

## АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ANATOMY AND MORPHOLOGY

УДК 582.998 (581.471)

Э.В. Бойко

E.V. Boyko

### МИКРОМОРФОЛОГИЯ СЕМЯНОК ВИДОВ РОДА *ARTEMISIA* (*ANTHEMIDEAE* – *ASTERACEAE*)

### MICROMORPHOLOGY OF ACHENES OF THE *ARTEMISIA* SPECIES (*ANTHEMIDEAE* – *ASTERACEAE*)

**Аннотация.** Представлено строение скульптуры поверхности семян (сканирующая электронная микроскопия) 58 видов рода *Artemisia*, видов *Neopallasia pectinata*, *Ajania pallasiana*, *Filifolium sibiricum*, *Leucanthemum vulgare*, *Matricaria recutita*, *M. matricarioides*, двух видов рода *Chrysanthemum* (*C. chanelii*, *C. coronarium*). Скульптуру поверхности семян рода *Artemisia* определяют находящиеся в экзокарпии комплексы слизесодержащих клеток. Выявлено значительное варьирование скульптуры поверхности перикарпия у видов с широким ареалом – *A. arctica* и *A. furcata*. Установлено, что род *Artemisia* довольно однотипен по скульптуре поверхности семян. Ни один из выделенных типов строения поверхности семян не является характерным для какой-либо отдельной секции или подрода. Наличие комплексов слизесодержащих клеток не является признаком рода, так как подобные комплексы клеток характерны и для других таксонов трибы *Anthemideae*. Однако обнаруженные с помощью СЭМ детали скульптуры являются хорошими дополнительными признаками для характеристики некоторых видов или отдельных групп видов.

**Ключевые слова:** *Artemisia*, *Asteraceae*, семянки, микроморфология, сканирующая электронная микроскопия, систематика.

**Summary.** The achene surface structures (SEM) of 58 species of *Artemisia* and the species: *Neopallasia pectinata*, *Ajania pallasiana*, *Filifolium sibiricum*, *Leucanthemum vulgare*, *Matricaria recutita*, *M. matricarioides*, as well as two species of *Chrysanthemum* (*C. chanelii*, *C. coronarium*) are provided. The achene surface sculpture in *Artemisia* is determined by the complexes of mucilage containing cells located in the exocarp. Significant variation of pericarp surface sculpture was revealed in the species with wide distribution area – *A. arctica* and *A. furcata*. It is determined that *Artemisia* is rather uniform in its achene surface structure. None of the distinguished types of the achene surface structure is characteristic to any particular section or subgenus. Mucilage containing cell complexes are not a character of the genus, since similar cell complexes are typical for some other taxa of the tribe *Anthemideae* as well. However, the details of the sculpture discovered by means of SEM are good additional characters for identification of some species or particular groups of species.

**Key words:** *Artemisia*, *Asteraceae*, achenes, micromorphology, SEM, taxonomy.

Род *Artemisia* объединяет более 500 видов, распространенных во внетропических областях Северного полушария Старого и Нового Света. На Дальнем Востоке России произрастает 70 видов полыни (Коробков, 1992). В таксономии этого рода до сих пор много нерешенных вопросов. Большой вклад в изучение полыней внес W. Besser (1829, 1834, 1835), который на основании полового состава цветков в корзинке

разделил род на три секции. Группа видов, имеющая в корзинке только двуполые цветки, выделена им в секцию *Seriphidium* Bess. Виды *Artemisia*, имеющие в корзинке краевые пестичные цветки, а дисковые – тычиночные с рудиментарным пестиком, выделены в секцию *Dracunculus* Bess. Группа видов, имеющих в корзинке краевые пестичные цветки, а дисковые – обоеполые, объединена в секцию *Abrotanum* Bess.

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 12.03.2013 г.  
Принято к публикации 06.09.2013 г.

Submitted 12.03.2013  
Accepted 06.09.2013

А. de Candolle (1837) выделил виды, имеющие волосистое цветоложе, из секции *Abrotanum* в самостоятельную секцию *Absinthium*. После de Candolle система рода претерпела ряд изменений. Asa Gray (1884) вновь, как и Besser, виды полыни, имеющие в корзинке пестичные и обоеполые цветки, объединил в один таксон в ранге подрода – *Euartemisia* A. Gray. Такой же точки зрения придерживался И.М. Крашенинников (1943), внесший значительный вклад в изучение полыней. Для «Флоры СССР» род *Artemisia* обрабатывал П.П. Поляков (1961), которым была изучена морфология вегетативных и генеративных органов полыни. Поляков считал необходимым группу видов, выделенную Ридбергом и принятую Крашенинниковым как цикл *Vulgares* подрода *Euartemisia*, выделить в самостоятельную секцию *Artemisia*, исходя из специфического строения столбиков, формы и величины венчиков. Правомерность этого выделения Поляков подтвердил данными анализа морфологического строения листовой пластинки, её опушения и конфигурации. Он отмечает, что важным признаком для характеристики этой секции должно быть строение семян. Признавая важность морфологического строения семян, Поляков (1961) на основании этого признака выделил *A. stelleriana* в монотипную секцию *Stellerianum* (Rydb.) Poljak., хотя другие признаки – форма венчика пестичных и двуполых цветков, строение лопастей пестика у *A. stelleriana* вполне сходны с таковыми у видов группы *Vulgares*.

В более поздней работе Поляков (1967) предложил выделить секцию *Seriphidium* (Bess.) Roux в самостоятельный род *Seriphidium* (Bess.) Poljak. K. Bremer (1994) принимает секцию *Seriphidium* в ранге рода *Seriphidium* (Bess. ex Hook.) Fourg., ссылаясь на работу Y. Ling (1991). В обзоре семейства *Asteraceae* C. Oberprieler et al. (2008) род *Seriphidium* включен в состав рода *Artemisia* со ссылкой на работы L. Watson et al. (2002) и J. Valles et al. (2003).

Многие признаки строения семян полыни (продольная ребристость, наличие валика на верхушке, степень выполненности семян) неоднократно использовались при решении вопросов систематики и филогении отдельных групп (Крашенинников, 1946; Поляков, 1961; Hulten, 1930). Данные анатомического строения семян использовали в работах по систематике и филогении полыней А.А. Коробков (1973), В.П. Амельченко (2006), А. Оуахья (1995), К. Konowalik, А. Kreitschitz (2012). Дан-

ные о строении скульптуры поверхности семян приводятся для ряда видов рода: 60 видов Дальнего Востока России (Бойко, 1990; Boyko, 1994), 5 эндемичных марокканских полыней (Ouyahya, Viano, 1984), 24 видов *Artemisia* из Пакистана (Abid, Qaiser, 2008). А. Kreitschitz и J. Vallès (2007) рассмотрели распределение слизи-содержащих клеток на поверхности семян некоторых таксонов *Artemisia* и *Neopallasia*.

В течение ряда лет нами проводится карпологическое исследование плодов видов рода *Artemisia*, произрастающих на Дальнем Востоке России и сопредельных территориях для того, чтобы оценить таксономическую значимость признаков скульптуры поверхности семян.

**Материал и методика.** Материалом для карпологического исследования послужили семена 58 видов рода *Artemisia* и виды близких родов (*Neopallasia pectinata*, *Ajania pallasiana*, *Filifolium sibiricum*, *Leucanthemum vulgare*, *Matricaria recutita*, *M. matricarioides*, виды рода *Chrysanthemum*). Видовые названия *Artemisia sacrorum* и близких видов приняты по результатам исследования Э. Бойко (1990). Образцы семян полыней собраны автором, а также использованы материалы Гербария лаборатории хемотаксономии ТИБОХ ДВО РАН. Некоторые образцы получены из коллекций Гербариев Владивостока (VLA), Ташкента (TASH), Новосибирска (NS) и Благовещенска (БГПУ). Семянки исследовали с помощью сканирующих электронных микроскопов JSM-U3 и Leo 40. Семянки закрепляли на специальном столике с помощью лака и напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке.

Приводим список исследованных видов, которые упоминаются в тексте (номер образца соответствует номеру в коллекции семян, которая хранится в лаборатории хемотаксономии растений ТИБОХ ДВО РАН).

### Исследованные образцы

#### *Artemisia* L.

*A. annua* L. – № 912. Приморский кр., Хорольский р-н, пос. Ново-Бельмановка, 10. 09. 1980, Бойко Э.; № 1065. Приморский кр., г. Владивосток, 10. 10. 1983, Бойко Э.

*A. arctica* Less. – Магаданская обл.: № 1287. Пос. Яблоновый, 02. 09. 1978, Горовой П.Г.; № 1289. Пос. Яблоновый, 31. 07. 1983, Старченко В.; № 1506. Пос. Сокол, 21. 09. 1986, Горовой П.Г.; № 1507. Пос. Стоковый, 25. 07. 1983, Старченко В.; № 1537. Пос. Сокол, 26. 08. 1989, Волкова С.; № 1538. Хасынский р-н, пос.

Яблонный, 23. 08. 1972, Горовой П.Г.; № 1607. Чаунский р-н, пос. Усть-Чаун, вход в губу, подножье горы, 16. 09. 1971, Андропова; № 1609. Сусуманский р-н, окр. Сусумана, 12. 08. 1987, Беликович А.; Хабаровский кр.: № 1286. Гора Ко, 20. 08. 1974, Шаповал И.И.; № 1593. Бассейн р. Хор, водораздел рек Тагему, Има, Сикчи, подгольцовый лес, 05. 09. 1982, Вышин И.; № 1594. Совгаванский р-н, гора Яко, часто, 20. 08. 1983, Вышин И.; Камчатская обл.: № 1597. Олюторский р-н, окр. пос. Усть-Палача, 06. 09. 1970, Пробатова Н.; № 1598. Олюторский р-н, 50 км северо-западнее с. Ачайваям, 02. 09. 1975, Харкевич С.С.; № 1599. Олюторский р-н, полуостров Говена, севернее мыса Приметного, 02. 09. 1975, Харкевич С.С.; № 1600. Олюторский р-н, сопка 1185 северо-западнее пос. Тилички, 07. 09. 1975, Баркалов В.; № 1602. Елизовский р-н, Кроноцкий гос. заповедник, 25. 08. 1980, Якубов В.; № 1608. Окр. г. Провидения, скалы на берегу залива, 20. 07. 1991, Харкевич С.С.; № 1853. Вулкан Толбачик, 26. 08. 2000, Верхолат В.; № 1858. Склон Авачинской сопки, 28. 07. 2000, Верхолат В.; № 1510. Окр. пос. Ганалы, 12. 08. 1986, Старченко В.; Командорские острова: № 1595. О. Беринга, 24. 08. 1965, Степанова К.Д.; № 1596. О. Медный, 26. 08. 1965, Белая Г.; Сахалинская обл.: № 1509. О. Итуруп, гора Буревестник, 07. 09. 1971, Горовой П.Г.

*A. argyi* Lévl. et Vaniot – Приморский кр.: № 916. Хорольский р-н, с. Ново-Бельмановка, 10. 09. 1980, Бойко Э.; № 1144. Г. Уссурийск, у бензоколонки, 08. 10. 1984, Бойко Э.; № 1151. Уссурийский р-н, пос. Кугуки, 11. 10. 1982, Бойко Э.; № 1152. Надеждинский р-н, пос. Алексеевка, 01. 10. 1985, Бойко Э.

*A. aurata* Kom. – № 905. Приморский кр.: Хасанский р-н, верховье р. Нарва, Синий утес, скалы, 18. 10. 1975, Горовой П.; № 1001. Пос. Шкотово, скалы, 08. 10. 1982, Бойко Э.

*A. austriaca* Jacq. – № 1350. Джунгария, провинция Син-Цзянь, 28. 09. 1929, Попов М.Г.

*A. borealis* Pall. – Камчатская обл.: № 906. Елизовский р-н, гора Маяк, 24. 08. 1973, Бойко Э.; № 1854. Вулкан Толбачик, 26. 08. 2000, Верхолат В.; № 1872. Подножье вулканов Авача и Корякский, 01. 09. 2000, Пшенникова Л.; Магаданская обл.: № 925. Анадырский р-н, в 12 км восточнее пос. Красиного, долина р. Осиновая, 02. 08. 1968, Горовой П.; № 1002. Окр. г. Магадана, залив Одян, скалы, 19. 09. 1973, Хохряков А.; № 1158. Сахалинская обл., Макаровский р-н, гора Жданко, 23. 08. 1966, Сухих.

*A. capillaris* Thunb. – № 1141. Приморский кр., Октябрьский р-н, пос. Покровка, гора Сенькина Шапка, 08. 10. 1984, Бойко Э.

*A. commutata* Bess. – № 1159. Приморский кр., Дальнегорский р-н, пос. В. Рудник, 29. 09. 1969, Павлова Н.; Хабаровский кр.: № 1003. Ульчский р-н, с. Мариинское, релка, 21. 09. 1970, Шага В.; № 1004. Пос. Софийск, долина р. Олга, 17. 09. 1977, Нечаев А.А.; № 1005. Комсомольский р-н, пос. Пивань, 31. 09. 1966, Шлотгауэр С.; № 1060. Баджальский хр., гора Арокот, 20. 08. 1975, Шаповал И.; № 1112. Пос. Софийск, близ аэропорта, 17. 09. 1977, Нечаев А.; № 980. Амурская обл., Сквородинский р-н, пос. Игнашино, 01. 09. 1981, Бойко Э.

*A. desertorum* Spreng. – № 981. Амурская обл., Сквородинский р-н, пос. Игнашино, 05. 09. 1981, Бойко Э.; № 1119. Новосибирск, академгородок, 18. 10. 1984, Бойко Э.

*A. dracunculus* L. – № 1375. МНР, окр. оз. Косогол, 27. 07. 1925, Бурдуков А.

*A. feddei* Lévl. et Vaniot – Приморский кр.: № 915. Хасанский р-н, пос. Краскино, 09. 10. 1960, Горовой П.; № 957. Хасанский р-н, с. Андреевка, 10. 10. 1981, Бойко Э.; № 964. Надеждинский р-н, с. Тереховка, кустарниковые заросли, 04. 09. 1965, Павлова Н.; № 986. Шкотовский р-н, пос. Шкотово, луг у моря, 12. 10. 1982, Бойко Э.; № 1226. Хасанский р-н, пос. Рязановка, 15. 10. 1986, Бойко Э.

*A. flava* Jurtz. – № 1361. Зап. Чукотка, Бараниха, р. Эльвенест, 04. 08. 1971, Галанин А.

*A. frigida* Willd. – № 1360. Сев. Монголия, Хангай, 04. 09. 1926, Иконников А.

*A. furcata* Vieb. – № 1492. Приморский край, Пожарский р-н, верховье р. Бикин, гора Аник, 24. 08. 1980, Вышин И.; Магаданская обл.: № 1471. Пос. Стоковый, 26. 07. 1983, Старченко В.; № 1487. Анадырский р-н, пос. Макарово, 05. 07. 1980, Полежаев; № 1490. Сусуманский р-н, пос. Мянунджа, 18. 08. 1970, Хохряков А.; № 1489. Чукотский нац. округ, Чаунская низменность, 08. 08. 1968, Коробков А.; Сахалинская обл.: № 1496. О. Шумшу, мыс Курбатова, 12. 09. 1979, Баркалов В.; № 1497. О. Парамушир, бухта Шелихова, 05. 08. 1979, Баркалов В.; Камчатская обл.: № 1495. Корякский нац. округ, Олюторский р-н, с. Ачайваям, 12. 08. 1975, Харкевич С.; № 919. Пос. Озерновский, 16. 09. 1970, Горовой П.; № 1071. Елизовский р-н, гора Маяк, 24. 08. 1973, Бойко Э.; № 1473; Елизовский р-н, пос. Ганалы, 08. 08. 1986, Старченко В.М.; № 1488. Корякский нац. округ, полуостров Говена, север-

нее мыса Приметного, 02. 09. 1975, Харкевич С.; № 1498. Корякский нац. округ, Олюторский р-н, сопка 1185, 07. 09. 1975, Баркалов В.Ю.; № 1499. Елизовский р-н, Начикинское озеро, 25. 08. 1966, Степанова К.; № 1500. Быстринский р-н, пер. Хлебный, на юг от пос. Эссо, 04. 08. 1970, Нечаева Т.; № 1502. Корякский нац. округ, о. Карагинский, гора Туманная, 22. 08. 1976, Баркалов В.Ю.

*A. globularia* Bess. – Восточная Чукотка: № 1364. Чаплинский источник, 06. 08. 1956, Тихомиров; № 1366. Чаплинский источник, 18. 08. 1958, Тихомиров; 2373. Восточное побережье зал. Лаврентия, 08. 08. 1969, Афонина О.М., Коробков А.А.; Камчатская обл.: № 1855. Вулкан Толбачик, 26. 08. 2000, Верхолат В.; № 1870. Подножье вулканов Корякского и Авачинского, 02. 09. 2000, Пшенникова Л.

*A. glomerata* Ledeb. – Камчатская обл.: № 907. Елизовский р-н, гора Маяк, 24. 08. 1973, Бойко Э.; № 1120. Перевал между вулканами Авача и Корякский, 14. 09. 1969, Телегин. В.И.

*A. insulana* Krasch. – № 1009. Сахалинская обл., о. Итуруп, бухта Осенняя, 03. 09. 1977, Егорова Е.

*A. integrifolia* L. – № 1062. Приморский кр., Уссурийский р-н, пос. Кугуки, 11. 08. 1982, Бойко Э.; № 1113. Хабаровский кр., пос. Софийск, 14 км на юго-запад от поселка, 21. 09. 1978, Нечаев А.; № 1157. Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Игнашино, болотистый луг, 05. 09. 1981, Бойко Э.

*A. jacutica* Drob. – № 1116. Тува, Тес-Хемский р-н. Окр. пос. Шара-Сур, 08. 09. 1969, Гранкина В.; № 1117. Якутская обл., окр. с. Сунтар, берег р. Вилюй, 27. 08. 1914, Дробов В.

*A. japonica* Thunb. – Приморский кр.: № 1149. Г. Владивосток, бухта Емар, 14. 10. 1985, Басаргин Д.; № 1223. Хасанский р-н, пос. Рязановка, 15. 10. 1986, Бойко Э.

*A. keiskeana* Miq. – № 921. Приморский кр., Хасанский р-н, мыс Гамов, 02. 10. 1971, Горовой П.Г.

*A. koidzumii* Nakai – Сахалинская обл.: № 922. Пос. Дуэ, 10. 10. 1980, Уланова К.П.; № 1011. Г. Макаров, 27. 08. 1979, Черняева; № 1015. Макаровский р-н, пос. Гастелло, 23. 09. 1969, Ворошилов В.Н.; № 1013. Приморский кр., Тернейский р-н, урочище Абрек, 29. 07. 1977, Шаульская Н.А.; № 1014. Хабаровский кр., окр. г. Николаевск-на-Амуре, 30. 08. 1967, Хохряков А.

*A. laciniata* Willd. – Амурская обл.: № 987. Сковородинский р-н, пос. Игнашино, 05. 09. 1981, Бойко Э.; № 993. Г. Белогорск, 27. 09. 1982, Старченко В.; № 994. Приморский кр., Уссурийский р-н, пос. Кугуки, 11. 10. 1982, Бойко Э.

*A. lagocephala* (Bess.) DC. – № 1371. Становое нагорье, р. Инаманит, 18. 08. 1966, Титов Е.; № 1692. Приморский кр., Чугуевский р-н, гора Снежная, 19. 09. 1997, Бойко Э.

*A. lagopus* Fisch. ex Bess. – № 1372. Магаданская обл., окр. г. Магадана, 1970, Максимова М.; № 1373. Якутия, Саккирский р-н, р. Сев. Верхоянье, 16. 08. 1959, Юрцев Б.

*A. latifolia* Ledeb. – № 1064. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Шкотово, дорога на пос. Новая Москва, 22. 09. 1983, Гавриленко И.; № 1519. Хабаровский кр., Солнечный р-н, пос. Березовый, 01. 09. 1989, Басаргин Д.

*A. leucodes* Schrenk – № 1125. Окр. г. Ташкента, 20. 11. 1984, Бойко Э.

*A. leucophylla* (Turcz. ex Bess.) Clarke – Магаданская обл.: № 1022. Ольский р-н, о. Недо-разумения, 02. 09. 1976, Мазуренко М.; № 1023. Пос. Армань, 26. 08. 1969, Хохряков А.; № 1024. Верховье Олы, близ с. Яблоневого, Ольское плато, 23. 08. 1967, Хохряков А.; № 1025. Близ с. Яблоневого, Ольское плато, 23. 08. 1967, Хохряков А.; № 1476. Ольский р-н, пос. Атарган, 18. 09. 1986, Горовой П.; № 1477. Хабаровский кр., Аяно-Майский р-н, пос. Аян, 26. 08. 1984, Микулина В.

*A. limosa* Koidz. – № 988. Сахалинская обл., грязевой вулкан Магуктан, 15. 09. 1982, Пробатова Н.

*A. littorcola* Kitam. – № 924. Приморский кр., бухта Преображенье, приморские скалы, 22. 09. 1965, Павлова Н.; № 1016. Сахалинская обл., окр. пос. Корсаково, 24. 09. 1962, Ворошилов В.Н.

*A. macilenta* (Maxim.) Krasch. – № 923. Амурская обл., пос. Ерофей Павлович, у дороги, 30. 08. 1971, Басаргин Д.; № 1019. Приморский кр., Ханкайский р-н, с. Камень Рыболов, кустарниковый склон, 01. 10. 1950, Ворошилов В. Н.

*A. manshurica* (Kom.) Kom. – № 918. Приморский кр., Ханкайский р-н, с. Ново-Бельмановка, 10. 09. 1980, Бойко Э.; № 1021. Хабаровский кр., г. Биробиджан, долина р. Помпеевки, 28. 08. 1932, Данилов.

*A. messerschmidtiana* Bess. – № 984. Приморский кр., Уссурийский р-н, пос. Кугуки, 11. 10. 1982, Бойко Э.

*A. mongolica* Fisch. ex Bess. – № 1479. Амурская обл., Серышевский р-н, пос. Новосергеевка, 13. 09. 1983, Бойко Э.

*A. montana* Ramp. – Сахалинская обл.: № 917. Пос. Дуэ, 16. 10. 1980, Уланова К.П.; № 962. О. Кунашир, пос. Алехино, 20. 09. 1967, Горовой П.Г.; № 1008. Макаровский р-н, пос. Гастелло, 23.9.1960, Ворошилов В.Н.

- A. opulenta* Pamp. – № 1856. Камчатская обл., вулкан Толбачик, 26. 08. 2000, Верхолат В.
- A. palustris* L. – № 1899. Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Игнашино, долина Амура, 04. 09. 1985, Бойко Э.
- A. pannosa* Krasch. – Приморский кр.: № 892. Тернейский р-н, бухта Терней, скалы у моря, 14. 09. 1968, Здоровьева Е.; № 893. Тернейский р-н, пос. Амгу, 14. 09. 1969, Басаргин Д.
- A. punctigera* Krasch. ex Poljak. – № 1376. Sachalin, Wiachta, 23. 09. 1861.
- A. rubripes* Nakai – Приморский кр.: № 960. Окр. г. Владивостока, 04. 10. 1979, Бойко Э.; № 1028. Хасанский р-н, пос. Краскино, 09. 10. 1960, Ворошилов В.
- A. sacrorum* Ledeb. – Приморский кр.: № 890. Окр. г. Владивостока, 04. 10. 1979, Бойко Э.; № 983. Уссурийский р-н, пос. Кугуки, дубняк, 11. 10. 1982, Бойко Э.; № 1059. Октябрьский р-н, пос. Чернятино, 04. 10. 1978, Старченко В.
- A. saitoana* Kitam. – Приморский кр.: № 894. Бухта Преображение, 21. 09. 1961, Павлова Н.; № 989. Дальнегорский р-н, пос. Высокогорск, скалы, 20. 09. 1982, Басаргин Д.; № 1030. Ольгинский р-н, с. Пфусунг, 18. 09. 1967, Хохряков А.
- A. schmidtiana* Maxim. – № 1107. Сахалинская обл., о. Кунашир, пос. Лагунное, скалы у моря, 15. 09. 1984, Крестовская Т.
- A. scoparia* Waldst. et Kit. – № 895. Приморский кр., Октябрьский р-н, пос. Чернятино, 04. 10. 1978, Старченко В.; № 1505. Амурская обл., Свободненский р-н, пос. Буссе, 04. 09. 1986, Старченко В., Бойко Э.
- A. selengensis* Turcz. ex Bess. – Приморский кр.: № 959. Хасанский р-н, с. Андреевка, МЭС, 10. 10. 1981, Бойко Э.; № 990. Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, 12. 10. 1982, Бойко Э.; № 1032. Уссурийский р-н, долина р. Суйфун, 19. 09. 1905, Пальчевский; № 1224. Хасанский р-н, пос. Рязановка, 15. 10. 1986, Бойко Э.
- A. senjwinensis* Bess. – № 1382. Юго-восток Чукотского полуострова, побережье бухта Пенкигней, 19. 08. 1970, Кожевников Ю.
- A. sieversiana* Willd. – № 913. Приморский кр., Хорольский р-н, пос. Ново-Бельмановка, вдоль воров, 10. 09. 1980, Бойко Э.
- A. stelleriana* Bess. – Приморский кр.: № 899. Хасанский р-н, пос. Андреевка, берег моря, 06. 09. 1974, Бойко Э.; № 1034. № 1160. Ольгинский р-н, пос. Пфусунг, 24. 09. 1972, Шаповал И.; № 898. Сахалинская обл., о. Итуруп, пос. Буревестник, берег моря, 16. 09. 1975, Бойко Э., Иванова И.
- A. subulata* Nakai – № 1029. Приморский кр., Ханкайский р-н, с. Камень-Рыболов, 18. 10. 1956, Ворошилов В.
- A. stolonifera* (Maxim.) Kom. – Приморский кр.: № 967. Хасанский р-н, пос. Андреевка, МЭС, 10. 10. 1981, Бойко Э.; № 1066. Тернейский р-н, с. Самарга, мыс Золотой, 25. 09. 1983, Басаргин Д., Баранов В.; № 1069.; Г. Владивосток, 08. 12. 1983, Бойко Э.
- A. sylvatica* Maxim. – Приморский кр.: № 914. Ольгинский р-н, с. Пфусунг, 24. 09. 1972, Шаповал И.; № 965. Пограничный р-н, с. Полтавка, 26. 09. 1964, Павлова Н.; № 992. Шкотовский р-н, с. Лукяновка, 20. 09. 1982, Бойко Э.; № 1035. Хасанский р-н, бухта Сидими, долинный лес, 10. 09. 33, Порецкий А.; № 1036. Уссурийский р-н, р. Супутинка, пойменный лес, 07. 09. 1925, Комаров В.; № 1150. О. Русский, 09. 10. 1985, Басаргин Д.
- A. tanacetifolia* L. – № 1886. Амурская обл., Сковородинский р-н, дорога Уруша – Мадалан, 10. 08. 2000, Старченко В.
- A. tilesii* Ledeb. – № 1388. О. Врангеля, 14. 08. 1971, Петровский В.; № 1859. Камчатская обл., пос. Эссо, 30. 08. 2000, Верхолат В.
- A. umbrosa* (Bess.) Turcz. ex DC. – Приморский кр.: № 958. Хасанский р-н, с. Андреевка, МЭС, 10. 10. 1981, Бойко Э.; № 1123. Г. Владивосток, 10. 10. 1984, Бойко Э.; № 1145. Г. Уссурийск, окрестности, 08. 10. 1984, Бойко Э.; № 1153. Г. Владивосток, бухта Емар, 14. 10. 1985, Басаргин Д.; № 1154. Окрестности г. Владивостока, часто, 06. 08. 1985, Бойко Э.; № 1483. Хасанский р-н, оз. Тальми, 16. 10. 1986, Бойко Э.; № 1474. Шкотовский р-н, пос. Шкотово, сорное, часто, 17. 08. 1985, Бойко Э.
- A. vulgaris* L. – № 1469. Приморский кр., окр. Владивостока, 15. 08. 1988, Бойко Э.; № 966. Амурская обл., Сковородинский р-н, ст. Ерофей Павлович, на лугу, 30. 08. 1971, Басаргин Д.; № 1161. Хабаровский кр., Тугуро-Чумиканский р-н, устье р. Киран, 02. 09. 1978, Харкевич С.; № 1122. Г. Новосибирск, академгородок, 25. 10. 1984, Бойко Э.; № 1478. Сахалинская обл., пос. Корсаков, 26. 08. 1984, Бойко Э.; № 2366. Г. Санкт-Петербург, по сорным местам, 01. 10. 2008, Бойко Э.
- Ajanian pallasiana* Poljak. – № 2050. Хабаровский кр., пос. Бычиха, каменистые откосы по р. Амур, 27. 09. 2006, Бойко Э.
- Filifolium sibiricum* (L.) Kitam. – № 1076. Амурская обл., Серышевский р-н, пос. Новосергеевка, 13. 09. 1983, Бойко Э., Старченко В.

*Chrysanthemum chanelii* Lévl. – № 1974. Прим. кр., Хасанский р-н, п-ов Гамов, 01. 10. 2003, Бойко Э.

*C. coronarium* L. – № 2288. Г. Владивосток, в культуре, 20. 10. 2010, Бойко Э.

*Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljak. – № 2384. Бур-Монгол АССР, Селенгинский аймак, между Ново-Селенгинским и Баян-Гол. Песчаная степь. 21. 08. 1940, Сергиевская Л.П.

## Результаты и обсуждение

**Морфолого-анатомическое строение семян полыни.** Семянки полыней мелкие, от 0,5 мм (*A. scoparia*) до 4 мм (*A. stelleriana*), у большинства видов – 1–1,5 мм дл. Форма семян различна: от продолговато-линейной у видов секции *Artemisia* до яйцевидной (виды подрода *Dracunculus*, секции *Abrotanum* подрода *Artemisia*). Величина и форма семян варьирует в зависимости от их местоположения на цветоложе и положении корзинки в соцветии (Амельченко, 2006; Носова, 1971). Семянки окрашены в коричнево-бурые цвета. Цвет определяется окраской эпидермы семени, плодовая оболочка прозрачная, и если она неплотно прилегает к семени, то за счет воздушной полости семянки бело-серебристые. У некоторых видов на поверхности семян расположены железистые трихомы (*A. furcata*, рис. 1, 1), простые трихомы известны у единичных видов (*A. globularia*, *A. glomerata*, рис. 1, 2). Хохолок отсутствует. Карпоподиум хорошо развит, представлен 2–8 рядами карпоподиальных клеток, образующих симметричную окружность (рис. 1, 3–6).

Анатомические особенности плодовой и семенной оболочек представлены в работах Коробкова (1981), Оуаюа (1995), Амельченко (2006). Плодовая оболочка большинства видов тонкая, состоит из одного ряда клеток экзокарпия, под ним у некоторых видов расположены еще 1–3 ряда тонкостенных клеток, остатки элементов проводящих пучков найдены не у всех видов. У некоторых видов (*A. arctica*, *A. laciniata*) имеются секреторные каналы (рис. 1, 7). Есть виды, в перикарпии которых содержатся трахеидальные клетки (*A. lagocephala*). Для большинства видов рода характерно наряду с основными клетками экзокарпия присутствие слизесодержащих (Kreitschitz, Vallès, 2007). Слизесодержащие клетки, расположенные упорядоченными группами и покрытые общей оболочкой (Яковлева, Коробков, Бойко, 2002), мы называем «комплексом слизесодержащих клеток». Коли-

чество слизесодержащих клеток в комплексе разнообразно – от 3 до множества. Малоклеточные комплексы короче или равны основным эпидермальным клеткам, многоклеточные могут достигать длины семянки. Комплексы вытянуты вдоль оси семянки, их слизесодержащие клетки ориентированы поперек оси семянки (*A. frigida*, рис. 1, 8). Кутикула перикарпия тонкая, малозаметная, ее складчатость обусловлена строением наружных периклиальных стенок экзокарпия.

Семенная кожа (теста) состоит из одного ряда клеток экзотесты со стенками, в различной степени утолщенными и окрашенными. Клетки экзотесты могут быть короткими и широкими или длинными и узкими, с выпуклыми или вогнутыми наружными периклиальными стенками (рис. 1, 9, 10, 11). Вогнутые наружные периклиальные и утолщенные антиклиальные стенки клеток экзотесты обуславливают ячеистость поверхности семени, и при тонком перикарпии они оказывают влияние на скульптуру семянки, что характерно для плодов с плотным прилеганием перикарпия к тесте (*A. annua*, рис. 1, 12; *A. sieversiana*, рис. 1, 13). Мезотеста состоит из 2–10 рядов тонкостенных клеток. Остатки элементов проводящего пучка хорошо или слабо выражены. У зрелых семян остаток эндосперма однорядный.

Исследование анатомического строения семян полыни осложняется тем, что их покровы малорядные, стенки клеток тонкие. Приготовление препаратов затрудняется наличием в экзокарпии слизесодержащих клеток, которые при наличии воды в реактиве разрываются и покрывают срез слизью. Для характеристики семян и объяснения их анатомического строения нами проведено исследование ультразвуковой скульптуры поверхности. Основные признаки ультразвуковой скульптуры поверхности семян обусловлены, в первую очередь, строением клеток экзокарпия. Для некоторых видов на характер скульптуры поверхности семян оказывает значительное влияние строение внутренних слоев перикарпия и семенная кожа.

**Описание морфологии и ультраструктуры поверхности семян полыней по секциям. Секция *Artemisia* (подрод *Artemisia*).** На территории Дальнего Востока России (ДВР) произрастает 18 видов этой секции. Семянки исследованных видов узкие, от 1,2 (*A. subulata*, *A. umbrosa*) до 2,2 мм дл. (*A. montana*), коричневого цвета. У семян *A. montana*, *A. unalaskensis*, *A. opulenta*, имеющих воздушную полость между перикарпием и тестой, окраска серебристая.

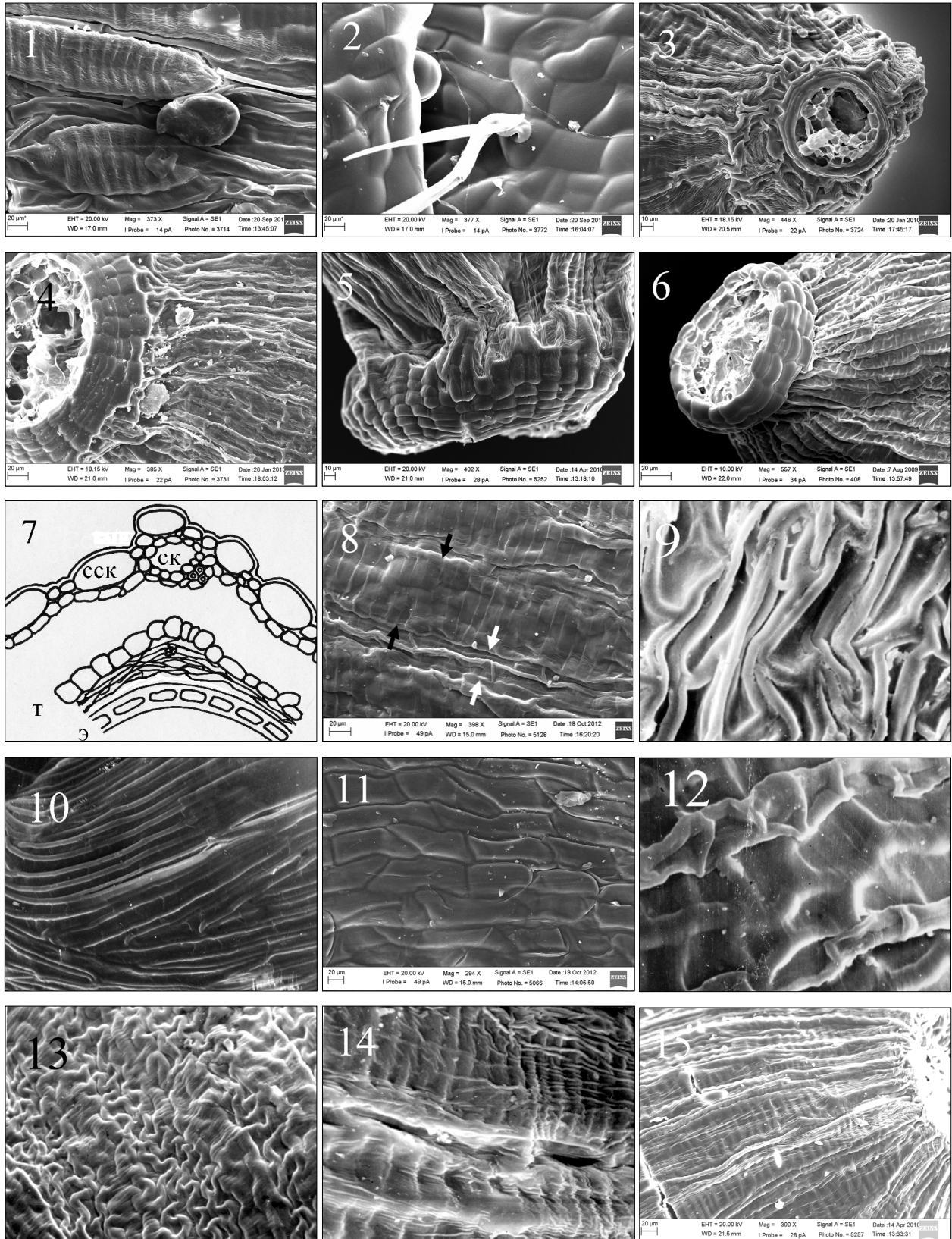


Рис. 1. Строение семян видов рода *Artemisia*: 1 – *A. furcata*; 2 – *A. glomerata*; 3 – *A. annua*; 4 – *A. leucophylla*; 5 – *A. keiskeana*; 6 – *A. palustris*; 7 – *A. arctica*; 8 – *A. frigida*; 9 – *A. borealis*; 10 – *A. stelleriana*; 11 – *A. glomerata*; 12 – *A. annua*; 13 – *A. sieversiana*; 14 – *A. argyi*; 15 – *A. integrifolia*.

Условные обозначения: ССК – слизесодержащие клетки перикарпия; СК – секреторный канал перикарпия; Т – теста; Э – эндосперм.

Между белыми стрелками расположены основные клетки экзокарпия; между черными стрелками находятся комплексы слизесодержащих клеток.

Плодовая оболочка представлена экзокарпием, у некоторых видов имеется ряд тонкостенных клеток мезокарпия и до пяти пучков остатков элементов проводящих пучков. Экзокарпий состоит из одного ряда тонкостенных основных клеток и комплексов слизесодержащих клеток, вытянутых вдоль оси семянки и часто равных ей по длине. Такое строение характерно для большинства видов секции: *A. argyi* (рис. 1, 14), *A. integrifolia* (рис. 1, 15), *A. mongolica* (рис. 2, 16), *A. koidzumii*, *A. leucophylla*, *A. stolonifera* (рис. 2, 17), *A. vulgaris* (рис. 2, 18), *A. sylvatica* (рис. 2, 19), *A. subulata* (рис. 2, 20), *A. tilesii*, *A. umbrosa* (рис. 2, 21). У семян *A. feddei* (рис. 2, 22), *A. selengensis* (рис. 2, 23), *A. rubripes* (рис. 2, 24) имеются клетки, подобные слизесодержащим, но семянки этих видов при смачивании не ослизняются. С помощью трансмиссионного электронного микроскопа нами изучено строение слизесодержащих клеток в перикарпии семян полыней (Яковлева и др., 2002). «Ослизнение» или «неослизнение» клеток и клеточных комплексов связано с толщиной кутикулы на поверхности комплекса слизесодержащих клеток и характером содержимого самих клеток.

В семянках *A. montana* (рис. 2, 25), *A. unalaskensis*, *A. opulenta* (рис. 2, 26) слизесодержащие клетки отсутствуют. Однако эпидерму плодовой оболочки этих видов составляют клетки, ориентированные в различных направлениях. Часть клеток вытянута вдоль оси семянки, часть – расположена под углом к ним. Плодовая оболочка семян этих видов мешковидная, большая воздушная полость отделяет ее от семени. Коробков (1981) полагает, что отсутствие слизи в клетках и наличие воздушных полостей является приспособлением к гидрохории. Однако *A. montana* произрастает не только на берегах водоемов, но и на лугах, полянах. По-видимому, у *A. montana* происходит расширение толерантности вида.

Семенная кожа у видов секции *Artemisia* состоит из сильно вытянутых вдоль оси семянки клеток экзотесты с окрашенными, слегка утолщенными стенками. Стенки утолщены неравномерно: наиболее толстые боковые и наружные тангенциальные, внутренние тангенциальные стенки тонкие. У большинства видов под экзотестой расположен ряд хорошо сохранившихся тонкостенных клеток мезотесты.

*A. stelleriana* – растение морских побережий с крупными (до 2,2 мм дл.) буро-серебристыми семянками. Наличие большой воздушной полости между плодовой и семенной оболоч-

ками у семян *A. stelleriana* Крашенинников (1958) рассматривал как показатель примитивности вида. Скульптура поверхности имеет черты, присущие семянкам, имеющим слизесодержащие клетки: между рядами клеток экзокарпия, вытянутыми вдоль оси семянки, находятся группы клеток с поперечным расположением (рис. 2, 27). В перикарпии этого вида имеются клетки с неравномерно утолщенными стенками – трахеидальные клетки, которые способствуют гидрохории. Выше указано, что Поляков (1961) выделил *A. stelleriana* в монотипную секцию *Stellerianum*, исходя из такой морфологической особенности строения семянки, как наличие мешкообразной плодовой оболочки. Однако подобное строение семян отмечено у ряда видов секции *Artemisia*, что не дает оснований выделять *A. stelleriana* в самостоятельную секцию. Мы оставляем данный вид в секции *Artemisia*.

**Секция *Abrotanum* (Hill.) Bess. (подрод *Artemisia*).** На территории ДВР произрастает 21 вид этой секции. Семянки исследованных видов разнообразны по величине, форме, окраске, строению экзокарпия. У большей части видов семянка около 2 мм длины, грушевидной формы (расширены вверху, сужены у основания). Окраска семян варьирует от темно- до светло-коричневой, у некоторых видов – серебристо-коричневая. Семянки большей части видов ослизняются при смачивании. По строению плодов виды секции *Abrotanum* относятся к нескольким группам.

**Первая группа.** Семянки грушевидные, поверхность продольно-штриховатая с крупными комплексами слизесодержащих клеток, сильно ослизняются. Экзокарпий состоит из крупных длинных комплексов слизесодержащих клеток и чередующихся с ними удлинёнными основными клетками экзокарпия. К этой группе видов относится большинство видов секции: *A. annua*, *A. sacrorum*, *A. messerschmidiana* (рис. 2, 28), *A. tanacetifolia* (рис. 2, 29), *A. keiskeana* (2, 30), *A. latifolia*, *A. laciniata* (рис. 3, 31). Среди этой группы выделяются виды, имеющие в плодовой оболочке секреторные каналы: *A. laciniata*, *A. latifolia*, *A. tanacetifolia*, *A. arctica* (Коробков, 1981). У *A. annua* плодовая оболочка очень тонкая, хорошо видны выступающие радиальные стенки клеток экзотесты (рис. 1, 12).

**Вторая группа.** Семянки *A. aurata* (рис. 3, 32) и *A. palustris* (рис. 3, 33) мелкие, грушевидные, темно-коричневые, с мелкими продольными ребрами. В статье Э.В. Бойко (1985) неверно указано строение семянки *A. palustris*.



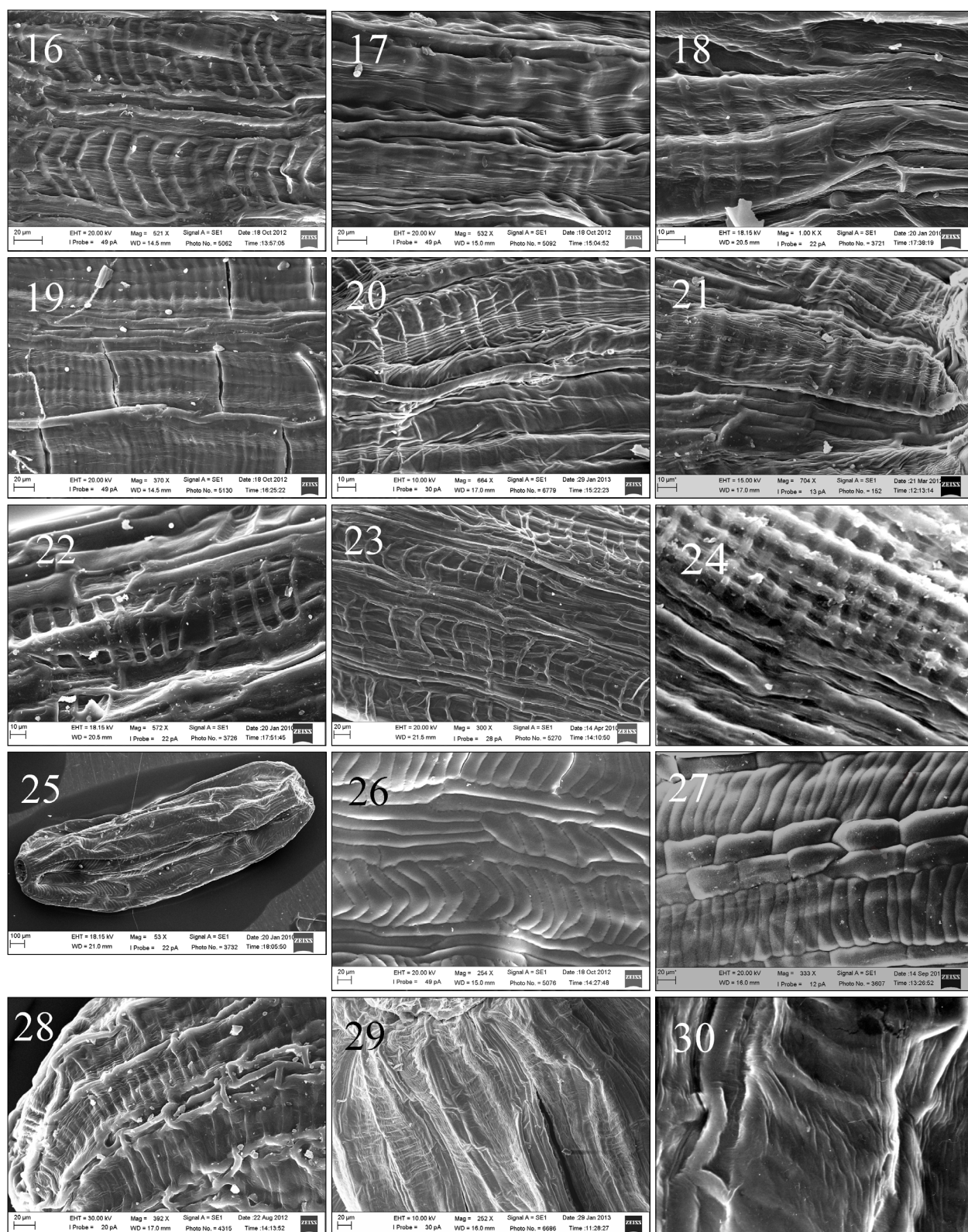


Рис. 2. Строение семян видов рода *Artemisia*: 16 – *A. mongolica*; 17 – *A. stolonifera*; 18 – *A. vulgaris*; 19 – *A. sylvatica*; 20 – *A. subulata*; 21 – *A. umbrosa*; 22 – *A. feddei*; 23 – *A. selengensis*; 24 – *A. rubripes*; 25 – *A. montana*; 26 – *A. opulenta*; 27 – *A. stelleriana*; 28 – *A. messerschmidiana*; 29 – *A. tanacetifolia*; 30 – *A. keiskeana*.

Плодовая оболочка обоих видов плотно прилегает к семени. Она состоит из одного ряда клеток экзокарпия. Клетки узкие, вытянутые вдоль оси семени. Наружные периклиальные стенки вогнутые, антиклиальные неравномерно утолщены, они придают семянке ребристость.

Третья группа. К этой группе относятся два вида – *A. globularia* (рис. 3, 34, 35) и *A. flava* (рис. 3, 36). Семянки этих видов довольно крупные, около 2 мм дл., штриховато-морщинистые, с железистыми трихомами, в перикарпии нет слизесодержащих клеток. Экзокарпий состоит

из однообразных тонкостенных клеток, слегка вытянутых вдоль оси семанки. На семанках *A. globularia* иногда находятся простые трихомы (рис. 3, 35).

Связующим звеном между первой и третьей группами является *A. furcata*. У этого вида, имеющего обширный ареал на северо-востоке Азии, нами обнаружены семанки, имеющие разное строение плодовой оболочки. Растения, произрастающие на Камчатке и Северных Курилах, имеют семанки, покрытые округлыми железистыми трихомами, в экзокарпии находятся комплексы слизесодержащих клеток разной длины (рис. 1, 1; 3, 37). У семян растений из Магаданской обл., Чукотки и Приморья железки не обнаружены, комплексы слизесодержащих клеток длинные (рис. 3, 38).

У *A. arctica* также обнаружена внутривидовая изменчивость в строении поверхности семанок. Семанки растений этого вида, собранные в Магаданской обл. и на о. Итуруп, ослизняются. То же наблюдается у семян близкого вида *A. punctigera* (рис. 3, 39), произрастающего на Сахалине. Семанки обоих видов имеют комплексы слизесодержащих клеток длинные, перемежающиеся рядами основных клеток экзокарпии. У растений *A. arctica*, собранных в Хабаровском крае (гора Ко), слизесодержащих клеток в экзокарпии нет (рис. 3, 40). Все клетки экзокарпии однообразные, вытянуты вдоль оси семанки, их длина в 5–10 раз превышает ширину. У исследованных нами семян наружные стенки клеток выпуклые, хорошо выражены границы клеток.

**Секция *Absinthium* (Hill.) DC. (подрод *Artemisia*).** Вопрос о выделении секции *Absinthium* в пределах подрода *Artemisia* до настоящего времени является спорным. Секция выделена на основании наличия опушения на ложе корзинки. Asa Gray (Gray, 1884) отметил, что у некоторых видов опушение отсутствует, и объединил секции *Abrotanum* и *Absinthium* в одну секцию *Euartemisia*. Н.М. Hall и F.C. Clements (1923) считали, что секция может быть сохранена только для практического удобства. Поляков (1961) приводит ряд аргументов, подтверждающих правомерность выделения секции *Absinthium* по комплексу признаков: опушенное цветоложе, шелковистое опушение вегетативных частей растения, наличие волосков на венчиках, и относит к этой секции 26 видов. Коробков (1981) считает, что вопрос о выделении секции окончательно не решен, но при обработке полыней северо-востока СССР он принимает секцию *Absinthium* и увеличивает ее объем за счёт вклю-

чения видов подсекции *Glomeratae* (Rydb.) Kogobkov, относимых ранее к секции *Abrotanum* (*A. glomerata*, *A. lagopus*, *A. senjavinensis*). Самостоятельность секции *Absinthium* признают Y. Ling (1991), И.М. Красноборов (1997). Во флоре ДВР произрастают 10 видов, которые Поляков (1961) относит к секции *Absinthium*. Мы рассматриваем в этой секции и виды подсекции *Glomeratae*, включенные Коробковым (1981).

Семанки секции разнообразны по морфологическим признакам и строению перикарпия и тесты. Они различны по форме: грушевидные (*A. austriaca*), ланцетовидные (*A. frigida*, *A. schmidtiana*). Их окраска варьирует от темно-коричневой (*A. lagopus*) до соломенно-желтой (*A. lagocephala*). Мелкие семанки у *A. austriaca* (0,8–0,4), крупные у *A. senjavinensis*, *A. glomerata* – 2,0–2,2 мм дл.

Для большинства видов секции характерно наличие в экзокарпии комплексов слизесодержащих клеток. У *A. austriaca* и *A. schmidtiana* (рис. 3, 41) комплексы слизесодержащих клеток хорошо выражены, длинные, перемежаются двумя рядами основных клеток экзокарпии. У *A. jacutica* количество рядов основных клеток экзокарпии до 5, сами клетки более широкие (рис. 3, 42). Семанки близких видов *A. sieversiana* (рис. 1, 13) и *A. absinthium* сильно ослизняются, форму комплексов слизесодержащих клеток и основных клеток экзокарпии трудно определить, так как на характер ультраструктуры поверхности семанок этих видов влияет строение экзотесты. Наружные периклиальные стенки клеток экзотесты вогнуты внутрь, антиклиальные стенки волнообразной формы сильно утолщены. Перикарпий представлен одним рядом тонкостенных клеток экзокарпии. Под влиянием строения семенной кожуры поверхность плода складчато-волнистая, что особенно выражено у семян *A. sieversiana*. У *A. frigida* (рис. 3, 43) внутренние структуры плода и семени на поверхности семанок проявляются слабо. Семанки *A. lagocephala* (рис. 3, 44) ослизняются, но слизесодержащих клеток мало, большую часть экзокарпии составляют основные клетки, их радиальные стенки равномерно слабо утолщены. Виды *A. glomerata*, *A. lagopus*, *A. senjavinensis*, которые Коробков (1981) выделил в подсекцию *Glomeratae* и перенес из секции *Abrotanum* в секцию *Absinthium*, по ультраструктуре поверхности семанок разнообразны. Экзокарпий *A. glomerata* (рис. 3, 45) представлен однообразными тонкостенными клетками, на ней расположены овальные железистые и редкие простые трихомы (рис. 1, 2). Семанки *A. lagopus* (рис. 4, 46) и *A. senjavinensis*

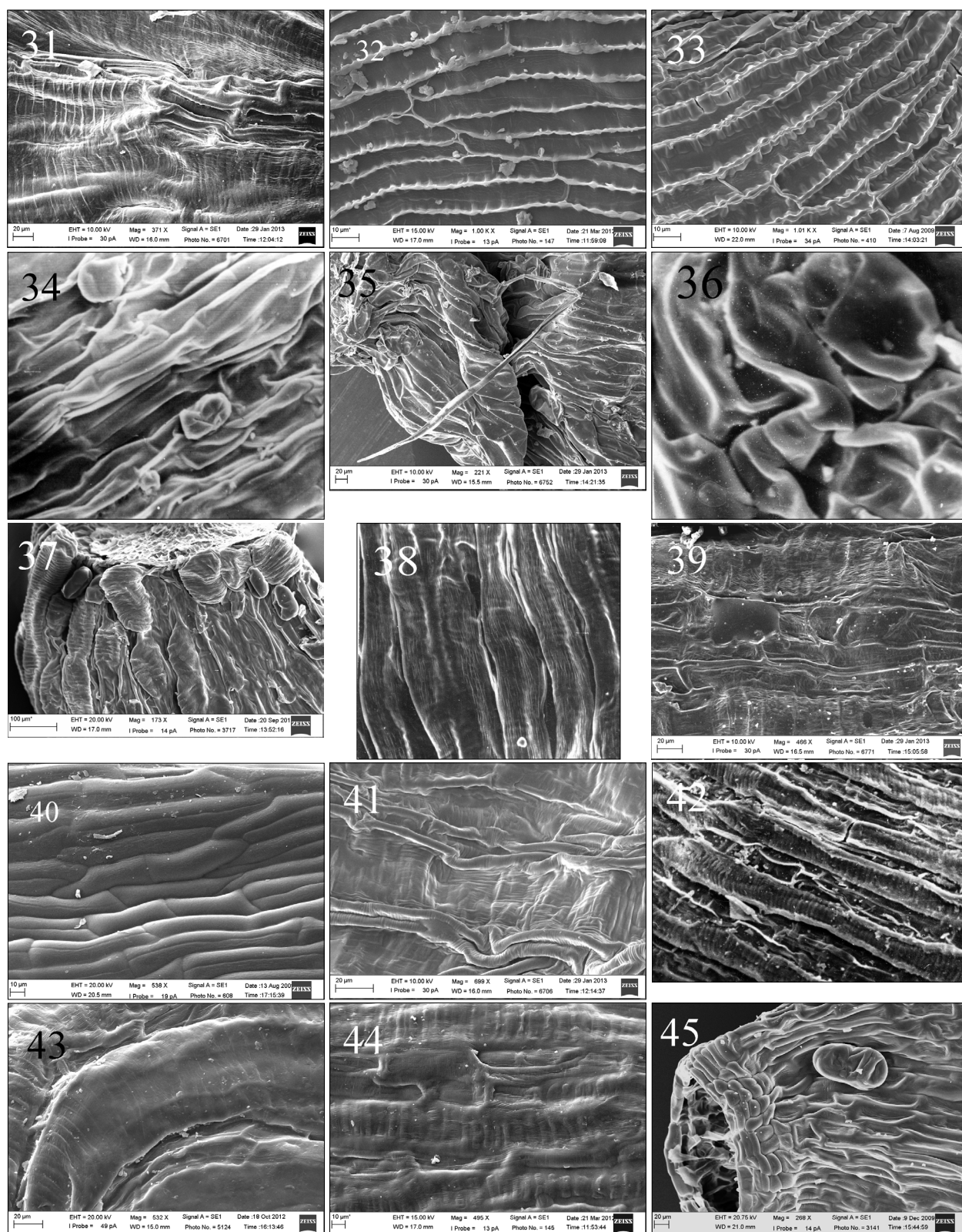


Рис. 3. Строение семян видов рода *Artemisia*: 31 – *A. laciniata*; 32 – *A. aurata*; 33 – *A. palustris*; 34 – *A. globularia* (железистые трихомы); 35 – *A. globularia* (простые трихомы); 36 – *A. flava*; 37 – *A. furcata* (Камчатская обл., пос. Ганалы); 38 – *A. furcata* (Магаданская обл., пос. Марково); 39 – *A. punctigera*; 40 – *A. arctica*; 41 – *A. schmidtiana*; 42 – *A. jacutica*; 43 – *A. frigida*; 44 – *A. lagocephala*; 45 – *A. glomerata*.

(рис. 4, 47) содержат длинные многоклеточные комплексы слизесодержащих клеток, которые перемежаются 1–3 рядами основных клеток экзозарпия. Семянки *A. senjavinensis* не выделяют

слизь при намачивании. Таким образом, виды, составляющие подсекцию *Glomeratae*, существенно различаются по строению скульптуры семян. Строение семян *A. glomerata* подобно

таковому *A. globularia* и близкого к нему вида *A. flava*. Семянки *A. senjavinensis*, *A. lagopus* и *A. jacutica* имеют тип строения, обнаруженный во всех секциях рода.

**Подрод *Dracunculus* Bess.** На территории ДВР произрастает 12 видов этого подрода. Семянки у большей части видов грушевидные, иногда ланцетовидные (*A. borealis*), от 0,6 (*A. capillaris*) до 1,9 мм дл. (*A. borealis*), от темно-коричневых (*A. desertorum*) до соломенно-желтых (*A. scoparia*). Плодовая оболочка тонкая, однорядная, плотно прилегает к семени. Клетки экзокарпия состоят из крупных длинных комплексов слизесодержащих клеток, расположенные между удлинёнными основными клетками. Семянки всех видов сильно ослизняются при смачивании водой.

Ультраструктура поверхности семян исследованных представителей подрода проявляет высокую степень сходства. Исследованию были подвергнуты виды как близкие между собой, так и более отдаленные, морфологически хорошо обособленные. Существенных качественных различий в ультраструктуре поверхности семян видов этого подрода нами не выявлено (*A. borealis*, рис. 4, 48; *A. japonica*, рис. 4, 49; *A. commutata*, рис. 4, 50; *A. desertorum*, рис. 4, 51; *A. dracunculus*, рис. 4, 52; *A. littorcola*, рис. 4, 53; *A. scoparia*, рис. 4, 54). Имеющиеся отдельные особенности в строении ультраструктуры поверхности семян некоторых видов (количество рядов основных клеток экзокарпия между комплексами слизесодержащих клеток, длина и ширина основных и слизесодержащих клеток, складчатость кутикулы) носят количественный (или неустойчивый) характер и не могут быть видовыми признаками.

Из подрода *Seriphidium* (Bess.) Roui нами исследован один вид – *A. leucodes*. Строение поверхности его семян подобно строению большинства видов рода: комплексов слизесодержащих клеток чередуются с 1–2 рядами основных клеток экзокарпия (рис. 4, 55).

**Заключение.** При исследовании ультраструктуры семян *Artemisia* нами выделено 4 типа строения поверхности (Бойко, 1994).

**I.** Большая часть комплексов слизесодержащих клеток равны по длине семени. Между ними расположены 2–3 (редко до 5) ряда основных клеток экзокарпия. Семянки при смачивании сильно ослизняются. Такое строение имеют многие виды из всех секций рода: *Artemisia* (*A. argyi*, *A. integrifolia*, *A. koidzumii*, *A. saitoana*, *A. stolonifera*, *A. subulata*, *A. sylvatica*, *A. umbrosa*);

*Abrotanum* (*A. keiskeana*, *A. laciniata*, *A. latifolia*, *A. laciniatifolia*, *A. maximoviciana*, *A. medioxima*, *A. messerschmidtiana*, *A. sacrorum*, *A. tanacetifolia*); *Absinthium* (*A. jacutica*, *A. kruhsiana*, *A. lagocephala*). Этот тип строения имеют все исследованные виды подрода *Dracunculus*: *A. borealis*, *A. capillaris*, *A. commutata*, *A. desertorum*, *A. dracunculus*, *A. japonica*, *A. limosa*, *A. littorcola*, *A. macilenta*, *A. mandshurica*, *A. pannosa*, *A. scoparia*, а также исследованный вид подрода *Seriphidium* – *A. leucodes*.

В пределах типа I выделено 3 подтипа.

**Подтип А.** Комплексы слизесодержащих клеток длинные, почти равны длине семени, между ними расположены 2–3(5) рядов основных клеток экзокарпия; слизевые клетки, составляющие комплексы слизесодержащих клеток, широкие, у сухих семян содержимое клеток не выражено; при смачивании семени слизь (если она есть в слизесодержащих клетках) не выходит за пределы клеток, семянка не ослизняется. Такое строение обнаружено у нескольких видов секции *Artemisia*: *Artemisia feddei*, *A. mongolica*, *A. leucophylla*, *A. vulgaris*, *A. selengensis*.

**Подтип Б.** Комплексы слизесодержащих клеток равны длине семени, между ними 4–6 рядов основных клеток экзокарпия; из-за характерного очертания клеток экзотесты поверхность семени имеет муаровый рисунок; семянка сильно ослизняется (*Artemisia sieversiana*, *A. absinthium*).

**Подтип В.** Комплексы слизесодержащих клеток равны длине семени, границы составляющих их клеток малозаметны; основные клетки экзокарпия расположены в один ряд между слизесодержащими; ультраструктура поверхности семени определяется не только перикарпием, но и сильно выступающими радиальными стенками экзотесты; семянка сильно ослизняется (*A. annua*).

**II.** Скульптура поверхности семян *A. montana*, *A. unalaskensis*, *A. opulenta*, *A. stelleriana* подобна скульптуре семян, имеющих слизесодержащие клетки. Полости клеток экзокарпия этих видов заполнены воздухом, при смачивании семени не ослизняются. Наличие больших воздушных полостей между перикарпием и тестой и заполненных воздухом клеток перикарпия предполагает водный путь распространения плодов. *A. stelleriana* – растения морских побережий. *A. montana*, *A. unalaskensis* и *A. opulenta* – виды с широкой экологической амплитудой.

**III.** *Artemisia aurata* и *A. palustris* (секция *Abrotanum*) являются наиболее обособленными

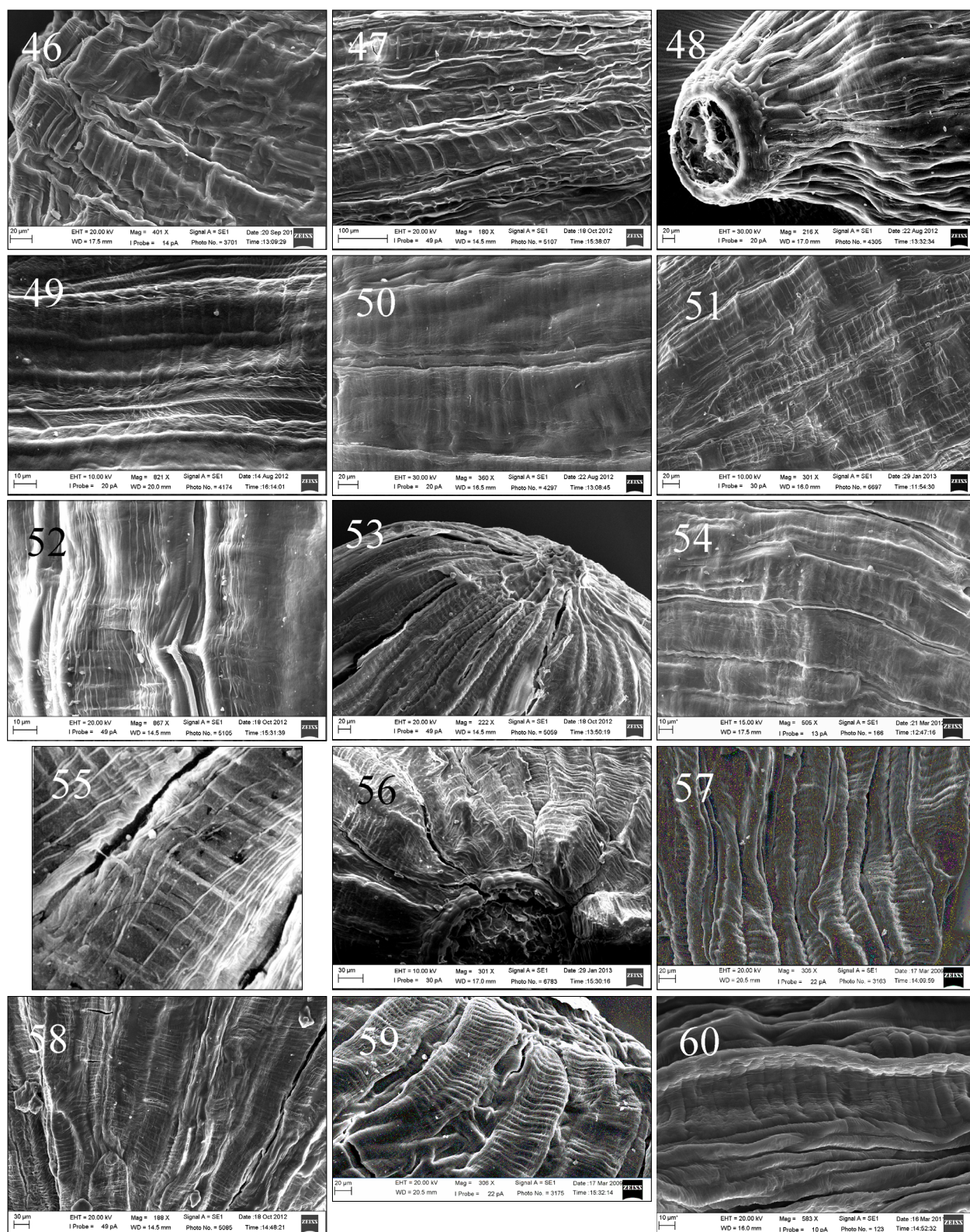


Рис. 4. Строение семянков видов *Artemisia* и близких родов: 46 – *A. lagopus*; 47 – *A. senjavinensis*; 48 – *A. borealis*; 49 – *A. japonica*; 50 – *A. commutata*; 51 – *A. desertorum*; 52 – *A. dracuncululus*; 53 – *A. littoricola*; 54 – *A. scoparia*; 55 – *A. leucodes*; 56 – *Neopallasia pectinata*; 57 – *Ajania pallasiana*; 58 – *Filifolium sibiricum*; 59 – *Chrysanthemum chanetii*; 60 – *C. coronarium*.

по скульптуре перикарпия. Семянки не имеют слизесодержащих клеток. Основные клетки экзокарпия однообразные, вытянуты вдоль оси семянки, их антиклинальные стенки неравномерно утолщены (четковидное утолщение).

**IV.** Поверхность семянки представлена однообразными, слабо вытянутыми основными клетками экзокарпия. На поверхности семянок находятся сидячие железистые трихомы, они расположены по поверхности равномерно или

более плотно у вершины плодов. Такое строение имеют семянки *Artemisia glomerata*, *A. flava* и *A. globularia*.

*Artemisia arctica* и *A. furcata* по строению семянков нельзя отнести к какому-либо типу. Строение семянков значительно варьирует в зависимости от части ареала, где произрастает растение. У *A. arctica* слизесодержащие клетки отсутствуют или имеются, варьирует их длина. Семянки *A. furcata* всегда имеют комплексы слизесодержащих клеток, варьирует их длина, покрыты многочисленными или единичными железками, которые иногда отсутствуют. Строение семянков *A. insulana* включается в амплитуду варьирования *A. furcata*. *Artemisia arctica* и *A. furcata* по строению семянков являются переходными между видами, отнесенными к типу I и типу III.

По результатам исследования видов рода *Artemisia* можно заключить, что семянки полыней разнообразны по карпологическим признакам. Для видов рода характерны голые семянки; исключение составляют *A. furcata*, *A. flava*, *A. globularia* и *A. glomerata*, у которых обнаружены железистые и/или простые трихомы. В перикарпии ряда видов находятся секреторные каналы. Отмечено значительно варьирование строения семянков, собранных в разных частях ареала, для некоторых видов с широким распространением. Для большинства видов характерно наличие комплексов слизесодержащих клеток в экзокарпии, что проявляется в ослизнении семянков при

увлажнении. Ослизнение семянков – показатель приспособленности к засушливым условиям произрастания. Потеря способности к ослизнению семянков при смачивании (*A. rubripes*, *A. feddei* и др.), вероятно, произошла при освоении полынями мезофильных местообитаний, а также при выходе отдельных видов на морское побережье и распространение диаспор водой (*A. stelleriana*, *A. opulenta*). Исследование строения семянков *A. stelleriana* не выявило наличия в перикарпии слизи. Строение семянков *A. stelleriana* подобно строению, отмеченному у ряда видов секции *Artemisia*, и не дает оснований для выделения этого вида в самостоятельную секцию. Ни один из выделенных типов строения поверхности семянков не является характерным для какой-либо отдельной секции. Наличие комплексов слизесодержащих клеток не является признаком рода, так как подобные комплексы клеток характерны и для других таксонов трибы *Anthemideae* (*Neopallasia pectinata*, рис. 4, 56; *Ajanian pallasiana*, рис. 4, 57; *Filifolium sibiricum*, рис. 4, 58; *Leucanthemum vulgare*, *Matricaria re-cutita*, *M. matricarioides*, некоторые виды рода *Chrysanthemum*, рис. 4, 59, 60).

**Благодарности.** Автор выражает благодарность П.Г. Горовому за помощь в подготовке статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Дальневосточного отделения РАН (проекты № 12-04-01325, 12-III-A-06-104).

## ЛИТЕРАТУРА

- Амельченко В.П.** Биосистематика полыней Сибири. – Кемерово: КРЭОО Ирбис, 2006. – 238 с.
- Бойко Э.В.** К систематике *Artemisia aurata* Kom. и *A. palustris* L. (*Asteraceae*) // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 7. – С. 923–925.
- Бойко Э.В.** К таксономии полыни Гмелина *Artemisia gmelinii* (*Asteraceae*) и близких к ней видов // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – С. 110–115.
- Бойко Э.В.** Морфолого-анатомическое строение и ультраструктура поверхности семянков видов рода *Artemisia* секции *Artemisia* (*Asteraceae*) // Современные проблемы экологической анатомии растений: Мат. II всесоюз. совещ. по экол. анатомии растений, 10–16 сентября 1990 г. – Владивосток: ДВГУ, 1990. – С. 21–22.
- Коробков А.А.** Морфолого-анатомические особенности семянков полыней (*Artemisia* spp.) северо-востока СССР // Бот. журн., 1973. – Т. 58, № 9. – С. 1302–1315.
- Коробков А.А.** Полыни северо-востока СССР. – Л.: Наука, 1981. – 120 с.
- Коробков А.А.** Род Полынь – *Artemisia* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1992. – Т. 6. – С. 120–161.
- Красноборов И.М.** *Artemisia* – Полынь // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1997. – Т. 13. – С. 90–141.
- Крашенинников И.М.** Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* в советской Арктике // Советская ботаника, 1943. – № 5. – С. 3–22.
- Крашенинников И.М.** Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии // Мат. по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л., 1946. – Вып. 2. – С. 87–196.
- Крашенинников И.М.** Роль и значение Ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia* // Мат. по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л., 1958. – Вып. 3. – С. 62–128.

**Носова Л.И.** О гетерокарпии семян полыни розоцветковой *Artemisia rhodantha* Ruprecht на Памире // Известия АН ТаджССР. Отдел биол. наук, 1971. – № 3 (44). – С. 13–17.

**Поляков П.П.** Материалы к систематике рода полынь *Artemisia* L. // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР, 1961. – Т. 11. – С. 134–177.

**Поляков П.П.** Систематика и происхождение сложноцветных. – Алма-Ата.: Наука, 1967. – 336 с.

**Яковлева О.В., Коробков А.А., Бойко Э.В.** Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семян некоторых видов *Artemisia* (Asteraceae) // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 9. – С. 1–9.

**Abid R., Qaiser M.** Cypsela morphology and its taxonomic significance of the genus *Artemisia* L. (*Anthemideae* – Asteraceae) from Pakistan // Pakistan Journal of Botany, 2008. – Vol. 40 (5). – P. 1827–1837.

**Besser W.** Monographie des Armoisies (*Absinthium* Gartn.) // Bull. Soc. Nat. Moscou, 1829. – Vol. 1. – P. 219–265.

**Besser W.** De *Seriphidiis* seu de sectione III *Artemisiarum* Linnaei. Dissertatio botanica // Bull. Soc. Nat. Moscou, 1834. – Vol. 7. – P. 5–46.

**Besser W.** *Dracunculi* seu de sectione IV et ultima *Artemisiarum* Linnaei // Bull. Soc. Nat. Moscou, 1835. – Vol. 8. – P. 3–97.

**Boyko E.V.** Fruit coat anatomy and ultrasculpture in the genus *Artemisia* of Russian Far East // Compositae. Systematics. Biology. Utilization. Intern. / Compositae Conf. Kew (24 July – 5 August 1994). – Kew; London, 1994. – P. 78.

**Bremer K.** Asteraceae: Cladistics and Classification. – Portland (Oregon): Timber Press, 1994. – 752 p.

**De Candolle A.P.** Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. – Paris: Treuttel et Würtz, 1837. – Т. 6. – 663 p.

**Hall H.M., Clements F.C.** The phylogenetic method in taxonomy: the North American species of *Artemisia*, *Chrysothamnus*, and *Atriplex* // Carnegie Inst. Publ. Washington, 1923. – № 326. – 355 p.

**Hultén E.** Flora of Kamtchatka and the adjacent Islands. – Stockholm, 1930. – Vol. 4. – S. 1–358.

**Konowalik K., Kreitschitz A.** Morphological and anatomical characteristics of *Artemisia absinthium* var. *absinthium* and its Polish endemic variety *A. absinthium* var. *calcigena* // Plant Systematics and Evolution, 2012. – Vol. 298, № 7. – P. 1325–1336.

**Kreitschitz A., Vallès J.** Achene morphology and slime structure in some taxa of *Artemisia* L. and *Neopallasia* L. (Asteraceae) // Flora, 2007. – Vol. 202. – P. 570–580.

**Ling Y.** *Artemisia*, *Seriphidium* // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. – Beijing: Science Press. – Т. 76 (2). – 321 p. (in Chinese).

**Oberprieler Ch., Vogt R., Watson L.E.** Compositae: tribe *Anthemideae* // Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 8. Flowering Plants, Eudicots, Asterales / J.W. Kadereit, C. Jeffrey (eds.). – Berlin [etc.]: Springer, 2007. – P. 342–374.

**Ouyahya A.** Etude anatomique preliminaire des akenes de quelques *Artemisia* dans le bassin mediterraneen occidental // Compositae Newsletter, 1995. – № 26. – P. 40–48.

**Ouyahya A., Viano J.** Contribution à l'étude morphologique et biométrique des akènes de taxones endémiques marocains du genre *Artemisia* // Lagasalia, 1984. – Т. 12, № 2. – P. 223–228.

**Valles J., Torrell M., Garnatje T., Garcia-Jacas N., Vilatersana R., Susanna A.** Genus *Artemisa* and its allies, phylogeny of the subtribe *Artemisiinae* (Asteraceae, *Anthemideae*) based on nucleotide sequences of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers (ITS) // Plant Biology, 2003. – Vol. 5. – P. 274–284.

**Watson L.E., Bates P.L., Evans T.M., Unwin M.M., Estes J.R.** Molecular phylogeny of subtribe *Artemisiinae* (Asteraceae), including *Artemisia* and its allied and segregate genera // BMC Evolutionary Biology, 2002. – Vol. 2. – Art. 17.