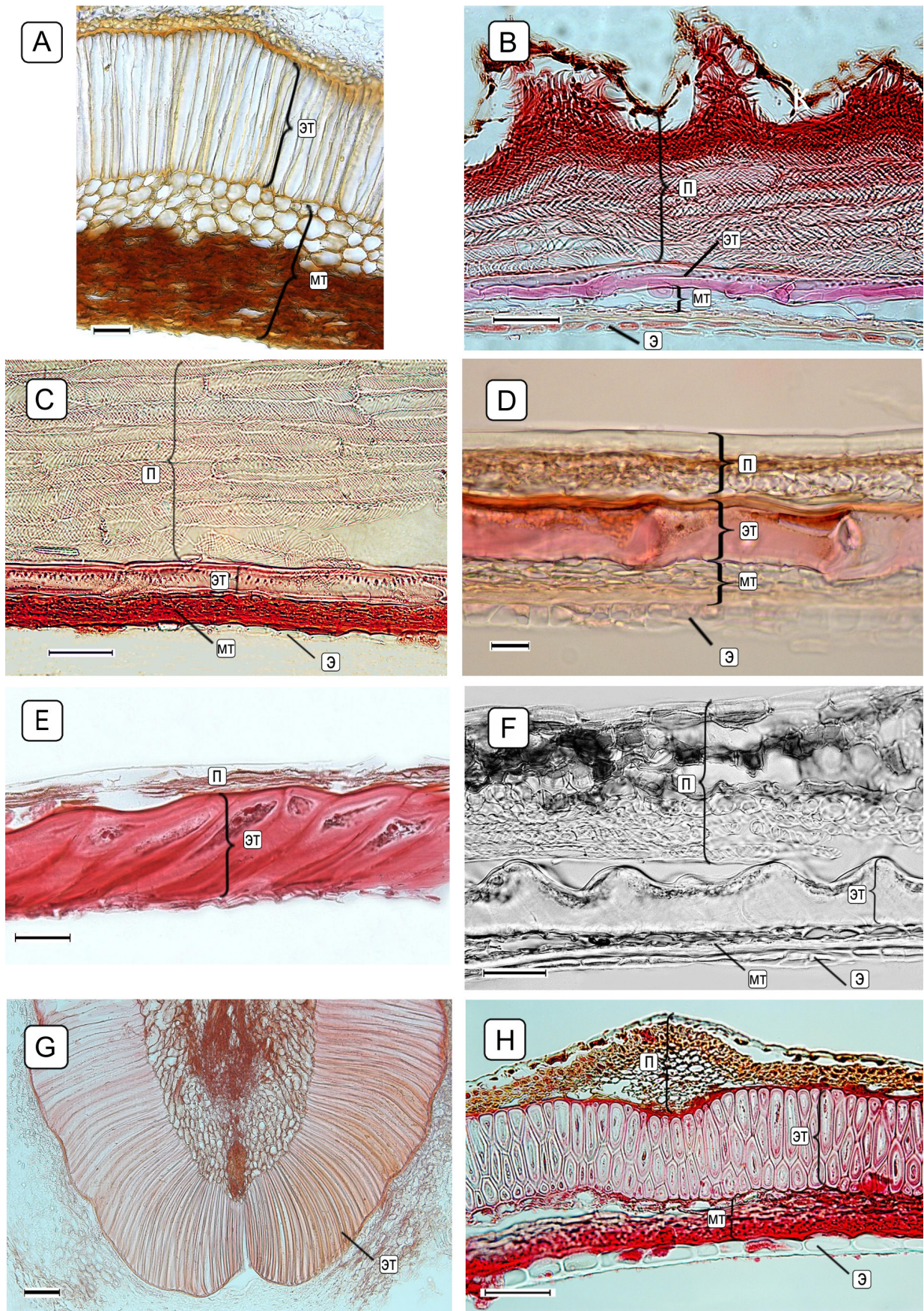


Рис. 4. Строение семянков видов трибы *Cardueae* (A, H – фрагмент поперечного среза семянки; B–G – фрагмент продольного среза семянки): A – *Onopordum acanthium*; B – *Ancathia igniaria*; C – *Synurus deltooides*; D – *Syreishikovia tenuifolia*; E – *Alfredia cernua*; F – *Takeikadzuchia lomonosowii*; G – *Onopordum acanthium*; H – *Alfredia cernua*. Масштабная линейка: A–C, E–H – 50 мкм; D – 20 мкм. Условные обозначения: см. рис. 1.

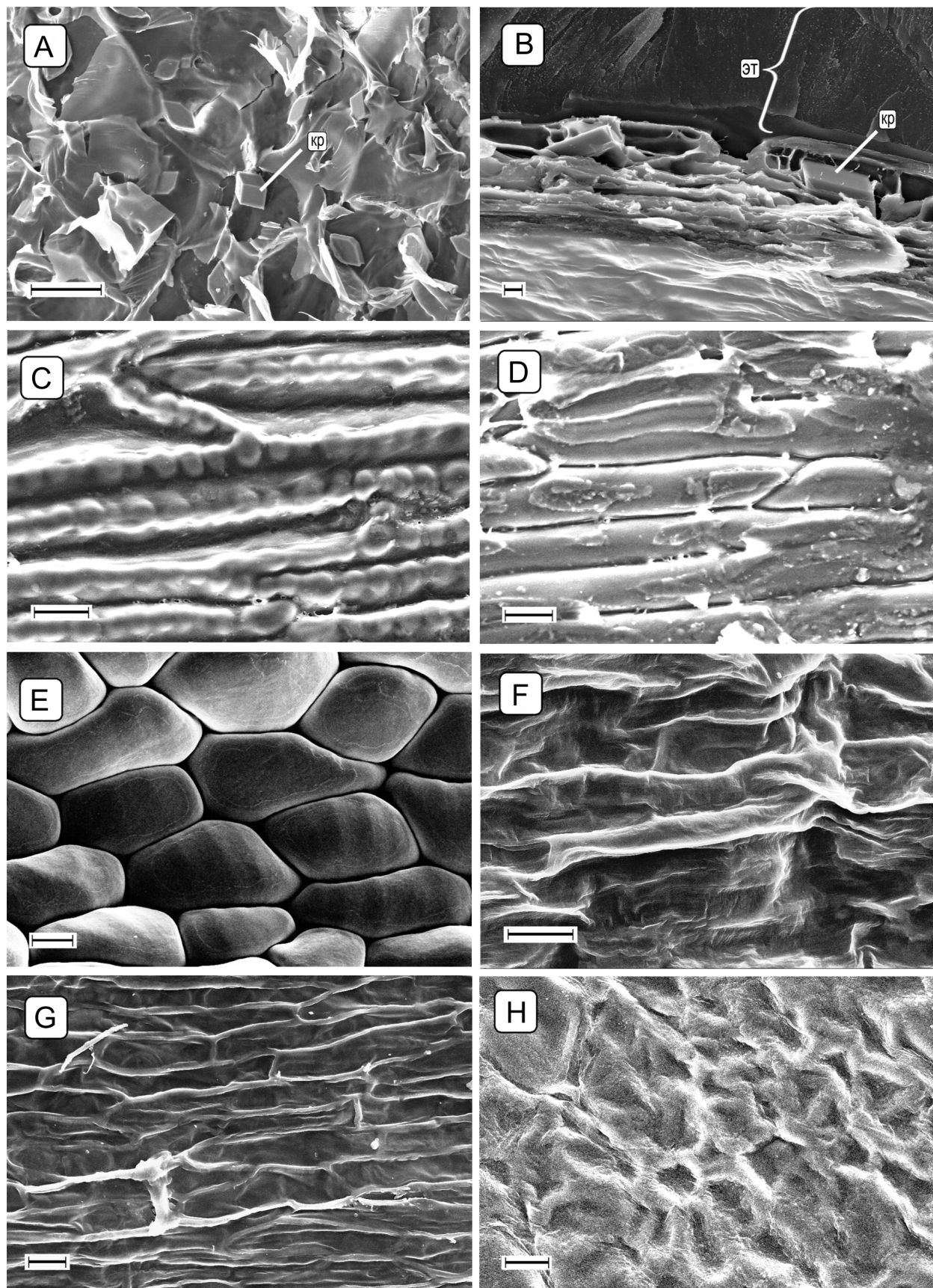


Рис. 5. Строение тесты семян видов трибы *Cardueae* (А, В – кристаллы в мезотесте, С–Н – фрагмент поверхности семени): А – *Lamyropappus schakaparticus*; В – *Olgaea tangutica*; С – *Ancathia igniaria*; D – *Berardia subacaulis*; Е – *Berardia laevis*; F – *Echinops humilis*; G – *Echinops ritro*; H – *Carthamus tinctorius*. Масштабная линейка: А, Е–Н – 20 мкм; В, D – 2 мкм. Условные обозначения: см. рис. 1.

выпуклые, равномерно утолщённые (*Jungia floribunda*, рис. 6А; *Leibnitzia anandria*; *Trixis angustifolia*; *Adenocaulon himalaicum*, рис. 6В);

2) продолговатые клетки экзотесты вытянуты вдоль оси семени, наружные тангентальные стенки гладкие, вогнутые, радиальные неравномерно утолщены (*Dicoma capensis*, рис. 6С);

3) широкие, длинные, вытянутые вдоль оси семени поперечно-складчатые клетки экзотесты (*Trichocline speciosa*, рис. 6D);

4) удлинённые клетки, со слегка извилистыми радиальными стенками, с выпуклыми гладкими наружными тангентальными стенками (*Gochnatia polymorpha*, рис. 6E).

У *Dicoma schimperi* (рис. 1E) поверхности базальной и апикальной частей семени имеют разное строение. Апикальная часть представлена изодиаметрическими клетками с неравномерно утолщёнными радиальными стенками (рис. 6F). Клетки экзотесты в базальной части продолговатые, вытянуты вдоль оси семени, с равномерно слабо утолщёнными радиальными стенками (рис. 6G). Граница между клетками разного строения хорошо выражена.

Клетки экзотесты *Leibnitzia anandria* на поперечном срезе радиально удлинённые. Вторичное утолщение радиальных стенок клеток экзотесты локализовано в средней части стенки; утолщение двух соседних стенок имеют Φ -образную форму. У *Adenocaulon himalaicum* стенки клеток экзотесты равномерно утолщённые (рис. 6H).

Анатомическое строение семенной кожуры видов трибы *Mutisieae* исследовали J. Grau (1980) и A. Davies (2010), которые выявили разнообразное утолщение стенок клеток экзотесты: от тонкостенного до толстостенного, с различными формами утолщения. Grau (1980) на основании строения клеток экзотесты относит род *Adenocaulon* Hook. к группе *Mutisia-Gochnatia*, подгруппе *Gochnatia*. У представителей этой подгруппы радиальные и внутренние тангентальные стенки клеток экзотесты утолщены и принимают U-образную форму (поперечный срез). Ранее *Adenocaulon* включался в состав триб *Heliantheae*, *Inuleae*, *Senecioneae*, *Anthemideae*, *Mutisieae* (Nordenstam, 1977; Grau, 1980; Bittmann, 1990). Bremer (1994) временно включил роды *Adenocaulon* и *Eriachaenium* Sch. Bip. в *Mutisieae*, отметив, что вопрос принадлежности вышеуказанных таксонов к определённой трибе нуждается в дальнейших исследованиях. Отношения *Adenocaulon* и *Eriachaenium* с другими родами *Mutisieae* до настоящего времени не ясны (Panero, Funk, 2008; Katinas et al., 2009).

Наши данные, полученные при исследовании строения семян *Adenocaulon himalaicum*, в отличие от данных Grau (1980), выявили иное строение клеток экзотесты (равномерное утолщение стенок клеток экзотесты, поперечный срез) (рис. 6H). Подобное строение клеток экзотесты ранее не отмечалось для видов трибы *Mutisieae*, но широко распространено в других трибах семейства. При исследовании плодов *Adenocaulon himalaicum* на поверхности семян установлено наличие устьиц (рис. 7А, В), которое впервые отмечено нами для семян сложноцветных. Морфологические признаки семян и анатомическое строение семенной кожуры свидетельствуют о неопределённом таксономическом положении рода *Adenocaulon* в системе семейства.

Заключение

В плодах сложноцветных околоплодник (перикарпий) не сростается с семенной кожурой, обычно они более или менее плотно прилегают друг к другу и у большей части видов с трудом разделяются. У всех исследованных нами видов семенная кожура сохраняется до полной зрелости плодов. Для характеристики семенной кожуры строение клеток экзотесты имеет основное значение. Клетки экзотесты имеют преимущественно один тип строения по всей поверхности семени. Однако есть виды, у которых клетки экзокарпия разного строения: у *Acroptilon repens* чередуются тонкостенные и толстостенные клетки; у *Dicoma schimperi* поверхности базальной и апикальной частей семени слагаются клетками разного строения.

Исследование скульптуры поверхности и структуры семенной кожуры видов из четырёх триб (*Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*) семейства *Asteraceae* с помощью сканирующего электронного и светового микроскопов позволило выявить новые признаки, которые могут быть использованы для идентификации видов и таксонов более высокого ранга. В строении тесты основную роль для систематики имеют особенности клеток экзотесты. Величина клеток экзотесты, их длина и ширина, строение радиальных и наружных тангентальных стенок определяют основные признаки строения поверхности семени. Выявлены и описаны признаки, которые могут быть использованы в систематике исследованных триб.

1. Клетки экзотесты зрелого семени по форме разнообразны: изодиаметрические, прозенхимные, неправильной формы с прямыми или

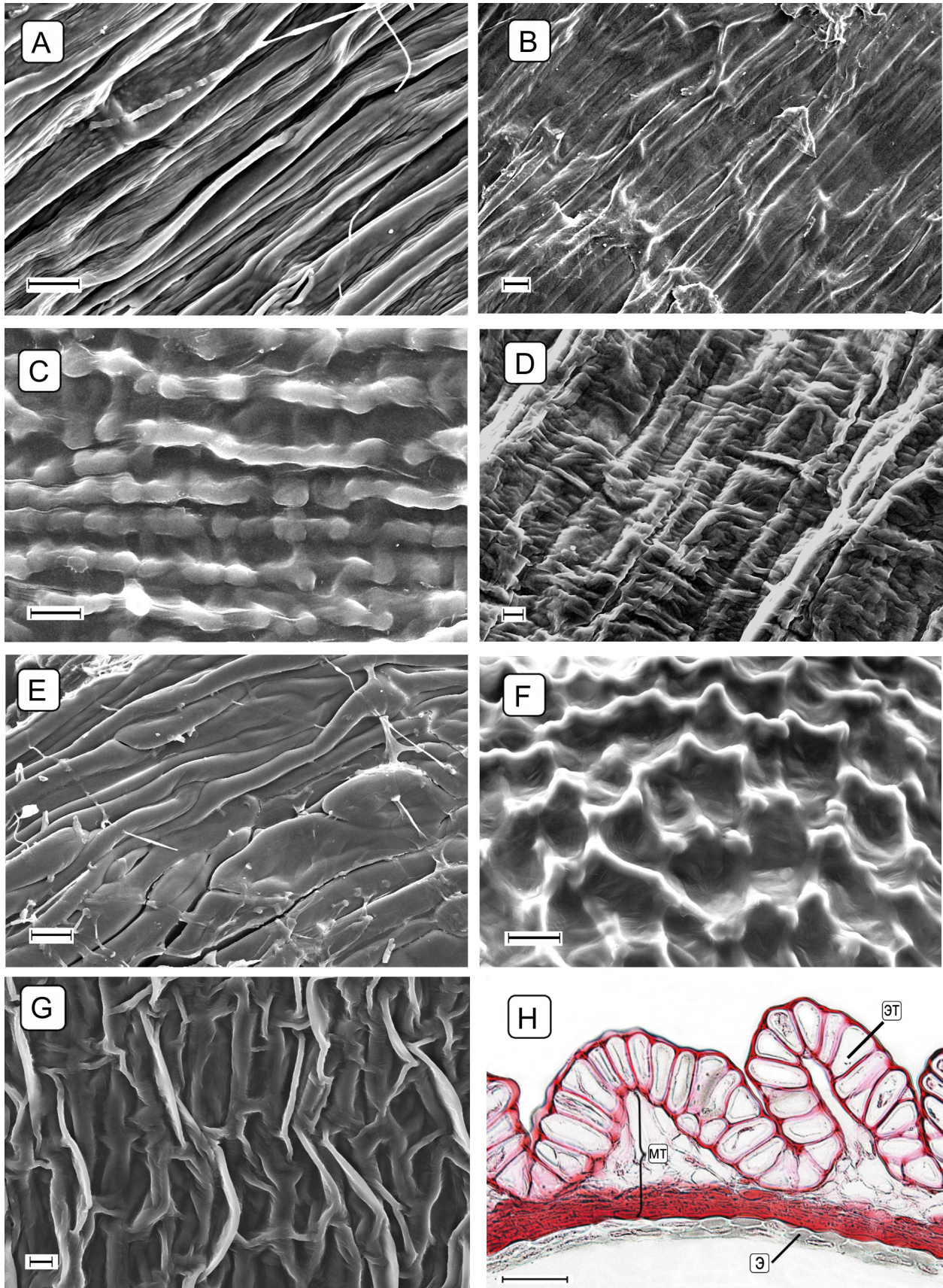


Рис. 6. Строение семени видов трибы *Mutisieae* (A–G – поверхность, H – поперечный срез): A – *Jungia floribunda*; B – *Adenocaulon himalaicum*; C – *Dicoma capensis*; D – *Trichocline speciosa*; E – *Gochnatia polymorpha*; F – *Dicoma schimperi* (апикальная часть семени); G – *Dicoma schimperi* (базальная часть семени); H – *Adenocaulon himalaicum*. Масштабная линейка: A, C, E, G – 10 мкм; B, F – 20 мкм; D – 2 мкм; H – 50 мкм. Условные обозначения: см. рис. 1.

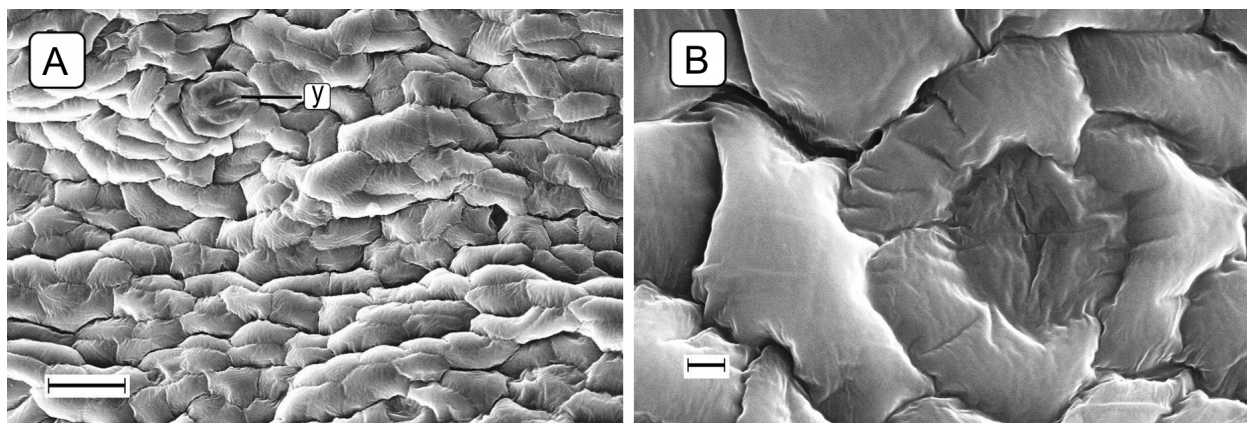


Рис. 7. Поверхность семянки *Adenocaulon himalaicum*: А, В – устьице на поверхности семянки. Масштабная линейка: А – 20 мкм; В – 20 мкм. Условные обозначения: у – устьице.

волнисто-извилистыми радиальными стенками, и они образуют характерный для вида или группы видов триб *Arctotideae*, *Mutisieae*, *Vernonieae* рисунок поверхности семени. Поверхность семенной кожуры видов триб может быть использована при изучении систематики этих групп *Asteraceae*. В строении клеток тесты (скульптура поверхности и анатомическое строение) нет признаков, характерных для отдельной трибы. Тип поверхности как признак может быть использован для определения естественности объема рода, границ родов и секций, установления путей эволюции поверхности семени и степени родства родов внутри семейства.

2. Для семянок трибы *Cardueae* таксономически важными признаками строения клеток экзотесты на продольном и поперечном срезах являются:

а) характер вторичных утолщений радиальных и тангентальных стенок клеток. У исследованных видов обнаружены три типа утолщений:

«*Jurinea*»-тип (наружная и внутренняя тангентальные стенки клеток экзотесты тонкие, радиальные стенки сильно утолщены) (рис. 8А) выявлен у *Klasea centauroides*, *Olgaea nidulans*, *O. tangutica*, *Onopordum acanthium*, *Rhaponticum uniflorum*, *Serratula manshurica*, *Takeikadzuchia lomonosowii*;

«*Cirsium*»-тип (наружная тангентальная стенка тонкая, внутренняя тангентальная и радиальные стенки клеток утолщены) (рис. 8В) обнаружен у *Acroptilon repens*, *Ancathia igniaria*, *Cirsium vlassovianum*, *Lamyropappus schakaptaricus*, *Syreitschikovia tenuifolia*;

«*Synurus*»-тип (рис. 8С) с равномерным утолщением стенок клеток характерен для *Alfredia cernua* и *Synurus deltoides*;

б) степень палисадности (соотношение длины клеток к их ширине на поперечном срезе семени). У *Onopordum* и *Rhaponticum* выявлен максимальный коэффициент палисадности клеток экзотесты, их длина в 15–20 раз превышает ширину, минимальный коэффициент характерен для *Ancathia*, *Syreitschikovia* и *Synurus*, длина клеток лишь в 1,5–3 превышает ширину;

в) пространственная ориентация клеток экзотесты (перпендикулярно, продольно или под углом) по отношению к оси семени (рис. 8D). У *Ancathia igniaria*, *Synurus deltoides*, *Syreitschikovia tenuifolia* клетки ориентированы параллельно оси семени (рис. 8E); у *Klasea centauroides*, *Serratula manshurica*, *Takeikadzuchia lomonosowii*, *Cirsium schantarense*, *C. vlassovianum*, *Olgaea nidulans* – наклонены под различным углом к оси семени (рис. 8F); у *Rhaponticum uniflorum*, *Onopordum acanthium* – располагаются перпендикулярно оси семени (рис. 8G).

Таким образом, морфологическое разнообразие клеток экзотесты связано с формой, размерами, пространственной ориентацией клеток по отношению к оси семени, а также характером утолщений стенок клеток. Комплекс вышеперечисленных признаков отражает видовую специфику структуры семенной кожуры. Микроморфологические и анатомические признаки семенной кожуры полезны для систематики семейства *Asteraceae*.

Благодарности

Авторы благодарны академику РАН П. Г. Горовому за помощь при подготовке рукописи, сотруднику ФГБУН Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, к. б. н. Г. Ю. Конечной за проверку местонахождений ряда исследованных

видов, сотрудникам центра электронной микроскопии ФГБУН «Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН» Д. В. Фомину и К. А. Шефер за тех-

ническую поддержку, М. Balyshev (Washington State University, Vancouver) за перевод на иностранный язык аннотации статьи.

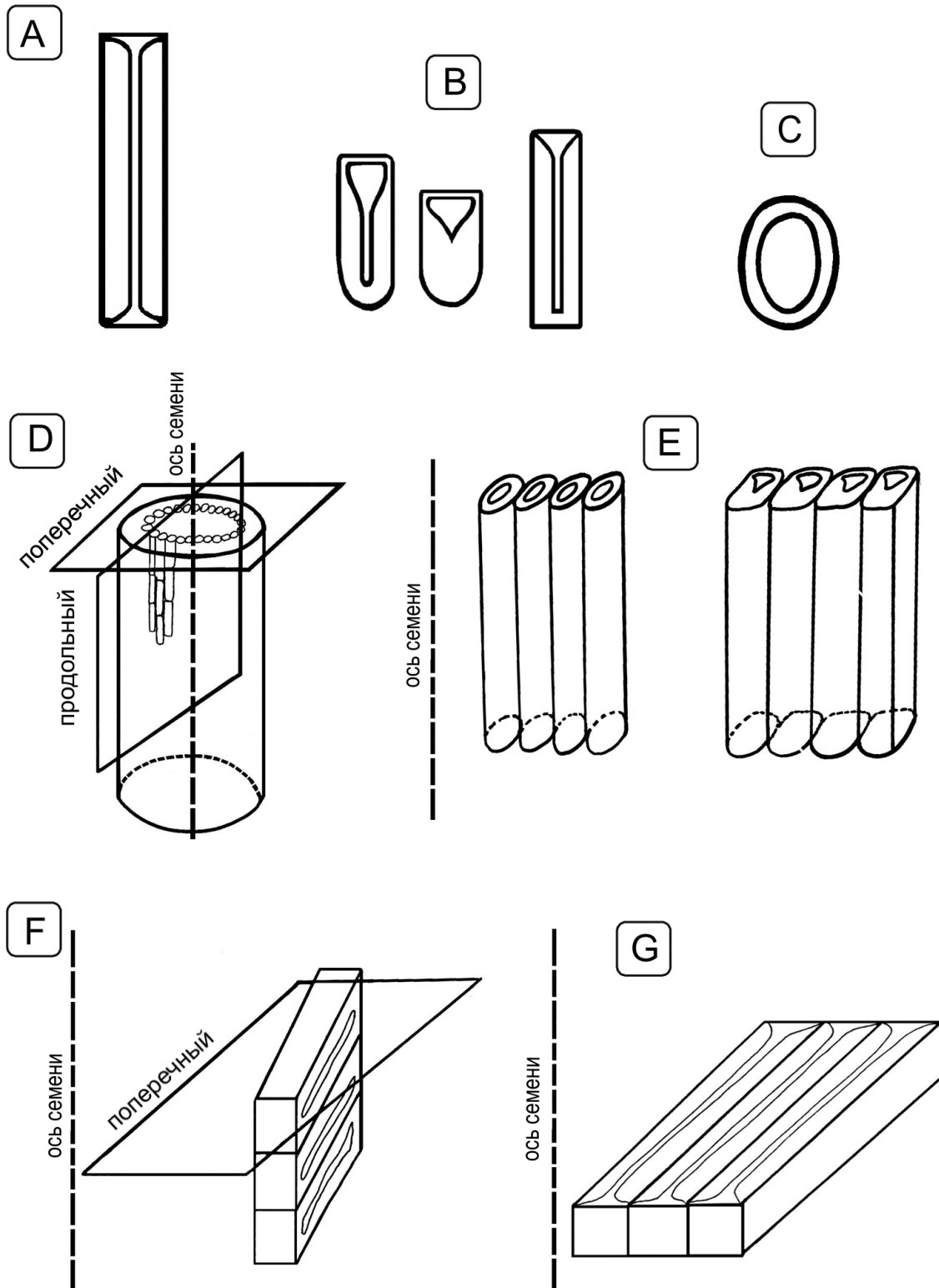


Рис. 8. Схема строения и пространственной ориентации клеток экзотесты видов трибы *Cardueae*: A–C – характер вторичных утолщений радиальных и тангентальных стенок клеток, D – схема поперечного и продольного срезов семени, E – ориентация клеток экзотесты параллельно оси семени, F – ориентация клеток экзотесты под углом к оси семени, G – ориентация клеток экзотесты перпендикулярно оси семени.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Barthlott W.** 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* 1(3): 345–355.
- Bittmann M.** 1990. Die gattung *Adenocaulon* (Compositae) I. Morphologie. *Candollea* 45: 383–420.
- Boyko E. V.** 2009. Morphological and anatomical structure of the achenes of the far eastern species of *Bidens* (Asteraceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 94(1): 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).
- Boyko E. V.** 2013. Micromorphology of achenes of the *Artemisia* species (*Anthemideae* – Asteraceae). *Turczaninowia* 16, 2: 91–105 [In Russian]. (**Бойко Э. В.** Микроморфология семян видов рода *Artemisia* (*Anthemideae* – Asteraceae) // Turczaninowia, 2013. Т. 16, вып. 2. С. 91–105).
- 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
- Boyko E. V.** 2015. Cuticle of the cypselas of the Asteraceae species. *Turczaninowia* 18, 4: 80–90 [In Russian]. (**Бойко Э. В.** Кутикула семян видов Asteraceae // Turczaninowia, 2015. Т. 18, вып. 4. С. 80–90). DOI: 10.14258/turczaninowia.18.4.11.
- Boyko E. V., Novozhilova E. V., Gavrilenko I. G.** 2017. Morphologic-anatomical structure of the cypselas of the East Asian *Synurus deltoides* (Asteraceae: *Cardueae*). *Turczaninowia* 20, 4: 5–14 [In Russian]. (**Бойко Э. В., Новожилова Е. В., Гавриленко И. Г.** Морфолого-анатомическое строение семян восточноазиатского *Synurus deltoides* (Asteraceae: *Cardueae*) // Turczaninowia, 2017. Т. 20, вып. 4. С. 5–14). DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.1.
- Bremer K.** 1994. *Asteraceae: cladistic and classification*. Portland, Oregon, 752 pp.
- Cherneva O. V., Shurukhina N. A.** 1979. Analysis of the anatomical structures of covers achene of the genus *Cousinia* Cass. (Asteraceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 64(12): 1738–1749 [In Russian]. (**Чернева О. В., Шурухина Н. А.** Анализ анатомических структур покровов семянки рода кузиния *Cousinia* Cass. (Asteraceae) // Бот. журн., 1979. Т. 64, № 12. С. 1738–1749).
- Davies A. M. R.** 2010. *A systematic revision of Chaetanthera Ruiz & Pav., and the reinstatement of Oriastrum Poepp. & Endl. (Asteraceae: Mutisieae)*. Dissertation der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München, München, 322 pp.
- 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*. Vol. 2. Eds V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner. Academic Press, London, 999–1015 pp.
- Dittrich M.** 1996. Die Bedeutung morphologischer und anatomischer Achänen – Merkmale für die Systematik der Tribus *Echinopeae* Cass. und *Cardineae* Cass. *Boissiera* 51: 1–102.
- Dormer K. J.** 1962. The taxonomic significance of crystal forms in *Centaurea*. *New Phytol.* 61(1): 32–35. URL: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.1962.tb06269.x/pdf>.
- Ebert W. W., Knowles P. F.** 1968. Developmental and anatomical characteristics of thin-hull mutant of *Carthamus tinctorius* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 55(4): 421–430.
- Galastri N. A., Oliveira D. M. T.** 2010. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae). *Acta Bot. Bras.* 24(1): 73–83. DOI: 10.1590/S0102-33062010000100008
- Grau J.** 1980. Die Testa der *Mutisieae* und ihre systematische Bedeutung. *Mitt. Bot. München* 16: 269–332.
- Häffner E.** 2000. On the phylogeny of the subtribe *Carduinae* (tribe *Cardueae*, Compositae). *Englera* 21: 1–208. URL: http://www.jstor.org/stable/3776757?seq=1#fndtn-page_thumbnails_tab_contents
- Heineck O.** 1890. *Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Kompositen*. Dissertation. Gies-sen, Leipzig. 26 pp. [In German].
- Isawumi M. A.** 1999. Floral microcharacters and taxonomy of the tribe *Vernonieae*: Asteraceae (excluding *Vernonia* Schreb.) West Africa. *Feddes Repert.* 110(5–6): 359–374.
- Jana B. K., Mukherjee S. K.** 2012. Variations of cypselas of five taxa of the tribe *Vernonieae* (Asteraceae). *International Journal of Pharmaceutical Research and Bio-science* 1(5): 317–330. URL: <http://www.ijprbs.com/index.php>
- Jana B. K., Mukherjee S. K.** 2014. Diversity of testal structure among some tribes of Compositae. *J. Sci.* 4(5): 327–338.
- Kadereit J. W., Jeffrey C.** 2007. Flowering Plants, Eudicots – Asterales. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 8. Ed. K. Kubitzki. Springer, Berlin, 647 pp.
- Karawya M. S., Hital S. H., El-Hawary S. S.** 1974. Macro- and micromorphology of *Centaurea calcitrata* L. Part 3. *Egypt. J. Pharm. Sci.* 15(3): 335–339.
- Kartal C.** 2016. Calcium oxalate crystals in some species of the tribe *Cardueae* (Asteraceae). *Bot. Sci.* 94(1): 107–119.

Katinas L., Sancho G., Tellería M. C., Crisci J. V. 2009. The *Mutisieae* (Mutisioideae sensu stricto). In: *Systematics, evolution and biogeography of Compositae*. Eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. Bayer. IAPT, Vienna, 229–244 pp.

Kharisova A. V. 2014. *Farmakognosticheskoye issledovaniye saflora krasilnogo (Sarthamus tinctorius L.)*. [Pharmacognosy study of safflower (*Carthamus tinctorius L.*)]. PhD thesis abstract. Samara, 24 pp. [In Russian]. (**Харисова А. В.** Фармакогностическое исследование сафлора красильного (*Carthamus tinctorius L.*): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Самара, 2014. 24 с.).

Knorring O. E., Tamamshyan S. G. 1953. Value anatomical features of the achene systematics of Asteraceae. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 38(6): 909–910 [In Russian]. (**Кнорринг О. Е., Тамамшян С. Г.** Значение анатомических признаков плода в систематике сложноцветных // Бот. журн., 1953. Т. 38, № 6. С. 909–910).

Kosheleva E. A. 2014. *Strukturno-funkcionalnaya izmenchivost Silybum marianum (L.) Gaertn. v usloviyakh introduktsii na Srednem Urale* [Structural and functional variability of *Silybum marianum (L.) Gaertn.* in conditions of introduction in the Middle Urals]. PhD thesis abstract. Novosibirsk, 17 pp. [In Russian]. (**Коселева Е. А.** Структурно-функциональная изменчивость *Silybum marianum (L.) Gaertn.* в условиях интродукции на Среднем Урале: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2014. 17 с.).

Lavialle P. 1912. Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, ser. 9, 15: 39–149 [In French].

Mukherjee S.K., Nordenstam B. 2010. Distribution of calcium oxalate crystals in the cypselar walls in some members of the Compositae and their taxonomic significance. *Comp. Newsl.* 48: 63–88.

Nordenstam B. 1977. *Senecioneae and Liabeae* – systematic review. In: *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Vol. 29. Eds V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner. Academic Press, London, 799–830 pp.

Ozcan M. 2017. Cypselar micromorphology and anatomy in *Cirsium* sect. *Epitrachys* (Asteraceae, *Carduoideae*) and its taxonomic implications. *Nordic J. Bot.* 35(6): 653–668. DOI: 10.1111/njb.01670, ISSN 1756-1051

Panero J. L., Funk V. A. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Mol. Phylogenet. Evol.* 47: 757–782.

Reese H. 1989. Die Entwicklung von Perikarp und Testa bei *Calendula* und *Arctotideae* (Asteraceae) ein Beitrag zur Systematik. *Bot. Jahrb. Syst.* 110(3): 325–419.

Robinson H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the *Heliantheae* (Asteraceae). *Smithson. Contrib. Bot.* 51: 1–102.

Susanna A., Garcia-Jacas N. 2007. Compositae: tribe *Cardueae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 8. Eds J. W. Kadereit, C. Jeffrey. Flowering Plants, Eudicots, Asterales. Springer, Berlin, 123–147 pp.

Talukdar T. 2013. *Cypselas diversity of the tribe Cardueae (Asteraceae) – an overview*. Lap Lambert Academic Publishing, Germany, 85 pp.

Talukdar T. 2015. Taxonomic significance of cypselar in *Vernonia anthelmintica* Willd. and *V. cinerea* Less. (Asteraceae; tribe – *Vernonieae*): Structural manifestations. *Plant Science Today* 2(4): 107–115. URL: <http://dx.doi.org/10.14719/pst.2015.2.4.129>

Tegel F. 2002. *Die Testaepidermis der Lactuceae (Asteraceae) – ihre Diversität und systematische Bedeutung*. Dissertation. Universität München. URL: http://edoc.ub.uni-muenchen.de/archive/00000104/01/Tegel_Friedrich.pdf

Velez M. C. 1981. Karpologische Untersuchungen an amerikanischen *Astereae* (Compositae). *Mitt. Bot. Staatssamml. München*. 17: 1–170 [In German].

Zarembo E. V., Boyko E. V. 2008. Carpology of East Asian *Cardueae* (Asteraceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65(1): 129–134.

Zarembo E. V., Boyko E. V., Gorovoy P. G. 2004. Carpology and stomatography of far eastern *Serratula* (Asteraceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 89(1): 82–99 [In Russian]. (**Зарембо Е. В., Бойко Э. В., Горовой П. Г.** Карпология и стоматография дальневосточных видов рода *Serratula* (Asteraceae) // Бот. журн., 2004. Т. 89, № 1. С. 82–99).