

Скульптура поверхности перикарпия и тесты *Doronicum* (*Senecioneae*: *Asteraceae*)

Pericarp and test surface sculpture of *Doronicum* (*Senecioneae*: *Asteraceae*)

Бойко Э. В., Новожилова Е. В.

Boyko E. V., Novozhilova E. V.

Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН, г. Владивосток, Россия
E-mail: boyachen@mail.ru

G. B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

Реферат. Перикарпий и спермодерма 6 видов рода *Doronicum* исследованы с помощью сканирующего электронного микроскопа. Выявлены характерные признаки клеток экзокарпия и экзотесты. Обнаружено наличие в мезотесте крупных одиночных кристаллов. Выявлены микроморфологические признаки поверхности семян, которые являются полезными для разграничения таксонов в трибе *Senecioneae*. Экспериментальные данные подтверждают, что *Doronicum* относится к трибе *Senecioneae*.

Ключевые слова. Перикарпий, семянка, спермодерма, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ) *Doronicum*, *Senecioneae*.

Summary. The pericarp and seed coat of 6 species of the genus *Doronicum* were examined using a scanning electron microscope. Characteristic signs of exocarpium and exotest cells were revealed. The presence of a large single crystal in the mesotest was found. Micromorphological features of achenes have been identified that are useful for distinguishing taxa in the *Senecioneae* tribe. Experimental data confirm that *Doronicum* belongs to the *Senecioneae* tribe.

Key words. Cypselae, *Doronicum*, pericarp, scanning electron microscopy (SEM), seed coat, *Senecioneae*.

Род *Doronicum* L. (*Asteraceae*, *Senecioneae*) включает 26 видов и четыре подвида, распространенных в Европе, Азии и Северной Африке (Fernandez, 2003). Представители рода – многолетние травянистые растения, листья очередные; прикорневые листья на длинных черешках; стеблевые листья сидячие. Соцветие – корзинка. Она может быть одиночная или в количестве 2–6 (8). Обертка полушаровидная или широко колокольчатая, состоит из 2–3 рядов однородных листочков. Виды *Doronicum* произрастают в лесах, на высоте до 5000 м над ур. м.

Результаты сравнительных исследований данных последовательности хлоропластного гена *ndhF* подтверждают включение *Doronicum* в трибу *Senecioneae* (Fernández et al., 2001). *Doronicum* обычно относят к подтрибе *Tussilaginatae* на основании числа хромосом ($x = 30$) (Bremer, 1994). По данным исследования Р. В. Pelsers с соавт. (2007) *Doronicum* является либо сестринским к остальной части трибы *Senecioneae*, либо должен быть исключен из нее (Pelsers, 2007). Исследования L. R. Goertzen с соавт. (2003), с использованием данных ITS, показали, что *Doronicum* лишь отдаленно связан с *Senecioneae* и находится ближе к трибам *Astereae* и *Gnaphalieae*. J. L. Panero (2005), на основе неопубликованных анализов последовательностей пластидной ДНК, поместил этот род в монотипную трибу *Doronicaceae* и предположил ее сходство с *Calenduleae*. К сожалению, последующие исследования (Nordenstam и др., 2009) пока не смогли прояснить таксономическое положение *Doronicum* в системе *Asteraceae*. Таким образом, принадлежность этого рода к какой-либо трибе к настоящему времени остается неопределенной. *Doronicum* можно рассматривать либо как единственный род трибы *Doronicaceae*, либо название *Doronicaceae* следует синонимизировать с *Senecioneae*.

Морфологические и анатомические особенности плодов и семян имеют важное значение для таксономии, так как дают возможность дифференцировать таксоны, классифицировать их, определять принадлежность к роду, подтрибе, трибе. В настоящей работе приводятся результаты исследования микроморфологии поверхности перикарпия и спермодермы (тесты семян) 6 видов *Doronicum* с по-

мощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) с целью выявления признаков, подтверждающих или опровергающих включение этого рода в трибу *Senecioneae*. Для изучения внешней структуры перикарпия и спермодермы использовали семянки из центральной части корзинки. Материалом для исследования послужили семянки, хранящиеся в гербарии ТИБОХ ДВО РАН, а также предоставленные другими гербариями (LECB, ERE, VLA).

Семянки *Doronicum* обратно узко-яйцевидные (рис. 1А), с 10 продольными ребрами, отчетливо или слабо выраженными. У некоторых видов рода проявляется диморфизм семянков в строении хохолка, степени ребристости, степени опушения. Так, у *D. plantagineum* L. краевые семянки голые, а дисковые опушены (Fernández et al., 2003). Простое опушение состоит из типичных для семянков сложноцветных сдвоенных волосков, около 0,3 мм дл. Волоски различного строения, расположены в основном на ребрах (рис. 1Б, В). Железистые волоски у исследованных нами видов не обнаружены. I. Á. Fernández (2003) отмечает наличие опушения из железистых волосков у семянков *D. carpetanum* subsp. *diazii* (Perez Morales et Penas) Álv. Fern. Карпоподиум у видов *Doronicum* кольцевой, хорошо развитый, равномерный (сформирован одинаковым количеством рядов клеток, рис. 1Г) или зубчатый (сформирован различным количеством рядов клеток, рис. 1Д), состоит из 3–7 рядов клеток.

Анатомическое строение семянков *Doronicum* исследовали С. Jeffrey и Y. Chen (1984), А. К. Pandey и R. P. Sing (1982) и Г. Ю. Конечная (2003). Перикарпий дифференцирован на две зоны: внешняя и внутренняя. Внешняя зона сформирована из одного ряда клеток экзокарпия, клетки которого изменяются по размеру. Внутренняя зона составлена из многих рядов клеток, включает сгруппированные толстостенные клетки, чередующиеся с участками тонкостенных клеток.

Поверхность семянков видов *Doronicum* на ребрах и в бороздах различается. Нами установлено, что наружные периклиналильные стенки клеток экзокарпия могут быть гладкими или складчатыми. В секции *Pardaliaches* Tausch. у клеток расположенных на ребрах, они гладкие и вогнутые (рис. 1Е), а в бороздах – выпуклые и сетчато-складчатые (рис. 1Ж). Бугорчатая поверхность обусловлена выпуклостью наружных периклиналильных стенок клеток экзокарпия. Их стенки густо сетчато-складчатые или слегка рифленые. Складки образованы выпячиванием наружных периклиналильных стенок (Бойко, 2015). Складчатая поверхность наружных периклиналильных стенок экзокарпия характерна для некоторых видов трибы *Senecioneae* (рис. 13) и для многих представителей трибы *Astereae* (рис. 1И). Такую складчатость иногда называют «папиллярная кутикула» (Büyükkartal et al., 2018). У *Doronicum altaicum* Pall. (секция *Aronicum* Neck.) наружные периклиналильные стенки клеток экзокарпия на ребрах и в бороздах гладкие (рис. 1К).

Эндокарпий облитерирован (рис. 1Л). Поверхность семенной кожуры у многих видов семейства сложноцветных труднодоступна для наблюдения, так как плодовая оболочка и семенная кожура с трудом разделяются или семя лишь частично отделяется от перикарпия, при этом на поверхности семени остаются фрагменты эндокарпия.

Для зрелых семянков некоторых таксонов сем. Asteraceae семенная кожура описана как отсутствующая или находится в виде гомогенной пленки (Reese, 1989; Galastri, Oliveira, 2010). Поэтому указания на строение семенной кожуры видов семейства в литературе приводятся в основном при изучении анатомического строения семянков видов отдельных триб: *Cardueae* (Dittrich, 1970; Häffner, 2000; Бойко, Новожилова, 2018; Новожилова, Бойко, 2021), *Cichorieae* (Tegel, 2002) и *Mutisieae* (Grau, 1980), *Heliantheae* (Бойко, Новожилова, 2022), у которых она хорошо выражена и имеет разнообразное строение. А. К. Pandey и R. P. Singh (1982) отмечают, что оболочка семени в зрелых плодах представителей трибы *Senecioneae* составлена из единственного слоя облитерированных клеток.

У исследованных нами видов *Doronicum* плодовая оболочка легко отделяется от семени. Нами установлено, что семенная кожура видов рода *Doronicum* представлена хорошо выраженным рядом клеток экзотесты и несколькими рядами клеток мезотесты. Строение клеток экзотесты *D. altaicum* Pall. (секция *Aronicum* Neck.) (рис. 1М) отличается от видов секции *Pardaliaches* Tausch. (*D. austriacum* Jacq., *D. caucasicum* M. Bieb., *D. macrophyllum* Fisch., *D. oblongifolium* DC., *D. orientale* Hoffm.) (рис. 1Н, О). У *D. altaicum* все стенки клеток экзокарпия равномерно утолщенные, наружные периклиналильные стенки не западают в полость клеток. У видов секции *Pardaliaches* антиклиналильные стенки утолщены, наружные и внутренние стенки тонкие, внутренние стенки западают в полость клеток. В некоторых клетках мезотесты находятся крупные округло-уплощенные одиночные кристаллы оксалата кальция (рис. 1О). Кристаллы в тесте характерны для многих видов трибы *Senecioneae* (рис. 1П).

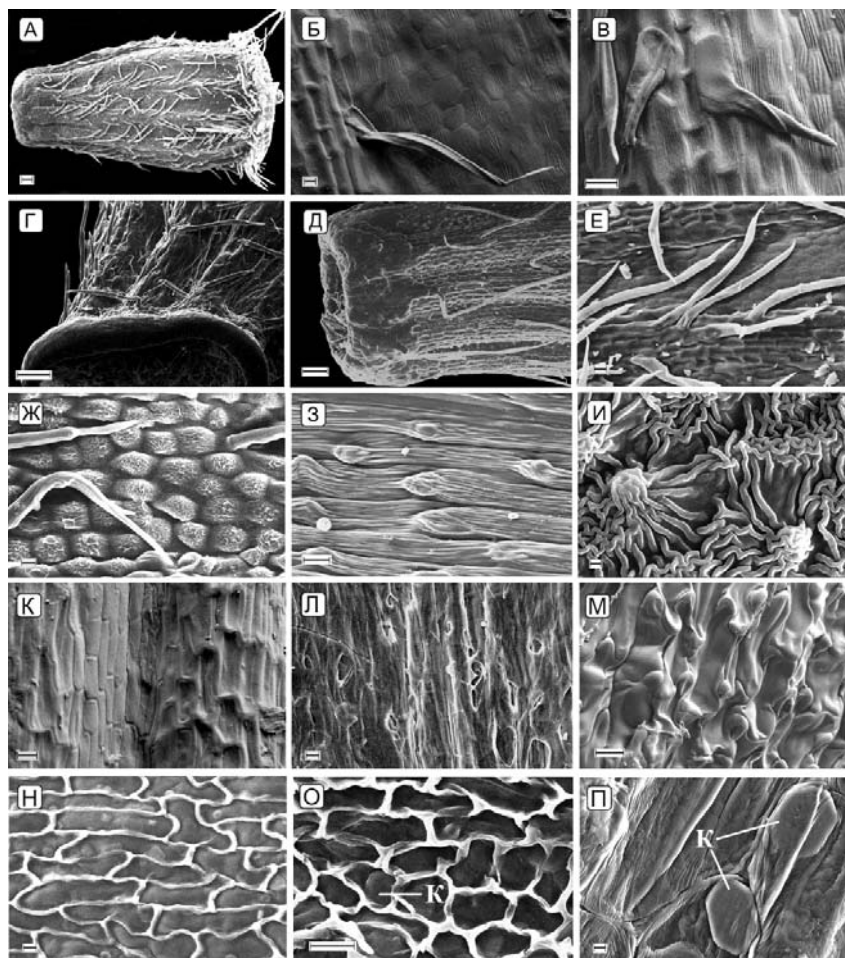


Рис. 1. Электронные микрофотографии семянков: А, О – *Doronicum columnae*; Б, В, Е, Н – *D. austriacum*; Г, Л – *D. oblongifolium*; Д – *D. macrophyllum*; Ж – *D. stenoglossum*; З – *Bedfordia salicina*; И – *Heteropappus bienis*; К, М – *Doronicum altaicum*; П – *Adenostyles alliariae*. Условные обозначения: К – кристалл. Масштабная линейка: 100 мкм – А, Г, Д; 10 мкм – Б, Ж–И; 20 мкм – В, Е, К–М, О; 2 мкм – И, П.

Семянки *Doronicum* хорошо отличаются от других видов трибы *Senecioneae* хорошо выраженной семенной кожурой и специфическим строением клеток экзотесты. Однако, следует отметить, что по совокупности признаков род *Doronicum* пока следует рассматривать в составе трибы *Senecioneae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойко Э. В.** Кутикула семянков видов Asteraceae // *Turczaninowia*, 2015. – Т. 18, № 4. – С. 80–90. DOI: 10.14258/turczaninowia.18.4.11
- Бойко Э. В., Новожилова Е. В.** Строение семенной кожуры видов Asteraceae. I (трибы *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*) // *Turczaninowia*, 2018. – Т. 21, № 4. – С. 44–62. DOI: 10.14258/turczaninowia.21.4.6
- Бойко Э. В., Новожилова Е. В.** Строение семенной кожуры видов Asteraceae. II (триба *Heliantheae*) // *Turczaninowia*, 2022. – Т. 25, № 2. – С. 163–180. DOI: 10.14258/turczaninowia.25.2.16
- Конечная Г. Ю.** Особенности анатомического строения перикарпия семянков в роде *Doronicum* L. (Asteraceae, *Senecioneae*) // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда РБО (18–22 августа 2003 г., Новосибирск–Барнаул). – Барнаул: Азбука, 2003. – Т. 2. – С. 59–60.
- Новожилова Е. В., Бойко Э. В.** Морфолого-анатомическое строение семянков видов рода *Olgaea* (Asteraceae: *Cardueae*) // *Turczaninowia*, 2021. – Т. 24, № 4. – С. 19–42. DOI: 10.14258/turczaninowia.24.4.3
- Bremer K.** Asteraceae: cladistic and classification. – Portland, Oregon, 1994. – 752 p.
- Büyükkartal H. N., Çölgeçen H., Budak Ü.** Achene ultrastructure in some species of *Senecio* (Asteraceae) // *Indian Journal of Plant Sciences* ISSN, 2018. – P. 2319–3824 (Online) An Open Access, Online International Journal Available at <http://www.cibtech.org/jps.htm> – Vol.7 (1) January-March. – P. 32–41.
- Dittrich M.** Morphologische und anatomische Untersuchungen an Früchten der *Carduinae* (Compositae). I. Morphologischer Teil // *Candollea*, 1970. – Vol. 25, №1. – P. 45–67.
- Fernández I. A.** Systematics of Eurasian and North African *Doronicum* (Asteraceae: *Senecioneae*) // *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 2003. – Vol. 90, № 3. – P. 319–389.

- Fernández I. Á., Aguilar J. F., Panero J. L., Feliner G. N.** A phylogenetic analysis of *Doronicum* (Asteraceae, Senecioneae) based on morphological, nuclear ribosomal (ITS), and chloroplast (trnL-F) evidence // Mol. Phylogenet. Evol., 2001. – Vol. 20, № 1. – P. 41–64. DOI:10.1006/mpev.2001.0954
- Galastrri N. A., Oliveira D. M. T.** Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae) // Acta Bot. Bras., 2010. – Vol. 24, № 1. – P. 73–83.
- Goertzen L. R., Cannone J. J., Guttel R., Jansen R. K.** ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence alignment and phylogeny of the Asteraceae // Mol. Phylogenet. Evol., 2003. – Vol. 29, № 2. – P. 216–34. DOI: 10.1016/s1055-7903(03)00094-0.
- Grau J.** Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung // Mitt. Bot. München, 1980. – Bd. 16. – P. 269–332.
- Häffner E.** On the phylogeny of the subtribe *Carduinae* (tribe *Cardueae*, Compositae) // Englera, 2000. – Vol. 21. – P. 1–208.
- Jeffrey C., Chen Yi-ling.** Taxonomic studies on the tribe *Senecioneae* (Compositae) of Eastern Asia // Kew Bull., 1984. – Vol. 39, № 2. – P. 205–446.
- Nordenstam B., Pelser P. B., Kadereit J. W., Watson L. E.** *Senecioneae* // Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae / V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. Bayer (eds.). Chapter 34. – IAPT, Vienna, 2009. – P. 503–525.
- Pandey A. K., Singh R. P.** Development and structure of seeds and fruits in the Compositae, tribe *Senecioneae* // Bot. Jahrb. Syst., 1982. – Bd. 103, H. 3. – P. 413–422.
- Panero J. L.** New combinations and infrafamilial taxa in the Asteraceae // Phytologia, 2005. – Vol. 87. – P. 1–14.
- Pelser P. B., Nordenstam B., Kadereit J. W., Watson L. E.** An ITS phylogeny of tribe *Senecioneae* (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. // Taxon, 2007. – Vol. 56. – P. 1077–1104.
- Reese H.** Die Entwicklung von Perikarp und Testa bei *Calendula* und *Arctotideae* (Asteraceae) ein Beitrag zur Systematik // Bot. Jahrb. Syst., 1989. – Bd. 110, H. 3. – S. 325–419.
- Tegel F.** Die Testaepidermis der *Lactuceae* (Asteraceae) – ihre Diversität und systematische Bedeutung. Ph.D. Thesis. – Munich: Universität of Munich, 2002. URL: edoc.ub.uni-muenchen.de/archive/00000104/01/