

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ANATOMY AND MORPHOLOGY

УДК 582.998 (581.471)

DOI: <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.15>

Э.В. Бойко

E.V. Boyko

ПАПИЛЛЫ НА ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯНОК ВИДОВ ASTERACEAE

PAPILLAE ON THE SURFACE OF THE SEEDS OF SPECIES OF ASTERACEAE

Аннотация. Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) исследована скульптура поверхности семян 371 вида из 168 родов, 21 трибы, пяти подсемейств семейства Asteraceae. У 75 видов из 45 родов, относящихся к 8 трибам, а также у *Symphyllocarpus exilis* (вида с неустановленным таксономическим положением в системе семейства) было выявлено наличие папилл. На поверхности семян большинства видов трибы *Cichorieae* находятся папиллы разнообразного строения. Только у видов этой трибы папиллы образуют гребни (виды подтрибы *Hypochaeridinae*) и на поверхности экзокарпия многих видов находятся округлые гладкие гранулы эпикутикулярного воска, отсутствующие у видов других триб. На поверхности семян видов триб *Anthemideae*, *Astereae*, *Athroismeae*, *Calenduleae*, *Gnaphalieae*, *Heliantheae*, *Senecioneae* папиллы имеются только у некоторых видов. У исследованных нами видов триб *Barnadesieae*, *Mutisieae*, *Cynareae*, *Vernonieae*, *Arctotideae*, *Inuleae*, *Helenieae*, *Coreopsideae*, *Tageteae*, *Madieae*, *Millerieae*, *Eupatorieae* папиллы не обнаружены. Длина, форма папилл, их расположение на поверхности семянки различны у разных видов и могут быть использованы как таксономический признак.

Ключевые слова: Asteraceae, семянки, папиллы, морфология, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), систематика.

Summary. The sculpture of the surface of cypselae (scanning electron microscopy) of 371 species of 168 genera, 21 tribes, five subfamilies of the family Asteraceae was investigated. 75 species of 45 genera belonging to 8 tribes and the species *Symphyllocarpus exilis* with uncertain taxonomic position, papillae were detected. Papillae of diverse structure have been revealed on the surface of the cypselae of the majority of *Cichorieae* species. Only in species of this tribe papillae form crests (genera of subtribe *Hypochaeridinae*) and on the surface of exocarp of many species are rounded smooth granules epicuticular wax, missing in species of other tribes. On the cypselae surface of species of the tribes *Anthemideae*, *Astereae*, *Athroismeae*, *Calenduleae*, *Gnaphalieae*, *Heliantheae*, and *Senecioneae*, papillae are present only in some species. Papillae were not found in the investigated species of the tribes *Barnadesieae*, *Mutisieae*, *Cynareae*, *Vernonieae*, *Arctotideae*, *Inuleae*, *Helenieae*, *Coreopsideae*, *Tageteae*, *Madieae*, *Millerieae*, *Eupatorieae*. Length and shape of papillae, their location on cypselae surface vary greatly between species and can be used as taxonomic characters.

Key words: Asteraceae, achenes, papillae, morphology, SEM, taxonomy.

На поверхности семян видов семейства Asteraceae могут находиться волоски (простые и железисты) и папиллы. Волосок – самостоятельная клетка, образовавшаяся из клетки эпидермы и отделенная от неё клеточной стенкой. Волоски могут быть одноклеточными и многоклеточными, простыми или железистыми. Папилла (сосочек) – это выпячивание эпидермальной клет-

ки, не отделенное от последней перегородкой. Многие семянки имеют выпуклые клетки экзокарпия, при этом высота оболочки увеличивается постепенно и незначительно. Нередко возвышение периклиальной стенки бывает резким и значительным, в результате этого формируется папилла. В семействе Asteraceae папиллы находятся на семянках видов из различных триб. Важность

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ ДВО РАН), пр-т 100 лет Владивостоку, 159; 690022, Владивосток, Россия; e-mail: boyachen@mail.ru

Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far East Branch, Russian Academy of Sciences (PIBOC FEB RAS) 159 Pr-t 100 let Vladivostoku; 690022, Vladivostok, Russia

Поступило в редакцию 19.08.2013 г.
Принято к публикации 12.09.2013 г.

Submitted 19.08.2013
Accepted 12.09.2013

признаков строения трихом и папилл на поверхности семян для филогении и классификации семейства указывается в ряде работ (Александров, Савченко, 1951; Carlquist, 1958; Jeffrey, Chen, 1984; Mukherjee, Nordenstam, 2012; Napp-Zinn, Eble, 1980; Ramayya, 1962; Schneider, Boldrini, 2011).

Данная работа является продолжением исследования поверхности семян сложноцветных (Бойко, 2011, 2012). Цель работы – изучение папилл на поверхности семян с использованием сканирующей электронной микроскопии и выявление возможности использования полученных данных для таксономических и филогенетических исследований в семействе Asteraceae.

Материал и методы. Материалом для исследования послужили зрелые плоды (семянки) растений из семейства Asteraceae, собранные автором и сотрудниками лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г.Б. Елякова (ТИБОХ ДВО РАН) в различных районах Дальнего Востока России. Некоторые образцы получены из отечественных и зарубежных гербариев: Владивостока (VLA), Ташкента (TASH), Новосибирска (NS), Благовещенска (БПИУ), Кью (K). В данной работе мы придерживаемся системы, принятой в сводке под редакцией K. Kubitzki «The Families and Genera of Vascular Plants» (Kadereit, Jeffrey, 2007), в которой семейство Asteraceae представлено 5 подсемействами. Нами исследована поверхность семян 371 вида из 168 родов и 21 трибы, представляющих все пять подсемейств семейства.

Изучение поверхности семян проводилось на сканирующих электронных микроскопах LEO 430 и EVO 40 при увеличении от $\times 30$ до $\times 3000$. Объекты готовили по стандартной методике: семянки наклеивали лаком на специальные столики определенного типа. Столики с образцами напыляли золотом или смесью платины и палладия. Для сравнения семянки одного вида брались из нескольких точек ареала; исследовалось по 3–6 семян каждого образца из разных частей корзинки. Расположение папилл на поверхности неравномерное, поэтому исследовались участки разных частей зрелых семян.

Приводим список исследованных видов, на семянках которых обнаружены папиллы (номер образца соответствует номеру в коллекции семян, которая хранится в лаборатории хемотаксономии растений ТИБОХ ДВО РАН).

Триба *Anthemideae* Cass. – *Cota austriaca* (Jacq.) Sch. Bip. № 2203. Stuttgart, 2010. *Cotula*

coronopifolia L. № 1545. Сахалинская обл., о. Кунашир, пос. Головнино, 28. 08. 1983, Басаргин Д., Баранов В. *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. № 2039. Амурская обл., г. Белогорск, пустырь, 19. 07. 2002, Аистова Е. *Ursinia anethoides* (L.) Poir. № 2479. Г. Владивосток, в культуре, 01. 09. 2012, Бойко Э.

Триба *Astereae* Cass. – *Aster alpinus* L. Амурская обл.: № 1322. Пос. Джалинда, 31. 08. 85, Бойко Э.; № 1209. Пос. Игнашино, 02. 09. 1986, Волкова С.; № 2102. Чукотский Н.О., г. Анадырь, скалистые обнажения берега лимана, 15. 08. 1975. Здоровьева Е., Федорев С.А. *A. amellus* L. № 1402. Чехословакия, 26. 09. 1958. *Heteropappus biennis* (Ledeb.) Tamamsch. ex Grub. № 1247. Приморский край, Хасанский р-н, пос. Славянка, 03. 10. 1986, Здоровьева Е.; Амурская обл.: № 827. С. Мухино, 25. 08. 1969, Здоровьева Е.; № 1342. Шимановский р-н, пос. Калашниково, устье р. Анго, 24. 09. 1975, Басаргин Д. *H. hispidus* (Thunb.) Less. № 830. Г. Владивосток, Ботанический сад, 20. 09. 1981, Бойко Э.; Амурская обл.: № 1243. пос. Буссе, 04. 09. 1986, Бойко Э.; № 1244. С. Томское, 12. 09. 1986, Бойко Э. *Olearia lirata* (Sims) Hutch. № 2489. Amsterdam, 2013. *Townsendia annua* Beaman № 1401. Colorado, USA, 07. 07. 1965, Salamun. *Turczaninowia fastigiata* (Fisch.) DC. № 837. Амурская обл. с. Бузунда, 20. 08. 1969, Здоровьева Е.; № 2181. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Речица, 12. 10. 2009, Бойко Э.В.

Триба *Athroismeae* Panero. – *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. № 1546. Хабаровский кр., с. Бичевая, в пойме р. Хор, 18. 08. 1965, Бойко Э., Петроченкова А.

Триба *Calenduleae* Cass. – *Calendula officinalis* L. № 2323. Приморский кр., г. Владивосток, 15. 08. 2002, Бойко Э.

Триба *Cichorieae* Lam. et DC. – *Askellia nana* (Richards.) W.A. Weber (= *Crepis nana* Richards.) № 1847. Магаданская обл., Тенькинский р-н, пос. Кулу, 03. 08. 1978. Бойко Э. *Chorisia repens* (L.) DC. № 1956. Приморский кр., Хасанский р-н, бухта Витязь, 30. 08. 1977, Бойко Э. *Cichorium intybus* L. № 1278. Приморский кр., Партизанский р-н, пос. Золотая Долина, 10. 08. 83, Бойко Э. *Crepidiastrum denticulatum* (Houtt.) J.H. Pak et Kawano (= *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai) № 1272. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Анисимовка, 21. 09. 1984, Бойко Э. *C. sonchifolium* (Bunge) Pak et Kawano (= *Paraixeris serotina* (Maxim.) Tzvel.) № 1775. Окр. г. Благовещенска, 02. 09. 98. Старченко В. *Crepis burejensis* Fr. Schmidt № 931. Хабаровский кр., Баджальс-

кий хребет, 17. 08. 1973, Бойко Э., Шаповал И. *C. chrysantha* (Ledeb.) Turcz. № 582. Магаданская обл., пос. Беринговский, бухта Угольная, 18. 08. 1968, Горовой П. *C. coreana* (Nakai) Sennikov (= *H. coreanum* Nakai) № 579. Хабаровский кр., Баджальский хребет, 15. 08. 1973, Бойко Э. *C. gmelinii* (L.) Tausch № 2120. Магаданская обл., 2–4 км трассы Сусуман-Буркандья, 12. 08. 1980, Беляева Т. *C. multicaulis* Ledeb. № 862. Амурская обл., Селемджинский р-н, пос Токур, 30. 07. 1979, Бойко Э. *C. tectorum* L. № 572. Приморский кр.: Уссурийский р-н, с. Кремово, на сухом участке луга, 09. 07. 1964, Горовой П.; № 936. Кировский р-н, пос. Кировский, 01. 07. 1967, Уланова К.; № 1217. Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Игнашино, 05. 09. 1987, Волкова С. *Hieracium tatewakii* (Kudo) Tatew. et Kitam. № 858. Хабаровский кр., севернее г. Николаевск-на-Амуре, 04. 09. 1979, Беляева Т. *Hololeion maximowiczii* Kitam. № 789. Приморский кр., Хасанский р-н, в 5 км южнее пос. Краскино, 13. 09. 1964, Уланова К. *Hypochaeris ciliata* (Thunb.) Makino (syn.: *Achyrophorus ciliatus* (Thunb.) Sch. Bip.; *Trommsdorffia ciliata* (Thunb.) Soják) № 1089. Приморский кр., Надеждинский р-н, с. Тереховка, 30. 08. 1984, Бойко Э. *H. crepidioides* (Miyabe et Kudô) Tatewaki et Kitamura (= *Trommsdorffia crepidioides* (Miyabe et Kudô) Soják) № 1165. Приморский кр., Кавалеровский р-н, Кенцухинский перевал, 24. 09. 1969, Павлова Н. *H. maculata* L. № 2218. Tallin, 2009. *Ixeridium dentatum* (Thunb.) Tzvel. № 1229. Сахалинская обл., о. Кунашир, пос. Головинино, 15. 08. 1989, Бойко Э. *Lactuca serriola* L. № 736. Г. Владивосток, сорное, 22. 11. 1976, Бойко Э. *Lapsana communis* L. № 1909. Сахалинская обл., Тымовский р-н, р. Малая Тымь, пос. Белое, 24. 08. 2001, Полийчук Ю. *Picris davurica* Fisch. № 1130. Приморский кр., Хасанский р-н, пос. Зарубино, берег моря, 27. 08. 1977, Бойко Э. *Pilosella aurantiaca* (L.) F. Schultz et Sch. Bip. № 943. Сахалинская обл., Макаровский р-н, пос. Заозерный, 05. 08. 1979, Беляева Т. *Sonchus asper* (L.) Hill № 1283. Хабаровский кр., пос. Пашково, 22. 07. 1976, Бойко Э. *Taraxacum lineare* Worosch. et Schaga № 2054. Амурская обл., пос. Талакан, правый берег р. Бурья, скалы, 01. 07. 2005, Дарман Г. *T. neokamtschaticum* Worosch. № 2071. Камчатская обл., Мильковский р-н, вулк. Кизимен, на высоте 1300 м., 26. 07. 1987, Якубов В. *Youngia tenuifolia* (Willd.) Vabc. et Stebbins № 859. Хабаровский кр., пос. Аян, скалы у моря, 07. 09. 1979, Беляева Т.

Триба **Gnaphalieae** (Cass.) Lecoq et Juillet. – *Anaphalis sinica* Hance Приморский кр.: № 1860. Хасанский р-н, о. Фуругельма, 14. 09. 2000, Бой-

ко Э.; № 1976. Хасанский р-н, п-ов Гамова, 01. 10. 2003, Горовой П. *Gnaphalium californicum* DC. № 2228. USA, Santa Barbara, у дороги, 02. 07. 2009, Чернышев В. *G. mandshuricum* Kirp. № 2103. Приморский кр., Хасанский р-н, п-ов Краббе, 26. 07. 2008, Нечаев В. *G. sylvaticum* L. № 1043. Сахалинская обл., пос. Анива, берег залива, 18. 08. 1974, Бойко Э. *G. uliginosum* L. № 1045. Хабаровский кр., р-н им. Лазо, пос. Мухен, 22. 08. 1980, Басаргин Д. *Leontopodium antennarioides* Socz. № 1169. Амурская обл., Хр. Ям-Алинь, верховье р. Селемджи, басс. р. Сорукаш, 06. 08. 82, Якубов В.

Триба **Heliantheae** Cass. – *Helianthus tuberosus* L. № 2187. Г. Владивосток, 20. 10. 2009, Бойко Э. *Heliopsis helianthoides* (L.) Sweet var. *scabra* (Dunal) Fernald № 2352. Владивосток, в посадках, часто, 10. 10. 2011, Бойко Э. *Zinnia elegans* Jacq. № 2240. Владивосток, обочина дороги, 20. 09. 2010, Бойко Э.

Триба **Senecioneae** Cass. – *Senecio dubitabilis* C. Jeffrey et G.L. Chen № 2035. Амурская обл., г. Шимановск, железнодорожная насыпь, 07. 07. 2004, Аистова Е. *S. nemorensis* L. № 1833. Хабаровский кр., Комсомольский р-н, пос. Амгунь, 01. 09. 1970, Басаргин Д.

Вне трибы. *Symphyllocarpus exilis* Maxim. № 1346. Хабаровский кр., пос. Князе-Волхонка, берег р. Сица, песчаная отмель, 16. 09. 1968, Гладышев.

Результаты исследования и обсуждение. Папиллы на семянках сложноцветных разнообразны по строению. Они могут быть высокими или невысокими, с четко очерченной возвышенной частью, ограничены хорошо или слабо выраженными антиклинальными стенками клетки. Папиллозное возвышение может располагаться в центре или быть сдвинутым в апикальную часть клетки экзокарпия. Они могут быть гладкими или со складчатой поверхностью. Складчатость обусловлена выростами наружных периклинальных стенок экзокарпия (Бойко, 2010). Складки могут скрывать границы клеток экзокарпия. Обычно клетка экзокарпия образует одну папиллу. На возможность нахождения нескольких папилл на одной клетке указывал W. Barthlott (1981). Папиллы могут быть образованы двумя клетками, когда стенки концов двух смежных клеток экзокарпия (расположенные выше и ниже по оси семянки), соединяясь, выступают над поверхностью семянки, формируя папиллу. Несколько расположенных рядом сдвоенных папилл образуют гребни.

Ниже приводятся данные о наличии папилл на семянках видов Asteraceae и их харак-

теристика по подсемействам и трибам. Краткая характеристика триб приведена в нашей статье (Бойко, 2011).

Подсемейство *Barnadesioideae*.

Триба *Barnadesieae*. У исследованных нами видов трибы папиллы не обнаружены (*Barnadesia inermis* Rusby, *Schlechtendalia lusulaefolia* Less.).

Подсемейство *Mutisioideae*.

Триба *Mutisieae*. У исследованных видов трибы (*Ainsliaea acerifolia* Sch. Bip., *Adenocaulon adhaerescens* Maxim., *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz.) папиллы не обнаружены. K. Davies и E. Fächer (2001) сообщили о плоских папиллах (single-celled papillae) у двух видов рода *Chaetanthera* Ruiz & Pav., которые плотно покрывают семянки, их высота 25–45 мкм.

Подсемейство *Carduoideae*.

Триба *Cynareae*. На семянках представителей трибы (исследовано 40 видов из 23 родов) папиллы не обнаружены. При исследовании поверхности семянков видов этой трибы другими авторами папиллы также не обнаружены (Mukherjee, Nordenstam, 2012).

Подсемейство *Cichorioideae*.

Триба *Cichorieae*. Для семянков видов трибы характерна шероховатая поверхность. Шероховатость обусловлена приподнятыми апикальными концами и верхней частью боковых стенок клеток экзокарпия, направленными к вершине семянки. Этот приподнятый конец часто называют «выростом» (Зарембо, Бойко, 1999; Сенников, Илларионова, 2001). А. Красников (1996) и N. Kilian (1997) считают эти выросты папиллами. S.K. Mukherjee и B. Nordenstam (2012) при изучении трихом зрелых плодов 23 видов из трибы *Cichorieae* по длине и форме папиллярных волосков (papillate hairs), их расположению на поверхности семянков, наличие кутикулярных гранул установили 10 типов.

На семянках представителей трибы (исследовано 42 вида из 25 родов) нами обнаружены папиллы у большинства видов. Виды с семянками без папилл (*Lapsana communis*, рис. 1, 1) или с редкими папиллами (*Hypochaeris ciliatus*, рис. 1, 2; *Sonchus asper*, рис. 1, 3) являются единичными. Высота папилл от 5 до 25 мкм, у некоторых видов менее 5 мкм (*Crepis chrysantha*, рис. 1, 4). Редко папиллы бывают длинными (до 150 мкм в высоту), напоминающими одноклеточные трихомы (*Lactuca serriola*, рис. 1, 5).

Папиллы семянков исследованных видов трибы различаются формой апикального конца, характером расположения на поверхности се-

мянки, наличием эпикутикулярного воска виде гранул, чешуй, глыбок.

Форма апикального конца папилл: округлая (*Crepis gmelinii*, рис. 1, 6; *C. multicaulis*, рис. 1, 7; *C. coreana*, рис. 1, 8); острая (*Taraxacum lineare*, рис. 1, 9; *T. neokamtschaticum*, рис. 1, 10; *Crepidiastrum denticulatum*, рис. 1, 11).

Расположение папилл на носике и теле семянки: на носике удлиняются (*Hypochaeris crepidioides*, рис. 1, 12); к носику удлиняются, носик без папилл (*Askellia nana* рис. 1, 13; *Crepidiastrum sonchifolium*, рис. 1, 14); к носику укорачиваются, носик без папилл (*Chorisis repens* (рис. 1, 15).

Расположение папилл на поверхности семянки: одиночные, равномерно распределенные по всей поверхности (*Cichorium intybus*, рис. 2, 1; *Crepis burejensis*, рис. 2, 2); различное на ребрах и межреберных участках (*Chorisis repens*, рис. 2, 3; *Crepis tectorum* рис. 2, 4; *Youngia tenuifolia* рис. 2, 5), на ребрах они длиннее, чем на межреберных участках. Папиллы могут быть одиночными (*Hieracium tatewakii*, рис. 2, 6; *Pilosella aurantiaca*, рис. 2, 7) или сгруппированными в гребни (*Picris davurica*, рис. 2, 8; *Hypochaeris maculata*, рис. 2, 9), гребни на носике у некоторых видов распадаются на отдельные папиллы (*H. crepidioides*, рис. 1, 12).

Поверхность папилл может быть гладкой (*Sonchus asper*, рис. 2, 10; *Cichorium intybus*, рис. 2, 1), с равномерно расположенными округлыми гранулами эпикутикулярного воска (*Hieracium tatewakii*, рис. 2, 11; *Hololeion maximowiczii*, рис. 2, 12; *Ixeridium dentatum*, рис. 2, 13), с отдельными пластинками (*Picris davurica*, рис. 2, 14) или с бесформенными скоплениями воска (*Hypochaeris crepidioides*, рис. 2, 15).

Неупорядоченное расположение папилл на поверхности семянки характерно для видов подтрибы *Crepidinae* Cass. ex Dumort., *Hieraciinae* Cass. ex Dumort., *Scorzonerinae* Cass. ex Dumort. На семянках видов подтрибы *Hypochaeridinae* Less. (виды родов *Picris*, *Scorzoneroides*, *Hypochaeris*) папиллы расположены в упорядоченных гребнях. Кутикулярные гранулы характерны для семянков многих видов трибы, но они отсутствуют у исследованных видов подтрибы *Hypochaeridinae*.

Триба *Vernonieae*. У исследованных видов трибы папиллы на семянках не обнаружены (*Stokesia laevis* (Hill) Greene, *Vernonia baldwinii* Torr., *V. cinerea* (L.) Less., *V. crinita* Rafin., *V. fasciculata* Michx., *V. gigantea* (Walter) Trel., *V. gratioiosa* Hance, *V. patula* (Aiton) Merr.).

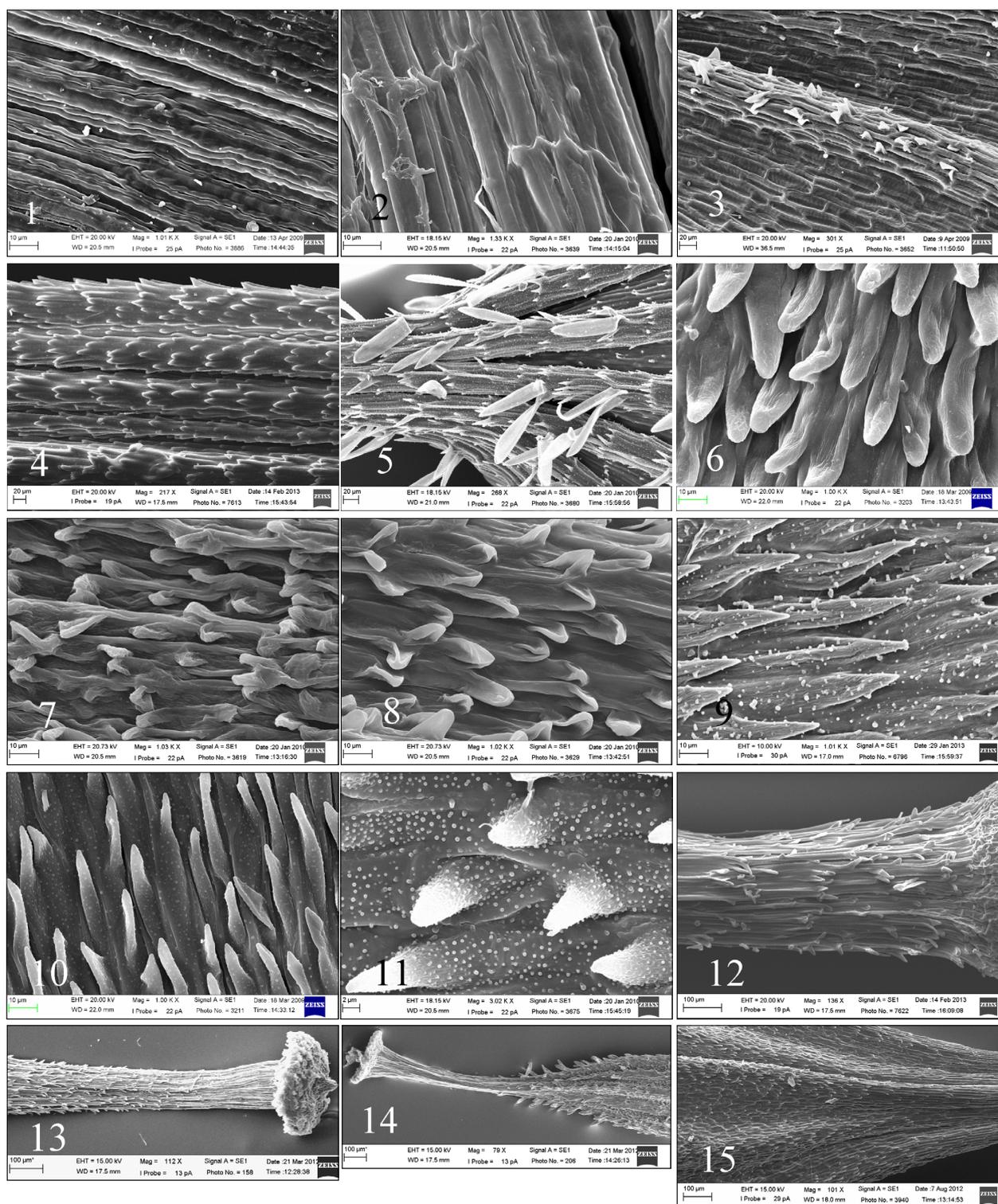


Рис. 1. Папиллы на поверхности семян видов Asteraceae: 1 – *Lapsana communis*; 2 – *Hypochaeris ciliatus*; 3 – *Sonchus asper*; 4 – *Crepis chrysantha*; 5 – *Lactuca serriola*; 6 – *Crepis gmelinii*; 7 – *C. multicaulis*; 8 – *C. coreana*; 9 – *Taraxacum lineare*; 10 – *T. neokamtschaticum*; 11 – *Crepidiastrum denticulatum*; 12 – *Hypochaeris crepidioides*; 13 – *Ascellia nana*; 14 – *Crepidiastrum sonchifolium*; 15 – *Chorisis repens*.

Триба *Arctotideae*. У исследованных нами видов трибы папиллы на семянках не обнаружены (*Arctotis grandis* Thunb., *A. venusta* Norl., *Gazania rigens* (L.) Gaertn.). McKenzie et al. (2005) при изучении поверхности семян видов подтрибы *Arctotidinae*, наличие папиллы также не установили.

Подсемейство *Asteroideae*.

Триба *Inuleae*. На семянках представителей трибы папиллы отсутствуют (виды родов *Carpesium* L. (3 вида), *Inula* L. (5 видов), *Pulicaria* Gaertn. (2 вида), *Buphtalmum salicifolium* L., *Karelinia caspia* (Pall.) Less., *Dittrichia graveolens* (L.) Greuter).

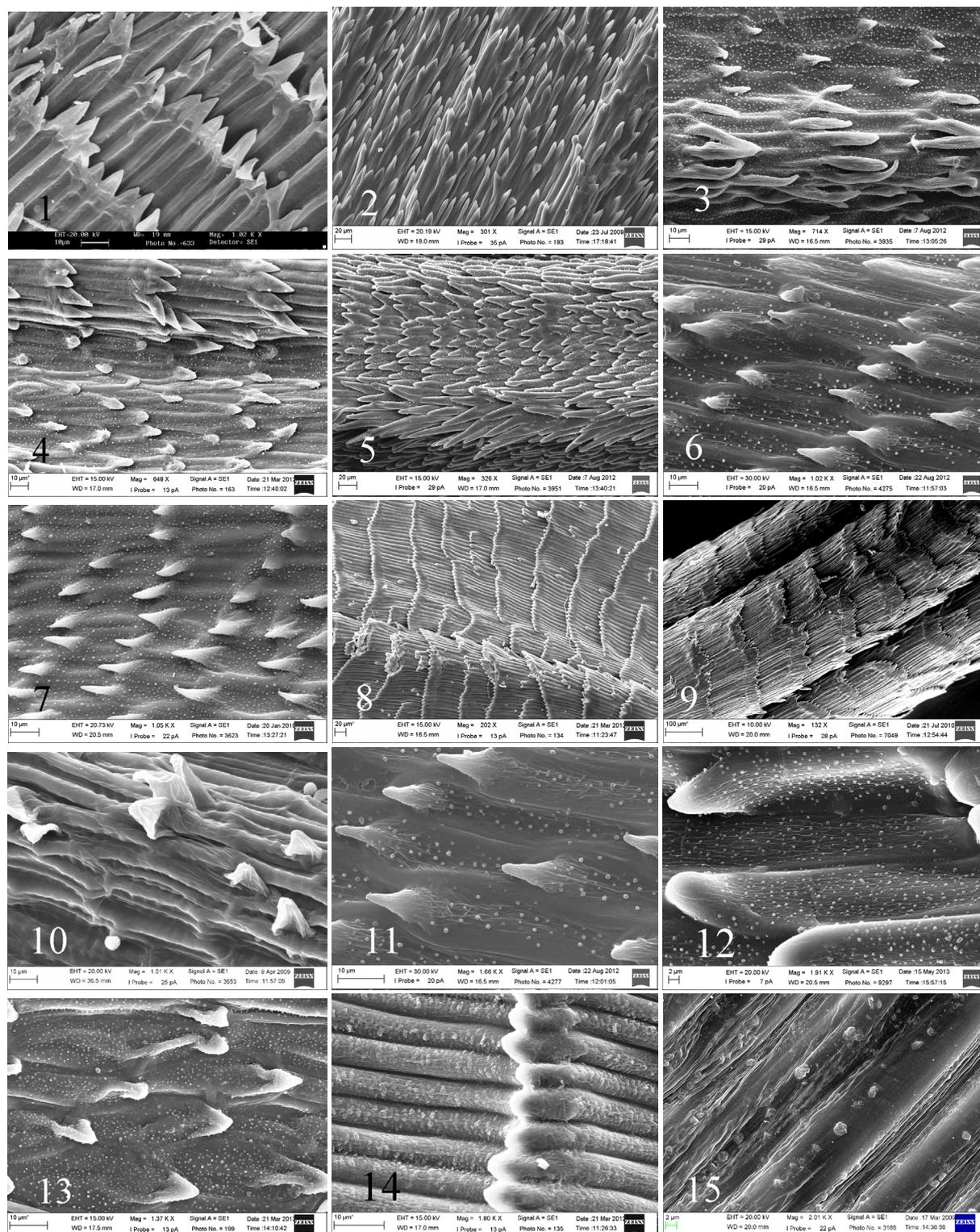


Рис. 2. Папиллы на поверхности семян видов Asteraceae: 1 – *Cichorium intybus*; 2 – *Crepis burejensis*; 3 – *Choris repens*; 4 – *Crepis tectorum*; 5 – *Youngia tenuifolia*; 6 – *Hieracium tatewakii*; 7 – *Pilosella aurantiaca*; 8 – *Picris davurica*; 9 – *Hypochaeris maculata*; 10 – *Sonchus asper*; 11 – *Hieracium tatewakii*; 12 – *Holeleion maximowiczii*; 13 – *Ixeridium dentatum*; 14 – *Picris davurica*; 15 – *Hypochaeris crepidioides*.

Триба **Gnaphalieae**. На семенах представителей трибы (исследовано 21 вид из 9 родов) папиллы обнаружены у некоторых видов. Единичные папиллы находятся на поверхности семян *Leontopodium antennarioides* (рис. 3, 1), *Gnaphalium uliginosum* (рис. 3, 2). Вся поверх-

ность семян папиллозная у *Anaphalis sinica* (рис. 3, 3), *Gnaphalium sylvaticum* (рис. 3, 4). Возвышение папилл слабо выражено у *G. californicum* (рис. 3, 5). У отдельных семян *G. mandshuricum* на удлиненных клетках экзокарпия имеется от 1 до 3 округлых папилл (рис. 3, 6).

D.G. Drury (1970) для семян *Gnaphalium* приводит 2 типа папилл. I тип: при черепитчатом расположении клеток экзокарпия апикальные концы клеток возвышаются над поверхностью, образуя папиллы. Такой тип папилл отмечен и нами. II тип: стенки концов двух смежных клеток экзокарпия выступают над поверхностью семени, формируя соединенную папиллу. Такой тип папилл у исследованных нами видов трибы не обнаружен.

Триба *Calenduleae*. Скульптура поверхности плодовой оболочки *Calendula officinalis* варьирует в пределах одной семени. Наиболее обычны на участках крыла краевых семян изодиаметрические клетки экзокарпия с папиллой в центре (рис. 3, 7).

Триба *Astereae*. На семенах многих видов имеются папиллы (исследовано 45 видов из 22 родов). Для видов трибы наиболее характерна складчатая поверхность папилл (*Heteropappus biennis*, рис. 3, 8; *H. hispidus*, рис. 3, 9; *H. villosus* Kom., *Kalimeris incisa* (Fisch.) DC., *Olearia lineata* рис. 3, 10; *Townsendia annua*, рис. 3, 11; *Turczaninowia fastigiata*, рис. 3, 12; *Aster amellus*, рис. 3, 13). У *Aster alpinus* на одной семени могут хорошо выраженные папиллы (рис. 3, 14) и клетки с выпуклыми наружными периклиральными стенками. У семян растений из окрестностей г. Анадырь (Чукотский Н.О.) папиллы гладкие (рис. 3, 15). А.А. Schneider и I.I. Boldrini (2011) при изучении поверхности семян рода *Vaccharis* (sect. *Caulopterae*) указывают на наличие у многих видов рода папилл со складчатой поверхностью.

Триба *Anthemideae*. На семенах представителей трибы (исследовано 96 видов из 14 родов) папиллы обнаружены у отдельных видов.

На семенах *Cota austriaca* (рис. 4, 1) папиллы невысокие, расположены в центре клетки. Поверхность семян *Cotula coronopifolia* у краевых и центральных семян различается. На адакстальной стороне у краевых семян имеются папиллы со складчатой поверхностью (рис. 4, 2), у центральных семян поверхность папилл гладкая (рис. 4, 3). Абаксиальные стороны краевых и центральных семян без папилл.

Сдвоенные папиллы на поверхности семян *Tripleurospermum inodorum* (рис. 4, 4) и *Ursinia anethoides* (рис. 4, 5) образуют гребни. Н.С. Ханджян (1991) при изучении карпологического строения семян рода *Ursinia*, отмечает, что они целиком покрыты беловатыми чешуями, которые не встречаются у семян видов трибы *Anthemideae*. Исследования с помощью

сканирующего микроскопа позволили установить, что «чешуи» образованы гребнями из сдвоенных папилл, которые характерны для многих видов рода *Tripleurospermum* (Inceer et al., 2012).

Триба *Senecioneae*. На семенах представителей трибы (исследовано 37 видов из 14 родов) у отдельных видов обнаружены гладкие папиллы. У семян *S. vulgaris* L., *S. viscosus* L., *Senecio dubitabilis* (рис. 4, 6) все клетки экзокарпия с папиллами. У *S. nemorensis* папиллы единичные (рис. 4, 7). R. Abid и N. Ali (2010) при исследовании *Doronicum falconeri* C.B. Clarke ex Hook. f. u *D. kamaonense* (DC.) Alv. Fern. установили, что семена этих видов имеют мелкобугристую поверхность, образованную папиллообразно выпуклыми, складчатыми периклиральными стенками клеток экзокарпия.

Триба *Athroismeae*. Из видов, произрастающих на Дальнем Востоке России, к трибе относится один вид – *Centipeda minima*, на семенах которого все клетки экзокарпия заканчиваются апикальным папиллообразным выростом (рис. 4, 8).

Триба *Helenieae*. Исследовано 11 видов из 5 родов. На семенах представителей трибы папиллы не обнаружены.

Триба *Coreopsidaeae*. Исследовано 8 видов из 5 родов. На семенах представителей трибы папиллы не обнаружены.

Триба *Tageteae*. Исследован 1 вид – *Tagetes patula* L., на семенах которого папиллы не обнаружены.

Триба *Heliantheae*. Исследовано 24 вида из 19 родов.

На семенах представителей трибы папиллы обнаружены у *Helianthus rigidus* (Cass.) Desf., *Helianthus tuberosus* (рис. 4, 9), *Heliopsis scabra* (рис. 4, 10), *Zinnia elegans* (рис. 4, 11). Поверхность папилл складчатая.

Триба *Madieae*. Исследовано 14 видов из 6 родов: *Arnica* L. (9 видов), *Blepharipappus scaber* Hook., *Eriophyllum lanatum* (Pursh) J. Forbes, *Hemizonia kelloggii* Greene, *Layia septentrionalis* D.D. Keck, *Madia gracilis* (Smith) D.D. Keck. Папиллы на семенах этих таксонов не обнаружены.

Триба *Millerieae*. Исследовано 4 вида из 4 родов: *Sigesbeckia glabrescens* Makino, *Galinsoga parviflora* Cav., *Tridax procumbens* L., *Melampodium leucanthum* Torr. et Gray. Папиллы на семенах не обнаружены.

Триба *Polymnieae*. Исследован 1 вид – *Polymnia sonchifolia* Poepp., на семенах которого папиллы отсутствуют.

Триба *Eupatorieae*. Исследовано 5 видов из 4 родов: *Ageratina aromatica* (L.) Spach, *Age-*

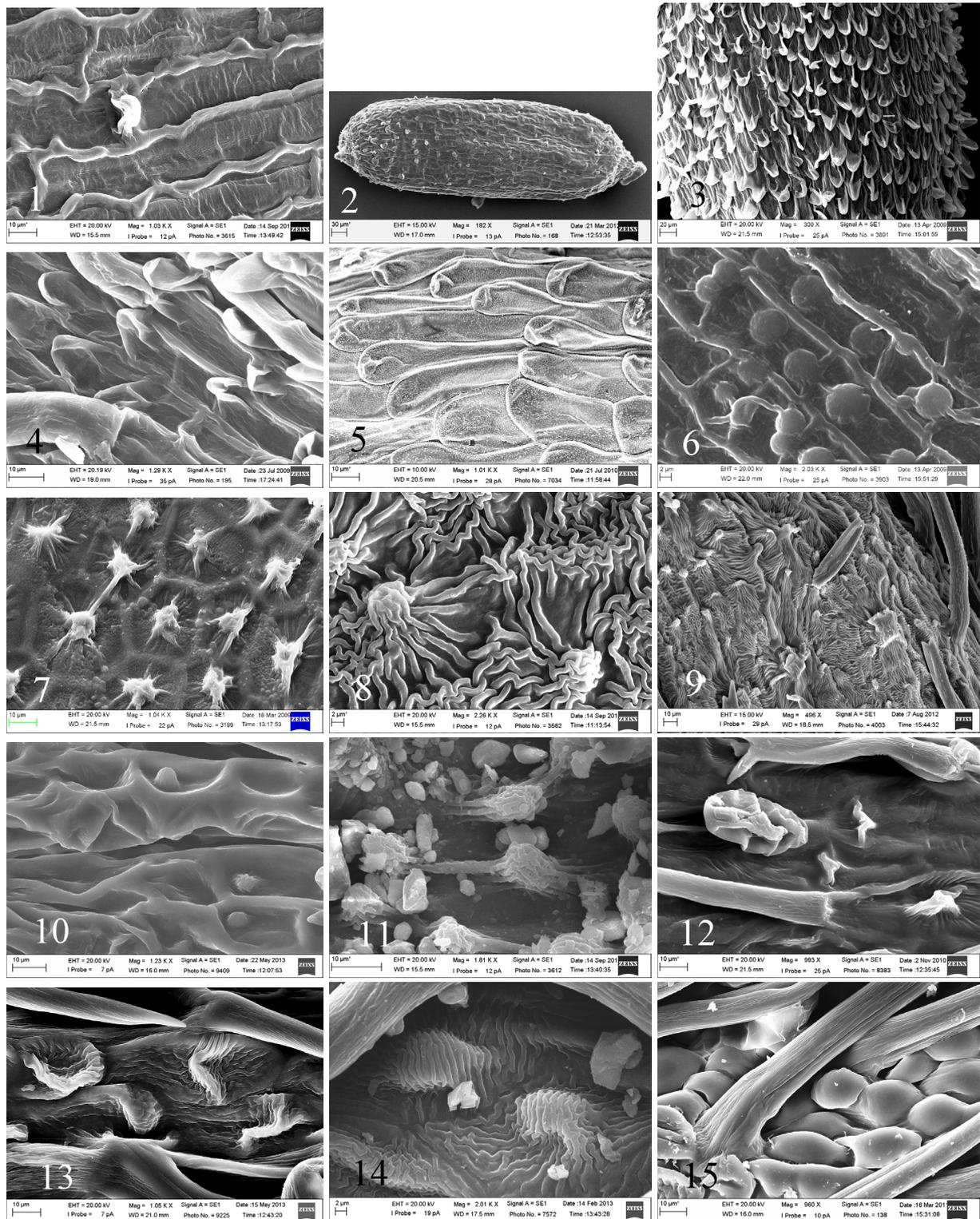


Рис. 3. Папиллы на поверхности семян видов Asteraceae: 1 – *Leontopodium antennarioides*; 2 – *Gnaphalium uliginosum*; 3 – *Anaphalis sinica*; 4 – *Gnaphalium sylvaticum*; 5 – *G. californicum*; 6 – *G. mandshuricum*; 7 – *Calendula officinalis*; 8 – *Heteropappus biennis*; 9 – *H. hispidus*; 10 – *Olearia lyrata*; 11 – *Townsendia annua*; 12 – *Turczaninowia fastigiata*; 13, 14, 15 – *Aster alpinus*.

ratum houstonianum Mill., *Eupatorium glehnii* Fr. Schmidt ex Trautv., *E. lindleyanum* DC., *Liatris spicata* (L.) Willd. Папиллы на семянках не обнаружены.

У семян *Symphyllocarpus exilis* – вида с неустановленным таксономическим положением в системе семейства (Kadereit, Jeffrey, 2007)

папиллы расположены в апикальной части всех клеток экзокарпия (рис. 4, 12).

При исследовании поверхности семян 371 вида из 168 родов, 21 трибы, пяти подсемейств семейства Asteraceae наличие папилл выявлено у 75 видов из 45 родов, относящих-

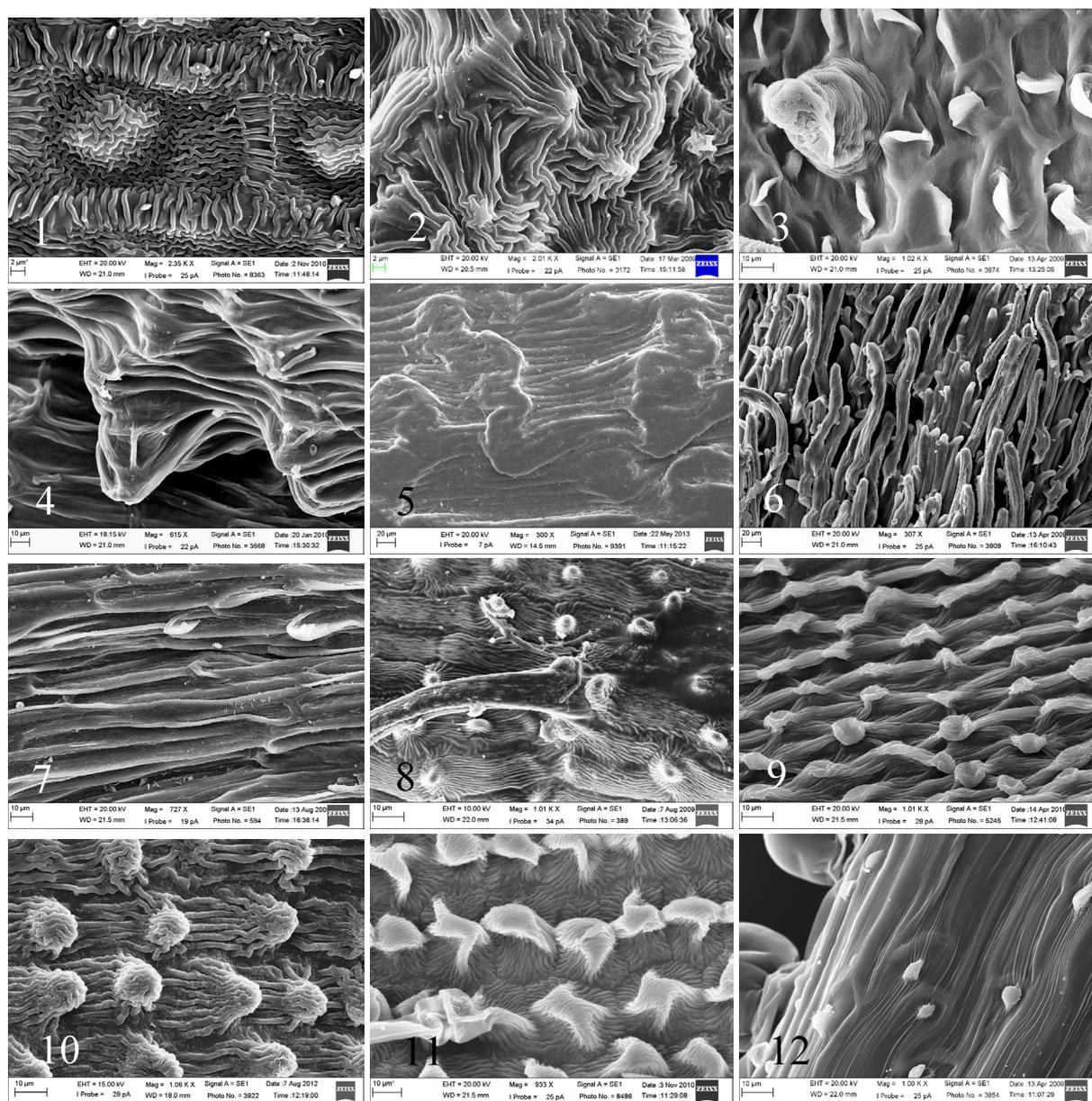


Рис. 4. Папиллы на поверхности семян видов Asteraceae: 1 – *Cota austriaca*; 2, 3 – *Cotula coronopifolia*; 4 – *Tripleurospermum inodorum*; 5 – *Ursinia anethoides*; 6 – *Senecio dubitabilis*; 7 – *S. nemorensis*; 8 – *Centipeda minima*; 9 – *Helianthus tuberosus*; 10 – *Heliopsis scabra*; 11 – *Zinnia elegans*; 12 – *Symphyllocarpus exilis*.

ся к 8 трибам, а также *Symphyllocarpus exilis* – вида с неустановленным таксономическим положением в системе семейства. На поверхности семян большинства видов трибы *Cichorieae* находятся папиллы разнообразного строения. Только у видов этой трибы папиллы образуют гребни (виды подтрибы *Hypochaeridinae*) и на поверхности клеток экзокарпия многих видов находятся округлые гладкие гранулы эпикутикулярного воска, отсутствующие у видов других триб. На семянках видов триб *Anthemideae* (3 вида из 3 родов), *Astereae* (10 видов из 6 родов), *Athroismeae*, *Calenduleae*, *Gnaphalieae*, *Heliantheae*, *Senecioneae* папиллы имеются у отдельных видов. Сдвоенные папиллы обнаружены только у видов 2 родов трибы

Anthemideae (*Tripleurospermum*, *Ursinia*). У исследованных нами видов триб *Barnadesieae*, *Mutisieae*, *Cynareae*, *Vernonieae*, *Arctotideae*, *Inuleae*, *Helenieae*, *Coreopsideae*, *Tageteae*, *Madieae*, *Milnerieae*, *Eupatorieae* папиллы не обнаружены, хотя для представителей трибы *Mutisieae* в литературе отмечено их наличие.

Длина, форма папилл, их расположение на поверхности семянки (одиночно, виде гребней) различны у разных видов и могут быть использованы как таксономические признаки. Некоторые типы папилл, отмеченные выше, коррелируют с другими признаками таксона и являются основанием для таксономических интерпретаций в пределах родов, подтриб и триб.

Благодарности. Автор выражает благодарность П.Г. Горовому за помощь в подготовке статьи, Д.В. Фомину (ИБМ ДВО РАН) за помощь в работе на микроскопах Дальневосточного центра электронной микроскопии. Работа

выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Дальневосточного отделения РАН (проекты № 12-04-01325, 12-III- А-06-104).

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В.Г., Савченко М.И.** Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных // Тр. БИН АН СССР, 1951. – Сер. 7, вып. 2. – С. 5–98.
- Бойко Э.В.** Морфологическое и анатомическое строение семян дальневосточных видов родов *Kalimeris* и *Boltonia* (Asteraceae: *Astereae*) // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, вып. 4. – С. 58–64.
- Бойко Э.В.** Трихомы семян видов Asteraceae. I. Кроющие волоски // Turczaninowia, 2011. – Т. 14, вып. 2. – С. 130–144.
- Зарембо Е.В., Бойко Э.В.** Морфолого-анатомическое строение семян дальневосточных видов рода *Sonchus* (Asteraceae) // Бот. журн., 1999. – Т. 84, № 12. – С. 66–74.
- Красников А.А.** О значении ультраструктуры поверхности семян в систематике сложноцветных // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Второй Росс. конф. – Красноярск, 1996. – Ч. 1. – С. 167–169.
- Сенников А.Н., Илларионова И.Д.** Морфологическое и анатомическое строение семян видов рода *Sonchus* s. 1. (Asteraceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86. № 5. – С. 65–79.
- Ханджян Н.С.** О положении рода *Ursinia* в системе семейства Asteraceae // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 12. – С. 1728–1733.
- Abid R., Ali N.** Cypselae morphology and its taxonomic significance for the tribe *Senecioneae* (Asteraceae) from Pakistan // Pakistan Journal of Botany, 2010. – Vol. 42. – P. 117–133.
- Barthlott W.** Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nordic Journal of Botany, 1981. – Vol. 1, № 3. – P. 345–355.
- Carlquist S.** Structure and ontogeny of glandular trichome of *Madinae* (Compositae) // American Journal of Botany, 1958. – Vol. 45. – P. 675–682.
- Davies A.M.R., Fächer E.** Achene hairs and their diversity in the genus *Chaetanthera* Ruiz & Pav. (Mutisieae, Asteraceae) // Sendtnera, 2001. – Vol. 7. – P. 13–33.
- Drury D.G.** A fresh approach to the classification of the genus *Gnaphalium* with particular reference to the species present in New Zealand (*Imuleae* – Compositae) // New Zealand Journal of Botany, 1970. – Vol. 8. – P. 222–248.
- Inceer H., Bal M., Ceter T.** Fruit structure of 12 Turkish endemic *Tripleurospermum* Sch. Bip. (Asteraceae) taxa and its taxonomic implications // Plant Systematics and Evolution, 2012. – Vol. 298, № 4. – P. 845–855.
- Jeffrey C., Chen Y.** Taxonomic studies on the tribe *Senecioneae* (Compositae) of Eastern Asia // Kew Bulletin, 1984. – Vol. 39, № 2. – P. 205–446.
- Kadereit J.W., Jeffrey C. (eds.)** The Families and Genera of Vascular Plants / K. Kubitzki (ed.). – Vol. 8. Flowering plants. Eudicots, Asterales. – Springer, Berlin, 2007. – 647 p.
- McKenzie R.J., Samuel J., Muller E.M., Skinner A.K. W., Barker N.P.** Morphology of cypselae in subtribe *Arctotidinae* (Compositae – *Arctotideae*) and its taxonomic implications // Annals of the Missouri Botanical Garden, 2005. – Vol. 92, № 4. – P. 569–594.
- Kilian N.** Revision of *Launaea* Cass. (Compositae, *Lactuceae*, *Sonchinae*) // Englera, 1997. – Vol. 17. – 478 p.
- Mukherjee S.K., Nordenstam B.** Diversity of trichomes from mature cypselar surface of some taxa from the basal tribes of Compositae // Compositae Newsletter, 2012. – Vol. 50. – P. 78–125.
- Napp-Zinn K., Eble M.** Beiträge zur systematischen Anatomie der Asteraceae – *Anthemideae*: die Trichome // Plant Systematics and Evolution, 1980. – Bd. 136. – S. 169–207.
- Ramayya N.** Studies on the trichomes of some Compositae II. Phylogeny and classification // Bulletin of the Botanical Survey of India, 1962. – Vol. 4. – P. 189–192.
- Schneider A.A., Boldrini I.I.** 2011. Microsculpture of cypselae surface of *Baccharis* sect. *Caulopterae* (Asteraceae) from Brazil // Anales del Jardín Botánico de Madrid, 2011. – Vol. 68, № 1. – P. 107–116.