

УДК 582.998:581.47

## Морфолого-анатомическое строение семянков видов рода *Alfredia* (Asteraceae: *Cardueae*)

Е. В. Новожилова\*, Э. В. Бойко

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

\* автор для переписки: n.e.v.a.0@yandex.ru

**Ключевые слова:** анатомия, морфология, семянка, систематика, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), *Alfredia*, Asteraceae.

**Аннотация.** Настоящая работа является продолжением серии наших исследований морфолого-анатомического строения семянков семейства Asteraceae. В работе представлены результаты изучения семянков видов рода *Alfredia* Cass. (*A. cernua* (L.) Cass., *A. fetissowii* Iljin, *A. acantholepis* Kar. et Kir. и *A. nivea* Kar. et Kir.) методами световой и сканирующей микроскопии. Карпологическое исследование позволило выявить диагностические признаки видов рода *Alfredia*: форма семянки (эллиптическая, удлинненно-эллиптическая или яйцевидная), скульптура поверхности перикарпия (гладкая, с тонкими редкими ребрышками), отсутствие коронки на верхушке семянки, плохо дифференцированный карпоподиум, соотношение толщины перикарпия и экзотесты (экзотеста превышает толщину перикарпия), количество рядов (2–6) и характер утолщения стенок (спиралевидные) клеток мезокарпия, наличие палисадного ряда клеток экзотесты, топография клеток экзотесты на продольном срезе: форма (наклонный параллелепипед), коэффициент палисадности клеток экзотесты (соотношение длины радиальных к длине тангентальных стенок). Проведен сравнительный анализ морфолого-анатомических признаков семянков представителей *Alfredia* и *Synurus deltoides* (Ait) Nakai на основании полученных данных и опубликованных ранее результатов исследования (Boyko et al., 2017). Выявлены основные отличия в строении семянков этих двух родов: строение апикальной части семянки, форма семянки на поперечном срезе, строение карпоподиума, соотношение толщины перикарпия и экзотесты (для семянков *S. deltoides* характерен толстый перикарпий, который в 10–20 раз превышает толщину экзотесты; у видов *Alfredia* экзотеста толще перикарпия), наличие у *Alfredia* и отсутствие у *Synurus deltoides* палисадного ряда клеток экзотесты; строение и топография клеток экзотесты. Результаты карпологического исследования показали, что семянки *Alfredia* и *Synurus* Iljin имеют принципиально различное строение, это подтверждает самостоятельность исследованных родов.

## Morphological and anatomical structure of the cypselas of *Alfredia* (Asteraceae: *Cardueae*)

E. V. Novozhilova, E. V. Boyko

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

**Keywords:** *Alfredia*, anatomy, Asteraceae, cypselas, morphology, SEM, surface ultrastructure, systematics.

**Summary.** This paper is a continuation of a series of our studies on the morphological and anatomical structure of the Asteraceae cypselas. The paper presents the results of a study on morphological and anatomical structure of the cypselas of the species of *Alfredia cernua* (L.) Cass., *A. fetissowii* Iljin, *A. acantholepis* Kar. et Kir. and *A. nivea*

Kar. et Kir. using the methods of light and scanning microscopy. Carpological examination of the cypselas revealed diagnostic morphological and anatomical features of the species of the genus *Alfredia*: form of cypselas (elliptical, elongated elliptical or ovoid), pericarp surface sculpture (smooth, with thin sparse ribs), lack of a crown on top of cypselas, poorly differentiated carpodium, the ratio of the thickness of the pericarp and exotesta (exotesta is greater than the thickness of the pericarp), the number of rows (2–6) and the character of the thickening of the walls (spiral) of mesocarp cells, the presence of a palisade row of exotesta cells, topography of exotesta cells in a longitudinal section: shape (oblique parallelepiped), the coefficient of palisade of exotesta cells (the ratio of the length of the radial to the length of the tangent walls). A comparative analysis of the morphological and anatomical features of the cypselas of representatives of *Alfredia* and *Synurus deltooides* was carried out on the basis of the data obtained now and the previously published results (Boyko et al., 2017). The main differences in the structure of the cypselas of two genera are revealed: the structure of the apical part of the cypselas; cross-sectional shape; structure of carpodium, the ratio of the thickness of the pericarp and exotesta (the cypselas of *S. deltooides* are characterized by a thick pericarp, which is 10–20 times the thickness of the exotesta; in species of *Alfredia* exotesta is thicker than pericarp); the presence in *Alfredia* and the absence in the *Synurus deltooides* of the palisade row of exotesta cells; structure and topography of exotesta cells. The results of carpological studies indicate that *Alfredia* and *Synurus* cypselas have a fundamentally different structure, which confirms the independence of these genera.

## Введение

### Обзор работ о статусе рода *Alfredia*

Настоящая работа является продолжением серии наших исследований морфолого-анатомического строения семян представителей трибы *Cardueae* Cass. семейства *Asteraceae*.

Род *Alfredia* Cass. относится к подтрибе *Carduinae* O. Hoffm. (триба *Cardueae*). Впервые род *Alfredia* был описан Н. Cassini (1815) на основании вида *Cnicus cernuus* L. Однако некоторые исследователи не признавали его самостоятельность.

Так, Ch. F. Lessing (1832) включал *Alfredia* в качестве подрода в род *Rhaponticum* Vaill. на основании наличия придатков на листочках обертки. G. Bentham (1876) включил *Alfredia* в состав рода *Carduus* L., а O. Hoffman (1894) низвел род *Alfredia* до секции в составе рода *Carduus*. S. M. A. Kazmi (1963, 1964) также полагал, что виды рода *Alfredia* не имеют значительных морфологических отличий от *Carduus*, достаточных для признания самостоятельного рода, и поместил виды *Alfredia* в подрод *Alfredia* (Cass.) Kazmi рода *Carduus*. В качестве самостоятельного род *Alfredia* рассматривали A. P. De Candolle (1837), а также С. Ledebour (1845–1846). Последний привел во «Flora Rossica» род *Alfredia* с 4 видами: *A. cernua* Cass., *A. stenolepis* Kar. et Kir., *A. karelini* Ledeb., *A. nivea* Kar. et Kir., дифференцированными на 2 секции: *Malacolepis* Ledeb. и *Acantholepis* Kar. et Kir.

М. М. Ильин (Илjin, 1923, 1924) уделял внимание исследованию растений Средней Азии. В 1924 г. в работе «Обзор видов родов *Olgaea* Илjin и *Alfredia* Cass.» он показал отличия этих родов

от *Carduus*, тем самым обосновав целесообразность признания *Alfredia* как самостоятельного рода. Впоследствии М. М. Ильин и Г. Л. Семидел (Илjin, Semidel, 1963) во «Флоре СССР» приняли *Alfredia* как самостоятельный род, относящийся к подтрибе *Carduinae*.

В последние десятилетия с появлением молекулярно-генетических исследований вновь были предприняты попытки определить естественные границы рода. Так, согласно исследованиям N. Garcia-Jacas et al. (2008), род *Alfredia* входит в группу родов «*Onopordum*». Группа «*Onopordum*» (триба *Cardueae*, подтриба *Carduinae* Dumort.) делится на 2 подгруппы. Первую формируют восемь родов, с небольшим количеством видов, имеющих весьма ограниченный ареал и произрастающих в Центральной или Восточной Азии: *Alfredia* (4 вида), *Ancathia* DC. (1 вид), *Lamyropappus* Knorring et Tamamsch. (1 вид), *Olgaea* Илjin (16 видов), *Syreitschikovia* Pavlov (2 вида), *Synurus* (Ait.) Nakai (4 вида), *Takeikadzuchia* Kitag. et Kitam. (1 вид) и *Xanthopappus* C. Winkl. (1 вид).

Ко второй подгруппе относится один крупный род *Onopordum* L. (60 видов), с широко распространенными видами, произрастающими в природных условиях Ирано-Туранской области и Средиземноморья, а также встречающимися как сорняки в Австралии, Калифорнии, Южной Америке (Susanna, Garcia-Jacas, 2009).

Большинство современных исследователей признают самостоятельность рода *Alfredia* (Bremer, 1994; Garcia-Jacas et al., 2002; Sussana, Garcia-Jacas, 2007, 2009).

Молекулярно-генетические исследования «*Onopordum*» показали, что три вида рода *Alfredia* (*A. acantholepis* Kar. et Kir., *A. nivea* Kar. et

Kir., *A. cernua* (L.) Cass.) образуют хорошо обособленную группу (García-Jacas et al., 2008).

### Обзор работ о видовом составе рода *Alfredia*

Видовой состав рода *Alfredia* в настоящее время достаточно определенный.

Во «Флоре СССР» (Илjin, Semidel, 1963) деление рода *Alfredia* базируется на особенностях строения листочков обертки и представлено 2 секциями с тремя видами рода *Alfredia*. Секция *Alfredia* включает *A. cernua*, секция *Acantholepis* Kar. et Kir. – *A. acantholepis* и *A. nivea*.

О. В. Чернева (Tscherneva, 1971) считает, что род *Alfredia* насчитывает 4 вида: *A. cernua*, *A. acantholepis*, *A. nivea* и *A. fetissowii*. Она отмечает, что *Alfredia* – своеобразный род с довольно узким и замкнутым ареалом, его три вида – *A. cernua*, *A. acantholepis* и *A. nivea* – распространены на территории СССР в Западной Сибири и Средней Азии. Четвертый вид – *A. fetissowii* (sect. *Alfredia*) – был описан Ильиным (Илjin, 1923) по сборам Фетисова из Китая (Kuldsha) и считался эндемом Китая, но в 1950 г. был собран членами восточно-тяньшаньской экспедиции в восточной части хр. Терской Алатау, но не был включен во «Флору СССР» и «Флору Казахстана» (Tscherneva, 1971). Позднее С. К. Черепанов (Czerepanov, 1973) в «Своде дополнений и изменений к «Флоре СССР» приводит *A. fetissowii* для Казахской ССР. К. Bremer (1994) указывает 5 видов, произрастающих в Центральной Азии и Китае.

A. Susanna и N. García-Jacas (2007), García-Jacas et al. (2008) указывают 4 вида рода, произрастающих в Центральной и Восточной Азии. S. Zhu и G. Werner (2011) во «Flora of China» приводят 5 видов для Китая: *Alfredia acantholepis*, *A. aspera* C. Shih, *A. cernua*, *A. fetissowii*, *A. nivea*. Эндем Китая *A. aspera* произрастает в высокогорьях Тянь-Шаня на высоте 1700–3100 м над ур. м., зрелые семянки неизвестны.

Представители рода *Alfredia* морфологически внешне подобны *Synurus* Илjin – это крупные, мощные травянистые растения с копьевидными черешковыми листьями с зубчатыми краями и с поникающими корзинками с колючей оберткой. По мнению N. García-Jacas et al. (2002), эти роды являются синонимами с приоритетным названием *Alfredia*.

В таксономии представителей трибы *Cardueae* широко используются карпологические

данные (Dittrich, 1977; Häffner, 2000; Zarembo, Boyko, 2008; Talukdar, 2013; Ozcan, 2017). Основное внимание в исследовании строения семян данной трибы уделяется строению экзотесты. Ранее нами опубликована работа (Boyko et al., 2017) по результатам изучения строения семян рода *Synurus*.

С целью выявления характерных диагностических признаков рода мы провели исследование морфолого-анатомического строения семян 4 видов *Alfredia* из двух секций: секция *Alfredia* (*A. cernua* (L.) Cass., *A. fetissowii* Илjin) и секция *Acantholepis* Kar. et Kir. (*A. acantholepis* Kar. et Kir., *A. nivea* Kar. et Kir.). Вид *A. aspera* не изучен, так как плоды в гербариях отсутствуют.

### Материал и методы

Материалом для карпологического исследования (табл. 1) послужили образцы растений Гербариев лаборатории хемотаксономии ФГБУН «Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН» (далее ТИБОХ), ФГБУН «Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН» (ЛЕ, г. Санкт-Петербург), ФГБУН «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 семян изучали на поперечных и продольных срезах. 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).

Образцы (семянки, сколы семян, внутренняя сторона перикарпия, поверхность и сколы семенной кожуры, эндосперм) напыляли хромом в вакууме с помощью Quorum technology Q150T ES. Строение и микроскульптуру поверхности изучали по препаратам участков средней части семян в трехкратной повторности с помощью сканирующих микроскопов EVO 40 XVP (Carl Zeiss) и Sigma 300 VP в центре коллективного пользования ФГБУН «Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН».

Таблица 1

Список образцов *Alfredia*, использованных для карпологического анализа

Таксон	Место и дата сбора
Sect. <i>Alfredia</i>	
<i>Alfredia cernua</i> – Альфредия поникшая	№ 3013. Восточно-Казахстанская область, Лениногорский р-н, Южный Алтай. 04 IX 1948. В. Н. Ворошилов (МНА); № 3014. Горно-Алтайская АО., Шебалинский р-н, около 40 км на северо-восток от с. Элекмонар, верховье реки Каракол. 18 VIII 1989. Н. А. Шеварева (МНА); № 3015. Казахстан, Семипалатинская обл., Урджарский р-н, южный склон хребта Тарбагатай, выше с. Алексеевка, заросли кустарников. 03 VIII 1972. З. Алферова (МНА)
<i>A. fetissowii</i> – А. Фетисова	№ 3229. Восточно-Тяньшанская экспедиция, Терской Алагау, ущелье Баянкол, западный склон. 12 IX 1950. Л. И. Медведева (LE); № 3230. КНР, В. Тянь-Шань, южный склон долины р. Музарт, между урочищами Сазлик и Ой-Терек. 1958. А. А. Юматов (LE)
Sect. <i>Acantholepis</i>	
<i>A. acantholepis</i> – А. колочечешуйчатая	№ 3012. Южный Казахстан, Заилийский хребет над Алма-Атой, ущелье р. Б. Алматинки. 08 IX 1963. А. К. Скворцов (МНА); № 3168. Киргизская ССР, хр. Киргизский, р. Аксу, у подножья горы Джаман-Ичке, на травянистых склонах. 09 VIII 1924. Е. Мокеева, М. Попов (VLA); № 3228. Джунгария, В. Тянь-Шань, р-н Урумчи. 24 IX 1929. М. Г. Попов (LE)
<i>A. nivea</i> – А. снежная	№ 3016. Южный Казахстан, Заилийский хребет над Алма-Атой, ущелье р. Б. Алматинки. 08 IX 1963. А. К. Скворцов (МНА); № 3017. Талды-Курганская обл., Талды-Курганский р-н, с. Текели. 16 IX 1954. Т. Евтюхова, В. Ворошилов (МНА); № 2408. Turkistan. 1980 (LE)

## Результаты и их обсуждение

На ранних этапах развития семян экзотеста видов трибы *Cardueae* представлена изодиаметрическими клетками, которые затем вытягиваются в радиальном направлении, их стенки подвергаются склерификации. Радиальное удлинение начинается вблизи микропиле и распространяется к подхалазальной области. В зрелых семенах экзотеста состоит из мощных радиально удлиненных клеток, формирующих палисадный ряд. Ввиду такого специфического строения эти клетки часто называют макросклерейдами.

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: 1) “*Jurinea*” – наружная и внутренняя тангентальные стенки клеток экзотесты тонкие, радиальные стенки сильно утолщены; 2) “*Cousinia*” – внутренняя тангентальная стенка тонкая, радиальные и наружная тангентальная стенки утолщены; 3) “*Cirsium*” – наружная тангентальная стенка тонкая, внутренняя тангентальная и радиальные стенки клеток утолщены; четвертый тип характеризу-

ется равномерным утолщением тангентальных и радиальных стенок клеток. Ранее мы подробно описали особенности строения тесты различных представителей *Cardueae*. В работе Э. В. Бойко и Е. В. Новожиловой (Boyko, Novozhilova, 2018) указано, что для семян трибы *Cardueae* таксономически важными признаками строения клеток экзотесты на продольном и поперечном срезах являются: а) характер вторичных утолщений стенок клеток экзотесты; б) степень палисадности (соотношение длины или высоты клеток к их ширине на поперечном срезе семени); в) пространственная ориентация клеток экзотесты (перпендикулярно, продольно или под углом) по отношению к оси семени.

**Общая характеристика семян рода *Alfredia*.** Исследованные нами семечки видов рода *Alfredia* имеют единообразное морфологическое и анатомическое строение. Основные морфолого-анатомические признаки семян приведены в таблице 2.

**Морфологическое строение семян.** Семечки 5,5–7,0(7,5) мм дл., от 1,0 до 2,0–2,5(3,0) мм шир., эллиптические или обратнойцевидные, сжатые, сужены к основанию, овальные или овально-уплощенные на поперечном срезе,

неопушенные, от соломенного до буро-коричневого цвета, с темными тонкими продольными бороздами и слабо выраженными редкими ребрышками (рис. 1, 2А). Темный цвет семянков в бороздах обусловлен коричневым цветом тесты, которая просвечивает через тонкий перикарпий.

Окраина верхушки без выраженной коронки (рис. 1, 2В). Площадка прикрепления семянки к ложу корзинки базально-латеральная (рис. 1, 2С). У большинства видов подтрибы *Carduinae* клетки зоны отделения семянки от ложа корзинки нелигнифицированы или слабо лигнифицированы. Типичный карпоподиум, у которого базальные клетки экзотесты лигнифицированные и хорошо выраженные, имеется у отдельных представителей подтрибы, таких как *Onopordum*, *Olgaea leucophulla* (Turcz.) Iljin, *Synurus deltoides* (Ait.) Nakai, *Miopordon pulchellum* (C. Winkl. et Barbey) Wagenitz (Häffner, 2000). В основании исследованных семянков *Alfredia* находится пло-

хо дифференцированный карпоподиум, который представлен прерывисто расположенными группами толстостенных карпоподиальных клеток (рис. 2с).

Хохолок (паппус) соломенного цвета, блестящий, густой, опадающий, отделяется хорошо и полностью, многорядный (3–5 рядов), с ломкими, короткозубренными щетинками. Волоски (бородки), выступающие над поверхностью щетинки, не превышают ширину ее оси. Щетинки в основании уплощенные, спаянные в кольцо. Щетинки внутреннего круга шире и в два раза длиннее щетинок наружного круга.

Поверхность семянки коротко-ячеистая, клетки экзокарпия вытянуты вдоль оси семянки, 35–50 мкм дл., 15–22 мкм шир., антиклинальные стенки выпуклые или погруженные, хорошо выражены (рис. 2D, E).

**Анатомическое строение семянков.** Сравнительная характеристика семянков видов рода *Alfredia* приведена в таблице 2.

Для семянков данного рода характерны развитые почти в равной степени перикарпий и теста (*A. fetissowii*, рис. 3А). Зрелый перикарпий представлен экзокарпием и мезокарпием, эндокарпий не выражен. Толщина перикарпия у зрелой семянки колеблется от 20–45 мкм в межреберных участках, до 80–100 мкм в ребрах, что определяет возникновение на поверхности семянки мелких продольных ребер. Ребра сформированы за счет проводящих пучков и нескольких дополнительных рядов клеток мезокарпия.

Для большинства таксонов подтриб *Carduinae* и *Centaureinae* О. Hoffm. трибы *Cardueae* характерным признаком является наличие мощного палисадного ряда клеток (макросклерейды) экзотесты и тонкого перикарпия (Dittrich, 1968, 1970, 1977; Häffner, 2000). Соотношение толщины перикарпия и экзотесты является диагностическим признаком на уровне рода.

Как и у большинства представителей подтрибы *Carduinae*, в межреберных участках семянков *Alfredia* толщина экзотесты в 2–4 раза превышает толщину перикарпия (поперечный срез) (рис. 3А–D, 4Е). В ребрах перикарпий по толщине равен или слегка превышает экзотесту (рис. 4Н). Кутикула в основном тонкая (1)2–3(6) мкм.

Экзокарпий (рис. 3А, F, 4А, Н) образован одним рядом удлиненно-продолговатых клеток, вытянутых в тангентальном направлении, с утолщенными наружными стенками, 15–20 мкм дл., 3–10 мкм выс. (поперечный срез).

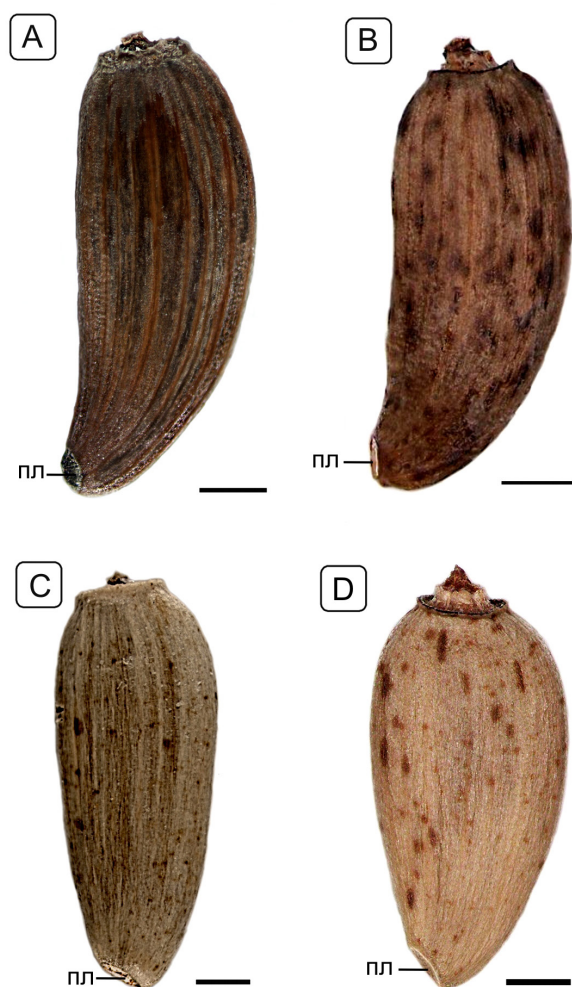


Рис. 1. Внешний вид семянков видов рода *Alfredia*: А – *A. cernua*; В – *A. fetissowii*; С – *A. acantholepis*; D – *A. nivea*. Масштабная линейка: А–D – 1 мм. Условные обозначения: пл – площадка прикрепления.

Таблица 2

Сравнительная характеристика семян видов рода *Alfredia*

Признаки	Таксон		
	Секция <i>Alfredia</i>	Секция <i>Acantholepis</i>	Секция <i>Acantholepis</i>
	<i>A. setna</i>	<i>A. fetissowii</i>	<i>A. nivea</i>
Форма семянки	эллиптическая, удлинённо-эллиптическая, сужена к основанию		яйцевидная, сужена к основанию
Форма в поперечном сечении	овальная, овально-уплощенная		
Характер поверхности	гладкая, с тонкими редкими ребрышками		
Цвет	буро-коричневая, с темными продольными полосами (просвечивает теста через тонкий перикарпий)		
Длина, мм	6,8–7,0(7,2)	5,5–6,0	6,5–7,0
Ширина, мм	2,0–2,9	2,0–2,5	2,5–3,0
Наличие и форма коронки	нет		
Наличие карпоподиума	не выражен		
Ориентация площадки прикрепления	базально-латеральная		
Толщина перикарпия в различных участках семянки, мкм	в межреберных	(40)45 ± 3(50)	(30)35 ± 3(40)
	в небольших ребрах	(45)50 ± 3(55)	(58)60 ± 3(65)
	в крупных ребрах	(60)70 ± 5(80)	(68)75 ± 5(82)
Толщина слоя клеток экзотесты (поперечный срез), мкм	(60)70 ± 6(80)	(25)30 ± 3(35)	(40)45 ± 5(65)
Соотношение толщины перикарпия к клеткам экзотесты	в межреберных участках	от 1:2,5 до 1:4	от 1:1,3 до 1:1,8
	мелкие ребра	от 1:1,5 до 1:2	от 1:2:1 до 1,5:1
	крупные ребра	от 1:1 до 1,3:1	от 1:2 до 1,5:1
Толщина кутикулы, мкм	1–2		
Форма клеток экзокарпия (поперечный срез)	удлинённо-продолговатые		
Ориентация клеток экзокарпия (поперечный срез)	тангентально вытянуты		
Размеры клеток экзокарпия, мкм (поперечный срез)	длина	(15)17 ± 2(20)	(15)20 ± 2(25)
	высота	8–10	6–7(10)
Форма клеток мезокарпия	округлые, овальные	округлые, овальные	округлые, овальные, неправильной формы
Диаметр клеток мезокарпия, мкм	(5)8 ± 2(10)		(3)8 ± 2(12)
Кол-во рядов клеток мезокарпия	в межреберных участках	2–4	6
	в ребрах	7–15(20)	8–10
Особенности строения мезокарпия	2–3 ряда периферических клеток с темным содержимым		
Наличие специфических структур в перикарпии	кристаллы оксалата кальция		

Таблица 2 (окончание)

Признаки	Таксон	
	Секция <i>Alfredia</i>	Секция <i>Acantholepis</i>
	<i>A. serotina</i>	<i>A. acantholepis</i>
	<i>A. fetissowii</i>	<i>A. nivea</i>
Локализация кристаллов	на границе перикарпия и тесты	
Форма кристаллов	квадратная или прямоугольная параллелепipedная (прямой) и комбинированная (прямоугольная призма с 2 пирамидами на концах)	
Размер кристаллов, мкм	3,5 × 7	5 × 7
	до 60	
	многорядный	
	под углом 35–45°	
«Рядность» клеток экзотесты на поперечном срезе*		
Ориентация клеток экзотесты по отношению к оси семени на продольном срезе		
Длина стенок клеток экзотесты (продольный срез), мкм	(60)75 ± 10(90)	(75)90 ± 10(110)
	радиально-тангентальные	(75)80 ± 5(90)
	тангентальные	(45)60 ± 7(75)
Коэффициент палисадности клеток экзотесты**	(35)37 ± 2(40)	(45)50 ± 5(60)
	2	1,3
Толщина стенок клеток экзотесты, мкм	1,3	1,8
	6–7	4–5
Характер утолщения стенок клеток экзотесты	равномерный	
Форма клеток экзотесты	наклонный параллелепiped	
Характер строения мезотесты	клетки в основном облитерированы, их форма сохраняется в области проводящего пучка тесты	
Толщина мезотесты, мкм	(20)25 ± 3(30)	(8)12 ± 2(20)
		(10)13 ± 2(18)
Форма кристаллов в мезотесте	сложная (тетрагональная призма с двумя пирамидами)	
Размеры кристаллов мезотесты (продольный срез), мкм	15–20	25
	длина	25 (в каждой клетке)
	высота	3–4
Рядность клеток эндосперма	однорядный	
Размеры клеток эндосперма (поперечный срез), мкм	(17)25 ± 5(35)	(6)12 ± 2(15)
	длина	(20)–23 ± 3(25)
	высота	6 ± 1
		7 ± 1

Примеч.: в таблице для количественных показателей приводятся: минимальное значение, среднее с ошибкой, максимальное значение.

\*Фактически теста представлена одним рядом клеток экзотесты в форме параллелограмма. В результате чего на поперечном срезе экзотеста выглядит как многорядный слой, так как поперечный срез проходит через несколько клеток экзотесты.

\*\*Коэффициент палисадности клеток экзотесты – соотношение длины радиально-тангентальных (наклонных к оси семени) к длине тангентальных стенок клеток экзотесты (продольный срез).

Мезокарпий состоит из трахеидальных клеток со спиралевидно утолщенными стенками. В межреберных участках клетки формируют 2–6 рядов, в ребрах количество рядов клеток увеличивается до 15–20. На поперечном срезе трахеидальные клетки округлой или овальной формы, от 8–10 до 15 мкм в диаметре, вокруг проводящих пучков они более мелкие. В клетках периферической зоны мезокарпия находится темное содержимое. На продольном срезе трахеидальные клетки прозенхимой формы, вытянуты в тангентальном направлении с хорошо выраженным спиральным утолщением. Проводящие пучки коллатерального типа находятся во внутренней зоне мезокарпия.

Внутренняя часть перикарпия представлена рыхло расположенными трахеидальными клетками, не образующими слоя эндокарпия (рис. 2F, G).

На границе между перикарпием и тестой локализируются кристаллы оксалата кальция 2 форм: прямоугольный параллелепипед и комбинированный тип (сочетание тетрагональной призмы с двумя тетрагональными пирамидами) (рис. 2H, h, 4D). Кристаллы ориентированы в тангентальном направлении, вдоль оси семянки. На поперечном срезе кристаллы квадратной или слегка прямоугольной формы 3,5–7 мкм (рис. 3B, 4F). Кристаллы оксалата кальция часто встречаются в перикарпии и тесте представителей *Carduinae* (Dormer, 1962; Gochu, 1973; Namba et al., 1975; Singh, Pandey, 1984; Boyko, 2014), поэтому их наличие не является таксономическим признаком, но топография кристаллов (размеры, форма) может иметь значение при изучении систематики трибы.

Поверхность тесты удлинено-ячеистая, гладкая (рис. 5A, B) или бугорчатая (в области ребер) от выступающих концов толстостенных клеток экзотесты (рис. 4C, 5E). Границы клеток хорошо выражены.

Теста представлена одним рядом клеток экзотесты и несколькими рядами клеток мезотесты (рис. 3A, E, 5D). Клетки экзотесты формируют палисадный ряд. Стенки клеток равномерно утолщенные, их толщина 4–7 мкм. На продольном срезе клетки экзотесты в форме наклонного параллелепипеда, их радиальные стенки наклонены по отношению к оси семени под углом 35–45° (радиальные стенки клеток экзотесты правильнее называть радиально-тангентальными), в результате чего на поперечном срезе экзотеста выглядит как многорядный слой, так как

поперечный срез проходит через несколько клеток экзотесты. На продольном срезе длина радиально-тангентальных стенок 60–90 мкм, тангентальных 35–70 мкм (рис. 3C, D, F, 4B, 5D). Высота экзотесты на поперечном срезе у видов различается от 25–35 мкм у *A. fetissowii* до 70–80 у *A. cernua*. Коэффициент палисадности (соотношение длины радиально-тангентальных к тангентальным стенкам клеток экзотесты) составляет 1,5–2, то есть радиально-тангентальные стенки клеток в 1,5–2 раза длиннее тангентальных. В основании семянки клетки экзотесты (продольный срез) значительно вытянуты в радиальном направлении (рис. 4G).

Мезотеста 10–30 мкм толщины, клетки облитерированы, за исключением первого ряда, прилегающего к экзотесте, клетки которого разрываются (за исключением области проводящих пучка семени), в результате чего мезотеста отделяется от экзотесты (рис. 3B, D, F). В большинстве клеток мезотесты находятся кристаллы оксалата кальция комбинированного типа (тетрагональная призма с двумя тетрагональными пирамидами) 15–25 мкм дл., 2–5 мкм выс. (рис. 3D, 4F). Эндотеста хорошо сохраняется в зрелых семянках и представлена изодиаметрическими клетками. На рис. 5C, F, G изображены клетки эндотесты с расположенными в некоторых из них кристаллами оксалата кальция (фото поверхности тесты с внутренней стороны).

Эндосперм однорядный (рис. 3A, G), клетки (6)10–20(30) мкм дл. и 6–17 мкм выс. (продольный срез). Эндосперм хорошо отделяется от семенной кожуры, его поверхность ячеистая (рис. 5H).

Таким образом, семянки исследованных видов рода *Alfredia* имеют единый план морфологического и анатомического строения. Различия в строении семянок заключаются в количественных показателях: толщина перикарпия в межреберных участках и ребрах, диаметр клеток мезокарпия, толщина экзотесты на поперечном срезе. Максимальная толщина экзотесты на поперечном срезе выявлена у *A. cernua* (60–80 мкм) и минимальная у *A. fetissowii* (25–35 мкм). Также виды различаются соотношением толщины перикарпия к толщине слоя клеток экзотесты. Так, у *A. cernua* в межреберных участках экзотеста в 2–4 раза толще перикарпия, у остальных видов экзотеста равна или незначительно превышает толщину перикарпия. В ребрах у *A. cernua* экзотеста в 1,5–2 раза толще перикарпия, у остальных видов перикарпий равен или



толще экзотесты. У *A. acantholepis* перикарпий в крупных ребрах вдвое толще экзотесты. Кроме того, отличия заключаются в количестве рядов

клеток мезокарпия, размерах клеток экзотесты. Коэффициент палисадности клеток экзотесты у видов варьирует незначительно.

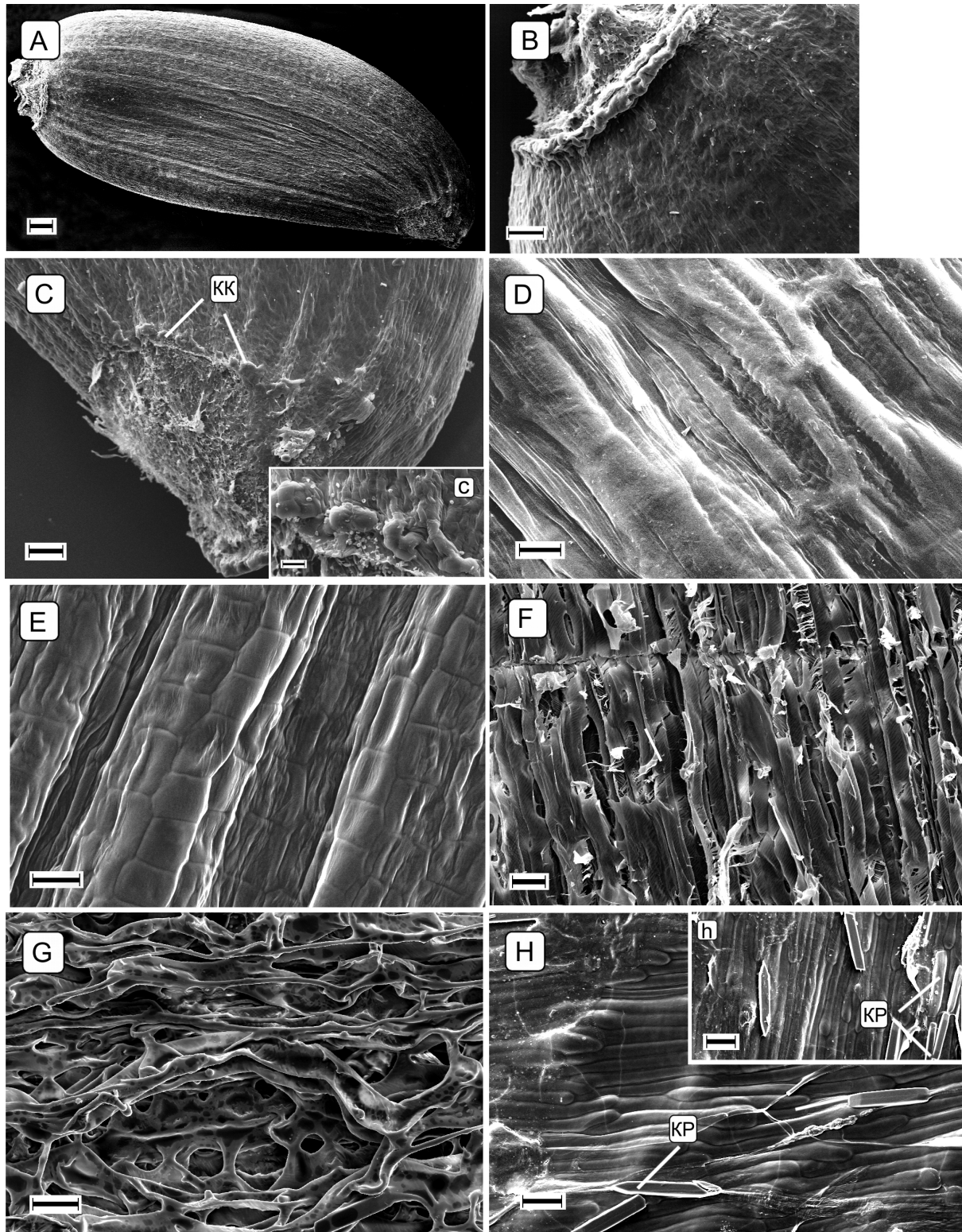


Рис. 2. Сканирующие электронные микрофотографии семянков видов рода *Alfredia cernua* (A–D), *A. acantholepis* (E, F) и *A. nivea* (G–H, h): А – семянка; В – апикальная часть семянки; С – базальная часть семянки; с – карпоподиальные клетки; D, E — поверхность семянки; F, G – внутренняя сторона перикарпия (эндокарпий); H, h – кристаллы на поверхности тесты. Масштабная линейка: А – 300 мкм; В, С – 100 мкм; с – 20 мкм; D – 10 мкм; E – H, h – 20 мкм. Условные обозначения: кк – клетки карпоподиума, кр – кристаллы.

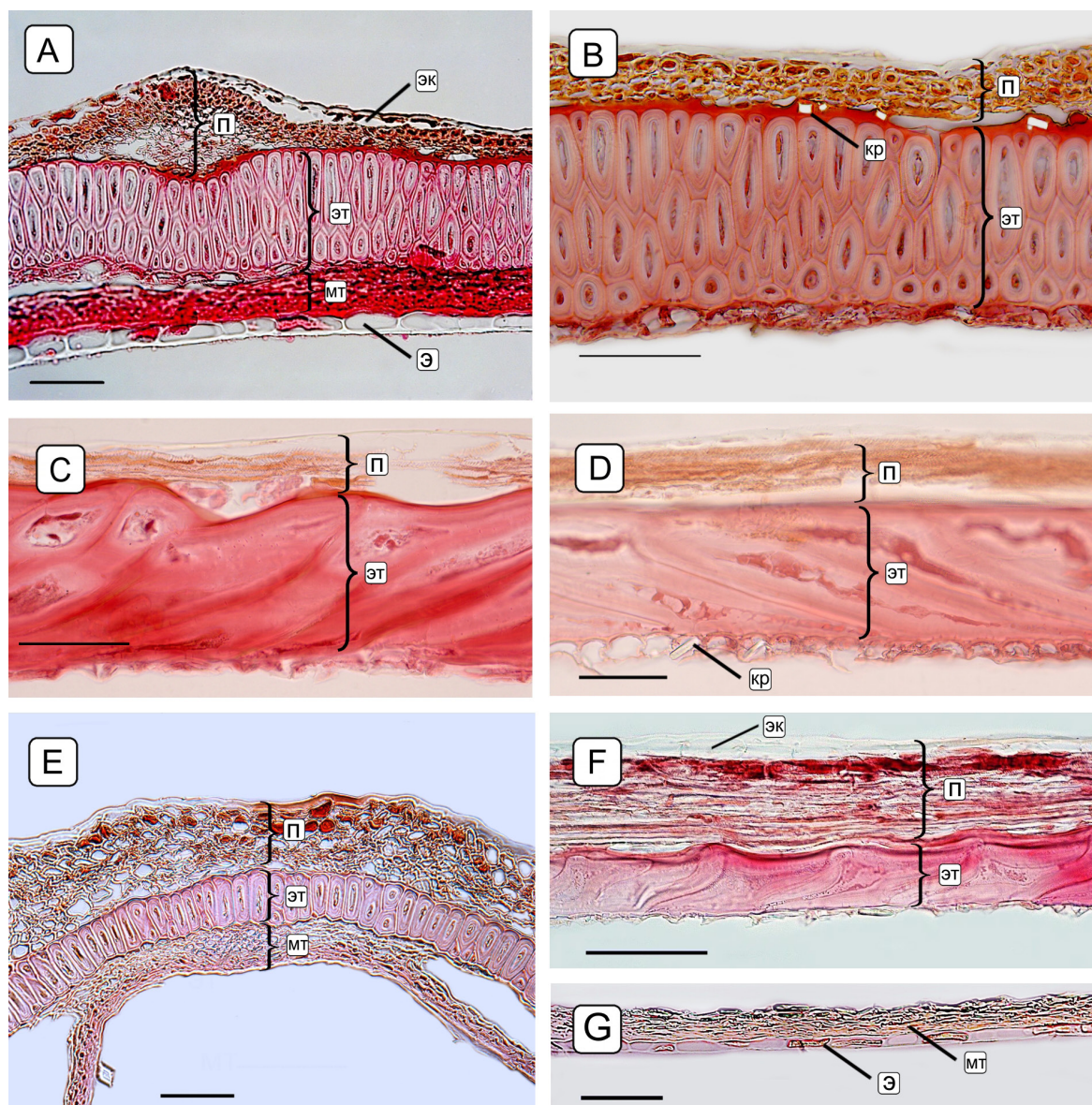


Рис. 3. Анатомическое строение семянков видов рода *A. cernua* (A–D) и *A. fetissowii* (E–G): A, B, E – фрагмент поперечного среза перикарпия; C, D, F, G – фрагмент продольного среза перикарпия. Масштабная линейка: A–G – 50 мкм. Условные обозначения: кр – кристаллы; мт – мезотеста; п – перикарпий; э – эндосперм; эк – экзокарпий; эт – экзотеста.

### Сравнительная характеристика видов рода *Alfredia* и *Synurus deltoides*

Полученные экспериментальные данные позволили провести сравнительную характеристику семянков видов рода *Alfredia* и *S. deltoides* (табл. 3) с целью проверить обоснованность предположений о необходимости включения *S. deltoides* в род *Alfredia*. Подробная морфолого-анатомическая характеристика семянков монотипного рода *Synurus* приведена в опубликованной ранее работе Бойко и др. (Boyko et al., 2017).

Из таблицы 3 следует, что семянки представителей *Alfredia* и *S. deltoides* имеют значительные отличия в морфологическом строении:

1) край апикальной части семянки *S. deltoides*, в отличие от видов *Alfredia*, с хорошо выраженной коронкой, образованной острыми, узкими зубцами;

2) на поперечном срезе семянка *S. deltoides* эллиптически-четырёхугольная, у видов *Alfredia* – овальная или овально-уплощенная;

3) карпоподиум у *S. deltoides* асимметричный, латеральный, округло-овальной формы, в основании семянков *Alfredia* находится плохо дифференцированный карпоподиум, который представлен прерывисто расположенными группами толстостенных карпоподиальных клеток.

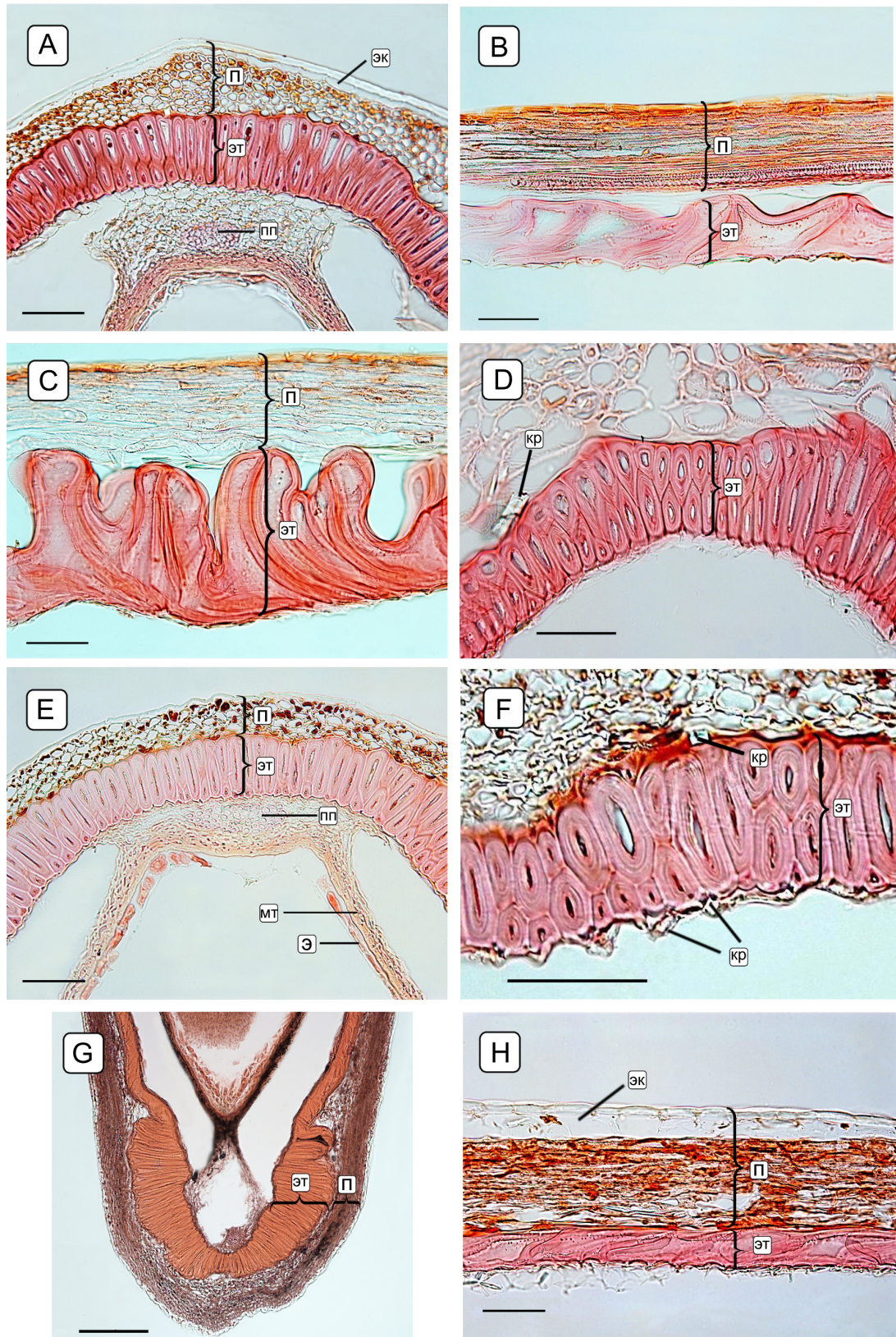


Рис. 4. Анатомическое строение семянков видов рода *A. acantholepis* (A–D) и *A. nivea* (E–H): А, Е – фрагмент поперечного среза перикарпия; В, Н – фрагмент продольного среза перикарпия в средней части семянки; С – фрагмент продольного среза перикарпия в нижней части семянки; D – фрагмент продольного среза перикарпия в основании семянки с кристаллами оксалата кальция на границы перикарпия и экзотесты; F – фрагмент поперечного среза перикарпия с кристаллами оксалата кальция на границе перикарпия и экзотесты, а также в первом ряду клеток мезотесты; G – фрагмент продольного среза перикарпия в основании семянки. Масштабная линейка: А–F, Н – 50 мкм; G – 200 мкм. Условные обозначения: см. рис. 3, пп – проводящий пучок тесты.

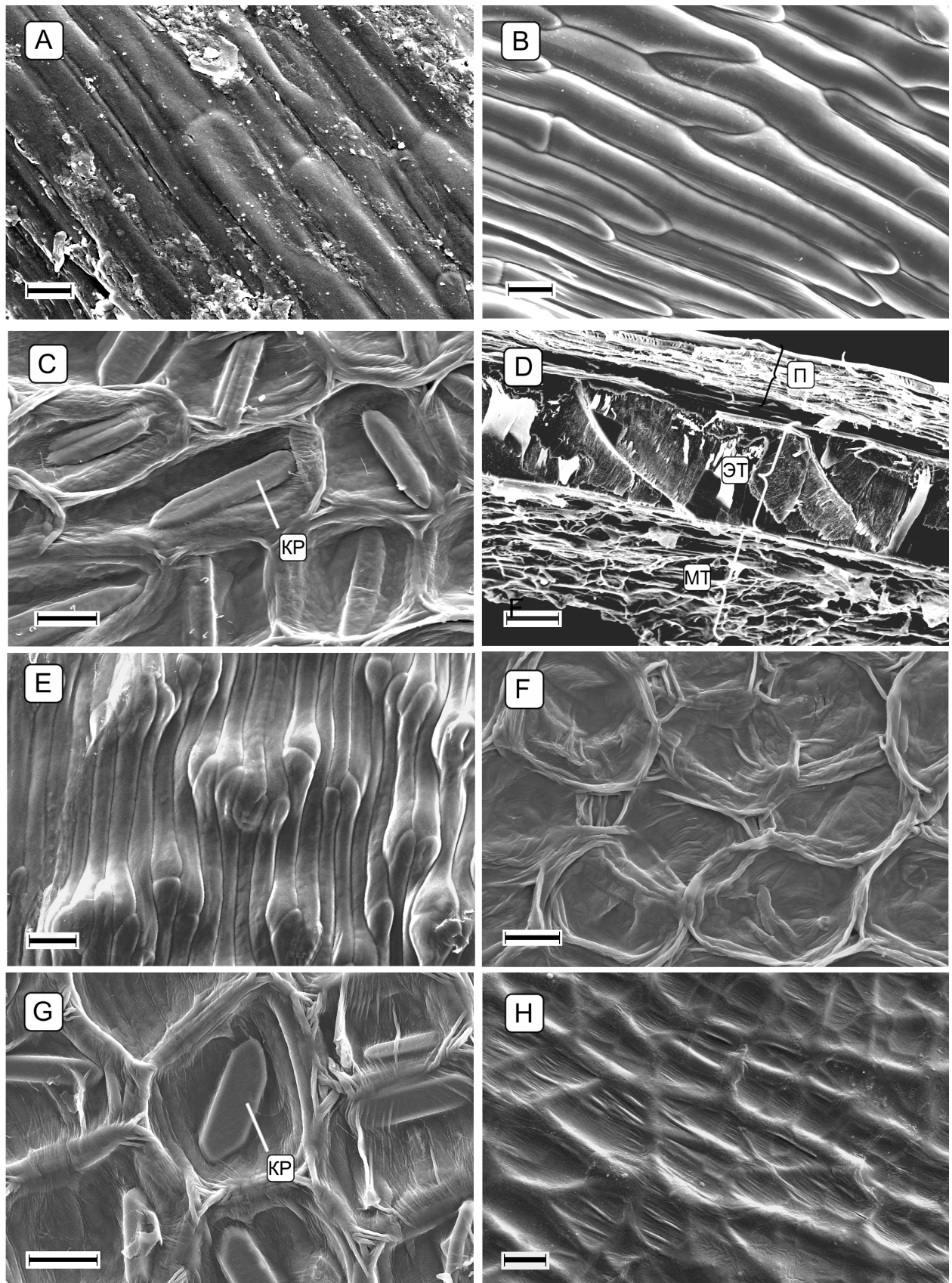


Рис. 5. Сканирующие электронные микрофотографии семянок *Alfredia cernua* (A–H), *A. nivea* (B, C) и *A. acantholepis* (E–G): A, B, E – поверхность тесты; C, F, G – клетки тесты (эндотеста) с внутренней стороны; D – фрагмент продольного среза семянки; H – поверхность эндосперма. Масштабная линейка: A, B, C, F, G – 10 мкм; D – 30 мкм; E, H – 20 мкм. Условные обозначения: см. рис. 3.

Таблица 3

Сравнительная характеристика семян родов *Alfredia* и *Synurus*

Признак	Таксон	
	<i>Alfredia</i>	<i>Synurus</i>
Форма семанки	эллиптическая, удлинённо-эллиптическая, сужена к основанию	обратнойцевидная, сужена к основанию
Форма в поперечном сечении	овальная, овально-уплощённая	эллиптически-четырёхугольная
Характер поверхности	голая, с тонкими продольными ребрышками	голая, с тонкими продольными бороздами
Наличие и форма коронки	–	+ (с острыми зубцами)
Наличие карпоподиума	–	+
Ориентация площадки прикрепления	базально-латеральная	базально-латеральная
Толщина перикарпия, мкм	20–110	300–600
Соотношение толщины перикарпия к клеткам экзотесты в межреберных участках	1:1–4	10–20:1
Наличие специфических структур в перикарпии	2–3 периферических ряда клеток с темным содержимым	наличие в мезокарпии отдельных клеток или групп клеток с коричневым пигментом
Формирование клетками экзотесты палисадного ряда	образуют	не образуют
Ориентация клеток экзотесты по отношению к оси семени на продольном срезе	под углом	параллельно
Форма клеток экзотесты на продольном срезе	в виде параллелограмма	прямоугольная
«Рядность» клеток экзотесты на поперечном срезе	многорядный	однорядный
Коэффициент палисадности клеток экзотесты	3,5–4	1,5
Характер утолщения стенок клеток экзотесты	равномерно-утолщённые	равномерно-утолщённые
Форма кристаллов на границе мезокарпия и экзотесты	параллелепипедная и комбинированная (тетрагональная призма с 2 пирамидами на концах)	комбинированная (тетрагональная призма с 2 пирамидами на концах)

Семянки представителей рода *Alfredia* и *S. deltoides* имеют значительные отличия в анатомическом строении:

1) для семян *S. deltoides* характерен толстый перикарпий, который в 10–20 раз превышает толщину экзотесты; у видов *Alfredia* экзотеста в 1–4 раза толще перикарпия;

2) экзотеста видов рода *Alfredia* имеет типичное для подтрибы *Carduinae* строение – клетки имеют утолщенные стенки и формируют палисадный ряд; у *Synurus deltoides* клетки экзотесты не образуют палисадного ряда, они округлые, с незначительно утолщенными стенками;

3) клетки экзотесты на продольном срезе у *S. deltoides* по форме прямоугольные, а клет-

ки видов *Alfredia* имеют форму наклонного параллелепипеда, 2 стенки клеток наклонены под углом 35–45° к оси семени.

### Заключение

Карпологическое исследование семян позволило выявить диагностические морфолого-анатомические признаки видов рода *Alfredia*:

1) форма семанки (эллиптическая, удлинённо-эллиптическая или яйцевидная);

2) характер поверхности (гладкая, с тонкими продольными, редкими ребрышками);

3) отсутствие коронки у видов рода;

4) в основании семянков *Alfredia* находится плохо дифференцированный карпоподиум, представленный прерывисто расположенными группами толстостенных карпоподиальных клеток;

5) соотношение толщины перикарпия и экзотесты (экзотеста в 1–4 раза превышает толщину перикарпия);

6) количество рядов клеток мезокарпия и наличие в них темного содержимого;

7) формирование клетками экзотесты палисадного ряда;

8) топография клеток экзотесты (размеры, форма, угол наклона стенок, расположение относительно оси семени);

9) коэффициент палисадности клеток экзотесты (1,3–2).

На основании полученных данных и сопоставления их с опубликованными ранее резуль-

татами исследования *Synurus deltoides* (Boyko et al., 2017) установлено, что семечки видов рода *Alfredia* и *S. deltoides* имеют значительные различия в морфологическом и анатомическом строении, что не позволяет, несмотря на внешнее сходство растений, подтвердить предположения о включении *S. deltoides* в состав рода *Alfredia*. *Synurus* и *Alfredia* следует считать самостоятельными родами.

#### Благодарности

Авторы благодарны академику РАН П. Г. Горовому за помощь при подготовке рукописи, сотрудникам центра электронной микроскопии ФГБУН «Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН» Д. В. Фомину и К. А. Шефер за техническую поддержку.

#### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Bentham G.** 1876. Compositae. In: *Genera Plantarum*. Eds. G. Bentham, J. D. Hooker. Lovell Reeve and Co., London, 163–533 pp.
- Boyko E. V.** 2014. Crystals in the cypselas of Asteraceae species. *Turczaninowia* 17, 3: 60–71 [In Russian]. (**Бойко Э. В.** Кристаллы в тканях семянков видов Asteraceae // *Turczaninowia*, 2014. Т. 17, вып. 3. С. 60–71). DOI: 10.14258/turczaninowia.17.3.7
- 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, вып. 4. С. 44–62). DOI: 10.14258/turczaninowia.21.4.6
- Boyko E. V., Novozhilova E. V., Gavrilenko I. G.** 2017. Morphologic-anatomical structure of the cypselae 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 семянков 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*. Timber Press, Portland, Oregon, 752 pp.
- Cassini H.** 1815. *Bulletin de la Société botanique de France*. La Société, Paris, 175 pp.
- Czerepanov S. K.** 1973. *Svod dopolneniy i izmeneniy k "Flora SSSR" (tt. I–XXX) [Summary of additions and changes to the "Flora of the USSR"]*. Nauka, Leningr. otd., Leningrad, 668 pp. [In Russian]. (**Черепанов С. К.** Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I–XXX). Л.: Наука, Ленингр. отд., 1973. 668 с.).
- De Candolle A. P.** 1838 ["1837"]. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum huc usque cognitarum, juxta methodi naturalis normas digesta. Pars VI: Sistens Compositarum continuationem*. Treuttel et Würtz, Parisiis [Paris], 687 pp.
- 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. Vol. 2. Academic Press, London, 999–1015 pp.
- Dormer K. J.** 1962. The taxonomic significance of crystal forms in *Centaurea*. *New Phytol.* 61(1): 32–35. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1962.tb06269.x
- 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>
- 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. *Mol. Phylogenet. Evol.* 22(1): 51–64. DOI: 10.1006/mpev.2001.1038.

- 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.** Об анатомии 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: 1–208. URL: [http://www.jstor.org/stable/3776757?seq=1#findn-page\\_thumbnails\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/3776757?seq=1#findn-page_thumbnails_tab_contents)
- Hoffman O.** 1894. Compositae. In: *Die natürliche Pflanzenfamilien*. Eds. A. Engler, K. Prantl. Bd. 4. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, S. 87–387.
- Iljin M. M.** 1923. *Alfredia fetissowii* Iljin sp. nov. *Bot. Mater. Gerb. Glavn. Bot. Sada R.S.F.S.R. [Not. Syst. Herb. Hort. Bot. Petrop.]* 4: 38–39 [In Russian]. (**Ильин М. М.** Новый вид *Alfredia fetissowii* Iljin // Бот. мат. Герб. Главн. бот. сада РСФСР, 1923. Т. 4. С. 38–39).
- Iljin M. M.** 1924. Overview of the genera *Olgaea* Iljin and *Alfredia* Cass. *Izv. Glavn. Bot. Sada R.S.F.S.R. [Bull. Jard. Bot. Rep. Russ.]* 23(2): 117–156 [In Russian]. (**Ильин М. М.** Обзор видов родов *Olgaea* Iljin и *Alfredia* Cass. // Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 1924. Т. 23, вып. 2. С. 117–156).
- Iljin M. M., Semidel G. L.** 1963. *Alfredia* Cass. In: *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Vol. 28. Eds. E. G. Bobrov, C. K. Cherepanov. Academy of Sciences of USSR, Moscow, Leningrad, 39–42 pp. [In Russian]. (**Ильин М. М., Семидел Г. Л.** Род Альфредия – *Alfredia* Cass. // Флора СССР. Т. 28 / Ред. Е. Г. Бобров, С. К. Черепанов. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 39–42).
- 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.
- Kazmi S. M. A.** 1963. Revision der Gattung *Carduus* (Compositae). Teil 1. *Mitt. Bot. München*. Bd. 5: 139–198.
- Kazmi S. M. A.** 1964. Revision der Gattung *Carduus* (Compositae). Teil 2. *Mitt. Bot. München*. Bd. 5: 279–550.
- Ledebour C. F.** 1845–1846. *Alfredia* Cassini. In: *Flora Rossica*. Vol. 2. Pars II. Sumtibus Librariae E. Schweizerbart. Stuttgartiae, 753 pp.
- Lessing Ch. F.** 1832. *Synopsis generum Compositarum*. Berolini, 473 pp.
- Namba T., Kubo M., Mikage M.** 1975. Studies on the medicinal resources from Taiwan (4). *J. Jap. Bot.* 50(6): 180–189.
- Ozcan M.** 2017. Cypselas 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
- 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. Vol. 8. Springer, Berlin, 123–147 pp.
- 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 pp.
- Talukdar T.** 2013. *Cypselas diversity of the tribe Cardueae (Asteraceae) – an overview*. Lap Lambert Academic Publishing, Germany, 85 pp.
- Tscherneva O. V.** 1971. About the new for the USSR species of the genus *Alfredia*. *Novosti sist. vyssh. rast. [Novit. Syst. Pl. Vasc.]* 8: 253–254 [In Russian]. (**Чернева О. В.** О новом для СССР виде рода *Alfredia* Cass. // Новости сист. высш. раст., 1971. Т. 8. С. 253–254).
- Zarembo E. V., Boyko E. V.** 2008. Carpology of East Asian *Cardueae* (Asteraceae). *Anal. Jard. Bot. Madrid* 65(1): 129–134.
- Zhu S., Werner G.** 2011. *Alfredia* Cass. In: *Flora of China*. Vol. 20–21 (Asteraceae). Eds. Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong. Science Press, Beijing, Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 154–156 pp. URL: [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=2&taxon\\_id=101015](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=101015)