

**Анализ филогенетических связей рода *Gymnarrhena* Desf.
(Asteraceae Bercht. et J. Presl) на основе данных сравнительной карпологии**

**Analysis of phylogenetic relationships of the genus *Gymnarrhena* Desf.
(Asteraceae Bercht. et J. Presl) based on data from comparative carpology**

Кравцова Т. И.

Kravtsova T. I.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт Петербург, Россия. E-mail: TKravtsova@binran.ru
Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia

Реферат. Изучено морфолого-анатомическое строение семян у амфикарпного пустынного однолетника *Gymnarrhena micrantha* (Asteraceae) и у представителей, сближаемых с *Gymnarrhena* триб семейства Asteraceae. Монотипный, таксономически сложный род *Gymnarrhena* в настоящее время входит в трибу *Gymnarrheneae* Panero et Funk и отдельное подсемейство *Gymnarrhenoideae*. Выяснено, что к таксономически важным анатомо-карпологическим признакам рода *Gymnarrhena* можно отнести: строение апикальной области семянки, ее покровов (перикарпия и семенной кожуры), а также строение, место прикрепления, тип гигроскопического движения хохолка (гигрохазия) и тип его гигроскопической ткани (тип *Cirsium* по Талиеву). Проведенное исследование не подтвердило родство этого вида с трибами *Corymbieae* и *Cichorieae*, семенная кожура которых заметно отличается от семенной кожуры *Gymnarrhena* наличием тонкой пористости клеточных оболочек клеток экзотесты. Комплекс рассмотренных карпологических признаков указывает, как и палинологические данные, на возможное родство *Gymnarrhena* с базальными подтрибами *Cardopatiinae* и *Carlininae* трибы *Cardueae*. Особенно значительное сходство, по морфологии и экологии плодов, имеется у *Gymnarrhena micrantha* с *Cousiniopsis atractyloides* (*Cardopatiinae*); он, по-видимому, является еще одним амфикарпным видом в семействе Asteraceae.

Ключевые слова. Амфикарпия, анатомия плода и семени, механизм гигроскопического движения хохолка, филогения Asteraceae, *Gymnarrhena*.

Summary. The morphological and anatomical structure of cypselae was studied in the amphicarpic desert annual *Gymnarrhena micrantha* (Asteraceae) and in the representatives of possibly related tribes of the Asteraceae. The monotypic, taxonomically complex genus *Gymnarrhena* is currently included in the tribe *Gymnarrheneae* and the separate subfamily *Gymnarrhenoideae*. It was found that taxonomically important anatomical and carpological characters of the *Gymnarrhena* include the structure of the cypselae apical region, of envelopes (the pericarp and the seed coat), as well as the pappus structure, place of its insertion, type of hygroscopic movement (hygrochazia) and the type of its hygroscopic tissue (*Cirsium*-type according to Talieff). The study did not confirm the relationship of *Gymnarrhena* with the tribes *Corymbieae* and *Cichorieae*, the seed coat of which differs markedly from the seed coat of *Gymnarrhena* in the presence of fine porosity of the exotesta cell walls. The set of carpological characters (and character states) considered, as well as palynological data, indicates a possible relationship of *Gymnarrhena* with the basal subtribes *Cardopatiinae* and *Carlininae* of the tribe *Cardueae*. There is a particularly significant similarity, in terms of morphology and ecology of fruits, between *G. micrantha* and *Cousiniopsis atractyloides* (*Cardopatiinae*). This species appears to be another amphicarpic species in the family Asteraceae.

Key words. Asteraceae, *Gymnarrhena*, amphicarp, fruit and seed anatomy, mechanism of pappus hygroscopic movement, phylogeny.

Введение. Монотипный род *Gymnarrhena* Desf. является таксономически сложным родом. Ранее его включали в трибу *Inuleae* Cass. (Cassini, 1829; Benthams, 1873; Hoffman, 1894) и в подсемейство *Cichorioideae* Chevallier без указания трибы (Bremer, 1994). В настоящее время этот род составляет (вместе с родом *Cavea* W. W. Smith et J. Small) трибу *Gymnarrheneae* Panero et V. A. Funk и отдельное подсемейство *Gymnarrhenoideae* Panero et V. A. Funk семейства Asteraceae Bercht. et J. Presl (Jeffry, 2007; Funk, Fragman-Sapir, 2009; Susanna et al., 2020). *G. micrantha* Desf. является амфикарпным однолетником. Это

розеточное растение, обитающее в пустынях от Северной Африки до Средней Азии. На одной особи *G. micrantha* формируются надземные головчатые соцветия, развивающиеся в головки с многочисленными мелкими, снабженными хохолком сеянками, и подземные головки с 1–3 сравнительно крупными сеянками без хохолка. Этот вид одним из первых был изучен как модельный объект для выяснения особенностей биологии прорастания у амфикарпных растений; были описаны сопровождающие диссеминацию гигроскопические движения цветоложа, листочков обертки, подлежащих брактеей, волосков и хохолка семянок, вызванные дождем и повторным высушиванием (Koller, Roth, 1964).

Анатомия плодов и семян *G. micrantha* недавно была изучена нами в связи с амфикарпией этого вида (Kravtsova, 2023), и рассмотрено возможное адаптивное значение некоторых структур гетероморфных надземных и подземных семянок. Анатомио-карпологические признаки плода, однако, не были проанализированы для уточнения родственных связей рода *Gymnarrhena*. Целью данной работы было выявить у *G. micrantha* новые таксономически значимые карпологические признаки. Только надземная семянка была изучена, так как в этом морфотипе плода имеется более полный набор потенциально значимых признаков.

Материалы и методы. Материалом для исследования послужили зрелые плоды *Gymnarrhena micrantha*, *Cardopatum corymbosum* Pers., *Carlina acanthifolia* All., *C. acaulis* L., *Corymbium glabrum* L., *Cousiniopsis atractiloides* (C. Winkl.) Nevski, полученные в Гербарии LE и в карпологической коллекции Музея БИН РАН. Анатомическое строение семянок изучали с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов на оборудовании ЦКП НО «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Результаты и обсуждение. Семянки *G. micrantha* 6–8 мм длиной, со сжатым хохолком, наполовину окружены лодочковидной брактеей. При намокании семянка отделяется от брактеей с помощью ее гигроскопических движений, раскрывающегося хохолка и оттопыривающихся волосков (Koller, Roth, 1964). Семянки обратнойцевидные или булавовидные, в сечении округлые, желтоватые, густо опушены длинными, тонкими белыми сдвоенными волосками, вильчато-раздвоенными на верхушке, в основании с небольшой ножкой; площадка отделения от цветоложа адаксиальная. Хохолок гетероморфный и включает внутренний ряд из удлинненно-ланцетовидных заостренных чешуй и 4 наружных ряда мелкобородчатых щетинок.

Впервые описано анатомическое строение семянки. На ее апикальной области сохраняется венчик, дифференцированный на верхнюю трубчатую часть и разросшееся основание, а также столбик с околобазальным утолщением и чашевидным нектарником. Под венчиком и нектарником находится ограниченная хохолком вогнутая апикальная пластинка, образованная радиально удлиненными склереидами. Устьица, через которые у сложноцветных обычно выделяется нектар, на поверхности нектарника не обнаружены, однако, имеются более или менее многочисленные отверстия в оболочке эпидермальных клеток нектарника, бульбообразного утолщения столбика и на поверхности апикальной пластинки (межклетники). В базальной области семени сохраняются остатки нуцеллуса и облитерированные слои интегумента с воздушными полостями. Ножка плода заполнена рыхлой тканью из трахеидоподобных клеток. Покровы семянки тонкие, паренхимные. Перикарпий пленчатый, на большей части семянки 2-слойный, из сильно сжатых паренхимных клеток. Волоски типичные сдвоенные 4-клеточные (Hess, 1938), с гигрофильной базальной клеткой. В наружной апикальной клетке имеются кристаллы, благодаря чему основание волосков нередко утолщено. Семенная кожура экзотестальная, Barnadesia-типа по классификации Grau (1980). Клетки экзотесты уплощенные, неправильной формы с изогнутыми и извилистыми антиклинальными стенками, которые утолщены и лигнифицированы, тогда как периклиналильные стенки тонкие. В перикарпии обычно имеется 4, иногда 6 проводящих пучков; в семенной кожуре проходит 1 проводящий пучок, с восходящим и нисходящим ветвями, что обычно для Asteraceae (Corner, 1976), иногда с постхалазальным ветвлением. Эндосперм 2-слойный, в основании семени сохраняется микропиллярный гаусторий эндосперма.

Чешуи и щетинки хохолка образованы продольно удлиненными нелигнифицированными клетками, различающимися по толщине оболочки. Чешуи плоско-выпуклые, с плоской адаксиальной стороной. Эпидерму и субэпидерму в центре адаксиальной стороны составляют толстостенные клетки. В основании чешуй вся эпидерма на адаксиальной стороне образована толстостенными клетками. Они короткие, снабжены небольшими апикальными зубцами, с густо мелкоморщинистой поверхностью наружной периклиналильной стенки; между ними имеются поры. Сильно утолщенная оболочка

этих клеток пористая, во внутренних слоях имеется поперечная бороздчатость. Щетинки хохолка от многоклеточных до 3-клеточных, постепенно утончаются к наружному кругу. Эпидермальные клетки заканчиваются более или менее сильно выступающими апикальными зубцами.

Полученные результаты показали, что не только морфологические и анатомические, но и морфофизиологические карпологические признаки, такие как характер гигроскопических движений паппуса, тип гигроскопической ткани, могут быть важны для поиска дополнительных свидетельств родства таксонов у сложноцветных. Морфологически очень разнообразные хохолки семян *Asteraceae* часто используются для целей систематики (e.g., Mukherjee, Nordenstam, 2008). Они различаются не только структурно, но и по их реакции на увлажнение: у большинства сложноцветных лучи хохолка оттопыриваются при высыхании (ксерохазия) и лишь у немногих таксонов из трибы *Cardueae* Cass. и *Ituleae* Cass. – при намокании, гигрохазия (Талиев, 1894; Steinbrink, 1899, cited in Guttenberg, 1971). В. И. Талиев (1894) описал у сложноцветных несколько типов гигроскопической ткани хохолка. Тип *Cirsium*, при котором движение хохолка обусловлено неодинаковым сокращением или разбуханием наружной и внутренней сторон самих элементов хохолка, был найден только у представителей трибы *Cardueae*: Талиев придавал этому признаку большое систематическое значение. Вслед за ним мы предполагаем, что найденный у *Gymnarrhena* тип *Cirsium* гигроскопической ткани хохолка может указывать на родство с трибой *Cardueae*.

Полученные нами результаты, как и данные палинологии (Leins, 1973), указывают на возможное родство *Gymnarrhena* с подтрибами *Cardopatiinae* Lessing и *Carlininae* Dumortier трибы *Cardueae*, расположенными в основании ее молекулярно-филогенетических деревьев (Herrando-Moraira et al., 2019). В обеих подтрибах имеется сходное с *Gymnarrhena* анатомическое строение покровов семянки. Нужно отметить, что такая структурная организация семянки – не уплощенных, сильно опушенных, с немногослойными паренхимными перикарпием и семенной кожурой, а также отсутствие фитомеланина и экзотестальная семенная кожура рассматриваются как плезiomорфные состояния признаков в семействе *Asteraceae* (Mello et al., 2009; Costa, Oliveira, 2011; Bonifácio et al., 2018).

Наибольшее сходство *G. micrantha* обнаруживает с *Cousiniopsis atractyloides* (триба *Cardopatiinae*). Их общими признаками являются 2 типа головок (у *C. atractyloides* прикорневые и более мелкие верхние), выпуклое цветоложе соцветия, подстилающая семянку лодочковидная брактя, гетероморфный хохолок, состоящий из внутренних рядов чешуй и наружного круга щетинок, *Cirsium*-тип гигроскопической ткани хохолка, семенная кожура типа *Barnadesia* (Dittrich, 1996). Этот редкий тип семенной кожуры (Grau, 1980) был найден еще только у представителей подсемейства *Barnadesioideae* Bremer et Jansen. Семянки этих видов, однако, различаются по строению апикальной области. Сходны также процессы диссеминации, что определяется гигрохазией обоих видов. Дождевая вода вызывает движения брактей, хохолка, волосков перикарпия, и, как результат, отделение лодочковидной брактеей. *C. atractyloides*, возможно, является еще одним амфикарпным видом в семействе *Asteraceae* или представляет собой переходную форму к амфикарпикам.

ЛИТЕРАТУРА

- Талиев В. И.** Гигроскопическая ткань papus'a сложноцветных // Труды Общества естествоиспытателей при императорском Казанском университете, 1894. – Т. 27, вып. 3. – С. 3–38.
- Bentham G.** Compositae // Genera Plantarum / G. Bentham, J. D. Hooker (eds.). – London: Reeve, 1873. – Vol. 2 (1). – P. 163–533.
- Bonifácio S. K. V., Moura L. L., Marzinek J., De-Paula O. C.** Comparative embryology of *Stiffia* and *Wunderlichia* and implications for its evolution in *Asteraceae* // Bot. J. Linn. Soc., 2018. – Vol. 20. – P. 1–17.
- Bremer K.** *Asteraceae*. Cladistic and classification. – Portland: Timber Press, 1994. – 752 p.
- Cassini M. H.** Tableau synoptique des Synantherees // Ann. Sci. Nat. (Paris), 1829. – Т. 17. – P. 387–423.
- Costa P. K., Oliveira, J. M. S.** Caracterizacao estrutural do fruto de *Dasyphyllum brasiliense* (Spreng) Cabrera (*Barnadesioideae*, *Asteraceae*) com consideracoes evolutivas // Iheringia, Sér. Bot., 2011. – Vol. 66, № 2. – P. 277–282.
- Corner E. J. H.** The seeds of dicotyledons. Vol. 1. – Cambridge, New York: Cambridge University Press, 1976. – 311 p.
- Dittrich M.** Die Bedeutung morphologischer und anatomischer Achänen-Merkmale für die Systematik der Tribus *Echinopeae* Cass. und *Carlineae* Cass. // Boissiera, 1996. – Vol. 51. – P. 5–102.
- Funk V. A., Fragman-Sapir O.** *Gymnarrheneae* (*Gymnarrhenoideae*) // Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae / V. A. Funk., A. Susanna, T. F. Stuessy, R. J. Bayer (eds.). – Vienna: IAPT, 2009. – P. 328–332.
- Grau J.** Die Testa der *Mutisieae* und ihre systematische Bedeutung // Mitt. Bot. Staatssamm. München, 1980. – Bd. 16. – P. 269–332.

Guttenberg H. von. Bewegungsgewebe und Perzeptionsorgane. Encyclopedia of Plant Anatomy. – Berlin-Stuttgart: G. Borntraeger, 1971. – Bd. 5, Teil 5. – 332 p.

Herrando-Moraira S., Antonio Calleja J., Galbany-Casals M., Garcia-Jaca, N., Liu J. Q., López-Alvarado J., López-Pujol J., Mandel J. R., Massó S., Montes-Moreno N., Roquet C., Sáez L., Sennikov A., Susanna A., Vilatersana R. Nuclear and plastid DNA phylogeny of tribe *Cardueae* (Compositae) with Hyb-Seq data: A new subtribal classification and a temporal diversification framework // Mol. Phylogenetics Evol., 2019. – Vol. 137. – P. 313–332. DOI: 10.1016/j.ympev.2019.05.001

Hess R. Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare er Kompositen // Bot. Jahrb., 1938. – Bd. 68. – S. 435–496.

Hoffman O. Compositae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. / A. Engler, K. Prantl (eds.) – Leipzig: Engelmann, 1894. – 4. Teil, 5. Abt. – P. 87–391.

Jeffrey C. Tribe *Gymnarrheneae* (Asteraceae) // The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 8. Flowering Plants: Eudicots Asterales / J. W. Kadereit, C. Jeffrey (eds.) – Berlin and Heidelberg: Springer, 2007. – P. 147–148.

Koller D., Roth N. Studies of the ecological and physiological significance of amphicarp in *Gymnarrhena micrantha* (Compositae) // Amer. Journ. Bot., 1964. – Vol. 51, № 1. – P. 26–35.

Kravtsova T. I. Fruit Structure in Amphicarpic Annual *Gymnarrhena micrantha* (Asteraceae, *Gymnarrheneae*) in relation to the species biology // Int. J. Plant Biol., 2023. – Vol. 14. – P. 397–417. DOI: 10.3390/ijpb14020032

Leins P. Pollensystematische Studien an Inuleen II. Filagininae // Bot. Jahrb., 1973. – Bd. 93, № 4. – S. 603–611.

Mello M. C., Fior C. S., Oliveira J. M. S. Anatomia do fruto de *Schlechtendalia luzulifolia* Less. (*Barnadesioideae*, Asteraceae Bercht. et J. Presl) // Iheringia, 2009. – Sér. Bot., Vol. 64, № 1. – P. 77–80.

Mukherjee S. K., Nordenstam B. Diversity of pappus structure in some tribes of Asteraceae // Phytotaxonomy, 2008. – Vol. 8. – P. 32–46.

Susanna A., Baldwin B. G., Bayer R. J., Bonifacino J. M., Garcia-Jacas N. Keeley S. C., Mandel J. R., Ortiz S., Robinson H., Stuessy T. F. The classification of the Compositae: A tribute to Vicki Ann Funk (1947–2019) // Taxon, 2020. – Vol. 69, № 4. – P. 807–814. DOI: 10.1002/tax.12235