

УДК 582.998:581.47+581.8

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

Е. В. Новожилова<sup>1,2\*</sup>, Э. В. Бойко<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> ФГБУН «Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН»,  
пр. 100 лет Владивостоку, 159, г. Владивосток, 690022, Россия

<sup>2</sup> E-mail: n.e.v.a.0@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4794-9216>

<sup>3</sup> E-mail: boyachen@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3364-6313>

\* Автор для переписки

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

**Аннотация.** Настоящая работа является продолжением серии наших исследований морфолого-анатомического строения семянков семейства Asteraceae. В статье представлены результаты изучения семянков шести видов рода *Olgaea* Iljin трибы *Cardueae* Cass. (*O. baldschuanica* (C. Winkl.) Iljin, *O. leucophylla* (Turcz.) Iljin, *O. lomonossowii* (Trautv.) Iljin, *O. nidulans* (Rupr.) Iljin, *O. pectinata* Iljin, *O. tangutica* Iljin) методами световой и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Карпологическое исследование позволило выявить специфические признаки видов рода *Olgaea*: форма семянки, скульптура поверхности перикарпия, отсутствие (или присутствие) коронки и карпоподиума, соотношение толщины перикарпия и экзотесты, количество рядов и характер утолщения стенок клеток мезокарпия, наличие или отсутствие эндокарпия, форма и размер клеток экзотесты, коэффициент их палисадности (соотношение длины радиальных стенок к длине тангентальных). Семянки видов рода *Olgaea* имеют значительные различия, что свидетельствует о неоднородности рода и необходимости его ревизии. На основании полученных данных и опубликованных ранее результатов исследования (Novozhilova, Boyko, 2019) проведен сравнительный анализ морфолого-анатомических признаков семянков представителей родов *Olgaea* и *Alfredia* Cass., который выявил основные различия в строении семянков этих двух родов. Установлено, что семянки *Olgaea* и *Alfredia* имеют различное строение, в связи с чем нецелесообразно объединение их в единый род.

## Morphological and anatomical structure of cypselas of species of the genus *Olgaea* (Asteraceae: *Cardueae*)

E. V. Novozhilova, E. V. Boyko

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

**Keywords:** anatomy, Asteraceae, cypselas, morphology, *Olgaea*, SEM, systematics.

**Summary.** This paper is a continuation of a series of our investigation of the morphological and anatomical structure of the cypselas of the family Asteraceae. The article presents the results of an investigation of the morphological and anatomical structure of the cypselas of 6 species of the genus *Olgaea* Iljin of the tribe *Cardueae* Cass. (*O. baldschuanica* (C. Winkl.) Iljin, *O. leucophylla* (Turcz.) Iljin, *O. lomonossowii* (Trautv.) Iljin, *O. nidulans* (Rupr.) Iljin, *O. pectinata* Iljin, *O. tangutica* Iljin) by light and scanning electron microscopy (SEM). The carpological examination

of the cypsela revealed specific features of the species of the genus *Olgaea*: the shape of the cypselas, the sculpture of the surface of the pericarp, the absence (or presence) crowns and carpopodium, the ratio of the thickness of the pericarp and exotesta, the number of rows and the nature of thickening of the walls of mesocarp cells, the presence or absence of endocarp, the shape and size of exotesta cells, the coefficient of their palisade (the ratio of the length of the radial walls to the length of the tangent). Cypsela of *Olgaea* species have significant differences, which indicates the heterogeneity of the genus and the need for its revision. Based on the data obtained and the previously published results of the study (Novozhilova, Boyko, 2019), a comparative analysis of the morphological and anatomical features of the cypsela of representatives of the genera *Olgaea* and *Alfredia* Cass. was carried out, which revealed the main differences in the structure of the cypsela of these two genera. It was found that the cypsela *Olgaea* and *Alfredia* have different structures, and therefore it is inappropriate to combine them into one genus.

## Введение

### Обзор работ о статусе рода *Olgaea*

Род *Olgaea* Iljin относится к подтрибе *Cardueae* (триба *Cardueae* Cass.), в мировой флоре насчитывает 16 видов (Susanna, Garcia-Jacas, 2007). Растения представляют собой многолетние травы, с кожистыми, зубчато- или перисто-раздельными листьями от линейных до эллиптических, с колючими зубцами или сегментами. Соцветия одиночные или немногочисленные, оберстки колокольчатые или яйцевидные. Цветоложе густо щетинистое, венчики от фиолетовых до синих. Цветки многочисленные, обоеполые, с трубчатými пятнадцатерезанными венчиками и долями, на верхушке немного крючковидно внутрь загнутыми. Тычиночные нити голые.

Впервые род *Olgaea* в качестве самостоятельного был описан М. М. Ильиным (Iljin, 1922) в работе “*Olgaea* genus novum ex Asia centrali” на основе видов, выделенных из рода *Carduus* L. Род *Carduus* большей частью средиземноморский, слабо представленный в Средней, Центральной и Восточной Азии. Виды рода *Olgaea* имеют ограниченный ареал, произрастают в Афганистане, Центральной и Восточной Азии (Китай, Монголия, Россия), причем два вида из 16 являются эндемиками Китая (Zhu, Werner, 2011). В *Olgaea* Ильин (Iljin, 1922) включил 9 видов из рода *Carduus* и описал два новых вида (*O. roborowskyi* Iljin, *O. tangutica* Iljin). В описании нового вида *O. tangutica* он отметил, что данный вид близок *O. lomonossowii* (Trautv.) Iljin, но имеет более ветвистый, ширококрылатый стебель, мелкие листья, короткие придатки пыльников. Виды викарные, *O. tangutica* произрастает в Китае (Zhu, Werner, 2011), а *O. lomonossowii* в Монголии.

Ильин (Iljin, 1922) разделил род *Olgaea* на секции: *Apteron* Iljin и *Pterocaulon* Iljin. Характерными особенностями видов секции *Apteron* являются отсутствие крыльев на стебле, густое

опушение корзинок (за исключением *O. baldshuanica* (C. Winkl.) Iljin), слегка неравномерно пятнадцатерезанный венчик. К этой секции он отнес восемь азиатских видов, указав место их произрастания в следующих регионах: Зеравшан, Бухара, Тянь-Шань, Памир, Тибет. У видов секции *Pterocaulon* стебель крылатый, соцветия без густого паутинистого опушения, венчики коротко пятнадцатерезанные. К данной секции Ильин (Iljin, 1922) отнес три вида, произрастающих в Китае и Монголии.

Роду *Olgaea* близок род *Alfredia* (Garcia-Jacas et al., 2008). В работе «Обзор видов родов *Olgaea* Iljin и *Alfredia* Cass.» Ильин (Iljin, 1924) показал отличия этих родов от *Carduus* (строение отгиба венчика, морфологическое строение тычиночных нитей, длина, цвет и тип щетинок хохолка семянки, внешнее строение семянки), обосновав целесообразность признания *Alfredia* и *Olgaea* как самостоятельных родов. М. Kitagawa (1934) проанализировал взаимоотношения близкородственных родов *Alfredia*, *Carduus* и *Olgaea* в связи с описанным ранее S. Kitamura (1933) новым видом *Synurus diabolicus* Kitam. и установил, что этот вид является синонимом *O. lomonossowii*. Позднее S. Kitamura (1934) в работе “Compositae Novae Japonica VII” на основе *O. lomonossowii* описал новый монотипный род *Takeikadzuchia* Kitag. et Kitam., ныне сведенный многими исследователями в синонимы *Olgaea*. А. Susanna и N. Garcia-Jacas (2007) признают самостоятельность монотипного рода *Takeikadzuchia*, но указывают со ссылкой на K. Bremer (1994), что, вероятно, род является синонимом *Olgaea*. Однако венчики видов *Olgaea* зигоморфные, в то время как у *Takeikadzuchia* они были описаны как актиноморфные. Позднее Garcia-Jacas et al. (2008) на основании молекулярных исследований установили, что *Takeikadzuchia* является частью *Olgaea* s. l., а именно, род проявляет близкородственную связь с *O. leucophylla* (Turcz.) Iljin, а морфологические признаки *Takeikadzuchia* находятся в пре-

делах изменчивости рода *Olgaea* и многолетних видов родов группы *Onopordum*.

S. M. A. Kazmi (1963, 1964) полагал, что виды рода *Alfredia* и *Olgaea* не имеют значительных морфологических отличий от *Carduus*, достаточных для признания их в качестве самостоятельных. Роды *Alfredia* и *Olgaea* он включил в род *Carduus* в качестве подрода *Alfredia* (Cass.) Kazmi с секциями *Apteron*, *Pterocaulon* и *Alfredia*. М. М. Ильин и Г. Л. Семидел (Iljin, Semidel, 1963) во «Флоре СССР» приняли *Olgaea* как самостоятельный род, относящийся к подтрибе *Carduinae* Dumort. С. В. Смирнов (Smirnov, 2001) привел основные различия родов *Alfredia*, *Olgaea* и *Carduus* (строение придатков листочков обертки, тычиночных нитей, придатков пыльников, хохолка и семянки). До настоящего времени остается дискуссионным вопрос о самостоятельности рода *Olgaea*.

В таксономии представителей трибы *Cardueae* широко используются карпологические данные (Dittrich, 1977; Häffner, 2000; Zarembo, Boyko, 2008; Talukdar, 2013; Ozcan, 2017; Ozcan,

Akinci, 2019). Основное внимание в исследованиях строения семянки данной трибы уделяется строению экзотесты. В настоящей работе приводятся результаты изучения морфолого-анатомического строения семянки шести видов рода *Olgaea* с целью выявления характерных диагностических признаков рода и возможности использования полученных данных в решении вопросов таксономии.

### Материал и методы

Материалом для карпологического исследования послужили образцы растений Гербариев ФГБУН «Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН» (LE), ФГБУН «Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН» (МНА). В данной работе мы придерживаемся системы семейства Asteraceae, принятой в сводке “The families and genera of vascular plants” (Kadereit, Jeffrey, 2007). Список исследованных образцов, место и дата их сбора указаны в таблице 1.

Таблица 1

Список исследованных образцов видов *Olgaea*

Таксон	Место и дата сбора
Sect. <i>Apteron</i>	
<i>O. baldschuanica</i> (C. Winkl.) Iljin	№ 3108*. Таджикская ССР, сев. оконечность хр. Арук-Тау, окр. Ганжина. 03 X 1953. Никитин (МНА)
<i>O. nidulans</i> (Rupr.) Iljin	№ 3110. Северный склон хребта Алатау, верховье реки Шайлы (бассейн реки Чан-Кзыл-ей). 07 IX 1952. Н. Кожевников (МНА)
<i>O. pectinata</i> Iljin	№ 3112. Южно-Казахстанская обл., Западный Тянь-Шань, Таласский Алатау, ущелье Киш-Копетдаг, щебнистый склон, 1600 м. 04 IX 1947. В. Н. Ворошилов (МНА)
Sect. <i>Pterocaulon</i>	
<i>O. leucophylla</i> (Turcz.) Iljin	№ 2970 МНР, Восточно-Гобийский аймак, Урген-Цецерлик сомон, ур. Саин-усу, 40 км СВ Саин-Шанды. 28 VIII 1940. А. А. Юнатов (LE)
<i>O. tangutica</i> Iljin	№ 2971. Chine borealis, prov. Kansu, in pago Кань-Чуань. 19 IX 1886. G. N. Potanin (LE)
<i>O. lomonossowii</i> (Trautv.) Iljin	№ 2974. Монголия, Дариганга, к востоку от Молцук-сумэ, склон горы Баин-тологой. 25 IX 1931. Е. Победимова (LE)

Примеч.: в таблице указаны номера образцов, хранящихся в коллекции семянки ФГБУН Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН.

Фотографии внешнего вида семянки выполняли с помощью бинокля Stereo Discovery V12 (Carl Zeiss). Строение семянки 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 семянки, внутренняя сторона перикарпия, поверхность и сколы тесты (семенная кожура), эндосперм) напыляли хромом в вакууме с помощью Quorum technology Q150T ES. Строение и микроскульптуру поверхности изучали по препаратам участков средней части семянки в трехкратной повторности с по-

мощью 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».

### Результаты исследований

**Общая характеристика семян рода *Olgaea*.** Основные морфолого-анатомические признаки семян приведены в таблице 2.

**Морфологическое строение семян.** Размеры семян у исследованных видов варьируют в широких пределах. Самые мелкие семянки характерны для *O. tangutica* 4,8–5,1 мм дл., наиболее крупные у *O. baldschuanica* 8,5–10,0(12,0) мм дл. В поперечном сечении в средней части семянки овально-уплощенные, ближе к верхушке четырехгранные, размеры в поперечном сечении от 0,5–0,8 мм до 2 мм по короткой оси и от 1,5–2,5(4,0) мм по длинной оси. По форме семянки также значительно различаются. Так, у *O. baldschuanica* (рис. 1Аа) и *O. pectinata* (рис. 1Ва) из секции *Apteron* семянки цилиндрические, суженные к основанию, узко-эллипсоидные, слегка сжатые, иногда серповидно изогнуты, а у *O. nidulans* (рис. 1Ба) из этой же секции, а также у *O. lomonossowii* (рис. 2Ва) из секции *Pterocaulon* они обратноконические или клиновидные. Семянки *O. tangutica* (рис. 2Ба) из секции *Pterocaulon* обратнойцевидные, у *O. leucophylla* (рис. 2Аа) цилиндрические, суженные к основанию. Цвет и характер поверхности семян также разнообразны. Семянки *O. nidulans* темно-коричневые, с темными пятнами, бугристо-ямчатые (рис. 1Ба), у остальных видов они от соломенного до буро-коричневого цвета, с тонкой продольной штриховатостью. Апикальная часть семян также отличается разнообразием у исследованных представителей рода *Olgaea*. Так, у *O. nidulans* (рис. 1Бб, 3А) апикальная часть семянки округлая, без зубцов, у *O. baldschuanica* окраина верхушки с оттянутым краем, неровная (рис. 1Аб), с мелкими (*O. leucophylla* – рис. 2Аб; *O. lomonossowii* – рис. 2Вб) или крупными зубцами (*O. tangutica* – рис. 2Бб, 3В). Наиболее хорошо выражены острые зубцы у *O. pectinata* (рис. 1Вб, 3Б), формирующие коронку. Площадка прикрепления семян к ложу корзинки у видов секции *Apteron* слегка скошенная (рис. 1Ав, Вв) или иногда почти прямая у *O. nidulans* (рис. 1Бв); у видов секции *Pterocaulon* – боковая (рис. 2Ав, Бв, Вв). Карпоподиум (зона отделения семян

от ложа корзинки) у *O. nidulans* отсутствует (рис. 3Д), слабо выражен (*O. baldschuanica* – рис. 3Г; *O. pectinata*, *O. lomonossowii* – рис. 3З) или хорошо выражен у *O. leucophylla* (рис. 3Е) и *O. tangutica* (рис. 3Ж). Карпоподиум состоит из многих рядов клеток и асимметричен вне зависимости от расположения семянки на ложе корзинки, его диаметр такой же, как диаметр основания семянки. Клетки, слагающие карпоподиум, светлые, их наружные периклиальные стенки выпуклые у *O. baldschuanica* (рис. 4А), *O. pectinata* (рис. 4В), *O. leucophylla* (рис. 4Г), *O. lomonossowii* (рис. 4Е) или вогнутые у *O. tangutica* (рис. 4Д). Границы клеток хорошо выражены. У *O. nidulans* (рис. 4Б) клетки базальной части слабо отличаются от клеток экзокарпия средней части семянки.

Поверхность семянки у видов коротко- или удлинненно-ячеистая (рис. 5А–Е), антиклинальные стенки клеток экзокарпия погруженные, хорошо выражены, периклиальные сглаженные или слабо морщинистые. Поверхность семян *O. baldschuanica*, наряду с удлиненными клетками, характеризуется наличием крупных, специфических прямоугольных клеток (рис. 5А) с гладкой наружной периклиальной стенкой.

Хохолок грязновато-желтый, густой, опадающий, отделяется хорошо и полностью, многорядный (3–5 рядов), с ломкими, зазубренными на вершине щетинками, спаянными в основании в кольцо. Щетинки внутреннего круга шире и в два раза длиннее наружных.

**Анатомическое строение семян.** Сравнительная характеристика семян видов рода *Olgaea* приведена в таблице 2.

**Перикарпий.** Зрелый перикарпий представлен однорядным экзокарпием, многорядным мезокарпием и однорядным эндокарпием. Для семян видов рода *Olgaea* характерны развитые в разной степени перикарпий и теста. Толщина перикарпия у зрелой семянки колеблется от 20–25 мкм до 100–120 мкм в межреберных участках, от 75 до 400 мкм в ребрах, что определяет возникновение на поверхности семянки мелких продольных ребер, которые сформированы за счет проводящих пучков и нескольких дополнительных рядов клеток мезокарпия. У исследованных нами видов соотношение толщины перикарпия и экзотесты варьирует значительно. У *O. baldschuanica* (рис. 6А) и *O. lomonossowii* (рис. 7Ж) в равной степени развиты перикарпий и теста. У *O. nidulans* (рис. 6В) и *O. pectinata*

(рис. 6Ж) наблюдается хорошо развитый перикарпий, который значительно превышает толщину тесты. Противоположная ситуация выявлена у *O. leucophylla* (рис. 7А) и *O. tangutica* (рис. 7Е), у которых клетки экзотесты хорошо развиты. В межреберных участках семянков этих видов высота клеток экзотесты может в 2–6 раз превышать толщину перикарпия (поперечный срез). Клетки экзокарпия у исследованных видов не имеют единообразного строения. Экзокарпий *O. baldschuanica*, *O. pectinata*, *O. tangutica* образован удлинненно-продолговатыми или овальными клетками, вытянутыми в тангентальном направлении на поперечном и продольном срезах, 10–25 мкм дл., 4–20 мкм выс. (поперечный срез). У *O. baldschuanica* клетки экзокарпия неоднородны. Наряду с мелкими овальными клетками имеются крупные клетки с утолщенными стенками (рис. 6Аа). У *O. nidulans* (рис. 6Д) клетки экзокарпия овальной формы, с утолщенной наружной стенкой и тонкими радиальными стенками, которые в основном деформированы. На поперечном срезе клетки экзокарпия *O. lomonossowii* имеют округлую форму (рис. 7Ж), но на продольном срезе клетки прямоугольные, крупные 10–18 мкм дл., 10–14 мкм выс., ориентированы в тангентальном направлении (рис. 7З). Кутикла у исследованных видов *Olgaea* в основном тонкая (1)2–3 мкм. Мезокарпий у большинства видов однообразный и состоит из трахеидальных клеток со спиралевидно утолщенными или перфорированными стенками (рис. 8А, Б). Мезокарпий *O. lomonossowii* дифференцирован на 2 зоны: периферическая состоит из 2–3 рядов крупных округлых тонкостенных клеток (поперечный срез) до 40 мкм в диаметре с темным содержимым (рис. 7Ж, 3); внутренняя зона состоит из более мелких трахеидальных клеток 10–15 мкм в диаметре (поперечный срез) со спиральными утолщениями (продольный срез) (рис. 7З).

В межреберных участках у видов рода *Olgaea* клетки мезокарпия формируют от 2–3 до 10–12 рядов, в ребрах количество рядов клеток увеличивается до 20–30. На поперечном срезе трахеидальные клетки округлой или овальной формы, значительно варьируют по размерам от 8–10 мкм у *O. pectinata* до 15–30 мкм в диаметре у *O. lomonossowii*. Вокруг проводящих пучков клетки мезокарпия более мелкие. Проводящие пучки коллатерального типа находятся во внутренней зоне мезокарпия. В клетках мезокарпия *O. baldschuanica*, *O. nidulans*, *O. leucophylla* и *O. tangutica* находится темное содержимое.

Хорошо выраженный эндокарпий у семянков сложноцветных встречается редко. У большинства исследованных нами видов семейства Asteraceae при созревании семянков клетки эндокарпия облитерируются, клеточная полость смыкается, но стенки клеток сохраняются, они тонкие или слабо утолщенные. На облитерацию или полное разрушение клеток эндокарпия указывают исследователи семянков видов из различных триб семейства Asteraceae (*Cichorieae*, Pandey et al., 1978; Sennikov, Illarionova, 2001; *Senecioneae*, Konechnaya, 1981; Illarionova, 2008; *Eupatorieae*, Ritter, Miotto, 2006; Marzinek et al., 2008; *Heliantheae*, Garg, Sharma, 2007; Julio 2008; *Astereae*, Julio, 2008; *Vernonieae*, Galastri, Oliveira, 2010; *Barnadesieae*, Costa, Oliveira, 2011; *Cardueae*, Boyko et al., 2017). Как редкое исключение нами выявлен хорошо выраженный эндокарпий у *Gaillardia aristata* (триба *Helenieae*), в каждой толстостенной клетке которого содержится крупный единичный кристалл (Boyko, Novozhilova, 2020). У большинства исследованных видов *Olgaea* клетки эндокарпия по форме не отличаются от клеток мезокарпия. В некоторых клетках эндокарпия находятся кристаллы оксалата кальция. Только у *O. nidulans* (рис. 6Г) эндокарпий хорошо выражен, его толстенные мелкие клетки образуют плотный слой, большинство клеток содержат крупные кристаллы различной формы (рис. 8Г).

В перикарпии семянков видов рода *Olgaea* находятся кристаллы разнообразной формы: кубические, в виде прямоугольного параллелепипеда и комбинированный тип (сочетание тетрагональной призмы с двумя тетрагональными пирамидами). Во внутренней зоне перикарпия кристаллы крупные, длинные и ориентированы в тангентальном направлении (продольный срез). У *O. leucophylla* (рис. 7Б, В, 8Е) кристаллы многочисленны, находятся в нескольких внутренних рядах перикарпия; у *O. nidulans* (рис. 6Е) и *O. tangutica* (рис. 7Д, 8Ж) многочисленные кристаллы расположены в перикарпии группами; у *O. baldschuanica* (рис. 8В), *O. pectinata* (рис. 8Д) и *O. lomonossowii* (рис. 8З) они немногочисленные и одиночные. На поперечном и продольном срезах кристаллы квадратной или прямоугольной формы. Высота кристаллов на поперечном срезе составляет 4–9 мкм, на продольном длина кристаллов у изученных видов значительно различается от 4 мкм (*O. baldschuanica*, *O. nidulans*) до 55 мкм дл. (*O. tangutica*).

Таблица 2

Сравнительная характеристика семян видов рода *Olgaea*

Признаки	Sect. <i>Apterion</i>			Sect. <i>Pterocaulon</i>	
	<i>O. baldschuanica</i>	<i>O. nidulans</i>	<i>O. pectinata</i>	<i>O. leucorphylla</i>	<i>O. tangutica</i>
Форма семянки	цилиндрические, слегка сжатые, к верхушке и основанию сужены, иногда серповидно изогнуты	обратноконические, сужены к верхушке	узко-эллипсоидные, слегка сжатые, к верхушке и основанию сужены, в верхней части слегка сжатые с 4 сторон	цилиндрические, слегка сужены к основанию, серповидно изогнуты	обратнойцевидные, к верхушке и основанию сужены
Форма в поперечном сечении	овально-уплощенная	овально-уплощенная, с выступающими буграми	округлая, с двумя выступающими боковыми ребрами	овально-уплощенная	овальная
Характер поверхности	голые, с продольной штриховатостью	голые, бугристо-ямчатые	голые, с продольной штриховатостью	голые, с продольной штриховатостью	голые, бугристые
Цвет	светло-коричневые с редкими темными пятнами	темно-коричневые, с темными пятнами (в углублениях)	соломенный	коричневый	коричневый с темными пятнами
Длина, мм	(8,5)10,0–11,0(12,0)	6,0–6,5(7,0)	(9,5)10,0–11,0	(8,5)9,5–10,0	4,8–5,1
Ширина, мм	(2,0)2,5–2,8	3,5–4,0	2,0–2,5	2,0–2,5	1,8–2,0
Характер апикальной части семянки	окраина верхушки оттянутая, по краю неровная	округлая	с коронкой из острых зубцов	окраина верхушки неровная, с двумя боковыми зубцами	с небольшой коронкой из мелких зубцов
Наличие карпоподиума	слабо выражен	отсутствует	слабо выражен	хорошо выражен	слабо выражен
Ориентация площадки прикрепления	слегка скошенная	слегка скошенная или прямая	слегка скошенная	боковая	боковая
Толщина перикарпия в различных участках семянки, мкм	в межреберных участках	20–25	40–50	60–80	(70)80–100
	в небольших ребрах	50	80–100	100–150	130–150
	в крупных ребрах	75	150–300	180–200	350–400
Толщина слоя клеток экзотесты (поперечный срез), мкм	(25)35–40(45)	50–60	35–50	120–160	(40)50–60

Таблица 2 (продолжение)

Признаки		Таксон		Sect. <i>Apteron</i>			Sect. <i>Pterocaulon</i>		
		<i>O. baldschuanica</i>	<i>O. nidulans</i>	<i>O. pectinata</i>	<i>O. leucophylla</i>	<i>O. tangutica</i>	<i>O. lomossowii</i>		
Соотношение толщины перикарпия к клеткам экзотесты в ребрах	в межреберных участках	1 : 2	3 : 1	2 : 1	1 : 2	1 : 2	1,5 : 1		
	в ребрах	2 : 1	4 : 1	3 : 1	1 : 1	1 : 1	2 : 1		
Форма клеток экзокарпия (поперечный срез)		овальные							
Ориентация клеток экзокарпия (поперечный срез)		тангентально вытянуты							
Размеры клеток экзокарпия (поперечный срез), мкм	длина	20–25	15–25	10–15	15–20	10–15	10–18		
	высота	5–10	15–20	5–8	5–6	4–5	10–15		
Форма клеток мезокарпия на поперечном срезе		округлые, овальные или неправильной формы, сжатые	округлые, овальные	округлые, овальные	овальные, неправильной формы, сжатые	неправильной формы, сжатые	округлые		
Диаметр клеток мезокарпия, мкм		5–20	5–40	5–15	5–20	5–15	5–30 (внешние ряды) 5–15 (внутренние ряды)		
Кол-во рядов клеток мезокарпия	в межреберных участках	2–3	11–13	7–12	10–12	4–5	5–6		
	в ребрах	8–10	25–30	20–30	24–30	15–20	10–12		
Особенности строения мезокарпия		трахеиды со спиральными утолщениями, с темным содержанием	трахеиды со спиральными утолщениями, с темным содержанием	трахеиды со спиральными утолщениями, без темного содержания	трахеиды со спиральными утолщениями, с темным содержанием	трахеиды со спиральными утолщениями, с темным содержанием	трахеиды двух типов		
Наличие кристаллов оксалата кальция в перикарпии		редко	многочисленные	редко	многочисленные	многочисленные	редко		
Локализация кристаллов		на границе перикарпия и тесты							
Форма кристаллов	поперечный срез	прямоугольная	квадратная, прямоугольная	квадратная	квадратная, прямоугольная	квадратная, прямоугольная	квадратная		
	продольный срез	прямоугольная, овальная	квадратная, прямоугольная	квадратная, прямоугольная	призматическая	призматическая	прямоугольная		

Таблица 2 (продолжение)

Признаки	Таксон			Sect. <i>Apteron</i>			Sect. <i>Pterocaulon</i>		
	<i>O. baldschuanica</i>	<i>O. nidulans</i>	<i>O. pectinata</i>	<i>O. leucophylla</i>	<i>O. tangutica</i>	<i>O. lomonosowii</i>			
Размер кристаллов, мкм	5-6	6-7	5-8	5-6	4-10	5-6			
поперечный срез									
продольный срез	10-15	5-12	20-25	25-40	25-55	10-15			
“Рядность” клеток экзотесты на поперечном срезе*	однорядная	двухрядная	однорядная, редко двухрядная	однорядная	однорядная, двухрядная	однорядная			
Ориентация клеток экзотесты по отношению к оси семени на продольном срезе	тангентально выпянутые	радиально выпянутые	тангентально выпянутые	радиально выпянутые	тангентально выпянутые	тангентально выпянутые			
Длина клеток экзотесты (продольный срез), мкм	40-50	90-100	110-120	100-110	130-150	45-55			
тангентальные									
тангентальные	190-220	35-40	90-100	80-100	70-90	55-90			
Высота клеток экзотесты (поперечный срез), мкм	35-45	50-75	35-40	120-150	120-130	50-70			
Ширина клеток экзотесты (поперечный срез), мкм	(10)13-15(18)	не определяется, так как срез проходит через несколько клеток	10-13	(10)20-25(30)	10-15(18)	10-15			
Коэффициент палисадности клеток экзотесты**	0,2	2,5	0,5	1,5	1,7	1,5			
Толщина стенок клеток экзотесты (поперечный срез), мкм	4-5	7-8	4-5	4-5	2,5-3	5-6			
Характер утолщения стенок клеток экзотесты	боковые и внутренняя стенки сильно утолщены, наружная не утолщена	боковые сильно утолщены, внутренняя и наружная не утолщены	боковые и внутренняя стенки сильно утолщены, наружная не утолщена	боковые сильно утолщены, наружная не утолщена	внутренняя и наружная не утолщены	боковые и внутренняя стенки сильно утолщены, наружная слегка утолщена			
Форма клеток экзотесты на поперечном срезе	овально-продолговатые	не определяется (срез проходит через несколько клеток)	продолговатые	узко-продолговатые	узко-продолговатые	продолговатые			
Характер строения мезотесты	клетки в основном облитерированы, сохраняются в области проводящего пучка	клетки в основном облитерированы, сохраняются в области проводящего пучка	сохраняются клетки внешнего ряда, прилегающего к экзотесте, остальные в основном облитерированы			клетки облитерированы, сохраняются в области проводящего пучка			
Толщина мезотесты, мкм	(10)15-30	35-40	15-20	15-20	25-30	15-20			

Таблица 2 (окончание)

Таксон	Sect. <i>Apteron</i>			Sect. <i>Pterocaulon</i>	
	<i>O. baldschuanica</i>	<i>O. nidulans</i>	<i>O. pectinata</i>	<i>O. leucophylla</i>	<i>O. tangutica</i>
Признаки	<i>O. baldschuanica</i> призматические, овальные	<i>O. nidulans</i> не обнаружены	<i>O. pectinata</i> кубические, прямоугольный параллелепипед	<i>O. leucophylla</i> призматические	<i>O. tangutica</i> кубические, призматические, овальные
Форма кристаллов в мезотесте					<i>O. lomonossowii</i> не обнаружены
Размеры кристаллов мезотесты (продольный срез), мкм	длина	10–15	6–7	20–25	5–8
	высота	5–7	4–5	4–5	2–6
Рядность клеток эндосперма	однорядный				
Размеры клеток эндосперма (поперечный срез), мкм	длина	17–30	(15)20–25(40)	15–20	15–20
	высота	9–10	8–10	8–10	8–10
			5–10		8–10

Примеч.: \*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).

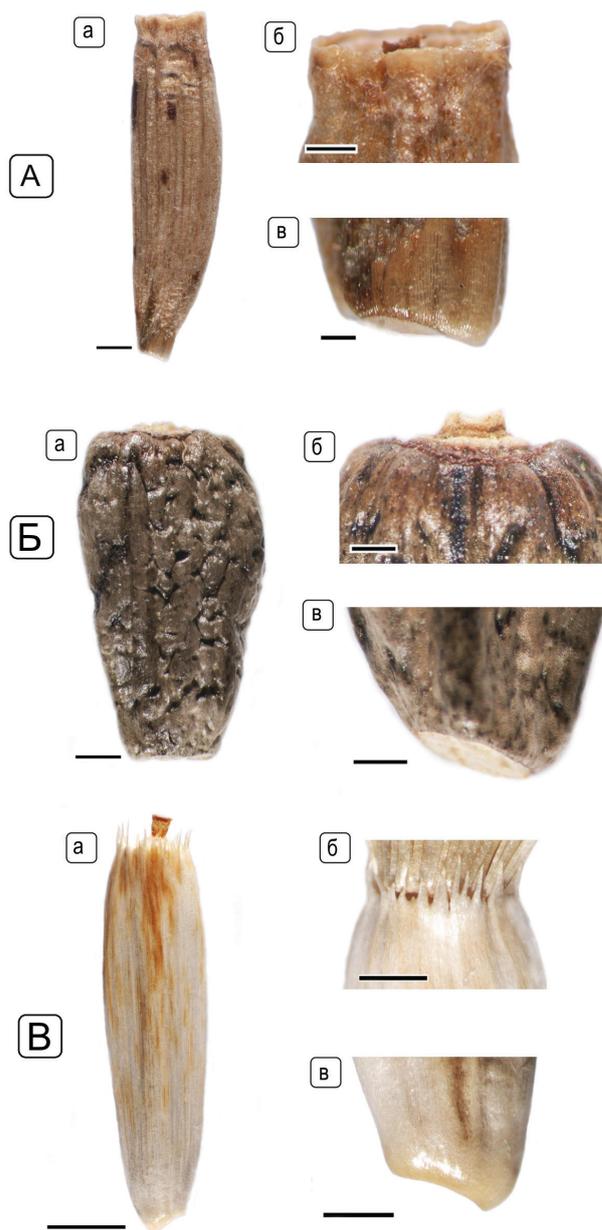


Рис. 1. Внешний вид (а), апикальная (б) и базальная части (в) семян видов рода *Olgaea*: А – *O. baldschuanica*; Б – *O. nidulans*; В – *O. pectinata*. Масштабная линейка: а – 1000 мкм; б, в – 500 мкм.

**Теста.** Перикарпий и теста у многих видов рода *Olgaea* плохо разделяются. Поверхность тесты у всех видов сглаженная, коротко- или удлиненно-ячеистая (рис. 9А) за исключением *O. lomonossowii*. У *O. lomonossowii* поверхность бугорчатая из-за того, что наружные периклинные стенки клеток экзотесты западают в полость клетки (рис. 9Б). Границы клеток хорошо выражены. Теста представлена одним рядом клеток экзотесты и несколькими рядами клеток мезотесты. Для большинства таксонов подтриб *Carduinae* O. Hoffm. и *Centaureinae* O. Hoffm. три-

бы *Cardueae* характерным признаком является наличие мощного палисадного ряда клеток (макросклерейды) экзотесты и тонкого перикарпия (Dittrich, 1968, 1970, 1977; Häffner, 2000; Boyko, Novozhilova, 2018). На ранних этапах развития семян экзотеста видов трибы *Cardueae* представлена изодиаметрическими клетками, которые по мере созревания семян вытягиваются в радиальном направлении, их стенки подвергаются склерификации. Радиальное удлинение клеток начинается вблизи микропиле и распро-

страняется к подхалазальной области. В зрелых семенах экзотеста состоит из мощных радиально удлиненных клеток, формирующих палисадный ряд. Ввиду такого специфического строения эти клетки называют макросклерейдами. Клетки экзотесты у разных таксонов различаются характером утолщения стенок, и этот признак является диагностическим. Е. Häffner (2000), изучив характер строения экзотесты семян видов подтрибы *Carduinae*, выделила четыре типа утолщения стенок клеток экзотесты: 1) «*Jurinea*»-тип – наружная и внутренняя тангентальные стенки клеток экзотесты тонкие, радиальные стенки сильно утолщены; 2) «*Cousinia*»-тип – внутренняя тангентальная стенка тонкая, радиальные и наружная тангентальная стенки утолщены; 3) «*Cirsium*»-тип – наружная тангентальная стенка тонкая, внутренняя тангентальная и радиальные стенки клеток утолщены; 4) четвертый тип (без названия) характеризуется равномерным утолщением тангентальных и радиальных стенок клеток.

Размеры, форма клеток экзотесты и характер утолщения стенок у исследованных видов *Olgaea* различные. Для видов рода *Olgaea* характерно 2 типа утолщения стенок клеток экзотесты. У *O. baldschuanica*, *O. pectinata* и *O. lomonossowii* радиальные и внутренняя тангентальная стенки клеток экзотесты сильно утолщены, наружная тангентальная слабо утолщена. Утолщение радиальных стенок клеток экзотесты ближе к наружной тангентальной стенке постепенно уменьшается, в результате чего в верхней части клетки формируется широкая полость. Данный тип утолщения можно отнести к «*Cirsium*»-типу.

У *O. nidulans*, *O. leucophylla* и *O. tangutica* радиальные стенки равномерно утолщены, внутренняя и наружная тангентальные не утолщены. Данный тип утолщения относится к «*Jurinea*»-типу.

На продольном срезе клетки экзотесты в форме наклонного параллелепипеда, их радиальные стенки наклонены (рис. 9В-Е) по отношению к оси семени под углом 30–80° (радиальные стенки клеток экзотесты правильнее называть радиально-тангентальными).

Однако длина клеток экзотесты на продольном срезе у исследованных видов значительно различается. Так, у *O. baldschuanica* (рис. 6Б), *O. pectinata* (рис. 63) и *O. lomonossowii* (рис. 73) клетки экзотесты длинные, вытянуты вдоль оси семени, в результате чего поперечный срез проходит через одну клетку и экзотеста на по-

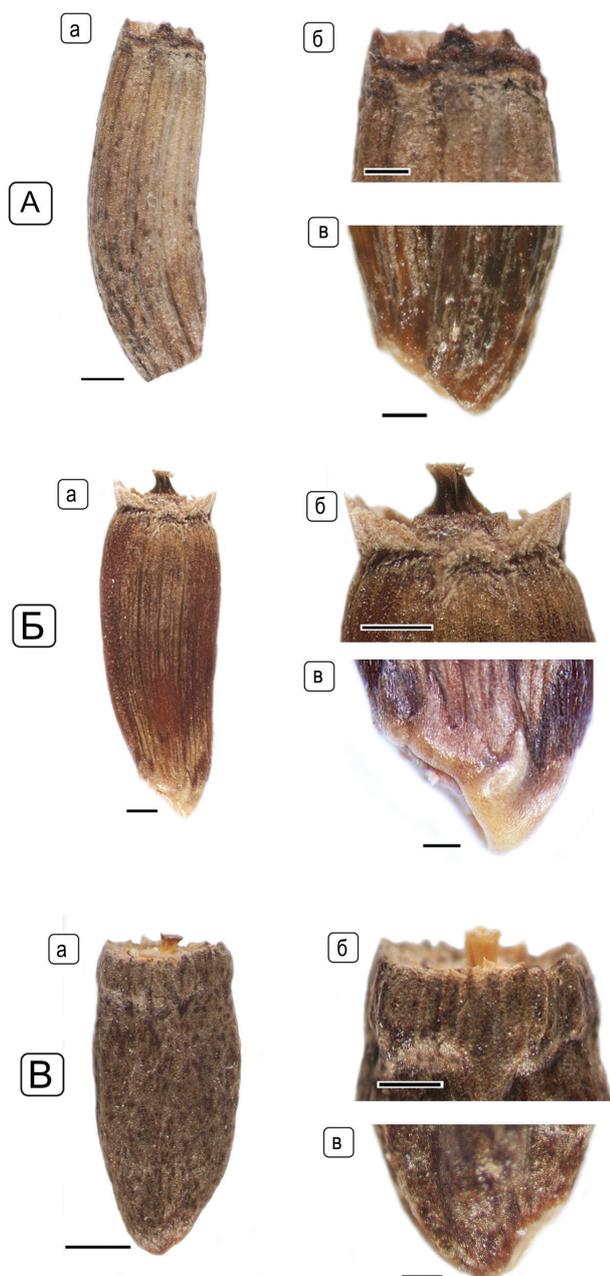


Рис. 2. Внешний вид (а), апикальная (б) и базальная части (в) семян видов рода *Olgaea*: А – *O. leucophylla*; Б – *O. tangutica*; В – *O. lomonossowii*. Масштабная линейка: а – 1000 мкм; б, в – 500 мкм.

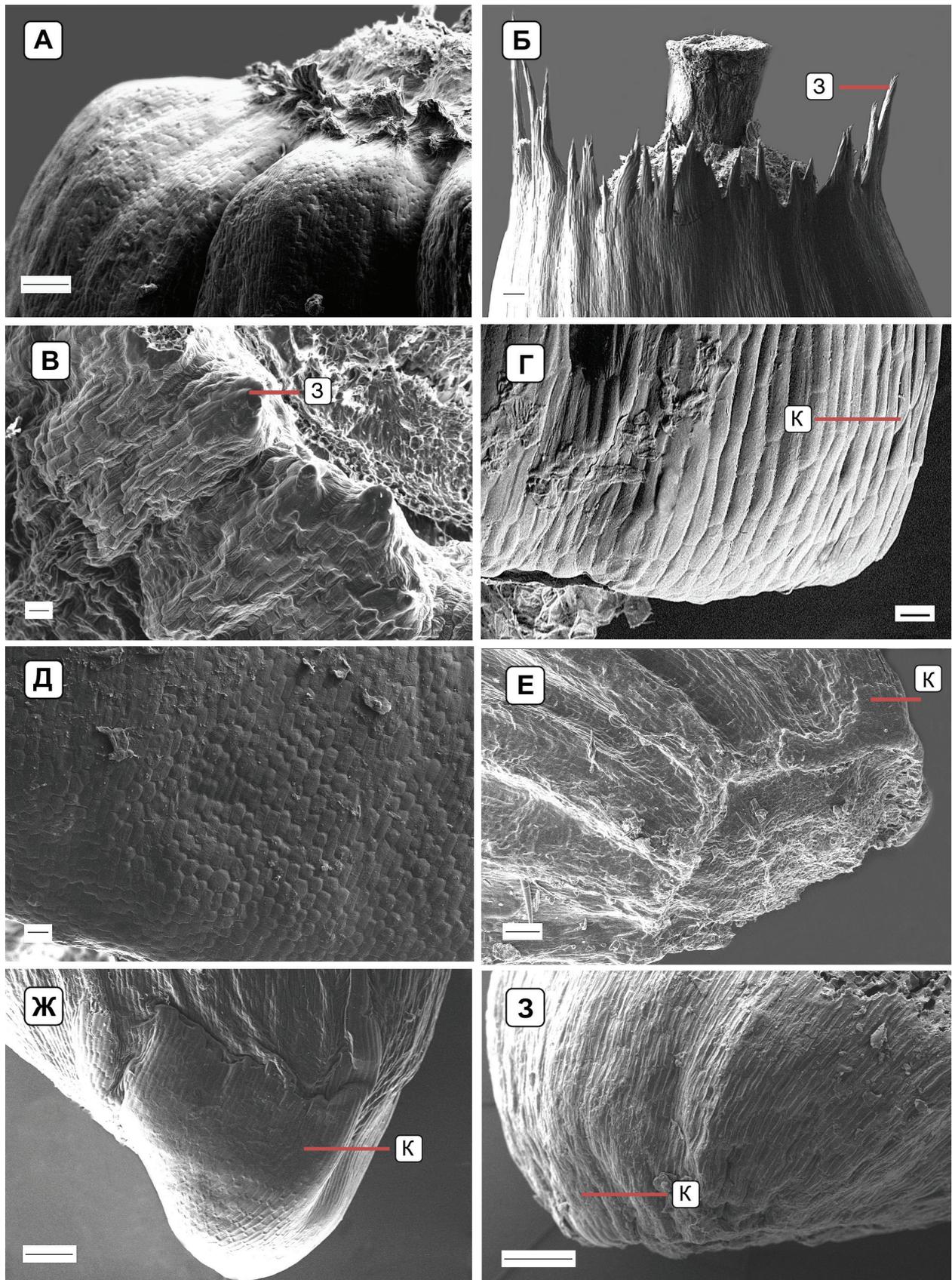


Рис. 3. Апикальная часть и карпоподиум семянков видов рода *Olgaea* (СЭМ): А, Д – *O. nidulans*; Б – *O. pectinata*; В, Ж – *O. tangutica*; Г – *O. baldschuanica*; Е – *O. leucophylla*; З – *O. lomonosowii*. Масштабная линейка: А, Б, Е, Ж, З – 100 мкм; В, Г, Д – 20 мкм. Условные обозначения: з – зубцы коронки; к – карпоподиум.

перечном срезе выглядит однорядной. У *O. nidulans* (рис. 6Е) и *O. tangutica* (рис. 7Е) клетки экзотесты вытянуты в радиальном направлении, в результате чего поперечный срез проходит через две клетки и экзотеста выглядит двухрядной. У *O. leucophylla* клетки на продольном срезе широкие и слабо наклонены (рис. 7В, 9Д), в результате этого поперечный срез проходит через одну клетку. На продольном срезе высота радиально-тангентальных стенок у исследованных видов значительно различается: 40–50 мкм у

*O. baldschuanica* и *O. lomonossowii*; 130–150 мкм у *O. tangutica*. Длина тангентальных стенок на продольном срезе у разных видов также значительно различается. Самые короткие клетки экзотесты у *O. nidulans* – 35–40 мкм дл., самые длинные у *O. baldschuanica* – 190–220 мкм дл.

Толщина экзотесты на поперечном срезе от 25–35 мкм (*O. baldschuanica*) до 110–150 мкм (*O. leucophylla*). Коэффициент палисадности (соотношение длины радиально-тангентальных к тангентальным стенкам клеток экзотесты) у

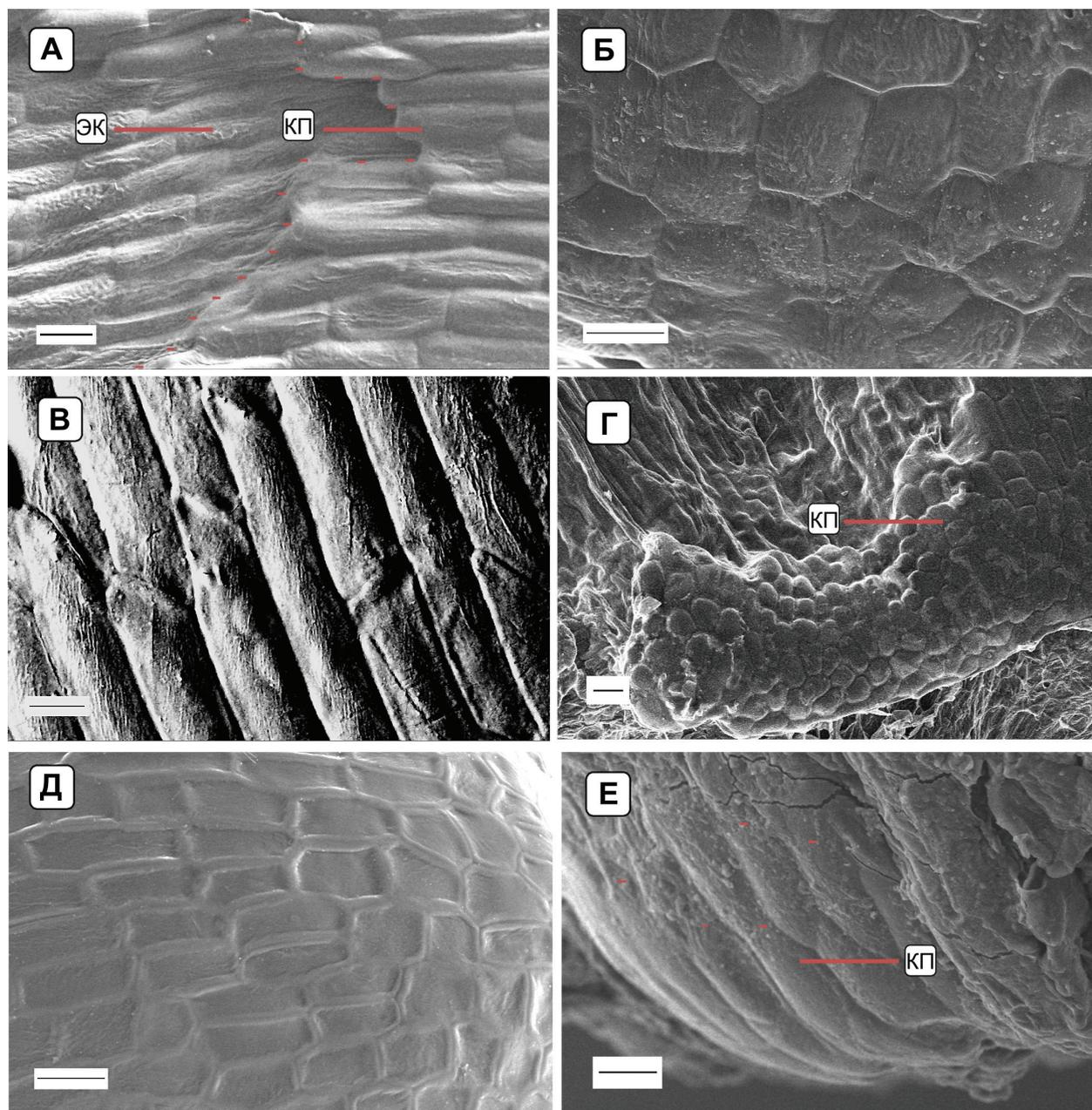


Рис. 4. Поверхность клеток карпоподиума (СЭМ): А – *O. baldschuanica*; Б – *O. nidulans*; В – *O. pectinata*; Г – *O. leucophylla*; Д – *O. tangutica*; Е – *O. lomonossowii*. Масштабная линейка: А, Г, Д – 20 мкм; Б, В, Е – 10 мкм. Условные обозначения: кп – клетки карпоподиума; эк – экзокарпий. На рис. А, Е – пунктиром обозначена граница карпоподиума.

исследованных видов свидетельствует о разном строении клеток экзотесты. Если коэффициент менее 1, то клетки вытянуты вдоль оси семени, на продольном срезе их тангентальные стенки по длине превышают радиально-тангентальные. Если коэффициент выше 1, то тангентально-радиальные стенки длиннее тангентальных, в этом случае клетки экзотесты вытянуты в радиальном направлении. У *O. baldschuanica* и *O. pectinata* коэффициент палисадности составляет 0,2 и 0,5 соответственно, клетки на продольном срезе

ориентированы вдоль оси семени. У остальных видов коэффициент составляет 1,5–2,5.

Мезотеста 10–40 мкм толщины, ее клетки облитерированы, за исключением ряда, прилегающего к экзотесте. Клетки этого ряда легко разрываются (за исключением области проводящего пучка семени), в результате чего мезотеста отделяется от экзотесты (рис. 7Ж).

В большинстве клеток мезотесты исследованных видов находятся кристаллы оксалата кальция различной длины и формы: кубические,

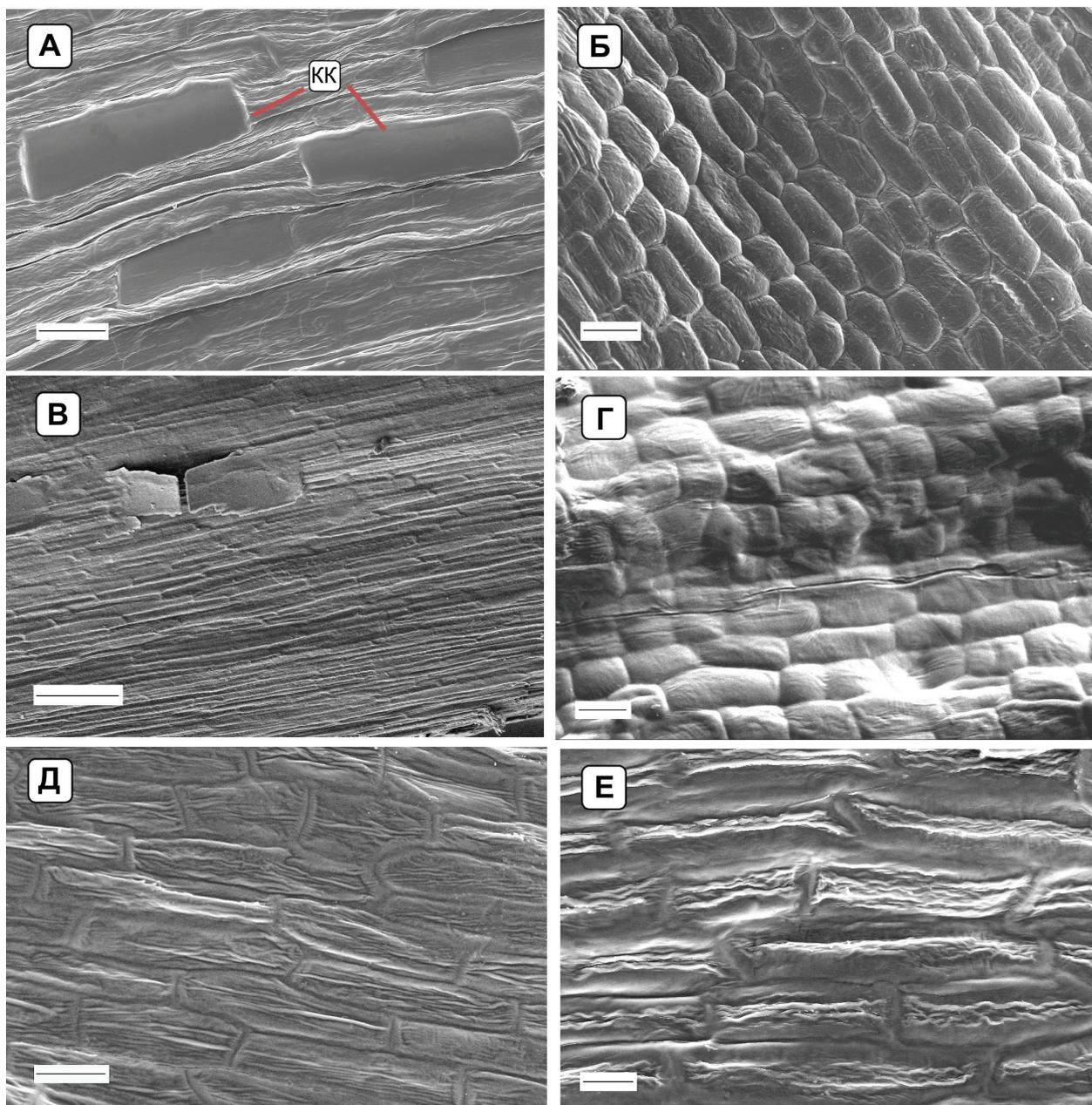


Рис. 5. Поверхность семян видов рода *Olgaea* (СЭМ): А – *O. baldschuanica*; Б – *O. nidulans*; В – *O. pectinata*; Г – *O. leucophylla*; Д – *O. tangutica*; Е – *O. Iomonossowii*. Масштабная линейка: А – 30 мкм; Б, Г, Д – 20 мкм; В – 100 мкм; Е – 10 мкм. Условные обозначения: кк – крупные клетки экзотесты.

призматические с основанием в виде ромба или шестиугольника, в виде наклонного параллелепипеда. Кристаллы в основном сосредоточены во внешнем ряде клеток мезотесты. У *O. baldschuanica* (рис. 10А, Б) кристаллы одного типа, у *O. tangutica* (рис. 10Ж, З) и *O. pectinata* кристаллы разных типов (рис. 10В–Д), у *O. leucophylla* многочисленные длинные призматические кристаллы содержатся в каждой клетке мезотесты (рис. 10Е). Клетки эндотесты по своему строению не отличаются от клеток мезотесты.

Кристаллы оксалата кальция часто встречаются в перикарпии и тесте представителей *Carduinae* (Dormer, 1962; Gochu, 1973; Namba et al., 1975; Singh, Pandey, 1984; Boyko, 2014; Novozhilova, Boyko, 2019), поэтому их наличие не является таксономическим признаком, но топография кристаллов (размеры, форма) может иметь значение при изучении систематики трибы.

**Эндосперм.** Эндосперм хорошо отделяется от семенной кожуры. Он однорядный (рис. 6), его поверхность ячеистая, клетки (6)15–40 мкм дл. и 8–10 мкм выс. (продольный срез), стенки клеток утолщены.

### Обсуждение

Триба *Cardueae* Cass. делится на 5 подтриб: *Echinopsinae* Dumort, *Carlininae* O. Hoffm., *Cardopatiinae* Less., *Carduinae* и *Centaureinae* (Sussana, Garcia-Jacas, 2007). На основании молекулярно-генетических исследований N. Garcia-Jacas et al. (2002, 2008) выделили в подтрибе *Carduinae* группы родства «*Jurinea*», «*Cousinia*», «*Carduus*» и «*Onopordum*». Garcia-Jacas et al. (2008) род *Olgaea* включили в группу «*Onopordum*», которая разделена на 2 подгруппы. Одну из них, так называемый комплекс азиатских родов, формируют *Alfredia* (4 вида), *Ancathia* DC. (1 вид), *Lamyropappus* Knorring et Tamamsch. (1 вид), *Olgaea* (16 видов), *Syreitschikovia* Pavlov (2 вида), *Synurus* (Ait.) Nakai (4 вида), *Takeikadzuchia* (1 вид) и *Xanthopappus* C. Winkl. (1 вид). Роды имеют ограниченный ареал и произрастают в Центральной и Восточной Азии (Sussana, Garcia-Jacas, 2007). Вторую подгруппу формирует один крупный род *Onopordum* (60 видов).

Систематики неоднократно пытались установить естественные границы азиатских родов. Однако данная проблема пока не решена.

Ранее предпринимались попытки создания естественной классификации *Olgaea*, но основ-

ная трудность заключается в том, что род неоднороден, характеризуется парафилетичностью, результаты исследования морфологических признаков растений и данные молекулярно-генетического анализа видов рода не согласуются, в связи с чем Garcia-Jacas et al. (2008) пришли к выводу, что существующие границы рода являются искусственными. При анализе набора данных ядерных и пластидных последовательностей ДНК выявлены три четко обозначенные ветви видов рода *Olgaea* (Garcia-Jacas et al., 2008). В первой ветви представлены три вида: *O. baldschuanica*, *O. petri-primi* В. А. Шарипова и *O. chodshamuminensis* В. А. Шарипова (рис. 11, ветвь А). Garcia-Jacas et al. (2008) установили, что эти три вида *Olgaea* имеют морфологическое и биогеографическое родство. Молекулярный анализ выявил, что виды этой ветви имеют сестринскую группу – представителей двух монотипных родов *Ancathia* и *Xanthopappus* (рис. 11; ветвь А), но четкой морфологической связи между этими двумя родами, как и с тремя видами *Olgaea*, нет. Из данной ветви нами исследовано морфолого-анатомическое строение семян *O. baldschuanica* и строение тесты *Ancathia igniaria* (Spreng.) DC. (Boyko, Novozhilova, 2018). Анатомическое строение семян *A. igniaria* и *O. baldschuanica* значительно различается, что не позволяет считать *O. baldschuanica* и *A. igniaria* близкородственными. Семянки *O. baldschuanica* отличаются от остальных исследованных нами видов рода *Olgaea*. Они имеют тонкие перикарпий и тесту. Перикарпий представлен 3–4 рядами клеток и его толщина составляет 75 мкм, в то время как у исследованных видов рода *Olgaea* перикарпий 100–400 мкм. Клетки экзотесты до 50 мкм выс., вытянуты в тангентальном направлении. Кроме того, *O. baldschuanica* имеет минимальный коэффициент палисадности – 0,2 (радиально-тангентальные стенки клеток в 5 раз короче тангентальных) в отличие от других исследованных видов рода *Olgaea*.

Вторую ветвь (рис. 11; ветвь С), согласно N. Garcia-Jacas et al. (2008), образуют 4 вида: *Olgaea eriocephala* (C. Winkl.) Iljin, *O. nidulans*, *O. vvedenskyi* Iljin и *O. longifolia* (C. Winkl.) Iljin. Из данной группы нами исследована морфолого-анатомическая структура семян *O. nidulans*. Семянки данного вида также имеют значительные отличия от остальных исследованных видов рода *Olgaea*. Форма семянки клиновидная или обратноконическая, апикальная часть округлая,

без зубцов и коронки, поверхность бугристо-ямчатая, без тонких бороздок или штриховатости, цвет серовато-оливковый с темными пятнами, площадка прикрепления почти прямая или боковая. Семянки *O. nidulans* имеют толстый многорядный перикарпий с хорошо выраженным эндокарпием, толстенные клетки которого содержат крупные единичные кристаллы различной формы.

Третью ветвь (рис. 11; ветвь E) образовали *O. lomonossowii* и *O. leucophylla* (Garcia-Jacas et al., 2008). Авторы указали, что эти два монгольских вида *Olgaea* демонстрируют значительную дифференциацию от остальных видов рода. Эта ветвь является сестринской остальным видам и родам группы «*Onopordum*». Наши экспериментальные данные не подтверждают близкородственную связь *O. lomonossowii* с *O. leucophylla*, образующими единую ветвь согласно Garcia-Jacas et al. (2008). Анатомическая структура семян данных видов имеет существенные различия в строении перикарпия и теста. Так, *O. lomonossowii* имеет в равной степени хорошо развитый перикарпий и тесту. Клетки экзокарпия округлой формы, мезокарпий дифференцирован на 2 зоны. Клетки экзотесты на продольном срезе семянки ориентированы в тангентальном направлении. Семянки *O. leucophylla* имеют тонкий перикарпий и хорошо развитую тесту. Мезокарпий представлен несколькими рядами трахеидальных клеток со спиралевидно утолщенными стенками. Экзотеста хорошо развита, значительно превышает по толщине перикарпий и представлена длинными, узко-продолговатыми клетками 110–120 мкм выс. и 10–25 мкм шир. (поперечный срез), ориентированными радиально на продольном срезе семянки. Аналогичное строение семянки наблюдается у *O. tangutica*. Оба вида относятся к секции *Pterocaulon*.

Согласно результатам молекулярного анализа Garcia-Jacas et al. (2008), *O. pectinata* является сестринским таксоном «*Alfredia*-ветви» (рис. 11, ветвь D). Полученные нами ранее результаты (Novozhilova, Boyko, 2019) изучения морфолого-анатомической структуры семянки видов рода *Alfredia* (*A. cernua* (L.) Cass., *A. fetissowii* Iljin, *A. acantholepis* Kar. et Kir. и *A. nivea* Kar. et Kir.) и данные настоящей работы не подтверждают родство *O. pectinata* с представителями *Alfredia*. Семянки *O. pectinata* и представителей *Alfredia* имеют существенные различия в морфологическом и анатомическом строении. У *O. pectinata* апикальная часть семянки имеет острые зуб-

цы, которые формируют коронку, у видов рода *Alfredia* коронка отсутствует. У *O. pectinata* наблюдается хорошо развитый толстый перикарпий, состоящий из многих рядов трахеидальных клеток со спиралевидным утолщением без темного содержимого. Для видов рода *Alfredia* характерны развитые почти в равной степени перикарпий и теста, в межреберных участках толщина экзотесты в 2–4 раза превышает толщину перикарпия, в клетках периферической зоны мезокарпия находится темное содержимое. Различия заключаются также в характере утолщения стенок клеток экзотесты, их ориентации на продольном срезе, коэффициенте палисадности. Так, клетки экзотесты *O. pectinata* имеют «*Cirsium*»-тип утолщения – наружная тангентальная стенка тонкая, внутренняя тангентальная и радиальные стенки клеток утолщены. На продольном срезе клетки вытянуты в тангентальном направлении, коэффициент палисадности клеток экзотесты у *O. pectinata* – 0,5 (радиально-тангентальные стенки клеток в 2 раза короче тангентальных). У семянки видов рода *Alfredia* клетки экзотесты с равномерно утолщенными стенками. На продольном срезе клетки экзотесты вытянуты в радиальном направлении. Коэффициент палисадности составляет 1,5–2, то есть радиально-тангентальные стенки клеток в 1,5–2 раза длиннее тангентальных.

Garcia-Jacas et al. (2008) для создания естественной классификации рода *Olgaea* предложили два варианта решения проблемы: все азиатские роды группы «*Onopordum*», в том числе и *Olgaea*, следует объединить в один род с приоритетным названием *Alfredia*, с секционными или подродовыми подразделениями; второй вариант – распределить виды рода *Olgaea* по различным родам на основании углубленных таксономических исследований.

Полученные нами ранее экспериментальные данные о строении семянки видов рода *Alfredia* (Novozhilova, Boyko, 2019) позволили провести сравнительный анализ строения семянки видов рода *Olgaea* и *Alfredia* с целью проверить обоснованность предложения о включении *Olgaea* в род *Alfredia*. Выявлены различия в строении семянки видов рода *Olgaea* и *Alfredia*, которые заключаются в следующем:

1) апикальная часть семянки видов рода *Olgaea*, за исключением *O. nidulans*, в отличие от видов *Alfredia*, с оттянутым краем, короткими или длинными зубцами, формирующими коронку;

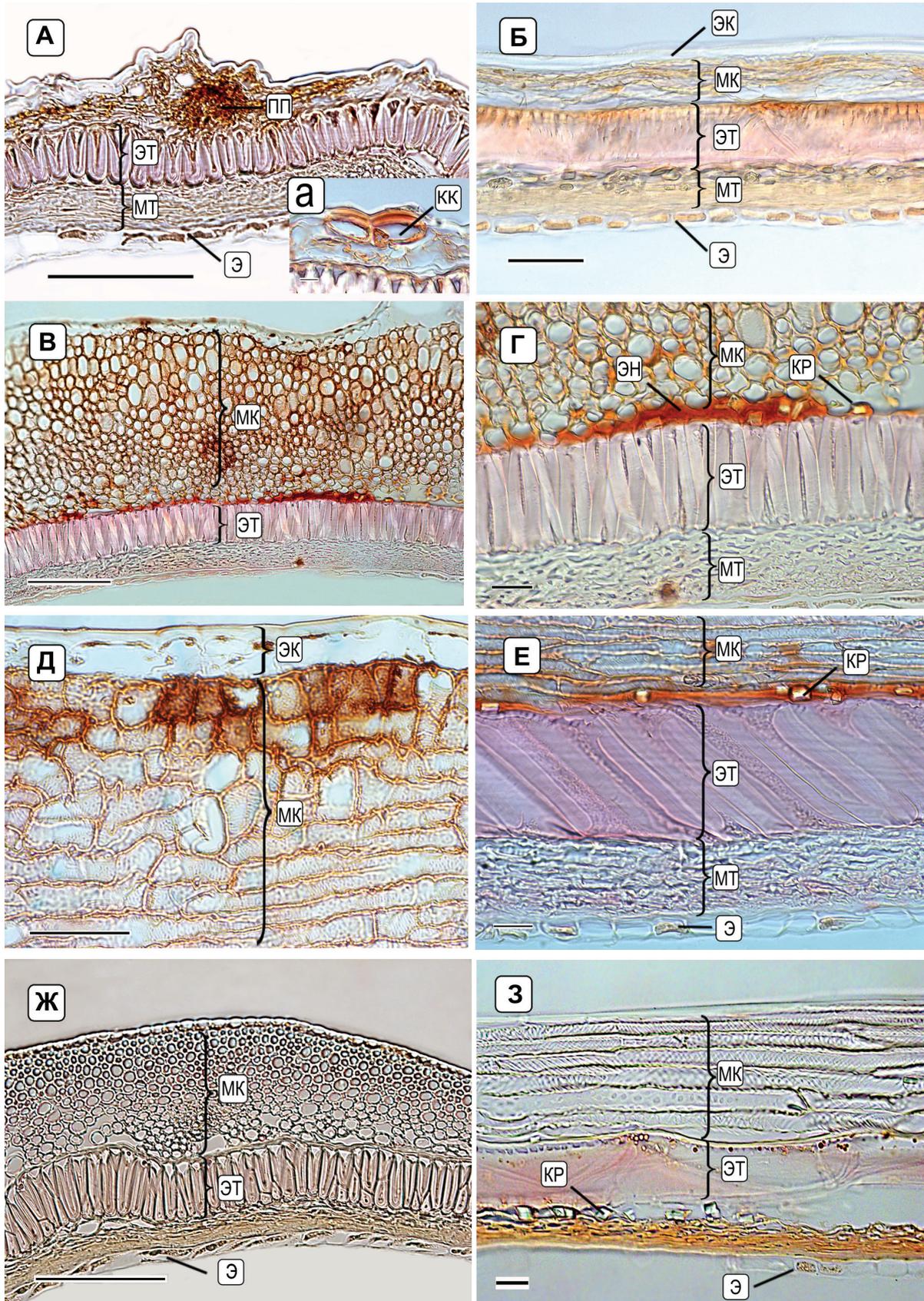


Рис. 6. Анатомическое строение семян видов рода *Olgaea* (секция *Apterion*): А, а, Б – *O. baldschuanica*; В – Е – *O. nidulans*; Ж, З – *O. pectinata*. Фрагменты поперечного (А, В, Г, Д, Ж) и продольного (Б, Е, З) срезов семян. Масштабная линейка: А, В, Ж – 100 мкм; Б, Д – 50 мкм; Г, Е, З – 20 мкм; Аа – 10 мкм. Условные обозначения: кк – крупные клетки экзокарпия; кр – кристаллы; мк – мезокарпий; мт – мезотеста; пп – проводящий пучок перикарпия; э – эндосперм; эк – экзокарпий; эн – эндокарпий; эт – экзотеста.

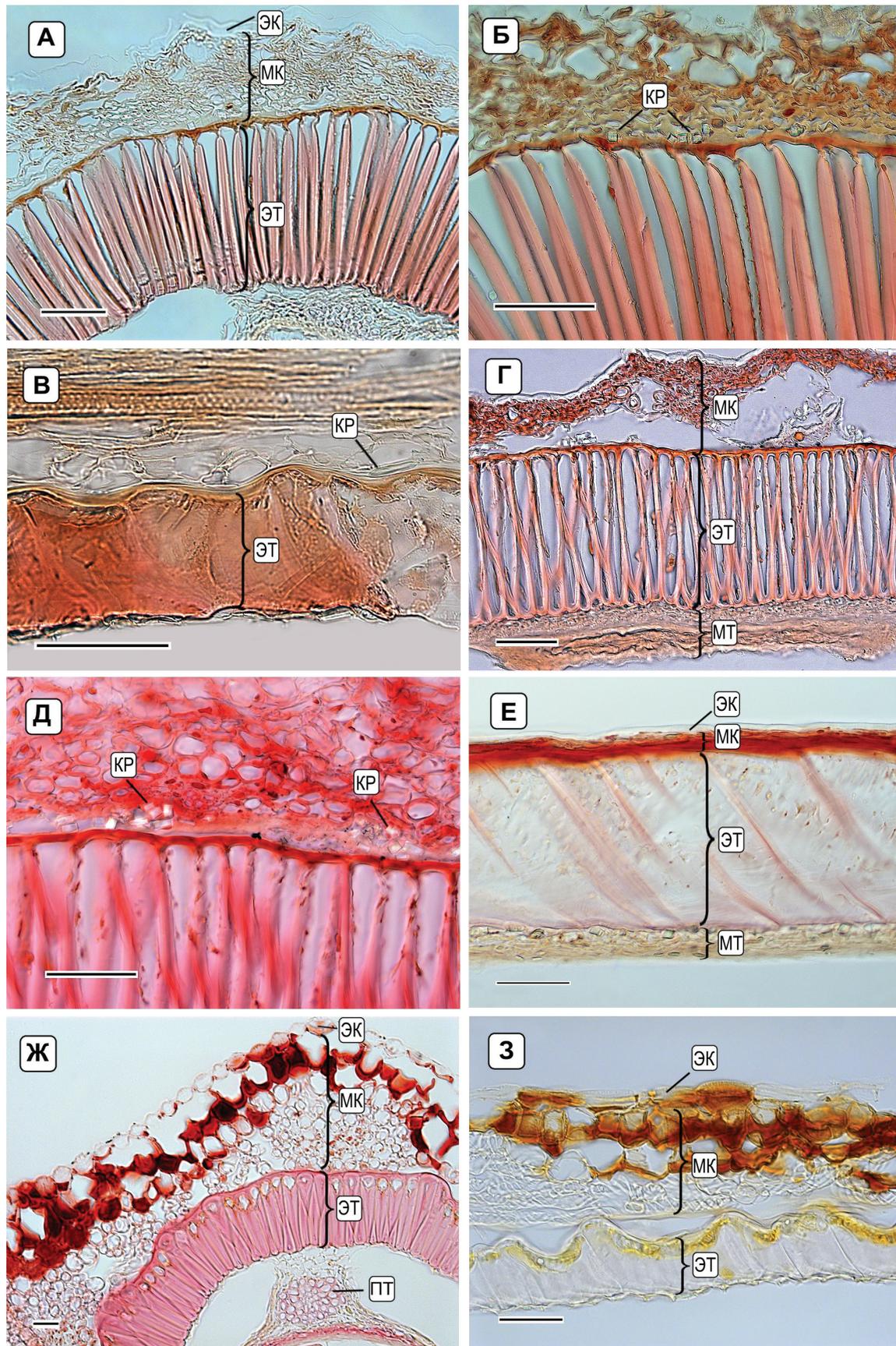


Рис. 7. Анатомическое строение семян видов рода *Olgaia* (секция *Pterocaulon*): А – В – *O. leucophylla*; Г – Е – *O. tangutica*; Ж, 3 – *O. lomonossowii*. Фрагменты поперечного (А, Б, Г, Д, Ж) и продольного (В, Е, 3) срезов семян. Масштабная линейка: А, Б, Г–Е, 3 – 50 мкм; В – 100 мкм; Ж – 20 мкм. Условные обозначения: кр – кристаллы; МК – мезокарпий; мт – мезотеста; пт – проводящий пучок тесты; эк – экзокарпий; эт – экзотеста.

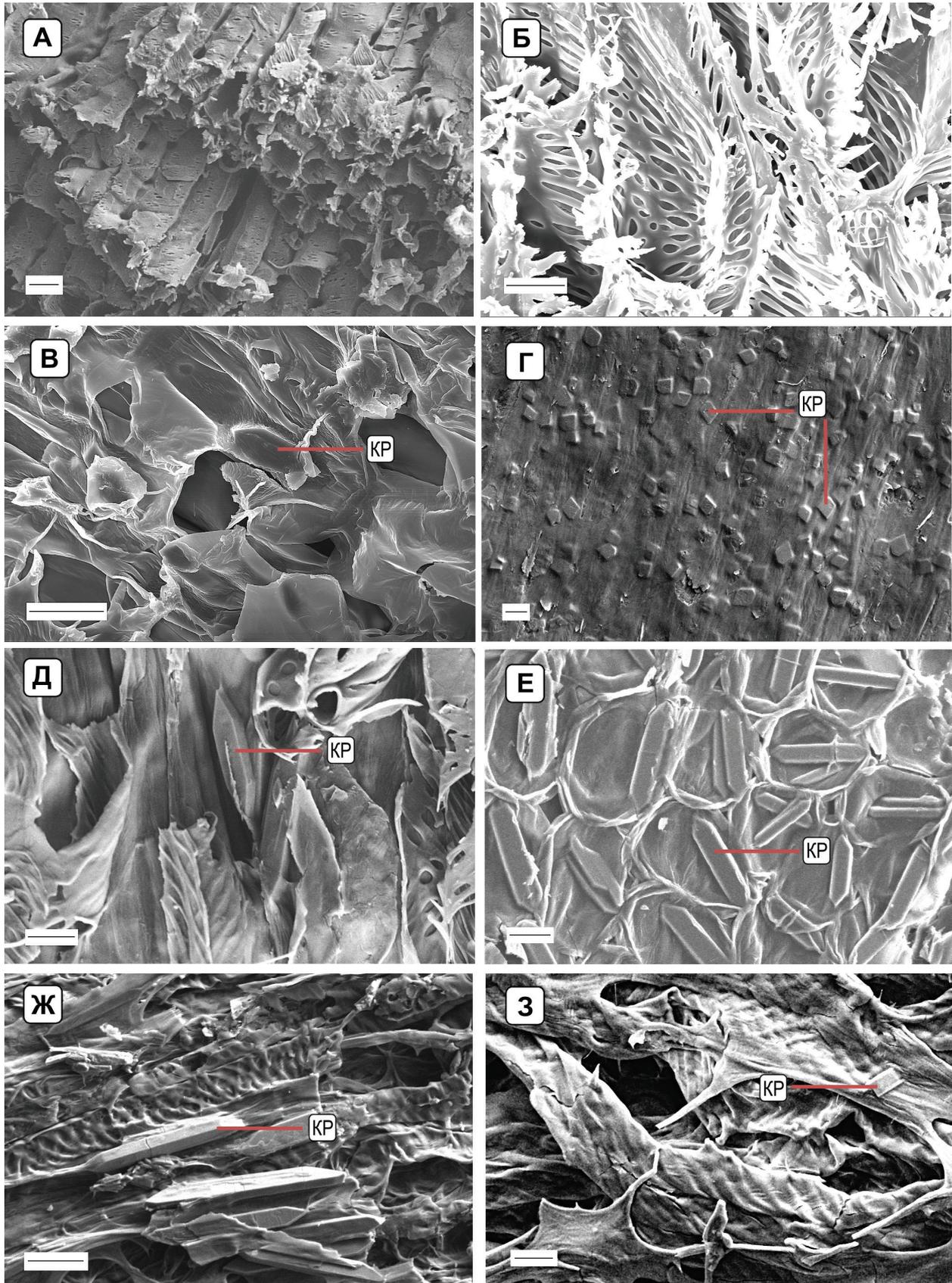


Рис. 8. Трахеиды (А, Б) и кристаллы (В–З) в перикарпии семян видов рода *Olgaea* (СЭМ): А, В – *O. baldschuanica*; Б, Д – *O. pectinata*; Г – *O. nidulans*; Е – *O. leucophylla*; Ж – *O. tangutica*; З – *O. lomonossowii*. Масштабная линейка: А–Е, З – 10 мкм; Ж – 20 мкм. Условные обозначения: кр – кристаллы.

2) карпоподиум у видов рода *Olgaea* слабо, хорошо выражен или отсутствует, в основании семян *Alfredia* находится плохо дифференцированный карпоподиум, который представлен прерывисто расположенными группами толстостенных карпоподиальных клеток;

3) толщина покровов семян, соотношение толщины перикарпия и высоты клеток экзотесты являются диагностическими признаками родов трибы *Cardueae*. Для семян видов рода *Olgaea* характерны как тонкие, так и толстые перикарпий и теста, а также различное их соотношение,

что свидетельствует о неоднородности рода. Перикарпий в межреберных участках превышает толщину экзотесты (*O. nidulans*, *O. pectinata*, *O. lomonossowii*) или экзотеста превышает толщину перикарпия (*O. baldschuanica*, *O. leucophylla*, *O. tangutica*). У видов рода *Alfredia* наблюдается однообразное соотношение толщины перикарпия и клеток экзотесты: у всех видов в межреберных участках экзотеста примерно в 2 раза превышает толщину перикарпия, а в ребрах высота клеток экзотесты соответствует толщине перикарпия;

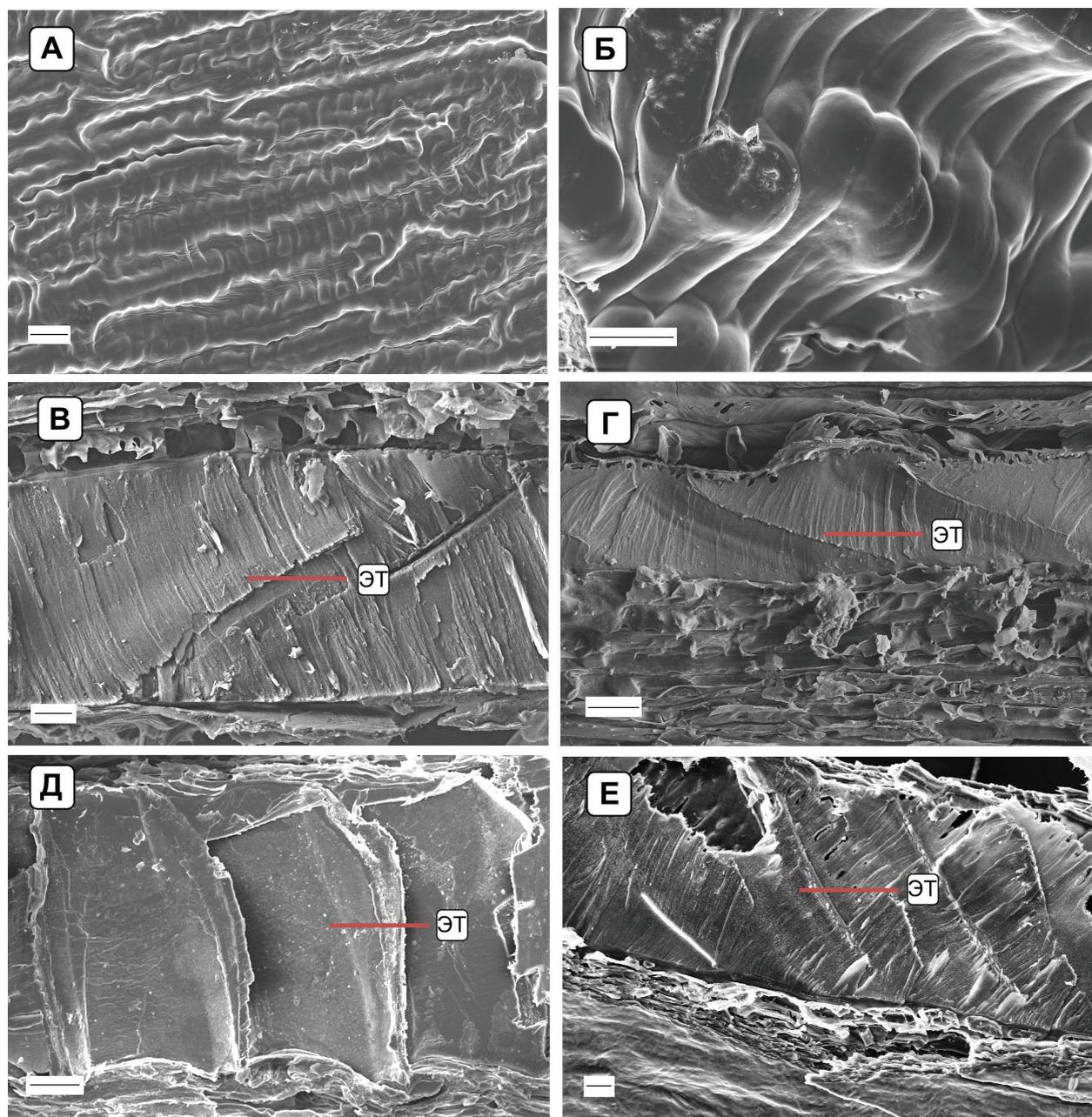


Рис. 9. Поверхность тесты (А, Б) и продольный скел экзотесты (В–Е) семян видов рода *Olgaea* (СЭМ): А – *O. baldschuanica*; Б – *O. lomonossowii*; В – *O. nidulans*; Г – *O. pectinata*; Д – *O. leucophylla*; Е – *O. tangutica*. Масштабная линейка: А, В, Е – 10 мкм; Б, Г, Д – 20 мкм. Условные обозначения: эт – экзотеста.

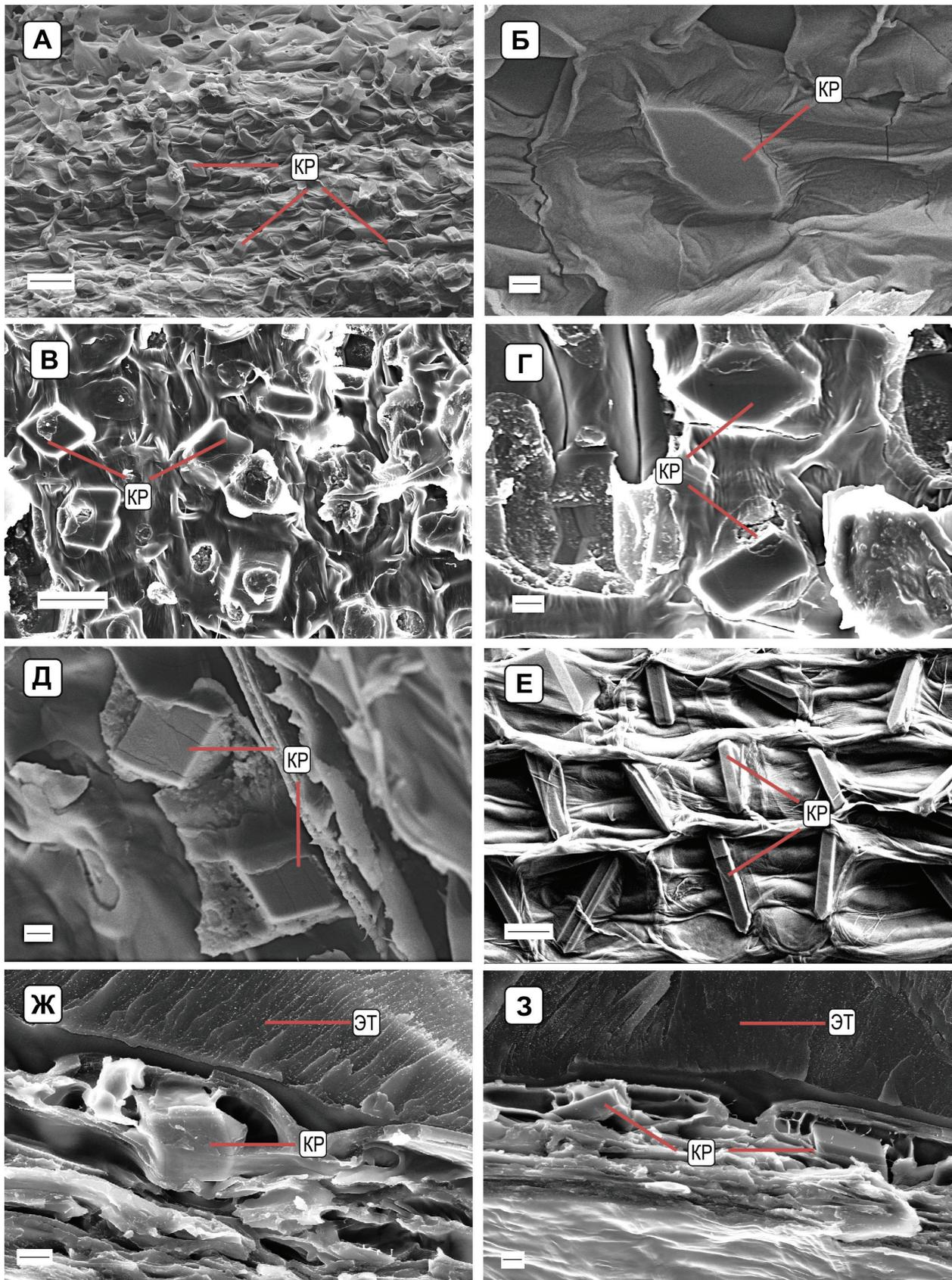


Рис. 10. Кристаллы в клетках мезотесты семян видов рода *Olgaea* (СЭМ): А, Б – *O. baldschuanica*; В–Д – *O. pectinata*; Е – *O. leucophylla*; Ж, З – *O. tangutica*. Масштабная линейка: А – 20 мкм; Б, Г, Д, Ж, З – 2 мкм; В, Е – 10 мкм. Условные обозначения: кп – кристаллы; эт – экзотеста.

4) клетки экзотесты у видов рода *Olgaea* имеют «*Cirsium*»- и «*Jurinea*»-тип утолщения стенок, у видов рода *Alfredia* клетки экзотесты имеют равномерно утолщенные стенки;

5) форма клеток экзотесты семян *Olgaea* разнообразна, у всех видов клетки имеют фор-

му наклонного параллелепипеда, но при этом на продольном срезе клетки вытянуты в радиальном или в тангентальном направлении. Клетки экзотесты видов рода *Alfredia* на продольном срезе имеют форму наклонного параллелепипеда и всегда вытянуты в радиальном направлении;

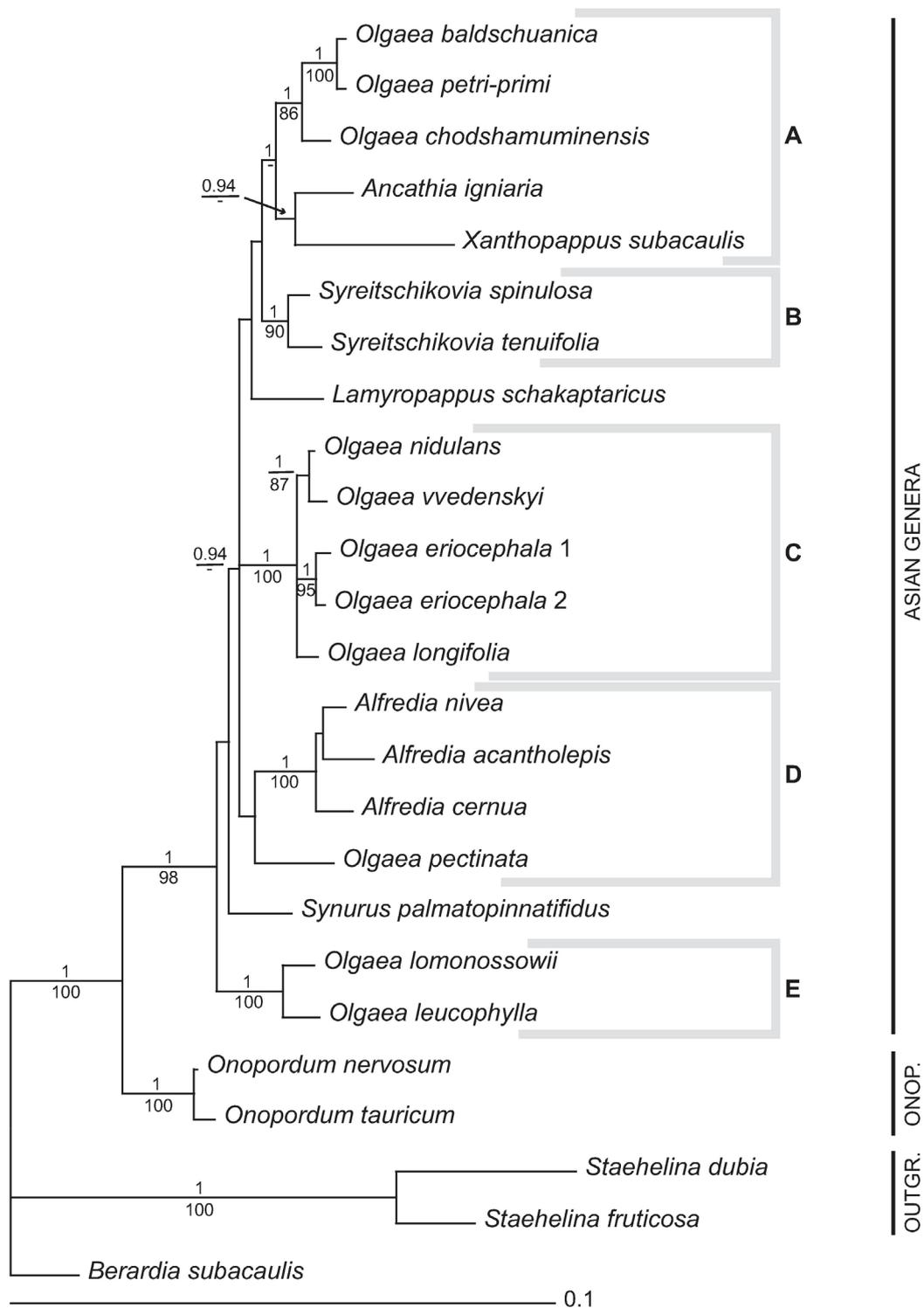


Рис. 11. Филограмма, полученная на основе байесовского анализа объединенного набора данных ITS – *trnL* – *trnF* представителей *Onopordum* group (цит. по: Garcia-Jacas et al., 2008).

б) коэффициент палисадности клеток экзотесты у видов рода *Olgaea* варьирует в зависимости от строения клеток. Тангентально-радиальные стенки клеток могут быть как длиннее (в этом случае они образуют палисадный ряд клеток на продольном срезе), так и в несколько раз короче тангентальных. Так, у *O. baldschuanica* и *O. pectinata* коэффициент палисадности менее 1, это означает, что на продольном срезе тангентальные стенки клеток экзотесты по длине превышают радиально-тангентальные, клетки вытянуты вдоль оси семени. У остальных исследованных видов рода *Olgaea*, коэффициент выше 1, так как радиально-тангентальные стенки клеток в 1,5–2 раза длиннее тангентальных, клетки на продольном срезе вытянуты в радиальном направлении. У видов рода *Alfredia* тангентально-радиальные стенки клеток экзотесты всегда в 3,5–4 раза длиннее, чем тангентальные, следовательно, коэффициент палисадности всегда больше 1.

Таким образом, результаты сравнительного карпологического исследования показали, что семянки *Olgaea* и *Alfredia* имеют различное

строение и нецелесообразно объединение их в единый род под приоритетным названием *Alfredia*.

Семянки исследованных видов рода *Olgaea* не имеют единого плана морфологического и анатомического строения, что свидетельствует о его неоднородности и необходимости пересмотра общей классификации рода. Полученные нами результаты поддерживают предложение Garcia-Jacas et al. (2008) о распределении большинства видов *Olgaea* по другим родам на основании углубленных таксономических исследований.

#### 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. Фомина и К. А. Шефер за техническую поддержку.

#### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- 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, № 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, № 4. С. 44–62). DOI: 10.14258/turczaninowia.21.4.6
- Boyko E. V., Novozhilova E. V.** 2020. Structure of the cypselas of *Gaillardia aristata* and *G. pulchella* (Asteraceae: *Helenieae*). *Turczaninowia* 23, 3: 12–21. [In Russian] (**Бойко Э. В., Новожилова Е. В.** Строение семянков *Gaillardia aristata* и *G. pulchella* (Asteraceae: *Helenieae*) // *Turczaninowia*, 2020. Т. 23, № 3. С. 12–21). DOI: 10.14258/turczaninowia.23.3.2
- Boyko E. V., Novozhilova E. V., Gavrilenko I. G.** 2017. Morphologic-anatomical structure of the cypselas of the East Asian *Synurus deltooides* (Asteraceae: *Cardueae*). *Turczaninowia* 20, 4: 5–14. [In Russian] (**Бойко Э. В., Новожилова Е. В., Гавриленко И. Г.** Морфолого-анатомическое строение семянков восточноазиатского *Synurus deltooides* (Asteraceae: *Cardueae*) // *Turczaninowia*, 2017. Т. 20, № 4. С. 5–14). DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.1
- Bremer K.** 1994. *Asteraceae: cladistic and classification*. Portland, Oregon: Timber, Press. 752 pp.
- Costa P. K., Oliveira J. M. S.** 2011. Caracterização estrutural do fruto de *Dasyphyllum brasiliense* (Spreng) Cabrera (*Barnadesioideae*, Asteraceae) com considerações evolutivas. *Iheringia, Sér. Bot., Porto Alegre* 66(2): 277–282.
- 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*. Vol. 2. V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner (eds). London: Academic Press. Pp. 999–1015.
- 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/pdf.
- Galastri N. A., Oliveira D. M. T.** 2010. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae). *Acta Bot. Bras.* 24(1): 73–83. DOI: 10.1590/S0102-33062010000100008

- 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 of the *Cardueae* (Asteraceae): a combined nuclear and chloroplast DNA analysis. *Molec. Phylogenet. Evol.* 22(1): 51–64. DOI: 10.1006/mpev.2001.1038
- Garg S. K., Sharma K. C.** 2007. Taxonomical significance of the morphological and scanning electron microscopic surface patterns of cypselas in some members of the tribe *Heliantheae* (Asteraceae). *Feddes Repert.* 118: 165–191. DOI: 10.1002/fedr.200711134
- Gochu D. I.** 1973. On the anatomy of seeds of some species of the genus *Centaurea* L. *Bot. Zhurn.* 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#fndtn-page\\_thumbnails\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/3776757?seq=1#fndtn-page_thumbnails_tab_contents)
- Iljin M. M.** 1922. *Olgaea* genus novum ex Asia centrali. *Botanicheskiye materialy gerbariya Glavnogo botanicheskogo sada RSFSR (Petrograd)* [Botanical materials of the Herbarium of the Main Botanical Garden of the RSFSR] 3(36–37): 141–146. [In Latin]
- Iljin M. M.** 1924. Overview of the species of the genera *Olgaea* Iljin and *Alfredia* Cass. *Izvestiya Glavnogo Botanicheskogo 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, № 2. С. 117–156).
- Iljin M. M., Semidel G. L.** 1963. *Alfredia* Cass. In: *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Vol. 28. E. G. Bobrov, С. К. Черепанов (eds). Moscow; Leningrad: Academy of Sciences of USSR. Pp. 39–42. [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).
- Illarionova I. D.** 2008. Morphological and anatomical structure of achenes in *Ligularia* species (Asteraceae, *Senecioneae*). *Bot. Zhurn.* 93(1): 22–42. [In Russian] (**Илларионова И. Д.** Морфологическое и анатомическое строение семян видов *Ligularia* (Asteraceae, *Senecioneae*) // Бот. журн., 2008. Т. 93, № 1. С. 22–42).
- Julio P. G. S.** 2008. Morfoanatomia e ontogênese de frutos e sementes de espécies de *Astereae* e *Heliantaeae* (Asteraceae). 54 f. *Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.* 62 pp.
- Kadereit J. W., Jeffrey C.** 2007. Flowering Plants, Eudicots – Asterales. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 8. K. Kubitzki (Ed.). Berlin: Springer. 647 pp.
- Kazmi S. M. A.** 1963. Revision der Gattung *Carduus* (Compositae). Teil 1. *Mitt. Bot. München.* 5: 139–198.
- Kazmi S. M. A.** 1964. Revision der Gattung *Carduus* (Compositae). Teil 2. *Mitt. Bot. München.* 5: 279–550.
- Kitagawa M.** 1934. Contributio ad Cognitionem Florae Manshuricae. VI. *Bot. Mag. Tokyo* 48: 910–916.
- Kitamura S.** 1933. Compositae novae japonicae. *Acta Phytotax. Geobot.* 2(1): 47–48.
- Kitamura S.** 1934. Compositae novae Japonicae VII. *Acta Phytotax. Geobot.* 3: 97–111.
- Konechnaya G. Yu.** 1981. The carpological and anatomical characters of the species of the genus *Senecio* s. l. (Asteraceae) with reference to their taxonomy. *Bot. Zhurn.* 66(6): 834–842. [In Russian] (**Конечная Г. Ю.** Карполого-анатомические признаки видов рода *Senecio* s. l. (Asteraceae) в связи с их систематикой // Бот. журн., 1981. Т. 66, № 6. С. 834–842).
- Marzinek J., De-Paula O. C., Oliveira D. M. T.** 2008. Cypselas or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3): 549–553. DOI: 10.1590/S0100-84042008000300018
- Namba T., Kubo M., Mikage M.** 1975. Studies on the medicinal resources from Taiwan (4) *J. Jap. Bot.* 50(6): 180–189.
- Novozhilova E. V., Boyko E. V.** 2019. Morphological and anatomical structure of the cypselas of *Alfredia* (Asteraceae: *Cardueae*). *Turczaninowia* 22, 4: 42–56. [In Russian] (**Новожилова Е. В., Бойко Э. В.** Морфолого-анатомическое строение семян видов рода *Alfredia* (Asteraceae: *Cardueae*) // Turczaninowia, 2019. Т. 22, № 4. С. 42–56). DOI: 10.14258/turczaninowia.22.4.6
- 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
- Ozcan M., Akinci N.** 2019. Micromorpho-anatomical fruit characteristics and pappus features of representative *Cardueae* (Asteraceae) taxa: their systematic significance. *Flora* 256: 16–35. DOI: 10.1016/j.flora.2019.04.009
- Pandey A. K., Singh R. P., Chopra S.** 1978. Development and structure of seeds and fruits in Compositae – *Cichorieae*. *Phytomorphology* 28: 198–206.
- Ritter M. R., Miotto S. T. S.** 2006. Micromorfologia do fruto de espécies de *Mikania* Willd. (Asteraceae) ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 20(1): 241–247.

- Sennikov A. N., Illarionova I. D.** 2001. Morphological and anatomical structure of achenes in the genus *Prenanthes* s. l. (Asteraceae). *Bot. Zhurn.* 86(10): 56–66. [In Russian] (**Сенников А. Н., Илларионова И. Д.** Морфологическое и анатомическое строение семян видов рода *Prenanthes* s. l. (Asteraceae) // Бот. журн., 2001. Т. 86, № 10. С. 56–66).
- Singh R. P., Pandey A. K.** 1984. Development and structure of seeds and fruits in Compositae – *Cynareae*. *Phytomorphology* 34(1–4): 1–10.
- Smirnov S. V.** 2001. What is a *Olgaea altaica* (Asteraceae)? *Turczaninowia* 4, 4: 18–22. [In Russian] (**Смирнов С. В.** Что такое *Olgaea altaica* (Asteraceae)? // *Turczaninowia*, 2001. Т. 4, № 4. С. 18–22).
- Susanna A., Garcia-Jacas N.** 2007. Compositae: tribe *Cardueae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 8. J. W. Kadereit, C. Jeffrey (eds). Berlin: Springer. Pp. 123–147.
- Talukdar T.** 2013. Cypselas diversity of the tribe *Cardueae* (Asteraceae) – an overview. Lap Lambert Academic Publishing, Germany. 85 pp.
- Zarembo E. V., Boyko E. V.** 2008. Carpology of East Asian *Cardueae* (Asteraceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65(1): 129–134.
- Zhu S., Werner G.** 2011. *Olgaea* Iljin. In: *Flora of China*. Vol. 20–21 (Asteraceae). Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong (eds). St. Louis: Science Press; Beijing: Missouri Botanical Garden Press. Pp. 156–158. URL: [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=3&taxon\\_id=122780](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=3&taxon_id=122780)