

УДК 582.998(581.471)

## Строение семян *Gaillardia aristata* и *G. pulchella* (Asteraceae: *Helenieae*)

Э. В. Бойко, Е. В. Новожилова\*

ФГБУН Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159,  
г. Владивосток, 690022, Россия. E-mails: boyachen@mail.ru, n.e.v.a.0@yandex.ru\*

\* Автор для переписки

**Ключевые слова:** анатомия, морфология, семянка, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), таксономия, Asteraceae, *Gaillardia aristata*, *Gaillardia pulchella*, *Helenieae*.

**Аннотация.** В работе представлены результаты исследования методами световой и сканирующей микроскопии морфологического и анатомического строения семян *Gaillardia aristata* и *G. pulchella* (Asteraceae: *Helenieae*). Карпологическое исследование позволило выявить диагностические морфолого-анатомические признаки видов. Хохолок состоит из пяти чешуек, в клетках внутренней поверхности которого находятся крупные кристаллы оксалата кальция. Семянки в нижней части опушены длинными простыми двояными волосками, типичными для сложноцветных. Карпоподиум отсутствует. Поверхность семян «чешуйчатая» из-за находящегося в каждой клетке экзокарпия единичного кристалла, который выступает над поверхностью, приподнимая тонкую наружную стенку клетки. Клетки экзокарпия имеют форму наклонного параллелепипеда, их радиальные стенки наклонены по отношению к оси семени под углом, в результате этого на поперечном срезе экзокарпия выглядит, как двухрядный. В мезокарпии между слоями тонкостенных клеток расположены толстостенные клетки, к эндокарпию примыкает ряд крупных клеток с утолщенными стенками, вытянутыми вдоль оси семени. При механическом отделении перикарпия от теста перикарпий разрывается в области тонкостенных клеток мезокарпия, при этом эндокарпий и часть клеток мезокарпия остаются на поверхности семени, вследствие чего клетки эндокарпия можно ошибочно принять за клетки экзотесты. Фитомеланин в мезокарпии отсутствует. Эндокарпий представлен одним рядом изодиаметрических клеток со слоисто утолщенными стенками; во всех его клетках находится крупный единичный кристалл, который не проявляется на внутренней поверхности перикарпия. Теста представлена клетками экзотесты со слабо утолщенными стенками, образующими ячеистый узор на поверхности семени. Клетки мезотесты содержат крупные кристаллы оксалата кальция. Исследованные виды рода *Gaillardia* имеют признаки, характерные для таксонов трибы *Helenieae*: отсутствие фитомеланина в перикарпии и наличие кристаллов в клетках экзокарпия.

## Structure of the cypselas of *Gaillardia aristata* and *G. pulchella* (Asteraceae: *Helenieae*)

E. V. Boyko, E. V. Novozhilova

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

**Keywords:** anatomy, Asteraceae, cypselas, *Gaillardia aristata*, *G. pulchella*, *Helenieae*, LM, morphology, SEM, taxonomy.

**Summary.** The paper presents the results of a study by light and scanning microscopy of the morphological and anatomical structure of the seeds of *Gaillardia aristata* and *G. pulchella* (Asteraceae: *Helenieae*). Carpological research revealed diagnostic morphological and anatomical features of the species. Pappus consists of 5 scales, in the cells of the inner surface of which there are large crystals of calcium oxalate. Cypselas in the lower part are pubescent with long simple double hairs, typical for Asteraceae. Carpopodium is absent. The surface of the cypselas is “scaly” due to a single crystal located in each cell of the exocarp, which protrudes above the surface, raising the thin outer wall of the cell. Exocarp cells have the shape of an inclined parallelepiped, their radial walls are inclined at an angle with respect to the axis of the cypselas, as a result of which the exocarp looks like a two-row

cross section. In the mesocarp, thick-walled cells are located between the layers of thin-walled cells; a series of large cells adjoining the endocarp are thickened walls, elongated along the axis of the cypsela. During separating pericarp from testa, the pericarp is torn in the area of the thin-walled mesocarp cells, the endocarp and the parts of the mesocarp cells remain on the surface of the seed, while endocarp cells can be erroneously qualified as exotesta cells. Phytomelanin in mesocarp is absent. Endocarp is represented by one row of isodiametric cells with layered thickened walls; in all its cells there is a large single crystal, which does not appear on the inner surface of the pericarp. The testa is represented by exotesta cells with slightly thickened walls forming a cellular pattern on the surface of the seed. Mesotesta cells contain large crystals of calcium oxalate. The studied species of the genus *Gaillardia* have features specific to other taxa of the tribe *Helenieae*: the absence of phytomelanin in the pericarp and the presence of crystals in exocarp cells.

## Введение

Семейство Asteraceae разделяется на 30 триб, из которых 13 объединены в «союз Heliantheae» (*Heliantheae* s. l.) (Kadereit, Jeffrey, 2007).

Исследованные нами виды относятся к трибе *Helenieae* Benth. H. Cassini (1819) включал в состав *Helenieae* представителей, имеющих семянки с чешуйчатым хохолком. Позднее, G. Venthnam (1873) увеличил объем трибы, включив в нее таксоны, у которых нет прицветных чешуй на ложе корзинки. Результаты молекулярных исследований, проведенных В. Baldwin, L. Wessa (2000) и Baldwin et al. (2002), подтвердили объем трибы *Helenieae*, соответствующий представлению Cassini (1819).

*Helenieae* является одной из 13 триб «союза Heliantheae» (Panero, 2007). Основным отличительным признаком таксонов, объединенных в этот «союз», является наличие фитомеланина в перикарпии семян. Исключением являются виды триб *Helenieae* и *Athroismeae* Panero, в перикарпии которых фитомеланин отсутствует.

Таксоны трибы *Helenieae* неоднократно становились предметом специальных исследований (Robinson, 1981; Panero et al., 1999; Baldwin et al., 2003). В настоящее время триба *Helenieae* рассматривается как связующее звено между трибами *Heliantheae* s. l., представители которой имеют фитомеланин в перикарпии, и *Inuleae* Cass., таксоны которой характеризуются наличием кристаллов в клетках экзокарпия (Kim, Jansen, 1995; Panero, Funk, 2002). Триба *Helenieae* объединяет 13 родов и около 120 видов, распространенных в Северной и Южной Америке, с большинством представителей на юго-западе США и в Северной Мексике (Panero, 2007).

Основными признаками видов трибы *Helenieae* являются: усеченные веточки пестика, трехзубовые вершины язычковых цветков, семянки с крупным кристаллом в клетках экзокарпия, отсутствие слоя фитомеланина в перикарпии, чешуйчатый хохолок. У многих видов этой трибы в различных слоях перикарпия находятся

кристаллы (Robinson, 1981; Baldwin, 2009). *Gaillardia* Foug. (20 видов) – один из родов трибы, представители которого широко используются в цветоводстве.

Структура семян видов *Gaillardia* мало исследована, и в опубликованных данных имеются неточности (Mukherjee, Nordenstam, 2010).

**Целью** настоящего исследования явилось изучение морфолого-анатомического строения семян *G. aristata* Pursh и *G. pulchella* Foug. (скульптура поверхности и анатомическое строение) для пополнения данных о строении плодов сложноцветных и выявления признаков, которые можно использовать в систематике и филогении семейства.

## Материалы и методы

Материалом для карпологического исследования послужили образцы растений Гербария лаборатории хемотаксономии Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН (далее ТИБОХ) и семянки, полученные по “Delectus seminum” из ботанических садов мира. В данной работе мы придерживаемся системы семейства Asteraceae, принятой в сводке “The Families and Genera of Vascular Plants” (Kadereit, Jeffrey, 2007).

Поверхность и сколы семян после напыления хромом изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) EVO 40 (Carl Zeiss) и Sigma 300 VP в Дальневосточном центре коллективного пользования Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН. Наличие кристаллов определяли исследованием поверхности, сколов и срезов семян после напыления хромом с помощью сканирующего электронного микроскопа EVO 40, оснащенного комплексом INCA x-act для проведения энергодисперсионного рентгеноспектрального анализа химического состава.

Для выяснения строения семян (микроскульптура поверхности, сколы) просматривали

различные участки семянков в трехкратной повторности.

Для исследования анатомического строения фертильные и стерильные семянки размачивали в смеси этанола, глицерина и воды (1 : 1 : 1). Срезы делали с помощью безопасной бритвы, окрашивали сафранином и метиленовым синим, с последующим заключением в глицерин-желатин. Фотографии препаратов выполняли с помощью светового микроскопа (СМ) Leica 4500 (Brensheim, Germany) в центре коллективного пользования ФГБУН «Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН».

Исследованные образцы:

*G. aristata* Pursh: «г. Владивосток, Ботанический сад, 10 IX 2010. Э. Бойко, № 2246» (ТИБОХ).

*G. pulchella* Foug.: «USA, New Mexico, Socorro CO. 21 V 1973. S. Saufferer, № 2685» (ТИБОХ).

## Результаты и обсуждение

### Морфология семянков *Gaillardia*

Семянки видов рода *Gaillardia* по форме от обратно-пирамидальных к обратно-коническим, слабо ребристые, от голых до густо шелковисто опушенных. Хохолок из 6–12 остей, редко из линейных чешуек с изрезанными краями. Карпоподиум слабо выражен (Panego, 2007).

Семянки исследованных нами видов *G. aristata* и *G. pulchella* по внешнему виду хорошо различаются. У *G. aristata* они крупные, от булавовидных (наружные) до обратнопирамидальных (внутренние), 2,5–6 мм длины. В нижней трети части семянки расположены волоски 1,5–6,5 мм, которые закрывают ее почти до вершины (рис. 1А, большая часть волосков удалена).

Внутренние и наружные семянки *G. pulchella* однообразные по форме, 2–2,5 мм дл., с многочисленными волосками 1,5–3,0 мм длины, расположенными в нижней трети семянки и полностью ее закрывающими (рис. 1В, часть волосков удалена).

Семянки имеют двоянные волоски, характерные только для семянков Asteraceae. Каждый волосок состоит из трех клеток, одна базальная – гигрофильная, к которой крепится одна из двух апикальных клеток. Две апикальные, или клетки волоска, расположены параллельно, то есть волосок трехклеточный и двухрядный. Гигрофильная клетка имеет утолщенные стенки и обращена к поверхности плода. При увлажнении

клетка увеличивается в объеме, приподнимая волосок. Строение волоска описано в работах F. Nobbe (1876), A. Schenk (1877), P. Andre (1961), E. Boyko (2011).

У исследованных видов *Gaillardia* двоянные волоски у верхушки слегка расходятся (рис. 1С), с хорошо выраженной базальной гигрофильной клеткой (рис. 1D, E).

Поверхность семянков чешуйчатая (рис. 1F) из-за находящегося в каждой клетке экзокарпия крупного единичного кристалла (рис. 1G), расположенного под углом к поверхности и выступающего над ней (Boyko, 2014). У *G. aristata* чешуйчатая поверхность хорошо выражена в верхней половине семянки. В средней части семянки кристаллы расположены параллельно оси семянки (рис. 1H). В основании семянки поверхность наружных стенок клеток экзокарпия складчатая. Кристаллы слабо выражены (рис. 2А). Карпоподиум не развит.

Хохолок исследованных видов состоит из чешуек с хорошо выраженной центральной жилкой, переходящей в ость. В клетках внутреннего ряда клеток чешуек хохолка присутствуют кристаллы оксалата кальция прямоугольной формы. Они наиболее обильны в базальной части чешуйки и хорошо видны при исследовании с помощью светового микроскопа (рис. 2В). При сканировании наружной поверхности чешуек кристаллы не выявляются (рис. 2С), но хорошо видны на внутренней поверхности (рис. 2D, E).

**Анатомическое строение.** Перикарпий семянков исследованных видов многослойный. Его строение на поперечном срезе у фертильных и стерильных семянков одинаковое: однорядный экзокарпий, многослойный мезокарпий; однорядный эндокарпий.

Клетки экзокарпия крупные, их радиальные и внутренние тангентальные стенки слоисто утолщенные, наружные тангентальные тонкие. Полость каждой клетки экзокарпия заполняет прямоугольный кристалл (рис. 2F, G, H). Клетки вытянуты вдоль оси семянки и расположены под углом 35–40° к поверхности (продольный срез, рис. 2H), в результате этого поперечный срез проходит через 2 клетки и на срезе экзокарпий кажется двухрядным (рис. 3А). Вследствие этого Mukherjee и B. Nordenstam (2010) ошибочно указали на присутствие у *G. aristata* кристаллов в клетках субэпидермального слоя перикарпия.

Строение мезокарпия фертильных и стерильных семянков не различается.

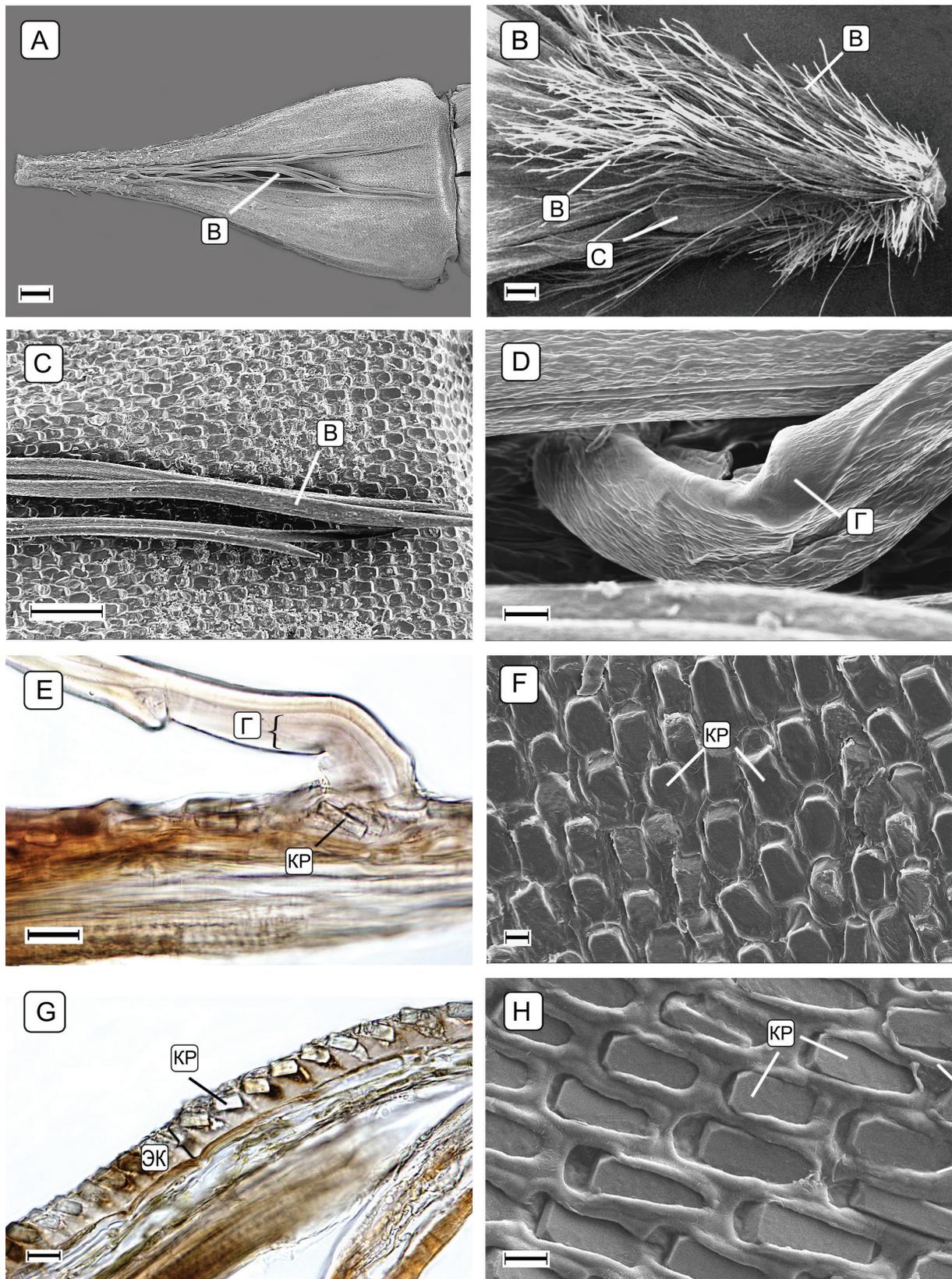


Рис. 1. Семянки *Gaillardia aristata* (A, C–H) и *G. pulchella* (B): A – внешний вид сеянки с почти полностью удаленными волосками (СЭМ); B – внешний вид сеянки с частично удаленными волосками (СЭМ); C – верхушка волосков (СЭМ); D – основание волоска с гигрофильной клеткой (СЭМ); E – основание волоска (продольный срез сеянки) (СМ); F – поверхность сеянки в ее верхней части (СЭМ); G – продольный срез сеянки (СМ); H – кристаллы в экзокарпии сеянки в ее средней части (СЭМ). Масштабная линейка: A, B – 300 мкм; C – 100 мкм; D, F, H – 10 мкм; E, G – 20 мкм. Условные обозначения: в – волоски сеянки, г – гигрофильная клетка, кр – кристалл, с – сеянка, эк – экзокарпий.

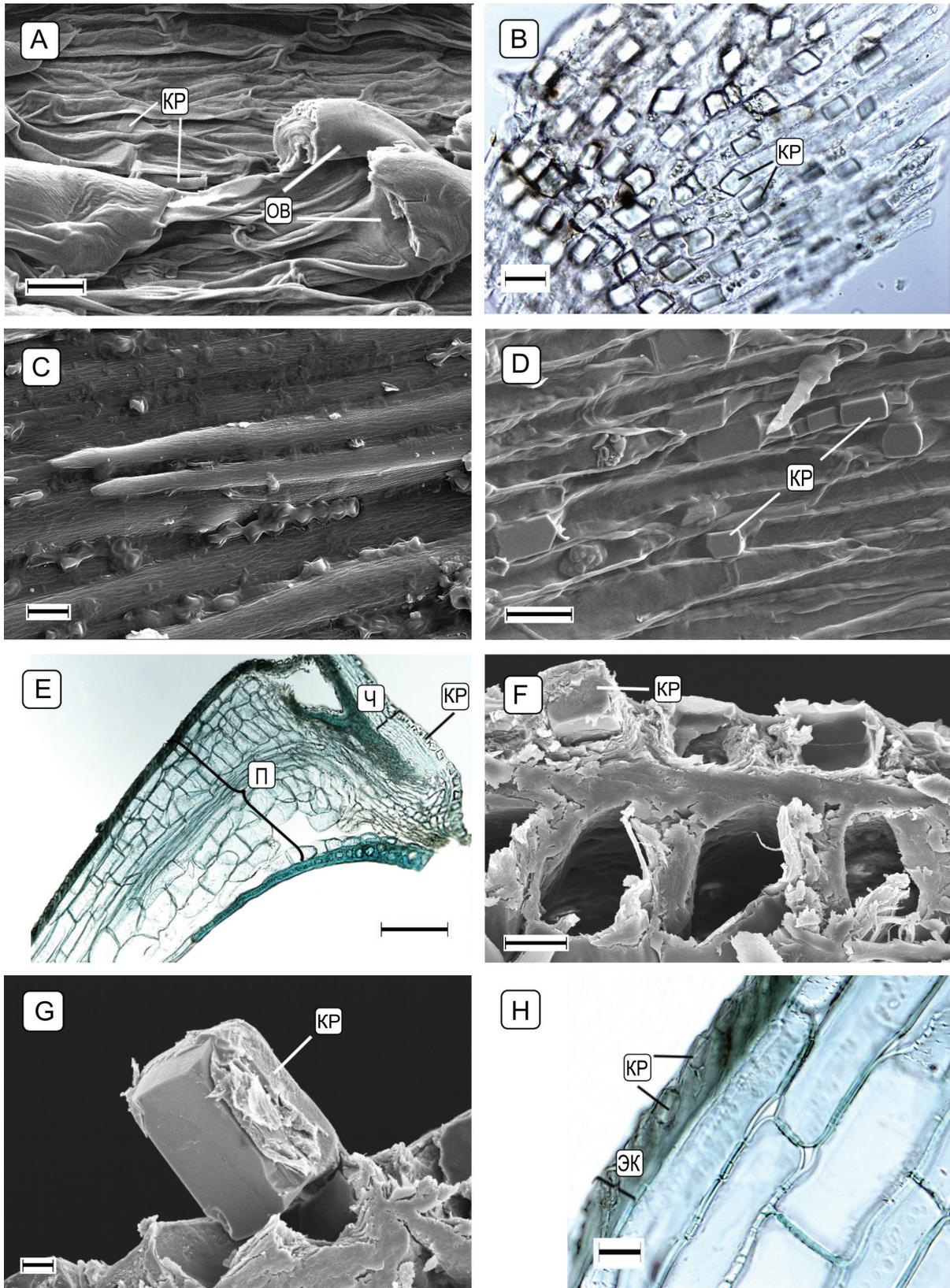


Рис. 2. Семянка *Gaillardia aristata* и ее фрагменты: А – поверхность семянки в ее нижней части (СЭМ); В – кристаллы в клетках чешуек хохолка (СМ); С – наружная поверхность чешуйки хохолка (СЭМ); D – внутренняя поверхность чешуйки хохолка (СЭМ); Е – продольный срез (апикальная часть семянки и основание чешуйки) (СМ); F – фрагмент скола наружной части перикарпия (СЭМ); G – кристалл оксалата кальция, выпавший из клетки экзокарпия (СЭМ); H – фрагмент продольного среза наружной части перикарпия (СМ). Масштабная линейка: А, В, D, H – 20 мкм; С, F – 10 мкм; Е – 100 мкм; G – 3 мкм. Условные обозначения: ов – основание волоска, кр – кристаллы, п – перикарпий, ч – чешуйка хохолка.

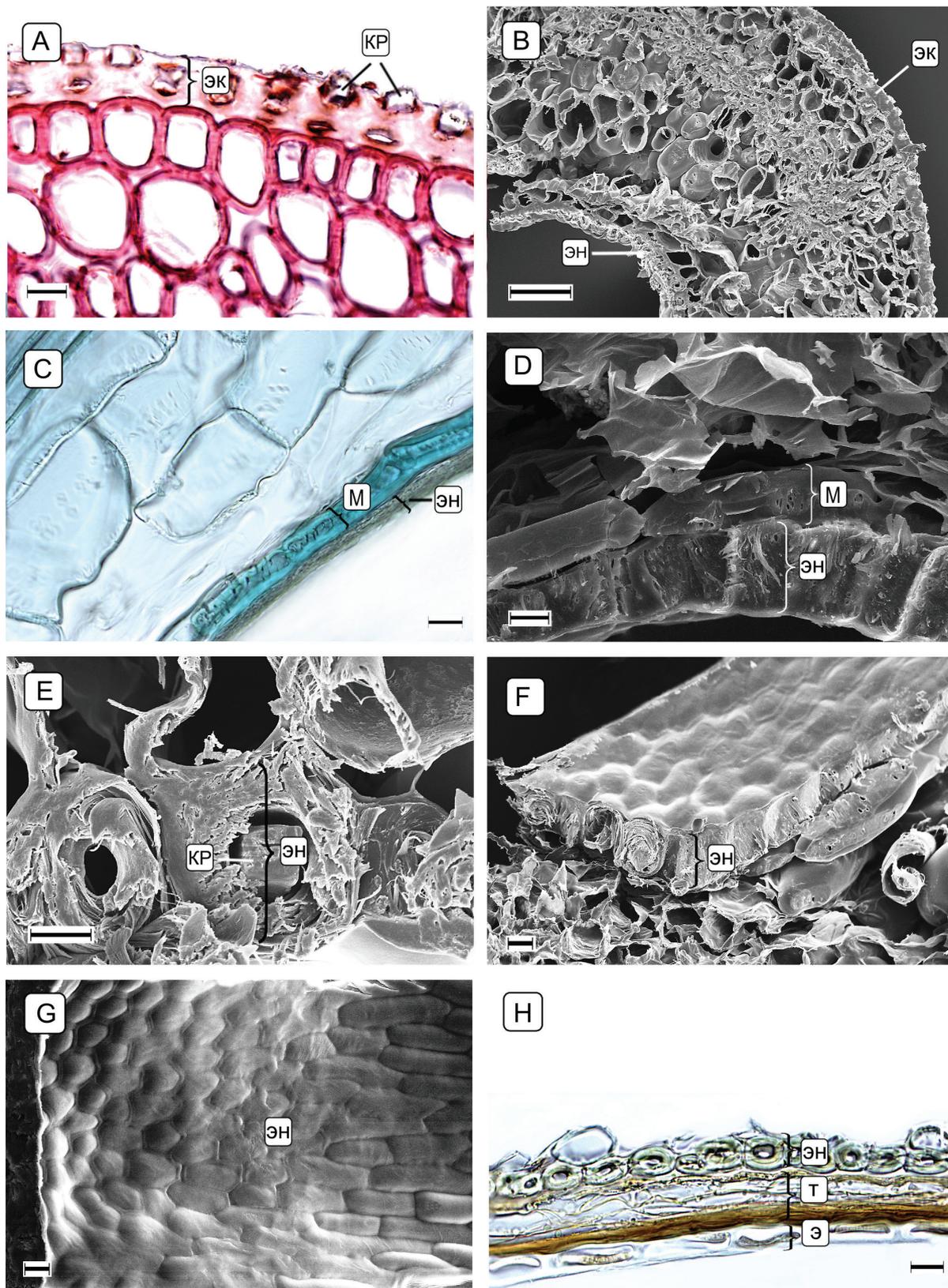


Рис. 3. Семянка *Gaillardia aristata* и ее фрагменты: А – фрагмент поперечного среза наружной части перикарпия (СМ); В – фрагмент поперечного среза перикарпия стерильной семянки (СЭМ); С – фрагмент продольного среза внутренней части перикарпия (СМ); D – фрагмент продольного среза внутренней части перикарпия (СЭМ); E – фрагмент поперечного среза эндокарпия (СЭМ); F, G – внутренняя поверхность перикарпия – эндокарпий (СЭМ); H – фрагмент поперечного среза внутренней зоны перикарпия, тесты и эндосперма (СМ). Масштабная линейка: А, С, D, F, G – 20 мкм; В – 100 мкм; E – 10 мкм; H – 30 мкм. Условные обозначения: кр – кристаллы, м – внутренний ряд клеток мезокарпия, т – теста, э – эндосперм, эк – экзокарпий, эн – эндокарпий.

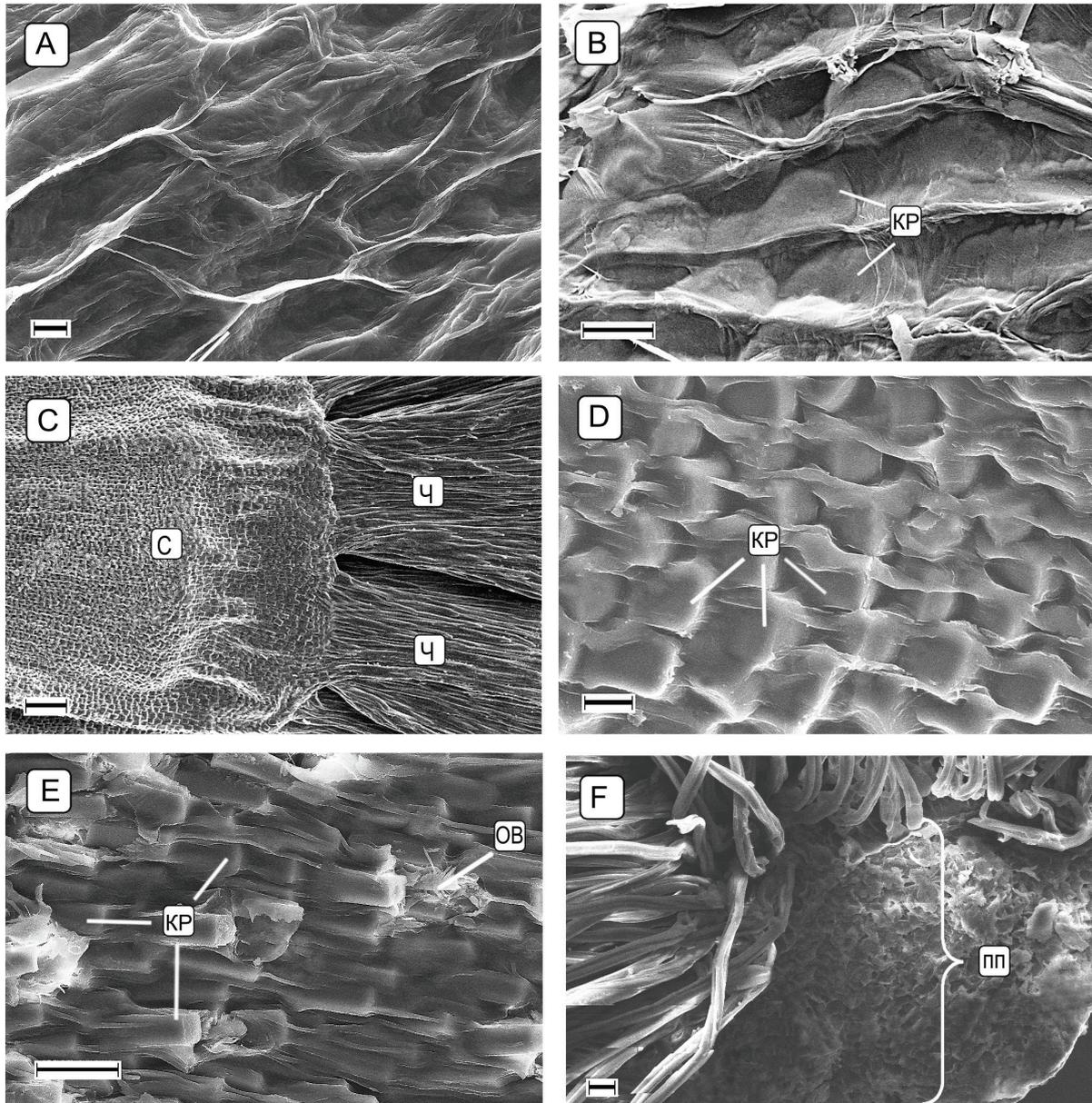


Рис. 4. Фрагменты семянков (СЭМ) *Gaillardia aristata* (А, В) и *G. pulchella* (С– F): А – поверхность тесты; В – кристаллы в мезотесте; С – апикальная часть семянки и основание чешуек; D – поверхность семянки в ее средней части; Е – поверхность семянки в ее нижней части (волоски удалены); F – площадка прикрепления семянки. Масштабная линейка: А, D – 10 мкм; В, Е, F – 20 мкм; С – 100 мкм. Условные обозначения: кр – кристаллы, ов – основание волоска, пп – площадка прикрепления, с – семянка, ч – чешуйка хохолка.

Мезокарпий 4-слойный (рис. 3В):

1) наружный субэпидермальный слой состоит из 2–5 рядов клеток (рис. 2Н) со слабо утолщенными стенками, стенки клеток со щелевидными порами;

2) второй слой состоит из толстостенных клеток (5–7 рядов) (рис. 3В);

3) третий слой из тонкостенных клеток (4–5 ряда); клеточные стенки перфорированы (рис. 3С);

4) четвертый слой составлен из упорядоченно расположенных, вытянутых вдоль оси семянки

крупных клеток, примыкающих к эндокарпию (рис. 3С, D).

Эндокарпий у фертильных и стерильных семянков представлен одним рядом изодиаметрических клеток с равномерно утолщенными, слоистыми стенками. В каждой клетке находится крупный единичный кристалл (рис. 3Е). С внутренней поверхности эндокарпия кристалл не проявляется (рис. 3F, G).

У фертильных семянков перикарпий плотно прилегает к семенной кожуре. При механическом отделении перикарпия от тесты он разры-

вается в области тонкостенных паренхимных клеток мезокарпия, эндокарпий и остатки клеток мезокарпия остаются на поверхности семени, при этом клетки эндокарпия можно принять за клетки экзотесты (рис. 3Н), как это приведено в работе S. Mukherjee, B. Nordenstam (2010).

Хорошо выраженный слой эндокарпия у семян сложноцветных встречается редко. У большинства исследованных нами видов семейства Asteraceae при созревании семян клетки эндокарпия сохраняются в различной степени. Клетки облитерируют, клеточная полость смыкается, но стенки клеток хорошо сохраняются, они слабо утолщенные или тонкие. На облитерацию или полное разрушение клеток эндокарпия указывают исследователи семян видов из различных триб семейства Asteraceae (*Cichorieae*, Pandey et al., 1978; *Vernoniae*, Pandey, Singh, 1980; *Senecioneae*, Конеchnaya, 1981; *Heliantheae*, Pandey, Jha, 1992; *Cichorieae*, Sennikov, Illarionova, 2001a, b; *Eupatorieae*, Ritter, Miotto, 2006; *Heliantheae*, Garg, Sharma, 2007; *Astereae*, Julio, 2008; *Eupatorieae*, Marzinek et al., 2008; *Senecioneae*, Illarionova, 2008; *Heliantheae*, Julio 2008; *Vernoniae*, Galastri, Oliveira, 2010; *Barnadesieae*, Costa, Oliveira, 2011; *Cardueae*, Boyko et al., 2017).

На трудность дифференциации тесты от перикарпия на поперечных срезах семян некоторых видов сложноцветных указывали P. S. Short et al. (1989) и предложили для решения этой проблемы исследовать незрелые плоды. В данной работе мы исследовали наряду с фертильными семянками стерильные. У стерильных семян между перикарпием и тестой имеется воздушная полость, поэтому хорошо выражено строение клеток эндокарпия и экзотесты.

Теста (семенная кожура) исследованных видов представлена клетками экзотесты со слабо утолщенными стенками, образующими ячеистый узор на поверхности семени (рис. 4А) и рядами клеток мезотесты с утолщенными радиальными стенками. Клетки мезотесты проявляются сквозь тонкостенные клетки экзотесты. В клетках мезотесты находятся крупные округлые кристаллы оксалата кальция (рис. 4В).

Один ряд клеток эндосперма окружает зародыш (рис. 3Н).

Семянки *G. pulchella* имеют строение подобное *G. aristata*. Они густо опушены, их поверхность определяется кристаллами, находящимися в каждой клетке экзокарпия. Кристаллы наиболее хорошо выражены в апикальной части се-

мянки *G. pulchella* (рис. 4С). Угол наклона клеток экзокарпия увеличен, соответственно кристаллы расположены под большим углом (рис. 4D), чем у *G. aristata*. В нижней части семянки кристаллы в клетках экзокарпия расположены параллельно поверхности и хорошо видны при удалении опушения (рис. 4Е). Карпоподиум не выражен. Место прикрепления семянки к цветоложу выпуклое (рис. 4F).

### Заключение

Карпологическое исследование *G. aristata* и *G. pulchella* позволило выявить диагностические морфолого-анатомические признаки видов:

- 1) хохолок состоит из пяти чешуек с изрезанными краями и хорошо выраженной центральной жилкой, переходящей в ость;
- 2) в клетках внутренней поверхности чешуек хохолка находятся крупные кристаллы оксалата кальция, которые хорошо видны при исследовании световым и электронным микроскопами;
- 3) семянки в нижней части опушены длинными простыми «сдвоенными волосками», типичными для сложноцветных;
- 4) карпоподиум отсутствует;
- 5) поверхность семян «чешуйчатая» из-за находящегося в каждой клетке экзокарпия единичного кристалла, который выступает над поверхностью, приподнимая тонкую наружную стенку клетки экзокарпия;
- 6) клетки экзокарпия имеют форму наклонного параллелепипеда, их радиальные стенки наклонены по отношению к оси семянки под углом около 45°, в результате чего на поперечном срезе эндокарпий выглядит, как двухрядный;
- 7) между слоями тонкостенных клеток мезокарпия расположены толстостенные клетки, к эндокарпию примыкает ряд крупных клеток с утолщенными стенками, вытянутых вдоль оси семянки;
- 8) при механическом отделении перикарпия от тесты перикарпий разрывается в области тонкостенных клеток мезокарпия, эндокарпий и остатки клеток мезокарпия остаются на поверхности семени, при этом клетки эндокарпия можно принять за клетки экзотесты;
- 9) фитомеланин в мезокарпии отсутствует;
- 10) эндокарпий у фертильных и стерильных семян представлен одним рядом изодиаметрических клеток со слоисто утолщенными стенками;

11) во всех клетках эндокарпия находится крупный единичный кристалл, который не проявляется на внутренней поверхности перикарпия;

12) теста представлена клетками экзотесты со слабо утолщенными стенками, образующими ячеистый узор на поверхности семени;

13) клетки мезотесты содержат крупные кристаллы оксалата кальция.

Таким образом, исследованные виды рода *Gaillardia* имеют признаки, характерные для других таксонов трибы *Helenieae*: отсутствие фитомеланина в перикарпии и наличие кристаллов в клетках экзокарпия. Данные признаки ставят трибу *Helenieae* в изолированное положение в «союзе *Heliantheae*», а наличие кристаллов — сближает с трибой *Inuleae*.

Мы не разделяем существующее мнение, что таксоны *Heliantheae* s. l., в перикарпии которых находится не фитомеланин, а кристаллы оксалата кальция, являются связующим звеном этой

трибы и трибы *Inuleae*, у видов которой в каждой клетке экзокарпия находится крупный единичный кристалл (редко несколько крупных кристаллов, например, виды рода *Pegolettia* Cass.). Фитомеланин в семенах триб, объединенных в «союз *Heliantheae*», и кристаллы в клетках экзокарпия видов трибы *Inuleae* выполняют сходные функции (защита от насекомых, от избыточной инсоляции), при смене условий произрастания эти структуры не заменяют одна другую. Можно считать, что трибы «союза *Heliantheae*» и триба *Inuleae* являются параллельными ветвями развития семейства *Asteraceae*.

### Благодарности

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

### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Andre P.* 1961. Sur l'appareil pilifère des akènes de quelques Composées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 108: 126–129.
- Baldwin B. G.* 2009. Heliantheae alliance. In: *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Eds. V. Funk, A. Susanna, T. Stuessy, R. Bayer. Vienna: Iapt. Pp. 689–711.
- Baldwin B. G., Wessa B. L.* 2000. Phylogenetic placement of *Pelucha* and new subtribes in *Helenieae* sensu stricto (Compositae). *Syst. Bot.* 25: 522–538.
- Baldwin B. G., Wessa B. L., Panero J. L.* 2002. Nuclear rDNA evidence for major lineages of helenioid *Heliantheae* (Compositae). *Syst. Bot.* 27: 161–198.
- Baldwin B. G., Wessa B. L., Panero J. L.* 2003. Evolutionary insights from a putative taxonomic garbage can: Tribe *Helenieae* revisited and revised. *Compositae Newsletter* 40: 6–7.
- Bentham G.* 1873. Compositae. In: *Genera Plantarum*. Vol. 2(1). Eds. G. Bentham, J. D. Hooker. London: Lovell Reeve and Co. Pp. 163–533.
- Boyko E. V.* 2011. Trichomes of achenes of Asteraceae. I. Covering hairs. *Turczaninowia* 14, 2: 130–144. [In Russian] (Бойко Э. В. Волоски семянков видов Asteraceae. I. Кроющие волоски // *Turczaninowia*, 2011. Т. 14, № 2. С. 130–144).
- 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., 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.
- Cassini H.* 1819. Sixième mémoire sur la famille des synanthérées, contenant les caractères des tribus. *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts* 88: 150–163, 189–204.
- 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.
- Galastrri 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
- 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

- Illarionova I. D.** 2008. Morphological and anatomical structure of achenes in *Ligularia* species (Asteraceae, *Senecioneae*). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 93(1): 22–42. [In Russian] (**Илларионова И. Д.** Морфологическое и анатомическое строение семянков 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 *Heliantheae* (Asteraceae). 54 f. *Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Botucatu*. 62 pp.
- Kadereit J. W., Jeffrey C.** 2007. Flowering Plants, Eudicots, Asterales. In: *Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 8. Ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer. 647 pp.
- Kim K.-J., Jansen R. K.** 1995. ndhF sequence evolution and the major clades in the sunflower family. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA* 92: 10378–10383.
- 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. (Moscow & St. Petersburg)* 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. Cypsela or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3): 549–553. DOI: 10.1590/S0100-84042008000300018
- Mukherjee S. K., Nordenstam B.** 2010. Distribution of calcium oxalate crystals in the cypselar walls in some members of the Compositae and their taxonomic significance. *Compositae Newsletter* 48: 63–88.
- Nobbe F.** 1876. *Handbuch der Samenkunde*. Berlin: Wiegandt, Hempel and Parey. 631 S.
- Pandey A. K., Jha A.** 1992. Achene anatomy in *Coreopsidinae* (*Heliantheae-Compositae*) and its systematic implications. *Rheedea* 2(1): 19–26.
- Pandey A. K., Singh R. P.** 1980. Development and structure of seeds and fruits in tribe *Vernonieae* – some *Vernonia* and *Elephantopus* species. *Flora* 169: 443–452.
- Pandey A. K., Singh R. P., Chopra S.** 1978. Development and structure of seeds and fruits in Compositae – *Cichorieae*. *Phytomorphology* 28: 198–206.
- Panero J. L.** 2007. *Helenieae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Eudicots. Asterales*. Vol. 8. Eds. J. W. Kadereit, C. Jeffrey. Berlin: Springer. Pp. 400–405.
- Panero J. L., Funk V. A.** 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909–922.
- Panero J. L., Funk V. A.** 2007. New Intrafamilial taxa in Asteraceae. *Phytologia* 89: 356–360.
- Panero J. L., Funk V. A.** 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 757–782.
- Panero J. L., Jansen R. K., Clevinger J. A.** 1999. Phylogenetic relationships of subtribe *Ecliptinae* (Asteraceae: *Heliantheae*) based on chloroplast DNA restriction site data. *Amer. J. Bot.* 86(3): 413–427.
- 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 Botanica Brasilica* 20(1): 241–247.
- Robinson H.** 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the *Heliantheae* (Asteraceae). *Smithson. Contrib. Bot.* 51: 1–102.
- Schenk A.** 1877. Zur Kenntnis des Baues der Früchte der Compositen und Labiatae. *Bot. Zeitung (Berlin)* 35: 409–415.
- Sennikov A. N., Illarionova I. D.** 2001a. Morphological and anatomical structure of the achenes of the genus *Hieracium* (Asteraceae) and related genera. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 86(3): 37–59. [In Russian] (**Сенников А. Н., Илларионова И. Д.** Морфологическое и анатомическое строение семянков видов рода *Hieracium* (Asteraceae) и близких родов // Бот. журн., 2001а. Т. 86, № 3. С. 37–59).
- Sennikov A. N., Illarionova I. D.** 2001b. Morphological and anatomical structure of achenes in the genus *Prenanthes* s. l. (Asteraceae) *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 86(10): 56–66. [In Russian] (**Сенников А. Н., Илларионова И. Д.** Морфологическое и анатомическое строение семянков видов рода *Prenanthes* s. l. (Asteraceae) // Бот. журн., 2001б. Т. 86, № 10. С. 56–66).
- Short P. S., Wilson K. E., Nailon J.** 1989. Notes on the fruit anatomy of Australian members of the *Inuleae* (Asteraceae). *Muelleria* 7(1): 57–79.