

УДК 582.669.26:581.48

Морфология эпикутикулярных отложений воска на поверхности семенной кожуры в трибе *Sileneae* (Caryophyllaceae)

В. О. Романова, Т. И. Кравцова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия.
E-mail: veronique71@mail.ru

Ключевые слова: кутикула, семена, систематика, структуры эпикутикулярного воска, филогения, Caryophyllaceae, *Silene*, *Sileneae*.

Аннотация. Впервые с помощью СЭМ изучена морфология структур эпикутикулярного воска на поверхности семенной кожуры в трибе *Sileneae* DC., Caryophyllaceae Juss. (у 74 видов из 24 родов согласно классификации Н. Н. Цвелева, 2001). Основными выявленными морфологическими типами воска являются мелкие зерна, призматические кристаллы (отдельные октаэдры и друзы), прямоугольные пластинки и палочки, в основном собранные в стопки либо в неупорядоченные группы, округлые и овальные пластинки, конгломераты частиц воска различного типа. Наиболее распространены зерна и призматические кристаллы, последние найдены в 11 родах, у 21 вида. Обилие восковых отложений, обнаруженное у *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Lychnis wilfordii* (Regel) Maxim, *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ., *Oberna behen* (L.) Ikonn., сопровождается разнообразием их морфологии (имеются как призматические кристаллы, так и другие морфологические типы), при этом набор типов воска, их взаимное расположение, преобладание того или иного типа является видовой особенностью. Сопоставление полученных результатов с молекулярными данными, начиная с работы Oхelman и Lidén (1995) показало отсутствие призматических кристаллов воска на семенной кожуре в монотипных базальных кладах и их наличие у представителей всех родов *Viscaria*-group (*Atocion* Adans., *Minjaevia* Tzvel., *Viscaria* Bernh.), *Lychnis*-group (*Coccyganthe* (Reichenb.) Reichenb., *Coronaria* Guett., *Lychnis* L.) и некоторых родов терминальной *Silene*-group (*Melandrium* Rohl., *Oberna* Adans., пяти секций рода *Silene* s. str.). Результат обработки поверхности семян органическими растворителями (гексаном, этиловым эфиром) оказался различным у видов. Кроме того, выяснено, что призматические кристаллы и округлые пластинки воска растворяются разными растворителями. Выяснено, что наличие структурированного воска на поверхности семенной кожуры, количество и форма восковых отложений связаны не только с систематическим положением таксона в трибе *Sileneae*, но также с экологией: большое количество эпикутикулярного воска и разнообразие его морфологических форм обнаружены у видов, приуроченных к сырым местообитаниям.

Morphology of epicuticular waxes on the seed coat surface in the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae)

V. O. Romanova, T. I. Kravtsova

Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popov Street, 2, St. Petersburg, 197376, Russian Federation

Keywords: Caryophyllaceae, cuticle, ecology of species, epicuticular waxes, seeds, *Silene*, *Sileneae*, systematics.

Summary. The morphology of the surface wax structures on the seed coat of 74 species from 24 genera of the tribe *Sileneae* DC., Caryophyllaceae Juss. (by classification of N. N. Tzvelev, 2001) was studied using SEM for the first time. The main morphological wax types were revealed such as grains, prismatic crystals (solitary or aggregated in druses), rectangular plates and rods, mainly compound and forming stacks or a disordered groups, round and oval

plates, conglomerates of different wax types. Small grains and prismatic crystals are the most common, the last one is found in 11 genera, 21 species. The abundance of wax deposits found in *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Lychnis wilfordii* (Regel) Maxim., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ., *Oberna behen* (L.) Ikonn. is related with their morphological diversity, a set of morphological types of wax, their mutual location, the predominance of a particular type being a species-specific feature. A comparison of the results with the molecular data, since the work by Oxelman and Lidén (1995), showed the absence of prismatic wax crystals on the seed coat in the monotypic basal clades and their presence in the representatives of all genera of *Viscaria*-group (*Atocion* Adans., *Minjaevia* Tzvel., *Viscaria* Bernh.), *Lychnis*-group (*Coccyganthe* (Reichenb.) Reichenb., *Coronaria* Guett., *Lychnis* L.) and some genera of terminal *Silene*-group (*Melandrium* Rohl., *Oberna* Adans., five sections of *Silene* s.str.). The treatment of seed surface with organic solvents (hexane, ethyl ether) gave different results among species. Besides, the prismatic crystals and rounded plates are found to be dissolved with different solvents. It is shown that the presence of structured wax on the seed coat surface, as well as the number and shape of wax deposits are associated not only with the systematic position of the taxa within the tribe, but also with ecology: large amount and considerable morphological diversity of epicuticular waxes were found in species confined to wet habitats.

Семена трибы *Sileneae* DC. (смолевковые) и других Caryophyllaceae Juss. имеют характерную скульптуру поверхности, определяемую особенностями формы бугорчатых (папиллозных) клеток экзотесты с волнистыми радиальными стенками (Kozhanchikov, 1967; Melzheimer, 1977, 1980; Barthlott, 1981; Boesewinkel, Bouman, 1984; Fedoseyev, 1988a, b; Nersesjan, 1990; Gvinianidze, Fedotova, 1991; Werker, 1997; Vlasova, 2011). Е. Hoseini et al. (2017) приводят обзор новейшей литературы по этому вопросу. Клетки экзотесты гвоздичных нередко рассматриваются в ботанической литературе как пример бугорчатых клеток (например, Rudall, 2007). В работах, выполненных с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), показано, что поверхность наружной тангентальной стенки этих клеток тонко скульптурирована, имеющиеся на ней микробугорки, называемые также микропапиллами (Barthlott, 1981), гранулами, бородавочками (Fedoseyev, 1988a), имеют кутикулярное происхождение и могут быть многочисленными или редкими. Такая морфология наружной кутикулы семени имеется у многих Caryophyllaceae. Как характерный признак семейства отмечена комбинация различных типов скульптуры поверхности семенной кожуры (бугорчатые клетки и бугорки кутикулы), которые накладываются одна на другую (Werker, 1997).

Морфология семян и микроморфология семенной кожуры в трибе *Sileneae* и в семействе Caryophyllaceae в целом в настоящее время интенсивно изучаются в разных регионах в связи с вопросами систематики этой группы (Hoseini et al., 2017). Эпикутикулярные восковые отложения, имеющиеся на поверхности семенной кожуры смолевковых, не привлекают, однако, большого внимания исследователей и до недавнего времени специально не изучались (Kravtso-

va, Romanova, 2014). Сведения о них немногочисленные. В. И. Кожанчиков в диссертационной работе по морфолого-географическому изучению семян Caryophyllaceae различал на семенах представителей трибы *Sileneae* желтоватый налет, характерный для видов *Melandrium* Rohl. и *Otitis* Adans., и серебристый налет, характерный для представителей рода *Silene* L.; блестящие семена он отметил только у *Oberne procumbens* Adans. и *Xamilenes acaulis* (L.) Tzvel. Г. Е. Федосеев (Fedoseyev, 1988a, b) нашел, что у изученных им видов родов *Silene*, *Melandrium* и *Elisanthe* (Fenzl.) Fenzl. воск на поверхности семян обычно присутствует в виде матового налета; его нет, однако, у *Melandrium sachalinense* Kudo и *M. Akinfievii* Schischk., а также у видов рода *Gastrolychnis*.

Известно, что структура и количество эпикутикулярного воска влияют на проницаемость кутикулы, степень намокаемости поверхностей органов, их антиадгезивные и водоотталкивающие свойства (Fahn, 1990; Neinhuis, Barthlott, 1997; Bargel et al., 2006; Koch, Ensikat, 2008; von Wettstein-Knowles, 2018). Морфология поверхностных восковых отложений, их распространение на поверхности того или иного органа, ориентация и расположение на поверхности клетки имеют важное таксономическое значение и могут использоваться как дополнительный диагностический признак (Metcalf, Chalk, 1979; Robins, Subramanyam, 1980; Barthlott, 1981, 1984; Barthlott, Wollenweber, 1981; Barthlott, Frölich, 1983; Kulshreshtha, Ahmed, 1993; Barthlott et al., 1998, 2003; Wissemann, 2000; Koch, Ensikat, 2008). Выяснено, что морфология частиц воска зависит в основном от их химического состава; в сравнительных исследованиях эти два признака нельзя рассматривать в отрыве один от другого (Meusel et al., 1994, 1999, Jeffrey, 2006). Классификация

и терминология форм восковых отложений на основе наблюдений с помощью СЭМ разрабатывались неоднократно (Ameluncher et al., 1967; Metcalf, Chalk, 1979; Barthlott et al., 1998; Jeffrey, 2006). Они основаны, главным образом, на обширных исследованиях поверхности листьев. Различают такие морфологические типы воска, как тонкие пленки, массивные корки, гранулы, тяжи и нити, пластинки и пластиночки различной формы, хлопья, трубочки, палочки. Некоторые из морфологических типов воска приурочены к определенным таксонам или группам таксонов и имеют систематическое значение (Barthlott et al., 2003). Все структуры эпикутикулярного воска называют кристаллами, иногда кристаллоидами (Barthlott, Wollenweber, 1981; Barthlott et al., 1998). К. Koch и Н.-J. Ensikat (2008) сделали обзор работ по морфологии, химическому составу, функциям и методам исследования эпидермальных восков.

Морфология структурированных восковых отложений на семенной кожуре такая же, что и на других органах растений (Werker, 1997). По наблюдениям W. Barthlott (1984), обусловленная ими третичная скульптура поверхности семенной кожеры встречается нечасто, в основном, у очень мелких семян, поверхность которых обладает водоотталкивающими свойствами, например, у семян *Droseraceae* Salisb., *Sarraceniacae* Dumort. и ряда других семейств. Ранее тяжи воска были найдены нами на поверхности пылевидных семян некоторых *Orobanchaceae*: этот признак разделяет близкие роды *Orobanche* L. и *Phelipanche* Pomel (Teryokhin, Kravtsova, 1983; Kravtsova, Teryokhin, 1987).

В задачи нашей работы входило: 1) с помощью СЭМ провести сравнительное изучение морфологии эпикутикулярных восковых отложений на поверхности семян у представителей трибы *Sileneae* и определить их локализацию; 2) определить таксономическую значимость этого нового для систематики трибы признака.

Материалы и методика

Семена для исследования были получены из Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН – БИН РАН (LE, г. Санкт-Петербург), Института Ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW, г. Киев), карпологической коллекции Музея БИН РАН (LEc), семенной лаборатории БИН РАН, по обмену, а также собраны коллегами и авторами в природе.

Список изученных видов и образцов приведен в приложении.

Поверхность семенной кожеры изучена с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-35C в отделении сканирующей электронной микроскопии ЦКП НО БИН РАН. Всего изучено 74 вида (141 образец) трибы *Sileneae* из 24 родов: *Agrostemma* L., *Atocion* Adans., *Carpophora* Klotzsch, *Coccyganthe* (Reichenb.) Reichenb., *Coronaria* Guett., *Cucubalus* L., *Ebraxis* Rafin., *Elisanthe* (Fenzl) Fenzl, *Eudianthe* Reichenb., *Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb., *Ixoca* Rafin., *Lychnis* L., *Melandrium* Roehl., *Minjaevia* Tzvel., *Oberna* Adans., *Otites* Adans., *Petrocoptis* A. Braun, *Pleconax* Rafin., *Silene* L., *Silenanthe* (Fenzl) Griseb., *Sofianthe* Tzvel., *Ussuria* Tzvel., *Viscaria* Bernh., *Xamelinis* Rafin. (по классификации Tzvelev, 2001). Для каждого вида, по возможности, изучали 2–3 или более образцов. Поверхность семенной кожеры наблюдали с латеральной, дорсальной и вентральной сторон семени, особенно подробно у *Melandrium dioicum* и *Lychnis wilfordii*, у которых на семенной кожуре обнаружено большое количество и значительное разнообразие форм эпикутикулярного воска. Для более точного определения морфологии восковых отложений и выявления скульптуры поверхности кутикулы семени восьми видов из родов *Coronaria*, *Lychnis*, *Oberna*, *Otites*, *Pleconax*, *Silene* обрабатывали в течение 48 часов органическими растворителями: гексаном и этиловым эфиром. В работе принята терминология, используемая при описании морфологии восковых отложений (Barthlott et al., 1998; Jeffrey, 2006).

Результаты

Наблюдения необработанных семян и семян с отмытым воском (рис. 2–4) у представителей разных родов смолевковых показали, что их поверхность в большинстве случаев не имеют резких различий (см. далее). Эпикутикулярный бесструктурный воск в основном представляет собой рыхлый, мелкодисперсный, едва различимый налет, которым «припорошена» кутикула, имеющая скульптурированную поверхность. Он покрывает сверху бугорки кутикулы, способствуя их агрегации в более крупные бугорки, ячеи, иногда петли (*Coronaria coriacea* – рис. 3а).

Морфология частиц воска, обнаруженных на поверхности кутикулы, покрывающей наружную стенку клеток экзотесты (кроме сильно выпуклых частей), разнообразна (рис. 1; табл.).

Хотя все структуры воска относят к кристаллам, мы условно подразделяем их на сходные с призматическими кристаллами (правильной симметричной формы многогранников, октаэдров) и их скоплениями (друзами) и не имеющие такого сходства, большей частью с закругленными ребрами. Четкой границы между этими категориями нет, так как у «кристаллов» также встречаются закругленные углы и грани.

К разным структурным типам воска мы относим:

– мелкие зерна 0,1–0,5 мкм в диам. (рис. 2а); выраженные лучше или хуже, они обычно всегда имеются на поверхности кутикулы, иногда лишь по периферии клеток экзотесты; особенно хорошо выражены у *Agrostemma githago*, *Lychnis chalconica*, *Silene gallica*, *S. dichotoma* (рис. 2а);

– более крупные, чем зерна (около 1 мкм в диам.) округлые глобулы (возможно, не относятся к воску);

– отдельные прямоугольные пластинки 2–4(5) мкм дл., и пластинки, параллельно сближенные в стопки или, вместе с палочками такой же длины, в неупорядоченные группы, иногда сходные с друзами (часто встречаются у видов рода *Melandrium*, особенно у *M. dioicum*, у которого могут достигать значительных размеров – рис. 1а; 2б–г);

– неправильно-прямоугольные, крупные (около 30 мкм дл.), толстые пластины, лежащие на наружной стенке клеток экзотесты (рис. 1б; 2д); они обнаружены только у *Lychnis wilfordii* на вентральной стороне семени;

– параллельные или неупорядоченные скопления палочек (*M. dioicum* – рис. 2б, г); эти структуры нам не удалось рассмотреть детально; палочки имеют, по-видимому, лентовидную форму и сходны с зауженными пластинками;

– более или менее уплощенные, округлые и овальные пластинки 0,5–5,0 мкм дл. (рис. 1в; 2е, и, о; 4а, в). Можно различить два их варианта: у *Coccyanthe flos-cuculi* они в основном овальные, плоские; у *M. dioicum* и *O. behen* толще, округлые и овальные, вогнутые в центре и сходные с эритроцитами; их расположение различно: у *M. dioicum* округлые и овальные пластинки пространственно разделены с кристаллами и находятся на разных участках семени – первые на дорсальной его стороне, вторые на латеральных сторонах; у *Coccyanthe flos-cuculi* пластинки находятся рядом с друзами, а у *O. behen* они образуют конгломераты с друзами и призматическими кристаллами.

– кристаллы с выемкой, 5–8 мм дл., треугольные (*L. chalconica*; *Coronaria coriacea*, вентральная сторона семени – рис. 1г) или ладьевидные (*Lychnis wilfordii*, дорсальная сторона семени – рис. 1д);

– слоистые структуры 20–90 мкм дл. из ветвящихся или неветвящихся пластин – *Coronaria coriacea* (рис. 2з), виды рода *Melandrium*;

– призматические кристаллы: монокристаллы типа октаэдра 1–15 (25) мкм дл. (рис. 1е, ж; 2и, к, м, о); изодиаметрические или вытянутые в одном направлении, они могут значительно различаться по величине у видов (рис. 1е, ж) и в пределах одного семени, например, у *Silene tatarica* (рис. 2и); встречаются нередко лишь на дорсальной стороне семени (например, у *Silene caucasica*, *S. tatarica*, *Coronaria coriacea*);

– уплощенные крупные прямоугольные кристаллы около 30 мкм дл. (рис. 2д) – на вентральной стороне семени *Lychnis wilfordii*;

– друзы разнонаправленных кристаллов (3)5–23 мкм дл. (рис. 1з; 2о); они обычно встречаются вместе с одиночными кристаллами;

– друзы параллельных кристаллов (3)5–17 мкм дл. (рис. 1и; 2л, н), особенно многочисленные у *Coccyanthe flos-cuculi* и некоторых образцов *Melandrium dioicum*;

– друзы почти правильной формы, 8-угольные, сходные со «сдвоенными октаэдрами», 5–18 мкм дл. (рис. 1к; 2о) – *Melandrium dioicum*, *Oberna behen*;

– часто встречаются конгломераты разных морфологических типов воска, включающие или не включающие призматические кристаллы (рис. 1л–м, 4а–в).

У некоторых видов (*Lychnis chalconica*, *Atocion armeria*, *Silene gallica*, *Coronaria coriacea*) по периферии клеток экзотесты имеются перфорированная пленка или паутинообразная сеть, соединяющие бугорки кутикулы, по-видимому, воск (рис. 2п, р).

Из этих форм восковых отложений наиболее крупными являются отдельные кристаллы и друзы (до 25–30 мкм дл.), а также слоистые скопления пластинок (до 90 мкм дл.).

На границах клеток экзотесты, вдоль их радиальных стенок также имеются отложения воска. Граница клеток может быть обозначена лишь неровной зигзагообразной трещиной (рис. 4д). У большинства изученных видов она щелевидная, окаймленная более или менее узкой полосой без бугорков кутикулы (рис. 3г); то и другое заполнено рыхлым зернистым налетом, иногда с дендритами и гранулами либо крупными гра-

нулами, собранными в цепочки, а иногда также кристаллами.

Выяснено, что у семян *Lychnis wilfordii* и *Melandrium dioicum* с обильным восковым покрытием различные морфологические типы воска локализованы на разных участках семенной кожуры. У обоих видов на латеральных сторонах семени преобладают кристаллы (октаэдры), у *M. dioicum* кое-где имеются, кроме того, друзы, собрания прямоугольных пластинок и палочек. На дорсальной стороне семени у этого вида обнаружены лишь округлые пластинки, а у *L. wilfordii* – ладьевидные кристаллы. На вентральной стороне семени *L. wilfordii* встречаются крупные толстые неправильно-прямоугольные пластины и плоские кристаллы (рис. 2д); ближе к рубчику поверхность клеток экзотесты густо усеяна частицами воска разной формы (рис. 2н).

Наблюдение с помощью СЭМ семян, обработанных растворителями (рис. 3б, в, д, е; 4 г–з)

показало, что поверхность обнажившейся кутикулы между бугорками неровная, уплощенно-зернистая (рис. 3в) или более скульптурированная, зернисто-бугорчатая (рис. 4з). Верхушки ее бугорков имеют зернисто-пластинчатую скульптуру (рис. 3б). В отношении эпикутикулярной зернистости (предположительно воска) результаты неоднозначны: у некоторых видов (*Lychnis chalcidonica*) зернистость уменьшилась только после обработки эфиром (рис. 4б, е, з), у других видов (*Coronaria coriacea*, *Siene gallica*) – после обоих растворителей, при этом в большей степени либо после эфира (*C. coriacea* – рис. 3а–в), либо гексана (*S. gallica*). У *Silene dichotoma* зернистость не исчезла при обработке обоими растворителями.

У большинства видов, кроме *Pleconax conica* и *Silene gallica*, обработка семян привела к растворению воска вдоль границ клеток: щели здесь стали шире, гранулы воска частично или

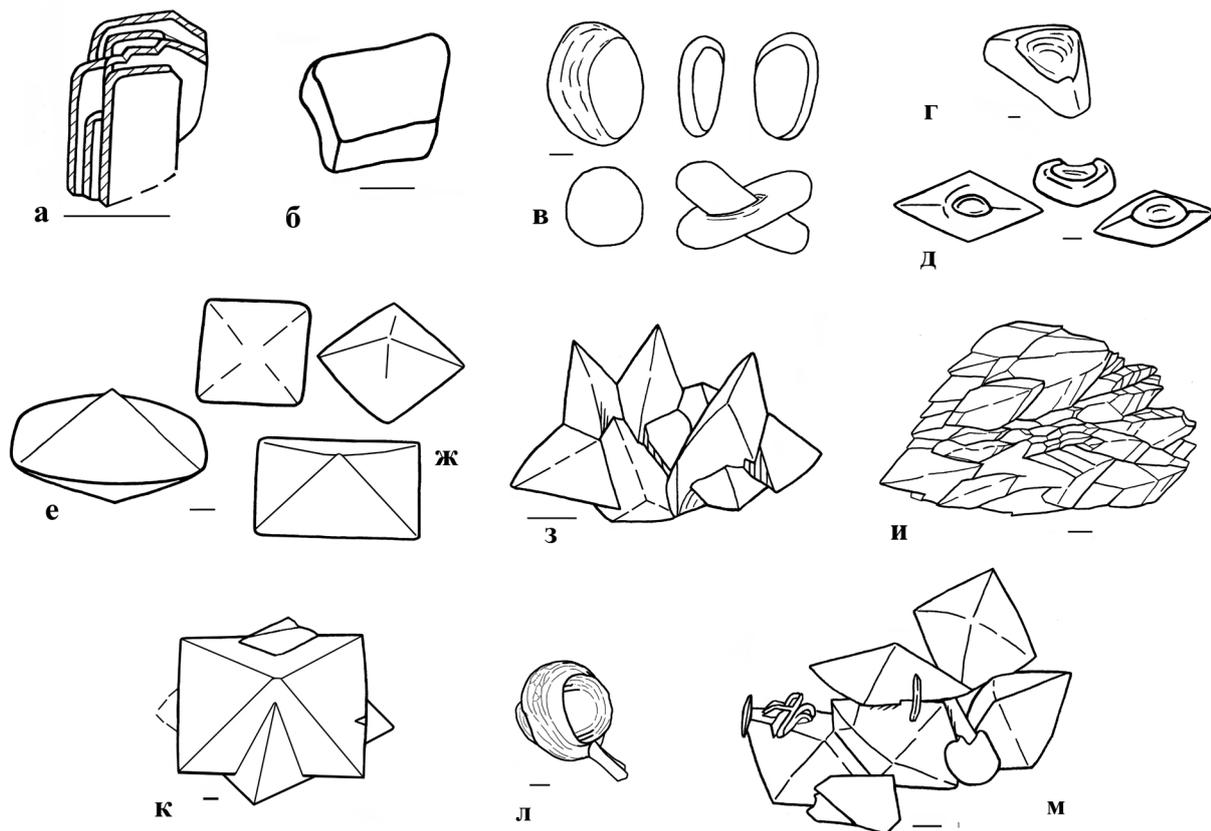
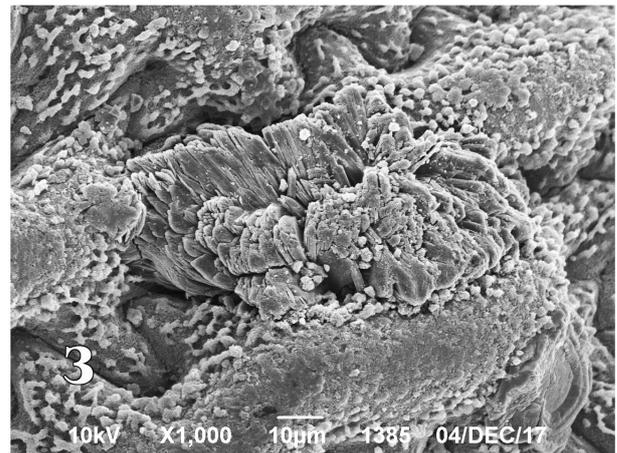
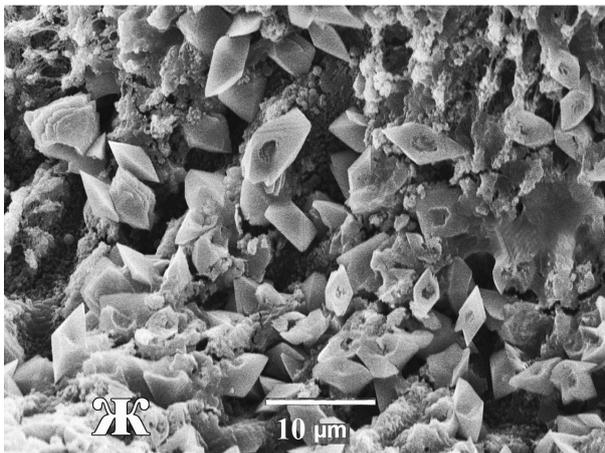
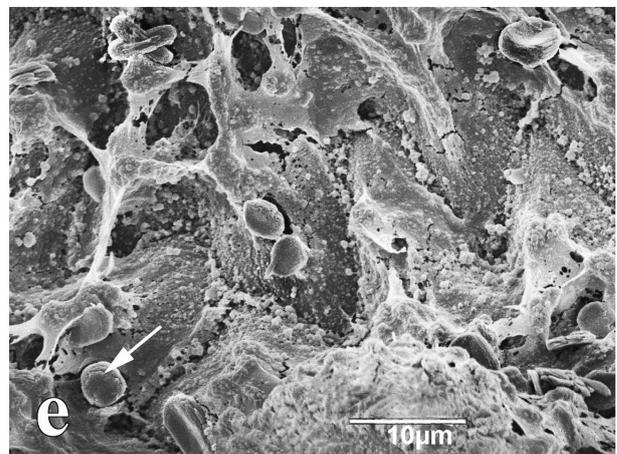
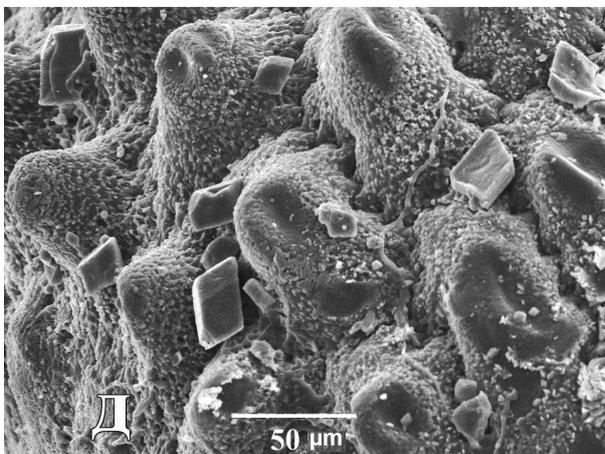
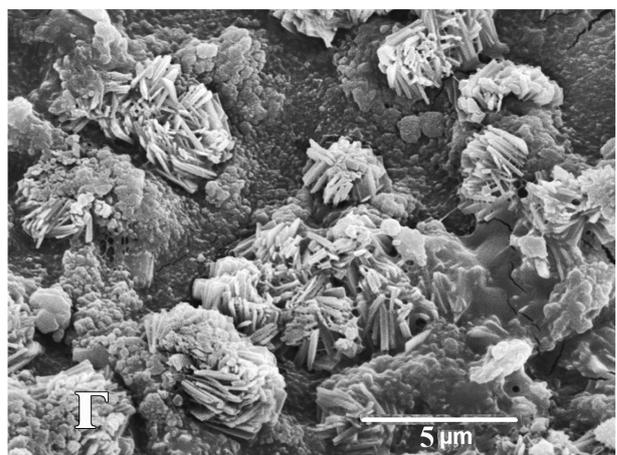
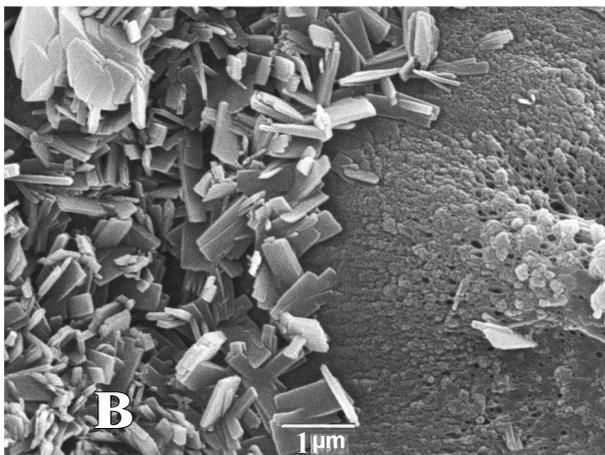
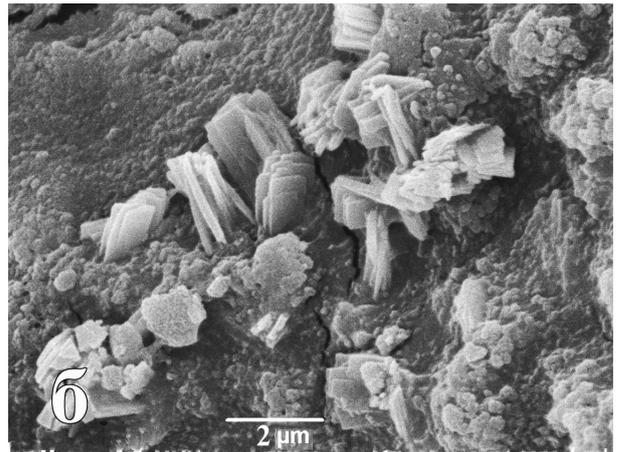
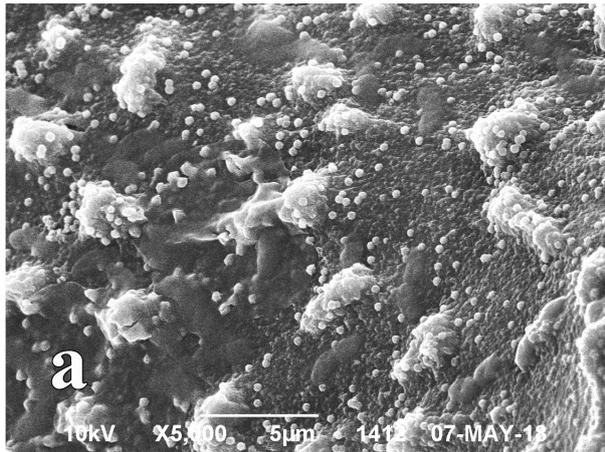


Рис. 1. Морфологические типы эпикутикулярного воска на поверхности семенной кожуры у представителей трибы *Sileneae*: а – прямоугольные пластины, собранные в стопки (*Melandrium dioicum*), б – неправильно-прямоугольная толстая пластина (*Lychnis wilfordii*, на вентральной стороне семени), в – округлые и овальные пластинки (*Melandrium dioicum*), г – треугольные кристаллы с выемкой (*Coronaria coriacea*, вентральная сторона семени), д – лодочковидные кристаллы с выемкой (*Lychnis wilfordii*, дорсальная сторона семени), е, ж – призматические кристаллы у *Atocion armeria* (е) и *Silene tatarica* (ж), з – друзы разнонаправленных кристаллов (*Atocion armeria*), и – друзы параллельных кристаллов (*Coccyganthe flos-cuculi*), к – друзы правильной формы (*Oberna behen*); л – конгломерат частиц эпикутикулярного воска разного морфологического типа (*Melandrium dioicum*); м – конгломерат кристаллов и пластинок воска (*Melandrium dioicum*). Масштабные линейки: 1 мкм (кроме б), б – 10 мкм.



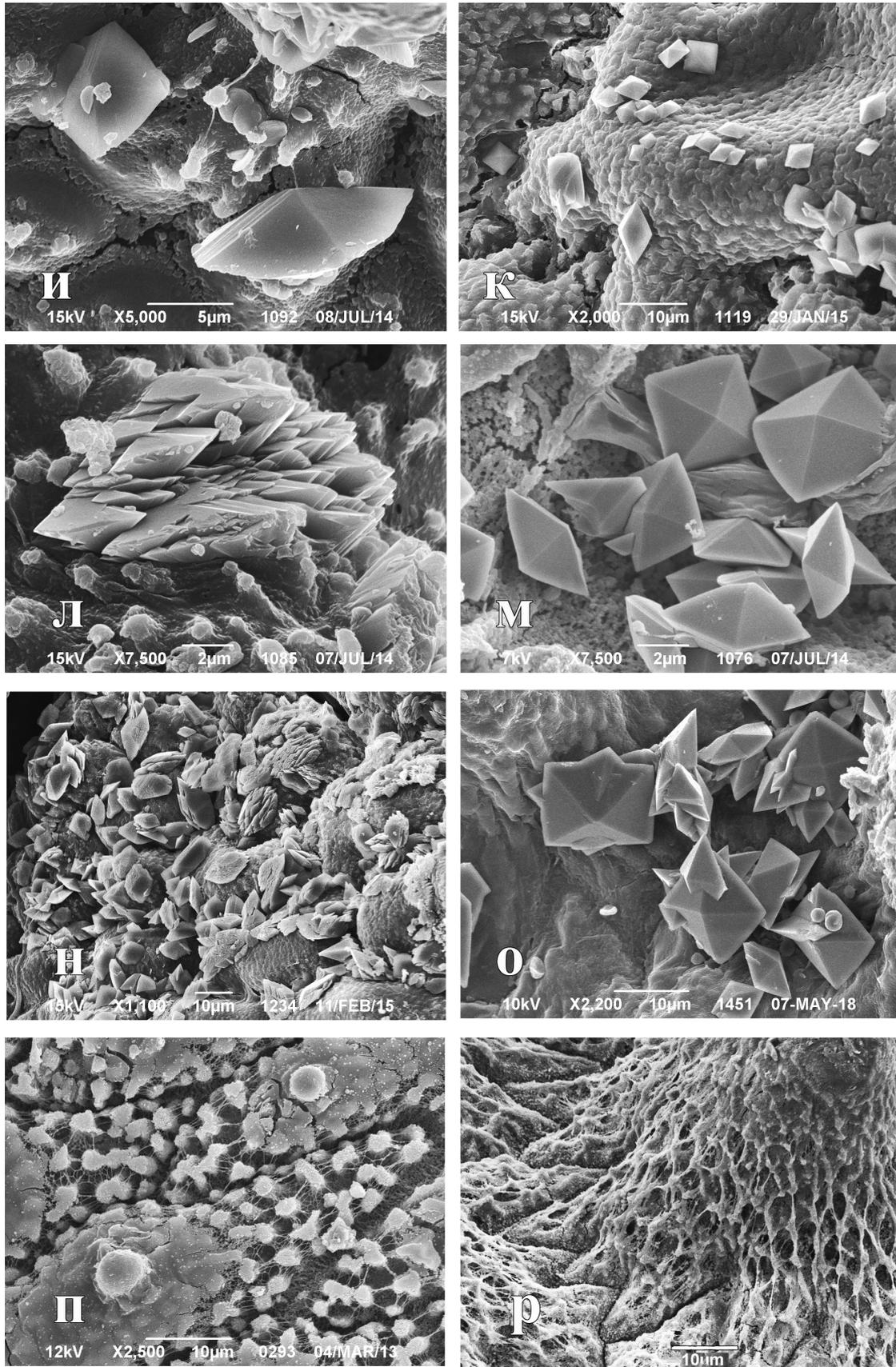


Рис. 2. Микрографии фрагментов поверхности наружной тангентальной стенки клеток экзотесты у представителей трибы *Sileneae* (СЭМ): а – *Silene dichotoma*; б–г, е, м – *Melandrium dioicum*, стрелкой обозначены округлые пластинки; д, ж, н – *Lychnis wilfordii*: с вентральной стороны семени (д), с дорсальной стороны (ж), в области рубчика (н); з, р – *Coronaria coriacea*; и, л – *Coccyganthe flos-cuculi*; к – *Silene tatarica*; о – *Oberna behen*; п – *Silene gallica*. Масштабные линейки (мкм): в – 1; б, л, м – 2; а, г, и – 5; е–з, к, н–р – 10, д – 50.

полностью растворились (рис. 3г–е). У *Lychnis chalconica*, *Oberna behen*, *Silene tatarica* воск растворился только в эфире, у других видов в обоих растворителях, причем у *Otites* в большей степени в эфире, чем в гексане, а у *Silene dichotoma* – больше в гексане, эфир же вызвал дефрагментацию крупных частиц воска, объединенных вдоль границ клеток в цепочки.

Паутинистая сетка, соединяющая бугорки кутикулы по периферии клеток экзотесты у *Silene*

gallica, при обработке семян растворителями не исчезла.

Использованные растворители по-разному проявили себя в отношении разных морфологических форм воска у *Oberna behen* (рис. 4а–з): гексан растворил только округлые пластинки (рис. 4г, д); эфир растворил как пластинки, так и призматические кристаллы воска (рис. 4ж, з).

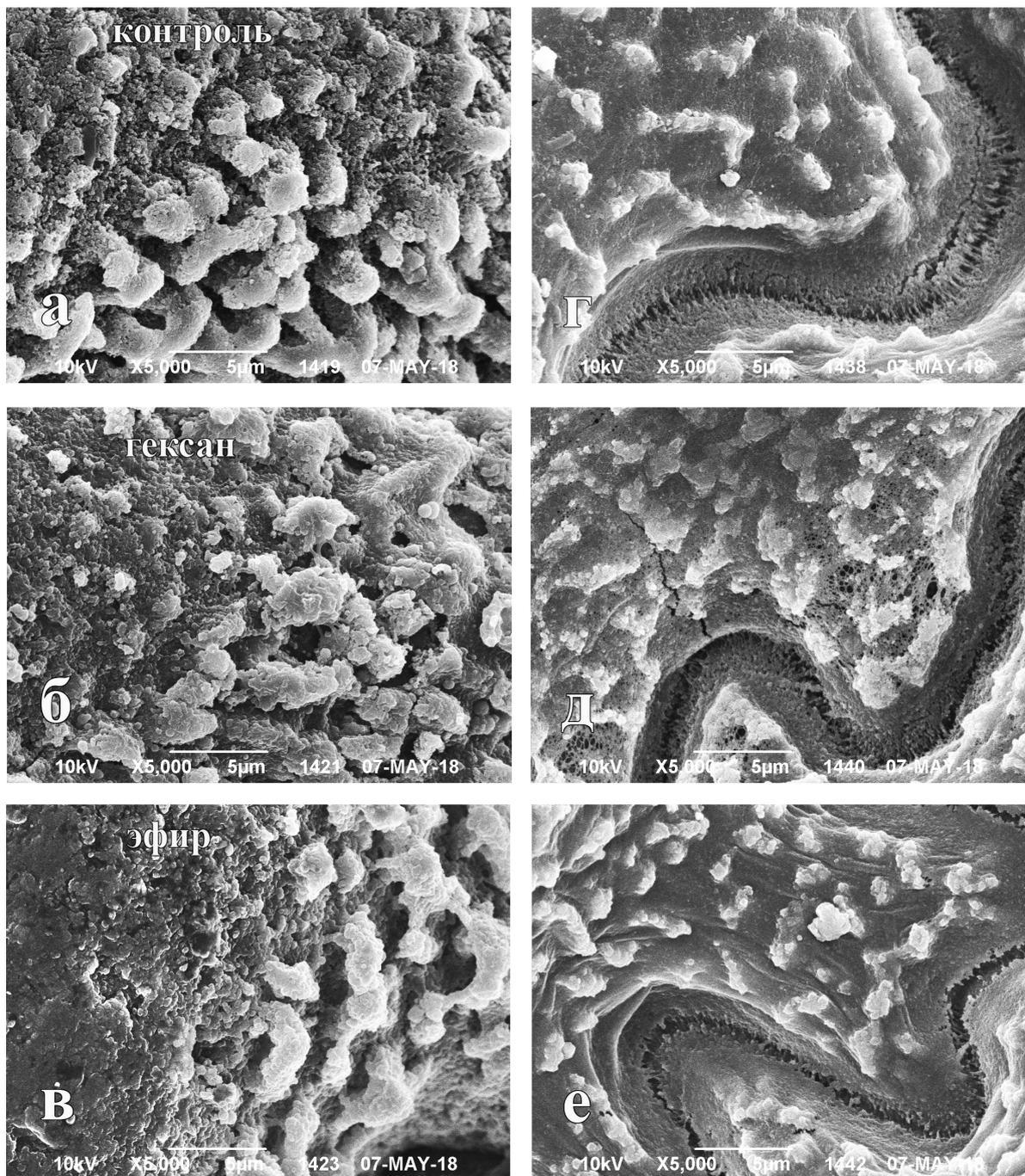


Рис. 3. Микрографии фрагментов поверхности наружной тангентальной стенки клеток экзотесты у необработанных и обработанных органическими растворителями семян *Coronaria coriacea* (а–в) и *Otites bashkirorum* (г–е), СЭМ: а, г – необработанные семена, б, д – семена после обработки гексаном, в, е – после обработки этиловым эфиром.

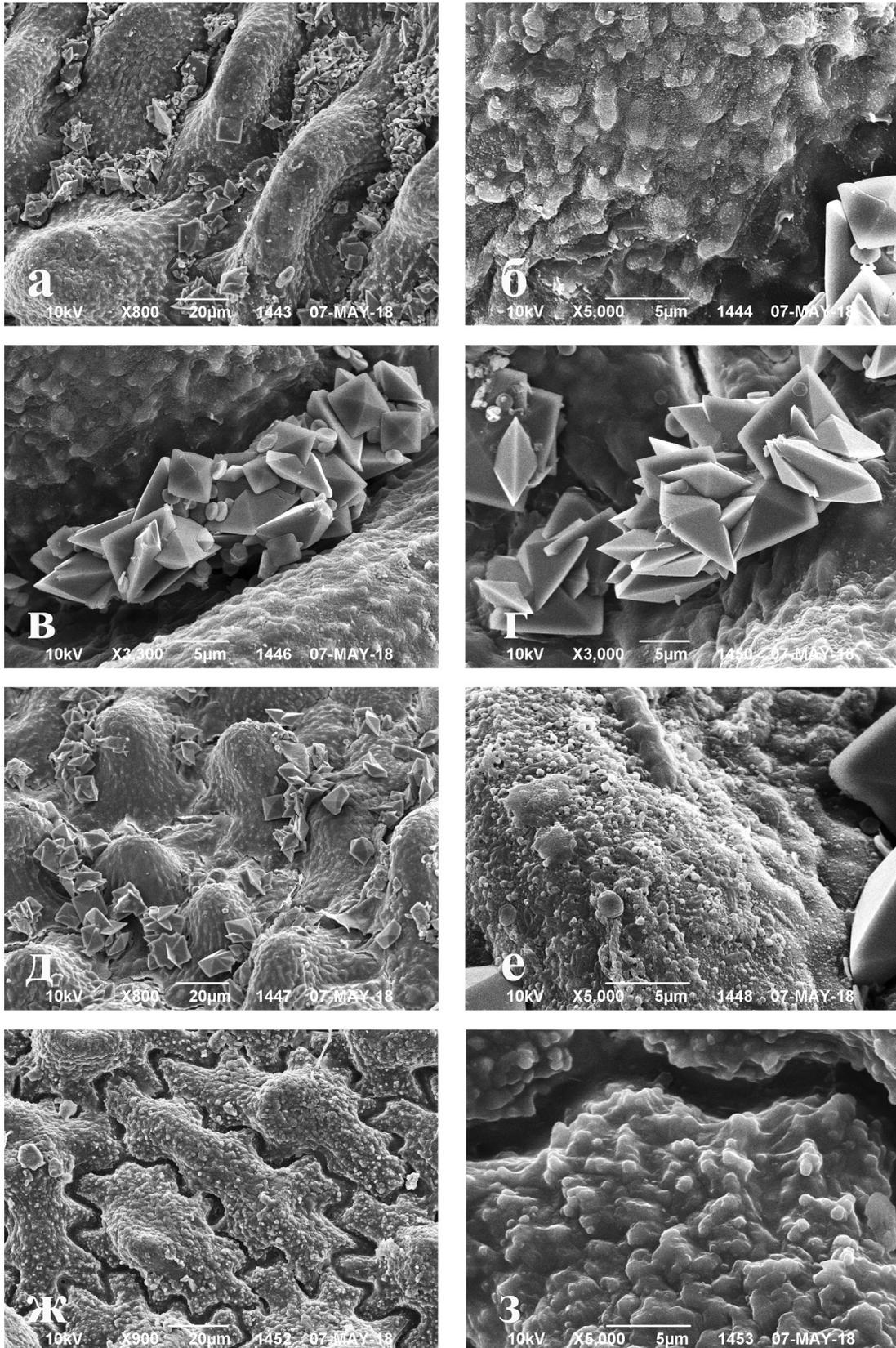


Рис. 4. Изменение структур поверхности семенной кожуры у *Oberna behen* под воздействием растворителей: а–в – необработанные семена: фрагмент поверхности семенной кожуры, видны расположенные вдоль радиальных стенок клеток экзотесты скопления частиц воска (а), фрагмент покрытой воском наружной тангенциальной стенки (б), скопление кристаллов и округлых пластинок воска (в); г–е – поверхность семян после обработки гексаном: пластинки воска почти полностью растворились, кристаллы сохранились (г, д), зернистость кутикулы сохранилась (е); ж, з – поверхность семян после обработки этиловым эфиром, воск растворился: фрагмент поверхности семенной кожуры (ж), поверхность кутикулы (з).

Таблица

Морфология эпикуткулярных отложений воска на поверхности семенной кожуры у представителей трибы *Sileneae*.

Род, подрод и секция (по Н. Н. Цвелеву, 2001)	Вид	Частицы воска, не являющиеся призматическими кристаллами	Призматические кристаллы воска
<i>Atocion</i>	<i>A. armeria</i>	–	Кристаллы; друзы разнонаправленных кристаллов
<i>Minjaevia</i>	<i>M. rupestris</i>	–	Ед. кристаллы
<i>Viscaria</i>	<i>V. viscosa</i>	–	Кристаллы
<i>Lychnis</i>-group			
<i>Coccyganthe</i>	<i>C. flos-cuculi</i>	Округлые и овальные пластинки; ед. спирально закрученные пластинки; ед. палочки	Кристаллы; друзы параллельных и разнонаправленных кристаллов
<i>Coronaria</i>	<i>C. cortacea</i>	Ед. кристаллы с выемкой, слоистые структуры из ветвящихся и неветвящихся пластинок	Кристаллы; друзы разнонаправленных кристаллов
<i>Lychnis</i>	<i>L. chalconica</i>	Ед. кристаллы с выемкой	Кристаллы; друзы разнонаправленных кристаллов; Ед. друзы параллельных кристаллов
	<i>L. flos-jovis</i>	–	–
	<i>L. fulgens</i>	–	–
	<i>L. wilfordii</i>	Ед. крупные, толстые пластинки; кристаллы с выемкой	Призматические и плоские прямоугольные кристаллы; друзы разнонаправленных и параллельных кристаллов
<i>Silene</i>-group: subgenus <i>Silene</i>, subgenus <i>Behenantha</i>			
<i>Silene</i>	<i>S. chlorantha</i>	–	–
	<i>S. dubia</i>	–	–
	<i>S. multiflora</i>	–	–
	<i>S. nutans</i>	–	–
	<i>S. koreana</i>	–	–
	<i>S. viridiflora</i>	–	–
п/род <i>Siphonomorpha</i> (Oth) Endl.	<i>S. stenophylla</i>	–	–
	<i>S. daghestanica</i>	–	–
	<i>S. tatarica</i>	–	Кристаллы
	<i>S. italica</i>	–	–

Таблица (продолжение)

Род, подрод и секция (по Н. Н. Цвелеву, 2001)	Вид	Частицы воска, не являющиеся призматическими кристаллами	Призматические кристаллы воска
<i>Silene</i>	<i>Italica</i> (Rohrb.) Schischk.	–	–
п/род <i>Siphonomorpha</i> (Orth) Endl.	<i>Repentes</i> (Chowdhuri) Tzvel.	–	–
п/род <i>Silene</i>	<i>Psammophilae</i> (Talavera) Greuter <i>Silene</i>	–	–
<i>Gastrolychnis</i>	<i>Dichotomae</i> (Rohrb.) Chowdhuri	–	–
<i>Melandrium</i>	<i>M. album</i>	–	–
	<i>M. dioicum</i>	Округлые и овальные пластинки; скопления и слоистые структуры из прямоугольных пластинок и палочек	Кристаллы; друзы разнонаправленных и параллельных кристаллов; «сдвоенные октаэдр»
	<i>M. eriocalycinum</i>	Скопления прямоугольных пластинок, сходные с друзами	Ед. кристаллы; друзы параллельных кристаллов

Таблица (окончание)

Род, подрод и секция (по Н. Н. Цвелеву, 2001)	Вид	Частицы воска, не являющиеся призматическими кристаллами	Призматические кристаллы воска
<i>Melandrium</i>	<i>M. latifolium</i>	Ед. прямоугольные пластинки и стопки пластинок	Ед. кристаллы
<i>Oberna</i>	<i>O. behen</i>	Глобулы; округлые пластинки; скопления пластинок неправильной формы	Кристаллы; друзы разнонаправленных кристаллов; «Сдвоенные октаэдр»
	<i>O. schottiana</i>	–	–
	<i>O. uniflora</i>	–	–
<i>Procumbentes</i> (Chowdhuri) Ikonn.	<i>O. procumbens</i>	–	–
	<i>Xamelinis</i>	–	Ед. кристаллы

Прим.: В таблице не отображены мелкие зернистые эпикутикулярные отложения, которые обычно имеются на поверхности кутикулы. Таксоны с призматическими кристаллами и другими формами эпикутикулярного воска отмечены зеленым, только с призматическими кристаллами – бирюзовым; ед. – единичные, – отсутствие признака.

Обсуждение

Известно, что на листьях у видов сем. Caryophyllaceae восковое покрытие состоит обычно из невысоких пластинок неправильной формы, с волнистым краем; менее часто встречаются трубочки. У некоторых видов (в том числе у *Silene*) имеется особый тип палочек – с поперечными гребнями и терминальным утолщением, напоминающий *Aristolochia*-тип, характерный для большинства Magnoliidae (Engel, Barthlott, 1988; Barthlott, 1994). Проведенное исследование показало, что на семенной кожуре изученных видов трибы *Sileneae* обычно имеются мелкозернистые эпикутикулярные отложения (зерна 0,1–0,5 мкм дл.), а у 21 вида из 74 изученных (в 11 родах из 24, перечислены в таблице), в том числе у представителей 5 секций рода *Silene* s. str. (*Tataricae*, *Spergulifoliae*, *Pinifoliae*, *Dichotomae*, *Silene*) из 13 изученных – более крупные структуры воска, наиболее распространенной формой которых являются призматические кристаллы. Одиночные кристаллы встречаются обычно вместе с друзами. Пластинки прямоугольной и неправильной формы (преимущественно в конгломератах, стопках), как и палочки, встречаются на семенной кожуре смолевковых значительно реже, лишь у 5 видов родов *Coronaria*, *Melandrium*, *Oberna*, единичные палочки – у *Coccyganthe*. Только у 3 видов: *Coccyganthe flos-cuculi*, *Melandrium dioicum*, *Oberna behen* – обнаружены округлые и овальные пластинки; их форма, а также расположение в пределах семени и по отношению к призматическим кристаллам воска имеют характерные видовые особенности. Редкими формами являются также ветвящиеся пластинки (*Coronaria coriacea*), спирально закрученные пластинки (*Coccyganthe flos-cuculi*), кристаллы с выемкой (*Coronaria coriacea*, *Lychnis chalconica*, *L. wilfordii*), крупные, толстые пластины неправильной формы и плоские кристаллы (*Lychnis wilfordii*), друзы в форме почти правильных «сдвоенных октаэдров» (*Melandrium dioicum*, *Oberna behen*).

Нужно отметить, что выявленные нами на поверхности семенной кожеры смолевковых эпикутикулярные структуры в виде зерен, гранул, палочек и пластинок, единичных или конгломератов, более или менее соответствуют некоторым из установленных у растений морфологических типов эпикутикулярного воска. Эпикутикулярные же структуры в форме призматических кристаллов, как монокристаллы, так и друзы, по-видимому, встречаются редко, так как они не

упоминаются в известных исследованиях восковых покрытий у растений (de Bary, 1871; Aemelunxen et al., 1967; Martin, Juniper, 1970; Metcalfe, Chalk, 1979; Barthlott et al., 1998; Jeffree, 2006). Их химический состав не известен, однако растворимость в этиловом эфире указывает на воска. В ботанической литературе отмечены лишь расположенные пучками кристаллы воска (tufted crystals), например, на кутикуле бобовых (Martin, Juniper, 1970) и сходные с друзами конгломераты полигональных ограненных палочек среди восковых отложений другой формы (Barthlott et al., 1998). Кристаллическая природа частиц воска долгое время не была ясна и лишь недавно получила подтверждение (Barthlott et al., 2003). Обнаруженные нами формы воска также имеют форму призматических кристаллов.

Растворимость призматических кристаллов воска только в этиловом эфире, а округлых пластинок в обоих растворителях (гексане и эфире) указывает на их разный химический состав. Из использованных нами растворителей этиловый эфир в большинстве случаев более полно растворил воск на поверхности семенной кожуры смолевковых, чем гексан; при этом результат воздействия этих веществ на эпикутикулярные структуры различен у видов. Только у части изученных видов при воздействии разных растворителей исчезает зернистость на поверхности кутикулы; у *Silene dichotoma* при такой обработке семян она сохраняется. У *Silene gallica* сохраняется паутиноподобная пленка, соединяющая бугорки кутикулы. В связи с особой устойчивостью к растворителям вопрос о химической природе этих эпикутикулярных образований остается открытым. Нерастворимые отложения эпикутикулярного воска на семенной кожуре известны также у растений из семейств Aizoaceae Mart. и Bignoniaceae Juss. (Barthlott, 1984).

Выяснено, что количество кристаллов воска на поверхности многих изученных нами семян очень незначительное (единичные кристаллы), хотя имеются данные об их большом числе у *Atocion hypanicum* (Klokov) Tzvelev (личное сообщение В. О. Мартынюк). Обилие восковых отложений обнаружено нами лишь у некоторых образцов четырех видов: *Coccyganthe flos-cuculi*, *Lychnis wilfordii*, *Melandrium dioicum* и *Oberna behen*. Оно сопровождается разнообразием морфологии восковых образований: в этих случаях воск представлен как призматическими кристаллами, так и частицами другой формы (пластинками, палочками, различной формы их скопле-

ниями, кристаллами с выемкой в центре), причем у представителей разных родов в различных сочетаниях перечисленных морфологических типов (табл.). Набор морфологических типов воска, преобладание того или иного типа, взаимное расположение разных типов воска, а также их локализация на поверхности семени являются видовыми особенностями и могут служить дополнительным диагностическим признаком. У *Coccyganthe flos-cuculi* заметно преобладают друзы параллельно расположенных кристаллов (имеются также овальные и округлые пластинки), у *Melandrium dioicum* – призматические кристаллы в форме октаэдра и друзы из разнонаправленных кристаллов (иногда друзы из параллельных кристаллов), пространственно разделенные с округлыми, сходными с эритроцитами, мелкими пластинками. У *Oberna behen* кристаллы, друзы и такие же округлые пластинки примерно одинаково многочисленны и перемешаны в конгломератах; таким образом, по набору морфологических типов эпикутикулярного воска этот вид сходен с *Melandrium dioicum*, однако отличается от последнего локализацией на семени и взаимным расположением разных морфологических типов воска. Для *Lychnis wilfordii* характерно, кроме того, наличие видоспецифичных форм восковых отложений, например, толстых пластин неправильной формы и крупных плоских кристаллов; возможно, это связано с предполагаемым гибридным происхождением этого вида (Dequan et al., 2001).

Ограниченность применения признаков присутствия и структуры эпикутикулярного воска на поверхности семени в систематике и диагностике смолевковых связана с его нестабильностью: он имеется не у всех образцов одного и того же вида, что может быть отражением разных условий обитания отдельных особей. Известно, что окружающая среда в некоторой степени влияет на морфологию эпикутикулярных восковых отложений (Barthlott, 1981).

Можно заметить, что скульптура поверхности семенной кожуры у перечисленных выше четырех видов, как и у некоторых других видов трибы *Sileneae*, напоминает скульптуру поверхности листьев с папиллозной эпидермой, в частности, у *Nelumbo nucifera* L. (Neinhuis, Barthlott, 1997). В обоих случаях поверхность является сложно скульптурированной, что характеризует ее как обладающую гидрофобными свойствами. Гидрофобность эпидермальных поверхностей основана на их неровности, вызванной различными микроструктурами – волосками,

кутикулярными складками и другими выступами кутикулы, а также эпикутикулярным воском (Neinhuis, Barthlott, 1997). Выявленные у некоторых видов *Sileneae* кристаллы воска способствуют усилению неровности поверхности их семенной кожуры. Таким образом, к иерархически скульптурированной ее поверхности добавляется дополнительный структурный уровень, определяемый наноструктурами воска, что усиливает ее гидрофобность. Иерархическая скульптурированность поверхности в сочетании с поверхностным воском приводит к “superhydrophobicity” (Barthlott et al., 2016, 2017). Этот же водорепеллентный эффект обеспечивается у семян видов родов *Coronaria*, *Lychnis*, *Melandrium* крупнобугорчатыми клетками экзотесты и объединением бугорков кутикулы в сетчатую или ячеистую скульптуру. Несмачиваемость семян водой особенно очевидна в случае крупнобугорчатых и тесно расположенных клеток экзотесты, находящихся на некоторых участках или по всей поверхности семени (например, у *Carpophora viscosa*, *Lychnis fulgens*); в щелях между ними при намачивании сохраняется воздух.

Полученные результаты показывают, что присутствие, а также количество и форма восковых отложений связаны не только с систематическим положением таксона в трибе *Sileneae*, но также с экологией видов. Они подтверждают вывод о том, что основное назначение воска на поверхности семян смолевковых заключается в усилении водоотталкивающих свойств семенной кожуры, так как наибольшее его количество обнаружено на поверхности семян у видов, приуроченных к сырым местообитаниям (*Coccyganthe flos-cuculi*, *Lychnis wilfordii*, *Melandrium dioicum*).

Сопоставление полученных нами результатов с результатами молекулярно-филогенетических исследований трибы (Oxelman, Lidén, 1995; Oxelman et al., 1997, 2001; Mikhaylova, 2016a, b) показало, что призматические кристаллы воска отсутствуют в монотипных базальных кладах *Agrostemma*, *Eudianthe*, *Petrocoptis*, *Ixoca*, но имеются у представителей всех родов *Viscaria-group* (*Atocion*, *Minjaevia*, *Viscaria*) и у всех родов *Lychnis-group* (*Coccyganthe*, *Coronaria*, *Lychnis*) (табл.). В *Lychnis-group* морфология восковых образований более разнообразна по сравнению с *Viscaria-group*: кроме призматических кристаллов имеются пластинки различной формы, палочки, а также выступы воска редкой формы, не встречающиеся в других кладах – ветвящиеся и спирально закрученные пластинки, треугольные

и ладьевидные кристаллы с выемкой, крупные толстые пластины неправильной формы и крупные плоские кристаллы. Для этой клады отмечено наибольшее число редких, специфичных морфологических форм эпикутикулярного воска, что говорит о ее обособленности от других филогенетических линий трибы. Обе субклады самой крупной клады *Silene-group*, соответствующие, по молекулярным данным, двум под родам – *Silene* и *Behenantha* (Oth) Endl. (= *Behen* (Moench) Bunge) (Popp, Oxelman, 2004), содержат виды, у которых есть призматические кристаллы воска на семенах. Они выявлены у представителей родов *Melandrium*, *Oberna*, 5 секций *Silene* s. str., *Xamilenis*. У *Silene* s. str. и *Xamilenis*, входящих в субкладу *Silene*, имеется небольшое морфологическое разнообразие эпикутикулярного воска, как и у родов *Viscaria-group* – крупные структуры представлены только призматическими кристаллами, тогда как у *Melandrium* и *Oberna* (рассматриваются иногда как секции рода *Silene*, подрод *Behenantha*) обнаружен значительный полиморфизм восковых отложений, сравнимый с тем, что наблюдается у представителей *Lychnis-group*: на одном семени имеются как призматические кристаллы, так и другие («некристаллические») формы эпикутикулярного воска.

Заключение

Проведенное исследование позволило впервые изучить морфологию эпикутикулярного воска на поверхности семенной кожуры у представителей трибы *Sileneae*. Выяснено, что наиболее распространенными структурами воска являются зерна и призматические кристаллы, единичные и собранные в друзы. Кристаллы найдены у 21 вида из 74 изученных, но не во всех популяциях одного вида; они растворяются в этиловом эфире, но не растворяются в гексане. Другие морфологические типы воска (пластинки, палочки, их конгломераты) встречаются значительно реже, у представителей пяти родов, в сочетании с призматическими кристаллами. Набор морфологических типов воска, характер их взаимного расположения, а также преобладание того или иного типа являются видоспецифичными. Выяснено, что присутствие, количество и форма восковых отложений связаны не только с систематическим положением таксона, но также с экологией: обилие эпикутикулярных восковых отложений, сопровождающееся разнообразием их морфологии, обнаружено у ви-

дов, приуроченных к сырým местообитаниям. Иерархически скульптурированная поверхность их семенной кожуры в сочетании с поверхностным воском свидетельствует о «супергидрофобности». Признаки морфологии структур воска и их взаимного расположения на поверхности семенной кожуры могут быть использованы как дополнительные при диагностике видов. Они, по-видимому, не имеют большого значения для систематики и филогении трибы *Sileneae*; картина их распределения на филогенетическом древе трибы неясна: сходное сочетание пластинок и призматических кристаллов воска обнаружено у родов клады *Lychnis* и у сближенных с *Silene* s. str. родов *Melandrium* и *Oberna*.

Благодарности

Авторы благодарят кураторов гербариев LE и KW, а также коллег-ботаников за предоставленный материал. Работа выполнена по гос. заданию № АААА-А18-1180316900084-9 Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений на оборудовании ЦКП НО «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Мы признательны руководителю отделения сканирующей электронной микроскопии этого центра Л. А. Карцевой за помощь в работе с СЭМ.

REFERENCES /ЛИТЕРАТУРА

- Ameluncher F., Morgenroth K., Picksak T.** 1967. Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Elektronenmikroskop. *Pflanzenphysiologie* 57(1): 79–95.
- Bargel H., Koch K., Cerman Z., Neinhuis C.** 2006. Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes – a smart material? *Functional Plant Biology* 33: 893–910.
- Barthlott W.** 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic J. Bot.* 1(3): 345–355.
- Barthlott W.** 1984. Microstructural features of seed surfaces. In: *Current concepts in plant taxonomy*. Eds. V. H. Heywood, D. M. Moore. Systematics Association Spec. Vol. 25. Academic Press, London, Orlando, 95–105 pp.
- Barthlott W.** 1994. Epicuticular wax ultrastructure and systematics. In: *Evolution and Systematics of the Caryophyllales*. Eds. H. D. Behnke, T. J. Mabry. Springer-Verlag, Berlin, 75–86 pp.
- Barthlott W., Frölich D.** 1983. Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicularer Wachs-Kristalloide: Ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. *Pl. Syst. Evol.* 142(3–4): 171–185.
- Barthlott W., Mail M., Bhushan B., Koch K.** 2017. Plant Surfaces: Structures and Functions for Biomimetic Innovations. *Nano-Micro Lett.* 9: 23. DOI: 10.1007/s40820-016-0125-1.
- Barthlott W., Mail M., Neinhuis C.** 2016. Superhydrophobic hierarchically structured surfaces in biology: evolution, structural principles and biomimetic implications. *Phil. Trans. R. Soc. A.* 374: 20160191. DOI: 10.1098/rsta.2016.0191
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Meusel I., Theisen I., Wilhelmi H.** 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linn. Soc.* 126(3): 237–260. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1998.tb02529.x.
- Barthlott W., Theisen I., Borsch T., Neinhuis C.** 2003. Epicuticular waxes and vascular plant systematics: integrating micromorphological and chemical data. In: *Deep morphology: toward a renaissance of morphology in plant systematics*. Eds. T. F. Stuessy, V. Mayer, E. Hörandl. A. R. G. Gantner, Ruggel, 189–206 pp.
- Barthlott W., Wollenweber E.** 1981. Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 32: 7–67.
- Boesewinkel F. D., Bouman F.** 1984. The seed: structure. In: *Embryology of angiosperms*. Ed. B. M. Johri. Springer, Berlin, Heidelberg, 567–610 pp.
- De Bary A.** 1871. Ueber die Wachüberzüge der Epidermis. *Bot. Zeitung* (Berlin) 29(9): 128–139, (10): 145–154, (11): 161–176, (34): 566–571, (35): 573–585, (37): 605–619.
- Dequan L., Lidén M., Oxelman B.** 2001. *Lychnis* L. In: *Flora of China*. Vol. 6. (Caryophyllaceae through Lardizabalaceae). Eds. Z.-Y. Wu, P. H. Raven, D. Hong. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. 100–102 pp.
- Engel T., Barthlott W.** 1988. Micromorphology of epicuticular waxes in Centrosperms. *Pl. Syst. Evol.* 161(1–2): 71–85.
- Fahn A.** 1990. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, New York, 588 pp.
- Fedoseyev G. E.** 1988a. Anatomical and morphological study of seeds in genera *Melandrium* Roehl. and *Silene* L. *Biologicheskiiye nauki* [Biological Sciences] 6: 58–68 [In Russian]. (**Федосеев Г. Е.** Анатомо-морфологическое исследование семян представителей родов *Melandrium* Roehl. и *Silene* L. // Биол. науки, 1988а. № 6. С. 58–68).

- Fedoseyev G. E.** 1988b. On morphological characters of seeds of *Melandrium sachalinense* (Fr. Schmidt) Kudo seeds. *Biologicheskkiye nauki* [Biological Sciences] 10: 60–65 [In Russian]. (**Федосеев Г. Е.** О морфологических признаках семян *Melandrium sachalinense* (Fr. Schmidt) Kudo // Биол. науки, 1988б. № 10. С. 60–65).
- Gvinianidze Z. I., Fedotova T. A.** 1991. Fam. Caryophyllaceae. In: *Comparative anatomy of seeds*. Vol. 3. Ed. A. Takhtajan. Nauka, Leningrad, 59–74 pp. [In Russian]. (**Гвинианидзе З. И., Федотова Т. А.** Семейство Caryophyllaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. Двудольные. Caryophyllidae–Dilleniidae. А. Л. Тахтаджян (ред.). Л.: Наука, 1991. С. 59–74).
- Hoseini E., Ghahremaninejad F., Assadi M., Edalatiyan M. N.** 2017. Seed micromorphology and its implication in subgeneric classification of *Silene* (Caryophyllaceae, *Sileneae*). *Flora* 228: 31–38. DOI:10.1016/j.flora.2017.01.006.
- Jeffree C. E.** 2006. The fine structure of plant cuticles. In: *Biology of the plant cuticles*. Eds. M. Rieder, C. Müller. *Ann. Plant Review* 23: 11–140.
- Koch K., Ensikat H.-J.** 2008. The hydrophobic coating of plant surfaces: Epicuticular wax crystals and their morphology, crystallinity and molecular self-assembly. *Micron*. 39(7): 759–772. DOI: 10.1016/j.micron.2007.11.010.
- Kozhanchikov V. I.** 1967. On morphological characterirs of seeds fam. Caryophyllaceae and possible ways of their evolution. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 52(9): 1277–1286 [In Russian]. (**Кожанчиков В. И.** Морфологические признаки семян семейства Caryophyllaceae и возможные пути их эволюции // Бот. журн., 1967. Т. 52, № 9. С. 1277–1286).
- Kravtsova T. I., Romanova V. O.** 2014. Carpological studies of *Silene* s. l. in Komarov Botanical Institute RAS. In: *The botany: history, theory, practice (the 300th anniversary of the Komarov Botanical Institute RAS): proceedings of the international scientific conference*. GETU “LETI”, St. Petersburg, 119–123 pp. [In Russian]. (**Кравцова Т. И., Романова В. О.** Карпологические исследования рода *Silene* s. l. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН): Труды междунар. науч. конф. СПб.: Изд-во СПб ГЭТУ «ЛЭТИ», 2014. С. 119–123).
- Kravtsova T. I., Teryokhin E. S.** 1987. Histochemical analysis of the seed coat in some representatives of the Orobanchaceae family of the flora of the USSR. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 72(5): 644–651 [In Russian]. (**Кравцова Т. И., Терехин Э. С.** Гистохимический анализ семенной кожуры представителей семейства *Orobanchaceae* флоры СССР // Бот. журн., 1987. Т. 72, № 5. С. 644–651).
- Kulshreshtha K., Ahmed K. J.** 1993. SEM studies of foliar epicuticular wax morphology in some taxa of Euphorbiaceae With one Table and 6 Plates. *Feddes Repertorium*. 104(5–6): 361–370. DOI: 10.1002/fedr.19931040512
- Martin J. T., Juniper B. E.** 1970. *The cuticles of plants*. Arnold, London, 347 pp.
- Melzheimer V.** 1977. Biosystematische Revision einiger *Silene*-Arten (Caryophyllaceae) der Balkanhalbinsel (griechenland). *Bot. Jb.* 98(1): 1–92.
- Melzheimer V.** 1980. Revision einiger balkanischer Arten von *Silene* sect. *Inflatae* (Caryophyllaceae). *Bot. Jb.* 101(2): 153–190.
- Metcalfe C. R., Chalk L.** 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. 2-nd ed. Clarendon Press, Oxford, 267 pp.
- Meusel I., Leistner E., Barthlott W.** 1994. Chemistry and micromorphology of compound epicuticular wax crystalloids (*Strelitzia* type). *Pl. Syst. Evol.* 193(1–4): 115–123.
- Meusel I., Neinhuis C., Markstadter C., Barthlott W.** 1999. Ultrastructure, chemical composition, and recrystallization of epicuticular waxes: transversely ridged rodlets. *Can. J. Bot.* 77(5): 706–720.
- Mikhailova Yu. V.** 2016a. Taxonomic position and phylogeography of arctic-alpine species *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae): Abstr. ... Diss. Cand. Sci. St. Petersburg, 26 pp. [In Russian]. (**Михайлова Ю. В.** Таксономическое положение и филогеография арктоальпийского вида *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2016. 26 с.).
- Mikhailova Yu. V.** 2016b. DNA study for *Sileneae* DC. (Caryophyllaceae Juss.) systematics. In: *The problem of the Botany of South Siberia and Mongolia: collection of scientific articles on materials of XV international scientific-practical Conference (23–26 May 2016, Barnaul)*. Concept, Barnaul, 153–156 pp. [In Russian]. (**Михайлова Ю. В.** Исследование ДНК для решения вопросов систематики *Sileneae* DC. (Caryophyllaceae Juss.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник науч. ст. по материалам XV междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). Барнаул: Концепт, 2016. С. 153–156).
- Neinhuis C., Barthlott W.** 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. *Ann. Bot. Lond.* 79(6): 667–677. DOI: 10.1006/anbo.1997.0400
- Nersesian A. A.** 1990. On the study of the seed surface in some species of the genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) flora of Armenia. In: *Trudy Leningradskoy molodyezhnoy konferentsii botanikov* [Proceedings of the Leningrad Youth Botany Conference]. P. 1. Leningrad, 85–94 pp. [In Russian]. (**Нерсисян А. А.** К изучению поверхности семян некоторых видов рода *Silene* L. (Caryophyllaceae) флоры Армении // Труды Ленингр. молод. конф. ботаников. Ч. 1. Л., 1990. С. 85–94).
- Oxelman B., Lidén M.** 1995. Generic boundaries in the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae) as inferred from nuclear rDNA sequences. *Taxon* 44(4): 525–542.

Oxelman B., Lidén M., Berglund D. 1997. Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae). *Pl. Syst. Evol.* 206(1–4): 393–410.

Oxelman B., Lidén M., Rabeler R. K., Popp M. 2001. A revised generic classification of the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae). *Nordic J. Bot.* 20(6): 743–748. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2000.tb00760.x.

Popp M., Oxelman B. 2004. Evolution of a RNA polymerase gene family in *Silene* (Caryophyllaceae) – incomplete concerted evolution and topological congruence among paralogues. *Syst. Biol.* 53: 914–932. DOI: 10.1080/10635150490888840.

Robins R. J., Subramanyam K. 1980. Scanning electron Microscope study of the seed surface morphology of some *Utricularia* species from India. *Proc. Indian natn. Sci. Acad.* B46(3): 310–324.

Rudall P. J. 2007. Anatomy of flowering plants. An introduction to structure and development. Cambridge University Press, New York, 145 pp.

Teryokhin E. S., Kravtsova T. I. 1983. Carpological and anatomical analysis of the genus *Phelipanche* (Orobanchaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 68(11): 1488–1496 [In Russian]. (**Терехин Э. С., Кравцова Т. И.** Карполого-анатомический анализ рода *Phelipanche* (Orobanchaceae) // Бот. журн., 1983. Т. 68, № 11. С. 1488–1496).

Tzvelev N. N. 2001. On genera of tribe smolevkovyh (*Sileneae* DC., Caryophyllaceae) in Eastern Europe [De generibus tribus *Sileneae* DC. (Caryophyllaceae) in Europa orientali]. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy [Novit. Syst. Pl. Vasc.]* 33: 90–113 [In Russian]. (**Цвелев Н. Н.** О родах трибы смолевковых (*Sileneae* DC., Caryophyllaceae) в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст., 2001. Т. 33. С. 90–113).

Vlasova N. V. 2011. Morphologia semyan sornykh rasteniy sem. Gvozdichnye (Caryophyllaceae). *Nauchno-practicheskii jurnal “Vesnik IrGCSXA”*. 44: 27–34 [In Russian]. (**Власова Н. В.** Морфология семян сорных растений сем. Гвоздичные (Caryophyllaceae) // Научно-практический журнал «Вестник ИрГCSXA», 2011. Вып. 44. С. 27–34).

von Wettstein-Knowles P. M. 2018. reiss. Waxes, cutin, and suberin. In: *Lipid metabolism in plants*. Ed. T. S. Moore. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, 127–166 pp.

Werker E. 1997. *Seed anatomy. Encyclopedia of plant anatomy*. Vol 10, part 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 424 pp.

Wissemann V. 2000. Epicuticular wax morphology and the taxonomy of *Rosa* (section *Caninae*, subsect. *Rubiginosae*). *Plant Syst. Evol.* 221(1–2): 107–112. DOI: 10.1007/BF01086384.

Приложение

Список изученных видов и образцов

Род	Вид	Образец	Гербарий
<i>Agrostemma</i> L.	<i>A. githago</i> L.	Украина, питомник ВИЛАР. 15 VIII 1947. Каден б/н	LEc
		Бот.сад, Прага. 17 VII 2012.	*
<i>Atocion</i> Adans.	<i>A. armeria</i> (L.) Raf.	Минская губ., с. Н. Жари. 1 09 1919. Егорова б/н	KW
		Jardin Bot. Bordeaux. France. 10 VII 2012	*
<i>Carpophora</i> Klotzsch.	<i>C. viscosa</i> (L.) Tzvel.	Акмолинская обл., Атбасарский уезд. 26 VI 1914. С. С. Ганешин 1137	LE
		Джунгарский Алатау, Копальский уезд. 16 VI 1909. В. И. Липский 1513	LE
<i>Coccyganthe</i> (Reichenb.) Reichenb.	<i>C. flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	Красноярский край, Енисейская губ. 5 VII 1912. И. В. Кузнецов 1930	LE
		Ленинградская обл, НОС Отрадное. 23 VII 1996. Ю. А. Лукс	LEc
<i>Coronaria</i> Guett.	<i>C. coriacea</i> (Moench) Shischk. et Gorschk.	Парк БИН РАН. 3 IX 2009	LEc
		Санкт-Петербург, ул. С. Ковалевской, клумба. 2 IX 2012. Т. И. Кравцова	LEc
		Барнаул, Бот. сад. 2007. Д. Л. Белкин	LEc
<i>Cucubalis</i> L.	<i>C. baccifer</i> L.	Харбин, Гириная пров. 1930. Воейкова № 10111	LEc
		Jardin Bot. Bordeaux. France. 10 VII 2012	*
<i>Ebraxis</i> Rafin.	<i>E. antirrhina</i> (L.) Tzvel.	Herb. Lehrader. 1834. б/н	LE
		Herb. Ledebour, б/н	LE
	<i>E. muscipula</i> (L.) Tzvel.	Flora Gallicae et Germany, Moissons de Luc. 1 VI 1853. 1131	LE

Приложение (продолжение)

Род	Вид	Образец	Гербарий
<i>Elisanthe</i> (Fenzl.) Fenz	<i>E. noctiflora</i> (L.) Willk.	Азербайджанская ССР, Лерикский р-н. 24 VII 1963. Н. Н. Цвелев 913	LE
		Краснодарский край, Мостовский р-н. 27 VII 1990. Ю. Л. Меницкий 14	LE
<i>Eudianthe</i> Reichenb.	<i>E. coeli-rosa</i> (L.) A. Br.	Horto Bot. Parma. 31 VII 2013	*
		6 Rab.48, It Pair. VII 1820. б/н	LE
<i>Gastrolychnis</i> (Fenzl.) Reichenb.	<i>G. apetala</i> (L.) Tolm. et Kozhanch.	Приполярный Урал, перевал через хр. Росомаха. VIII 2009. В. В. Володин	LEc
		Алтай, ущ. Карачад. 2007. Д. Л. Белкин	LEc
	<i>G. brachypetala</i> (Hornem.) Tolm. et Kozhanchikov.	Тувинская АССР, Зап. Саяны. 1 VIII 1977. И. Краснобородов 1370	LE
		Бурятско-Монгольская АССР, Забайкальская обл. 14 VII 1912. М. Короткий 388	LE
	<i>G. saxatilis</i> (Turcz.) Peshkova	Иркутская обл., Киренск, берег. р. Лены. 12 VIII 1897. П. Оленин 680	LE
		Якутия, берег р. Лены. 23 VIII 1897. П. Оленин 659	LE
<i>G. tristis</i> (Bunge) Czer.	Красноярский край, Зап. Саяны. VIII 1946. А. Королева и др., б/н	LE	
	Алтай, Томская губ., Бийский уезд. 27 VII 1915. П. Н. Крылов, б/н	LE	
<i>Ixoca</i> Raf.	<i>I. arcana</i> (Zapal.) Ikonn.	Зап. Украина, Станиславская обл. 21 VIII 1940. А. Н. Пояркова и др., б/н	LE
		<i>I. carpatica</i> (Zapal.) Ikonn.	Парк БИН РАН. 10 VIII 1994
<i>Lychnis</i> L.	<i>L. chalconica</i> L.	Казань. 25 VI 2013	*
		Башкирская АССР. 27 V 1942. М. Котов, б/н	KW
		Ленинградская обл, НОС Отрадное. 8 VIII 1999. Ю. А. Лукс	семенная лаб. БИН
		Санкт-Петербург, БИН РАН, Бот. сад. 17 VIII 2009	семенная лаб. БИН
	<i>L. flos-jovis</i> (L.) Desr.	Барнаул. 2011. Д. Л. Белкин	LEc
	<i>L. fulgens</i> Fisch. Ex Curt.	Зее-Буреинский р-н, с. Тамбовка. 18 VI 1891. С. С. Коржинский	LE
<i>L. wilfordii</i> (Regel) Maxim	Botanic. Gard. Teplice. Czech Republic. 16 VII 2013	*	
<i>Melandrium</i> Rohl.	<i>M. album</i> (Mill.) Garcke	Псковская обл., окр. пос. Локня. 18 VI 2012. Г. Ю. Конечная	LEc
		Ленинградская обл., пос. Лемболово. 16 VII 1979. З. В. Галенковская 809	LEc
	<i>M. dioicum</i> (L.) Coss. et Germ.	Ленинградская обл., НОС Отрадное. 12 VII 1999. Ю. А. Лукс	LEc
		Ленинградская обл., пос. Левашово. 15 VI 1900. Н. Пуринг, б/н	KW
		Санкт-Петербург, клумба. 15 VIII 2017. Т. И. Кравцова	LEc
	<i>M. eriocalycynum</i> Boiss.	Кавказ, Грузия, р. Арагви. 19 VI 1989. Т. Е. Теплякова, б/н	LE
<i>M. latifolium</i> (Poir.) Maire	Кавказ. 22 VI 1959. М. Котов б/н	KW	
	Ленинградская обл., Ольшаники. 2010. К. Г. Ткаченко	LEc	
<i>Minjaevia</i> Tzvel.	<i>M. rupestris</i> (L.) Tzvel.	Jard. Bot. Nancy, 31 VII 2013	*
		Giard. Bot. Alpino Saussurea, Italia. 27 IX 2012	*
		Museum National d'Histore Naturelle Paris, France. 1981	*

Приложение (продолжение)

Род	Вид	Образец	Гербарий
<i>Oberna</i> Adans.	<i>O. behen</i> (L.) Ikonn.	Botanischer Garten der Universitat Osnabruck Hugelland, Deutschland. 11 V 2012	*
		КНР, пров. Хэймундцзян. 22 VIII 1016. Я. В. Болотова;	LEc
		Барнаул, Бот. сад. 2010. Д. Л. Белкин	LEc
<i>Oberna</i> Adans.	<i>O. schottiana</i> (Schur) Tzvel.	Ленинградская обл., НОС Отрадное. 30 VIII 1996. Ю. А. Лукс	LEc
	<i>O. uniflora</i> (Roth) Ikonn.	Барнаул, Бот. сад. 2010. Д. Л. Белкин	LEc
		Ruhr-Universitat Bochum Bot. Garten. 1 VIII 2013	*
	<i>O. procumbens</i> (Murr.) Ikonn.	Dshisdyy-Kingir. 15–17 VII 1842. А. Шренк 5046	LE
<i>Otites</i> Adans.	<i>O. baschkirorum</i> (Janisch.) Holub.	Волгоградская обл., Кумылтенский р-н. 2010. Г. А. Фирсов	LEc
		Новосибирская обл., Томская губ., Мариинский уезд. 31 VII 1912. С. Е. Кучеровская б/н	LE
		Якутская обл., г. Вилюйск. 3 VII 1914. Г. И. Доленко 423	LE
	<i>O. borystenica</i> (Grun.) Klok.	Волгоградская обл., Кумылженский р-н. 2010. Г. А. Фирсов	LEc
	<i>O. media</i> (Litv.) Klok.	Калмыцкая АССР. 9 VI 1971. Н. П. Литвинова б/н	KW
	<i>O. moldavica</i> Klok.	Молдавия. 10 VI 1971. О. Дубовик, Л. Крицька б/н	KW
	<i>O. wolgensis</i> (Hornem.) Grossh.	Семиречинская обл., окр. г. Верного. 14 VII 1890. И. Килломан б/н	LE
		Казахская ССР, Акмальская обл. 30 VII 1957. З. В. Карамышева 2284	LE
	<i>O. sibirica</i> (L.) Rafin.	Алтайский край, Барнаульский уезд. 4 VIII 1913. Л. Уткин б/н	LE
Томская губ., Барнаульский окр., между дер. Ново- Полтавой и Кулундинским озером. 11 VIII 1890. С. Коржинский б/н		LE	
<i>Petrocoptis</i> A. Braun ex Endl.	<i>P. crassifolia</i> Rouy	Парк БИН РАН. 16 VIII 2002	семенная лаб. БИН
<i>Pleconax</i> Rafin.	<i>P. conica</i> (L.) Šourcová	Giard. Bot. Alpino-Saussurea Italia. 27 IX 2012	*
	<i>P. conoidea</i> (L.) Šourcová	Ферганская обл., Кокандский уезд. 16 V 1913. З. А. Фон-Минквиц 384	LE
		Киргизская АССР. 13 VII 1938. Е. Никитина б/н	LE
<i>Silene</i> <i>Silene</i> (Fenzl) Griseb. et Schenk	<i>S. zawadskii</i> (Herbich) Griseb. et Schenk	Парк БИН РАН, альпийские горки. 16 IX 2014. Т. И. Кравцова	LEc
		Украина, Черновицкая обл., г. Вел. Камин. 24 VI 1968. В. Чоник 044229	KW
	<i>S. elisabethae</i> Jan.	Парк БИН РАН. 7 VII 2008	семенная лаб. БИН
<i>Silene</i> L.	<i>S. amoena</i> L.	Ajan, Tiling., Herb. Trautvetter 56	LE
	<i>S. altaica</i> Pers.	Акмолинская обл., Атбасарский уезд, р. Дюсенбай. 18 VI 1914. Шренк 5348	LE
		Прибалхашье, горы Аркарм. 4 IX 1957. Русаева б/н	LE
	<i>S. caucasica</i> (Bunge) Boiss.	Дагестан. 26 VI 1961. Н. Н. Цвелев 1988	LE
	<i>S. chamarensis</i> Turcz.	Северная Монголия. 13 VIII 1927. М. Кондратьева 31	LE
		Северная Монголия. 7 VIII 1926. J. Prochanov 431	LE
<i>S. chlorantha</i> L.	Томская обл., Каинский уезд. 15 VI 1913. Л. Уткин б/н	LE	

Приложение (продолжение)

Род	Вид	Образец	Гербарий
<i>Silene</i> L.	<i>S. chlorantha</i> L.	Ставропольская губ. 1889. И. Акинфеев б/н	LE
		Ленинградская обл., г. Луга. 26 VII 1965. В. И. Кожанчиков 1579	LEc
	<i>S. cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	Харьковская губ. 2 VII 1905. И. Шираевский б/н	KW
	<i>S. cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	Волгоградская обл., Калачевский р-н. 2010. И. А. Паутова	LEc
		Луганская обл., окр. Беловодское. 24 VIII 1966. С. Смолко 032843	KW
		Ставропольский край, с. Петровское. 28 VIII 1952. Н. Н. Каден б/н	LEc
	<i>S. daghestanica</i> Rupr.	Дагестанская АССР. 18 VIII 1900. Алексеенко 9094	LE
		Дагестанская АССР. 22 VII 1978. Т. Попова 745	LE
	<i>S. dianthoides</i> Pers.	Сев. Кавказ. 8 VII 1894. Федченко б/н	LE
		Закавказье, Армянская ССР. 1987. О. Романова б/н	KW
	<i>S. dichotoma</i> Ehrh.	Дагестанская АССР, Рутульский р-н. 23 VII 1978. З. Клокова 412	LE
		Московская обл. 2002. Н. В. Чубатова	LEc
		Кавказ, Караган. 21 VII 1912. Лонатшевский б/н	KW
		АМССР, около Тирасполя, П. Опперманн б/н	KW
	<i>S. dubia</i> Herbich.	Карпаты. 8 IX 1969. О. Н. Дубовик б/н	KW
	<i>S. gallica</i> L.	Аджарская АССР, Кобулети. 16 VI 1952. А. Дмитриева 181519	LE
	<i>S. graminifolia</i> Otth.	Turkestanicum. 4 VII 1879. Регель б/н	LE
		Юго-зап. Монголия, Джунгария. 01 VIII 1988. И. А. Губанов 2620	LE
	<i>S. italica</i> (L.) Pers.	Абхазия, Бзыбский хр. 20 VIII 1990. Долматова и др. 732	LE
		Закавказье, окр. Мцхета, Б. Шишкин б/н	LE
	<i>S. jailensis</i> Rubtzov	Крым, окр. Ялты, яйла, А. Р. Никифоров	LEc
	<i>S. jeniseensis</i> Willd.	КНР. 22 IX 1951. Б. Скворцов 971	LE
		Берег оз. Байкал. 24 VIII 1952. Э. Сабутите б/н	LE
	<i>S. jundzillii</i> Zapal.	Украина, Черновицкая обл. 11 VII 1957. М. Котов б/н	KW
	<i>S. koreana</i> Kom.	Уссурийский край, Михайловский р-н. 9 VIII 1929. Кузнецов б/н	LE
		Приморский край, Шкотовский р-н. 12 IX 1988. Н. Н. Цвелев б/н	LE
	<i>S. longiflora</i> Ehrh.	Армения, берег оз. Севан. 20 X 1960. Н. М. Савич	LE
		Крым, Яйла Ай-Петри. 10 IX 1980. О. Дубовик 045972	KW
Армения. 20 IX 1960. Н. М., ч б/н		LE	
<i>S. multiflora</i> (Ehrh.) Pers.	Славянский р-н, с. Аненко. 19 VI 1940. Г. Белик 032653	KW	
	Омская обл., Тобольская губ., Тюкалинский уезд. 4 VIII 1912. М. И. Пташицкий 905	LE	
<i>S. nemoralis</i> Waldst. et Kit.	Jard. Bot. Bordeaux. France. 10 VII 2012	*	
<i>S. nutans</i> L.	Москва. 19 VI 1991. В. А. Бочкин б/н	KW	
	Житомир. 3 VII 1951. А. Барбаричма б/н	KW	

Приложение (окончание)

Род	Вид	Образец	Гербарий
<i>Silene</i> L.	<i>S. paucifolia</i> Ledeb.	Красноярский край, г. Норильск. 14 VII 1977. Ю. П. Кожевников 1267	LE
	<i>S. pendula</i> L.	Краснодарский край, Сочи. 7 VIII 1976. Н. Н. Цвелев 243	LE
	<i>S. saxatilis</i> Sims.	Сев. Кавказ, г. Кисловодск. 11 VI 2001. В. Бялт 293	LE
		Грузия, Кальон. 30 VII 1982. Гвинианидзе б/н	LE
	<i>S. stenophylla</i> Ledeb.	Дальний Восток, Чукотский р-н. 6 VIII 1951. Шумилова б/н	LE
	<i>S. stenophylla</i> Ledeb.	Якутская АССР, сев. Верхоялье. 12 VII 1960. Б. А. Юрцев б/н	LE
	<i>S. supina</i> Bieb.	Пятигорск. 1 VII 1900. Ширяев б/н	LE
		Сев.-Кавказская экспедиция, гора Куцай. 19 IX 1949. Е. Schifffers б/н	LE
	<i>S. tatarica</i> (L.) Pers.	Житомирская обл., с. Великое Кошанище. 20 VII 03. Д. Якушенко 049339	KW
Мурманская обл., близ г. Кандалакши. 1953. Пояркова 2005		LEc	
<i>S. viridiflora</i> L.	Крым, охотничье хозяйство. 19 IX 1978. О. Н. Дубовик 0358311	KW	
<i>Sofianthe</i> (Fenzl) Griseb. et Schenk	<i>S. samojedorum</i> (Sambuk) Tzvel.	Botanic. Gard. Teplice. Czech Republic. 16 VII 2013	*
		Якутия, Верхоянский р-н, окр. пос. Батаган. 11 VIII 1986. Т. М. Заславская б/н	LE
		Тобольская губ., Атаманское 14 VIII 1914. С. М. Березовский б/н	LE
		Якутия, Аллаиховский р-н, пос. Оленегорск. 31 VII 1983. А. В. Денисов, Т. М. Заславская б/н	LE
	<i>S. sibirica</i> (L.) Tzvel.	Дальний Восток, Чукотский р-н., берег р. Анадырь. 5 VIII 1974. С. А. Баландин б/н	LE
<i>Ussuria</i> Tzvel.	<i>U. aprica</i> (Turcz.) Tzvel.	Бурятия, Забайкальская обл. 22 VI 1915. В. Сукачев 1684	LE
		Тувинская АССР, берег р. Енисей. 1946. Н. Марьянов 2311	LE
	<i>U. firma</i> (Sieb. et Zucc.) Tzvel.	Читинская обл. 28 VII 1999. П. В. Поляков 2487	LE
		Дальний Восток, Уссурийский край. 13 IX 1985. Н. Н. Цвелев 111	LE
<i>Viscaria</i> Bernh.	<i>V. viscosa</i> (Scop) Aschers.	Украина, Мозырский уезд. 10 VI 1898. Л. А. Абрамович б/н	KW
		Псковская обл., дер. Опарино. 14 VIII 1915. Кузнецов 832	LEc
<i>Xamelines</i> Rafin.	<i>X. acaulis</i> (L.) Tzvel.	Horto Bot. Parma. 31 VII 2013	*
		Бот. сад МГУ. 1956. Н. Н. Каден б/н	LEc

Примеч.: * – образцы получены по «Index seminum»