

УДК 582.998 (571.6)

Э.В. Бойко

E.V. Boyko

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДОВ
KALIMERIS И BOLTONIA (ASTERACEAE: ASTEREAE)**

**MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF ACHENES OF THE FAR
EASTERN SPECIES OF KALIMERIS AND BOLTONIA (ASTERACEAE: ASTEREAE)**

Аннотация. Изучены морфология, анатомия и скульптура поверхности семянков двух видов рода *Kalimeris* (*K. incisa*, *K. integrifolia*) и *Boltonia lautureana*. Полученные результаты свидетельствуют о правомерности включения *B. lautureana* в состав рода *Kalimeris*.

Ключевые слова: *Astereae*, *Boltonia*, *Kalimeris*, морфология, анатомия, сканирующая электронная микроскопия, карпология, систематика.

Summary. Achene morphology, anatomy and micromorphology of *Kalimeris incisa*, *K. integrifolia*, and *Boltonia lautureana* have been studied. The results favor the including *B. lautureana* into *Kalimeris*.

Key words: *Astereae*, *Boltonia*, *Kalimeris*, morphology, anatomy, SEM, achene, systematics.

При изучении семейства *Asteraceae* в течение XVIII–XX вв. трактовка объема рода *Aster* L. неоднократно изменялась. Некоторые авторы принимали род *Aster* широко (Ворошилов, 1966, 1982, 1985; Комаров, 1907; Hoffmann, 1897; Nakai, 1952; Ohwi, 1965), включая в него достаточно хорошо обособленные роды *Boltonia* L.Hér., *Doellingeria* Ness, *Kalimeris* Cass., *Tripolium* Ness, *Turczaninowia* DC. Однако среди систематиков, в том числе исследующих семейство *Asteraceae*, в настоящее время существует тенденция к разделению крупных родов на гомогенные группы. Поэтому в обработках *Asteraceae* последних лет род *Aster* принят в узком смысле (Королюк, 1999; Тамашян, 1959; Bremer, 1994; Nesom, 1993). Среди близких к *Aster* родов для территории Дальнего Востока России (ДВР) указываются *Boltonia* и *Kalimeris* (Баркалов, 1992; Здравьева, 1972).

Североамериканский род *Boltonia* имеет некоторые признаки строения соцветия и семянков, сходные с *Kalimeris* (коническое цветоложе, плоские семянки). Это позволило G. Bentham (1861, 1873) объединить североамериканские виды *Boltonia* и восточноазиатские виды *Kalimeris* в род *Boltonia*. M. Debeaux (1877) принял классификацию Bentham и описал новый вид

B. lautureana Deb. по экземплярам, собранным в Китае. С. Тамашян (1959) признала этот вид единственным азиатским представителем рода *Boltonia*, а *Kalimeris* сохранила как самостоятельный род.

Е. Здравьева (1972) при исследовании строения вегетативных и генеративных органов дальневосточных видов установила, что *B. lautureana* очень близка к видам рода *Kalimeris*. Род *Kalimeris* описан Cassini в 1822 году, и Здравьева относит его в синонимы рода *Boltonia*, описанного в 1788 году.

Среди исследователей восточноазиатской флоры есть разногласия по поводу таксономического положения *Kalimeris*, его объема и границ распространения таксонов, которые к нему относятся. Авторы обработок флор Японии и Китая (Kitagawa, 1979; Ling et al., 1985; Ohwi, 1965) относят *B. lautureana* к роду *Kalimeris*.

M. Ito с соавторами (1995, 1998) включают *Kalimeris* в род *Aster* в качестве секции. H. Gu и P. Hoch (1997) привели достаточно убедительные аргументы в пользу того, что *Kalimeris* является самостоятельным родом и близко связан с азиатскими представителями родов *Aster* и *Heteropappus* Less. Они включают *B. lautureana* в состав рода *Kalimeris* и считают, что его пред-

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ ДВО РАН), пр-т 100 лет Владивостоку, 159; 690022, Владивосток, Россия; e-mail: boyachen@mail.ru
Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far East Branch, Russian Academy of Sciences (PIBOC FEB RAS) 159 Pr-t 100 let Vladivostoku; 690022, Vladivostok, Russia

Поступило в редакцию 17.06.2010 г.

Submitted 17.06.2010

полагаемая близкая связь с североамериканским родом *Boltonia* не обоснована, а подобие в признаках строения семян и цветоложа произошло параллельно в различных эволюционных линиях.

Видовое название этого таксона является спорным. Gu и Hoch (1997) для районов, прилегающих к территории Приморья и Приамурья, приводят 3 вида *Kalimeris*: *K. incisa* (Fisch.) DC., *K. integrifolia* Turcz. и *K. mongolica* (Franch.) Kitam. Последний вид, изначально описанный как *Aster mongolicus* Franch. был переведен S. Kitamura (1937) в род *Kalimeris*, а некоторыми авторами рассматривался в качестве разновидности *Aster lautureanus* var. *mongolicus* (Franch.) Kitag. (1934). Для *K. lautureana* (Deb.) Kitam. Gu и Hoch (1997) указывают распространение в южных районах Китая. Во флористической сводке «Higher Plants of China» (2005) приводится 6 видов из рода *Kalimeris*, в составе которого рассматривается и *Boltonia lautureana*. На приведенных авторами картах распространения, нахождение *Kalimeris lautureana* указывается близ границы ДВР. Вид *K. mongolica* распространен в южных районах Китая.

В современной монографии семейства Asteraceae K. Bremer (1994) к роду *Kalimeris* относят 10 восточноазиатских, к роду *Boltonia* – 5 североамериканских видов. В работе «Сосудистые растения Дальнего Востока» (Баркалов, 1992) приводится 2 вида рода *Kalimeris* (*K. incisa*, *K. integrifolia*) и один вид *Boltonia* (*B. lautureana*). Эти виды произрастают в южной части ДВР. Ареал *Kalimeris incisa* и *K. integrifolia* распространяется в Даурию (Восточная Сибирь) (Королук, 1997).

В задачу нашего исследования входило изучение морфологии, анатомического строения и скульптурных особенностей поверхности семян видов *Kalimeris* и *Boltonia*, произрастающих на территории России, для использования полученных результатов в систематике исследуемых таксонов.

Материал и методы

Материалом для исследования служили зрелые плоды (семянки) растений, собранные автором и сотрудниками лаборатории хемотаксономии Тихоокеанского института биорганической химии (ТИБОХ ДВО РАН) в различных районах ДВР. Поверхность семян после напыления золотом изучалась с помощью сканирующего

электронного микроскопа JSM-35. Для выяснения variability признаков микроскульптуры поверхности просматривали участки средней части семян в 3-кратной повторности.

Для исследования анатомического строения семянки размачивали в смеси спирта, глицерина и воды (1:1:1). Их поперечные срезы делали с помощью безопасной бритвы, окрашивали сафранином. Готовые препараты заключали в глицерин-желатин. Поперечные срезы изготовлены из средней части зрелых семян, взятых из разных частей корзинки.

Список исследованных видов и образцов

Boltonia lautureana: Приморский край: Надеждинский р-н, с. Тереховка, 03.09.71. Здоровьева Е.Н.; Пограничный р-н, Бараново-Оренбургское, 26.09.87. Бойко Э.В.; г. Владивосток, Ботанический сад, 20.09.81. Бойко Э.В.; Уссурийский р-н, Горно-таежная станция, 10.09.68. Здоровьева Е.Н.; Октябрьский р-н, пос. Чернятино, 17.10.68. Здоровьева Е.Н.

Kalimeris incisa: Приморский край: Шкотовский р-н, с. Петровка, 09.10.68. Здоровьева Е.Н.; Октябрьский р-н, пос. Чернятино, 25.09.87. Бойко Э.В.; Хасанский р-н, пос. Барабаш, 10.09.68. Здоровьева Е.Н.

Kalimeris integrifolia: Амурская обл., с. Мухино, 25.08.69. Здоровьева Е.Н.; Читинская обл., г. Нерчинск, долина р. Шилки, 16.07.79. Басаргин Д.Д.; Амурская обл., окр. г. Благовещенска, луг, 24.08.98. Старченко В.М.

Результаты исследования и обсуждение

У исследованных видов *Boltonia* и *Kalimeris* семянки уплощенные, двухреберные, в одной корзинке разные по размеру. Краевые семянки средних размеров, наружный ряд центральных семян представлен наиболее крупными семянками, к центру корзинки они постепенно уменьшаются. Хохолок короткий (0.5–1.5 мм дл.), из рыжеватых волосков неодинаковой длины, спянных в основании.

Ребра семян образованы большим количеством склеренхимных волокон, в которые погружены остатки элементов проводящего пучка. Положение семян в корзинке радиальное, то есть семянки узкой стороной (ребром) направлены к середине корзинки. У семян, расположенных с краю корзинки, другая форма. Их узкая часть, обращенная наружу, утолщается, и вместо

одного возникает 2 ребра. В этом случае семянка на поперечном срезе клиновидно-трехреберной формы. Ребра наружной части семян образуются тяжами склеренхимных клеток, в некоторых семянках между основным и дополнительным ребрами расположено ребро, образованное складкой перикарпия. Складка состоит из клеток экзокарпия и паренхимы мезокарпия.

Зрелые семянки *B. lautureana* и *K. incisa* имеют темно-коричневую (иногда коричнево-фиолетовую) уплощенную поверхность (тело семянки), ребра светло-коричневые. Семянки *K. integrifolia* при созревании из светло-коричневых становятся коричневыми, различие в окраске тела и ребер незначительное.

Семянки опушены простыми и железистыми волосками. Простые волоски представлены типичными сдвоенными волосками, с добавочной гигрофильной клеткой, концы сдвоенных клеток острые, клетки разной длины, плотно сомкнуты до вершин. Длина волосков различная и зависит от положения волоска на семянке: длинные волоски расположены на вершине ребер, короткие – на поверхности семян. Железистые волоски головчатые, на ножке, расположены в основном в верхней части тела семянки. Их строение соответствует широко распространенному у сложноцветных типу – двухрядному головчатому волоску.

Скульптура поверхности семян исследованных видов определяется очертанием клеток экзокарпия с поверхности, их формой, рельефом наружных периклиальных стенок (НПС) и характером антиклиальных стенок (АС). Микроскульптура полностью созревших и незревших семян различается.

Поверхность зрелых семян *B. lautureana* и *K. incisa* папиллозная. Простые и железистые волоски начинают формироваться на ранних стадиях развития завязи (Kapil, Sethi, 1962), а папиллы развиваются при созревании семян. Поэтому поверхность НПС экзокарпия незрелых семян сглаженная, папиллы хорошо выражены у зрелых семян. Они образованы центральной частью клетки и имеют складчатый рельеф поверхности. Складки образованы выростами наружной стенки клеток и равномерно покрыты кутикулой. Семянки одной корзинки могут различаться по количеству и расположению папилл.

У семян хорошо выражен карпоподиум. Он состоит из 10 рядов мелких округлых неокрашенных клеток.

Строение плодовой оболочки (перикарпий) и семенной кожуры (теста) у исследованных видов однообразно. Экзокарпий однорядный, состоящий из клеток со слабо утолщенными стенками, покрытыми хорошо выраженной кутикулой. Мезокарпий многорядный в ребрах, с 2 проводящими пучками, следы которых слабо различимы в многорядной склеренхиме ребер зрелых семян. На плоских сторонах семянки перикарпий тонкий. Наряду с экзокарпием, он представлен 2–3 рядами тонкостенных паренхимных и немногочисленных склеренхимных клеток. Клетки эндокарпия по строению не отличаются от клеток внутренних тканей мезокарпия. Перикарпий плотно прилегает к семенной кожуре.

Семенная кожура в зрелой семянке хорошо выражена и на поперечном срезе представлена радиально удлиненными клетками экзотесты с равномерно утолщенными стенками. Для семян большинства представителей трибы *Astereae* указывается утолщение стенок клеток экзотесты (Grau, 1975; Velez, 1981). По характеру утолщения клеток экзотесты М. Velez (1981) различает 4 главных типа, указывая, что тип семянки с равномерным утолщением всех стенок характерен для рода *Aster*. Исследованные нами виды имеют этот тип строения экзотесты. Немногочисленные клетки мезотесты облитерированы. Ближе к периферии мезотесты проходит единственный проводящий пучок, который почти полностью огибает семя. На поперечном срезе в середине семянки восходящие и нисходящие части проводящего пучка семенной кожуры расположены в районе ребер перикарпия.

Эндосперм у всех исследованных семян однорядный, его клетки тангенциально удлиненные, 10–12 мкм высотой.

Описания семян исследованных видов

Boltonia lautureana

Семянки яйцевидно-клиновидные, до 3.5 мм дл., в верхней части до 3 мм шир., с широкими ребрами, слабо опушены простыми волосками (рис. 1, 1).

Микроскульптура поверхности семянки неоднородна. Клетки экзокарпия тела семянки имеют складчатый рельеф поверхности (рис. 3, 1). Складки вытянуты вдоль оси семянки, не прерываясь на границах клеток, в результате этого очертания клеток плохо выражены. Ребра семянки имеют гладкую или почти гладкую поверхность. НПС клеток экзокарпия слегка вогнуты.



Рис. 1. Морфологическое строение семянков *Boltonia* и *Kalimeris*: 1 – *B. lautureana*; 2 – *K. incisa*; 3 – *K. integrifolia*. Масштабная линейка 1 мм.

Перикарпий тела семянки тонкий. Наиболее хорошо выражены клетки экзокарпия (рис. 2, 1). На поперечном срезе они округлые или тангенциально удлиненные, 25–30 мкм высотой, со слабо утолщенными стенками клеток. Мезокарпий представлен 2–3 рядами тонкостенных паренхимных и немногочисленных склеренхимных клеток. Ребра крупные, образованы в основном склеренхимной тканью мезокарпия. В центре ребра находятся остатки элементов проводящего пучка: лишь несколько сосудов ксилемы и окружающая их мелкоклеточная склеренхима. В ребрах некоторых семянков находятся секреторные каналы. Паренхимные клетки в ребрах образуют 1–2 рядный слой между экзокарпием и склеренхимой, отдельные паренхимные клетки находятся между склеренхимой и тестой.

В семенной коже наиболее хорошо выражены клетки экзотесты, на поперечном срезе они

радиально вытянуты (до 40 мкм высотой), толстостенные. Клетки мезотесты облитерированы. На месте проводящего пучка имеется небольшое количество склеренхимных клеток, окруженных хорошо сохранившимися паренхимными клетками.

Kalimeris incisa

Семянки уплощенные, темно-коричневые, иногда коричнево-фиолетовые, яйцевидно-клиновидные, слабо опушенные, (2.5) 3–3.5 (4) мм дл., в верхней части до 3 мм шир., с широкими ребрами (рис. 1, 2). Они наиболее густо опушены в верхней части. Поверхность ребер голая. Железистые волоски расположены в верхней части тела семянки (рис. 3, 2).

Скульптура зрелых семянков неоднородна: сглаженная на ребрах и папиллозная на поверхности тела (рис. 3, 3). Форма клеток различается: на ребрах они вытянуты вдоль семянки, на теле – изодиаметрические. Все клетки экзокарпия име-

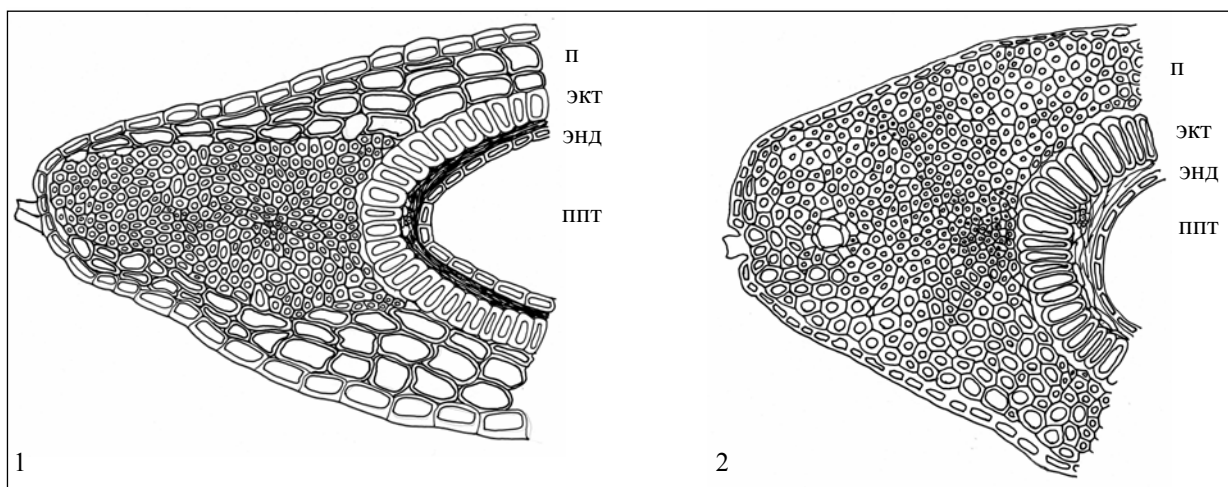


Рис. 2. Ребро семянки на поперечном срезе у представителей родов *Boltonia* и *Kalimeris*: 1 – *B. lautureana*; 2 – *K. integrifolia*; п – перикарпий; ппт – проводящий пучок тесты; ск – секреторный канал; экт – экзотеста; энд – эндосперм.

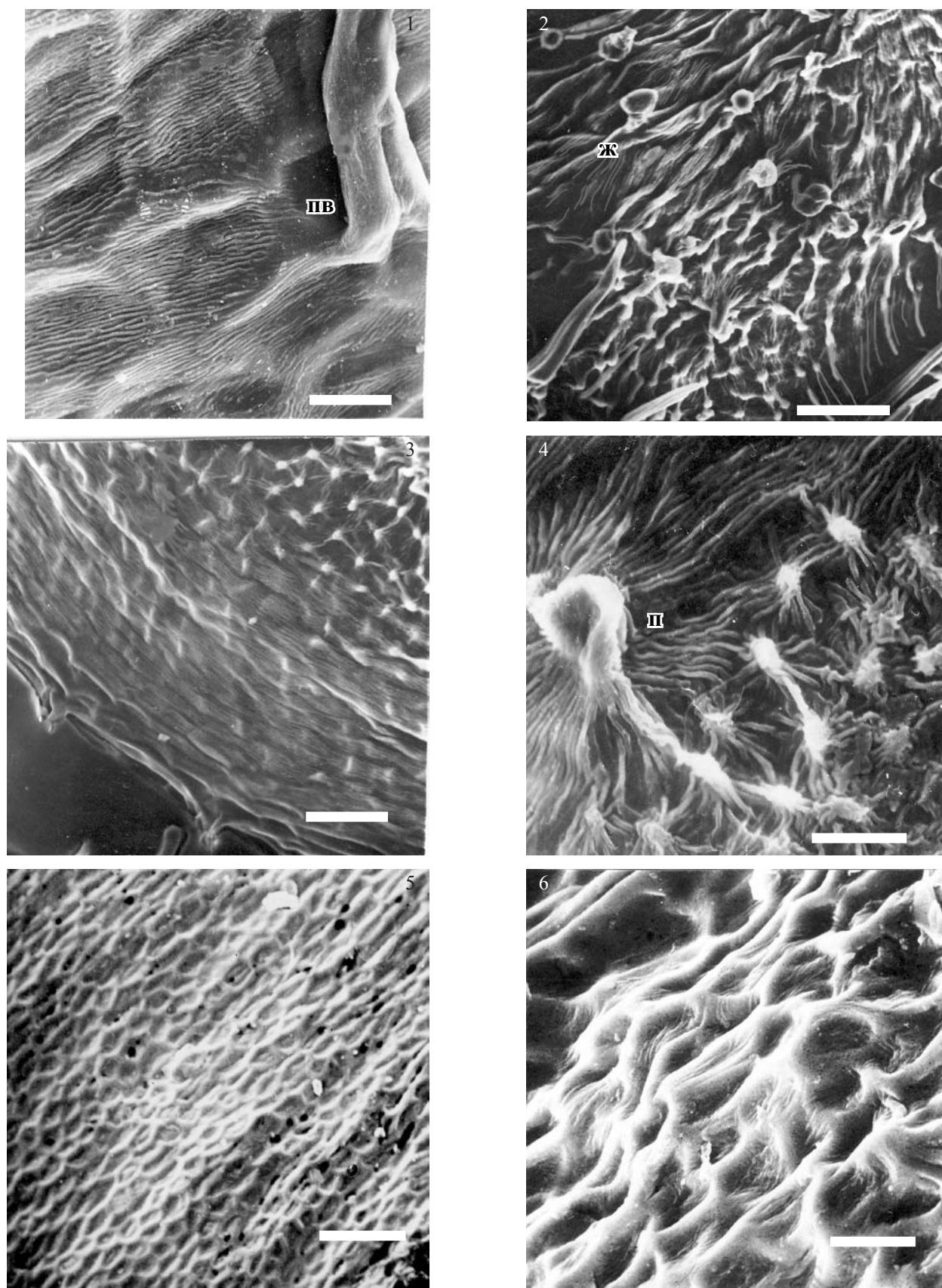


Рис. 3. Поверхность семян у представителей родов *Boltonia* и *Kalimeris*: 1 – *B. lautureana*; 2, 3, 4 – *K. incisa*; 5, 6 – *K. integrifolia*. 1, 4, 5, 6 – средняя часть семанки; 2 – край семанки; 3 – железистые волоски близ вершины семанки; ж – железистый волосок; пв – основание простого волоска; п – папилла. Масштабная линейка: 1, 4, 6 – 10 мкм; 2, 3, 5 – 50 мкм.

ют складчатый рельеф поверхности. Складки избегают с папилл на поверхность клетки и расходятся в стороны, объединяясь со складками папилл соседних клеток (рис. 3, 4). На ребрах складки вытянуты вдоль клеток. У незрелых семян (цвет семени светло-коричневый, не различается на теле и ребрах) скульптура клеток однообразно складчатая, без папилл.

Анатомическое строение семян во многом сходно с таковым у *B. lautureana*. В ребрах семян *K. incisa* хорошо развита паренхима, секреторные каналы не обнаружены.

K. integrifolia

Семена обратнояйцевидные, до 2 мм дл., голые или с немногочисленными простыми волосками (рис. 1, 3), железистое опушение близ вершины от слабого до обильного.

Скульптура зрелых семян однообразная по всей поверхности, ямчатая, НПС клеток экзокарпия слабоскладчатые. Клетки экзокарпия изодиаметрические, НПС вогнуты, АС хорошо выражены (рис. 3, 5, 6).

Перикарпий тела семени состоит из 5–6 рядов клеток. Наиболее хорошо сохраняются клетки экзокарпия. На поперечном срезе они слабо тангенциально удлиненные, около 15 мкм высотой, с утолщенными стенками. Мезокарпий представлен тонкостенными паренхимными клетками, в ребрах склерифицированными (рис. 2, 2). В средней части тела семени среди паренхимных клеток находятся дополнительные тяжи механической ткани, состоящие из 2–3 рядов склеренхимных клеток. На поверхности семян эти дополнительные тяжи слабо выражены.

Ребра крупные, образованы в основном склеренхимной тканью мезокарпия. Ближе к периферии ребра у некоторых семян проходит секреторный канал схизогенного происхождения с хорошо заметными обкладочными клетками. В центральной части ребер расположена группа мелкоклеточной склеренхимы, среди них не обнаружены флоэмные элементы проводящего пучка. Паренхимные клетки расположены в 1–2 ряда между экзокарпием и склеренхимой, отдельные паренхимные клетки находятся между склеренхимой ребер и семенной кожурой.

Клетки экзотесты радиально вытянуты, до 30–40 мкм высотой, толстостенные. Клетки мезотесты облитерированы. На месте проводящего пучка имеется небольшое количество склеренхимных клеток, окруженных хорошо сохранившимися паренхимными клетками.

Наряду с краевыми трехреберными асимметричными семенами, в корзинке находятся краевые четырехреберные семена с симметрично расположенными ребрами. Механическая ткань мезокарпия у этих семян расположена сплошным кольцом в 2–3(4) ряда на плоских сторонах и до 10 рядов в ребрах. Секреторные каналы не обнаружены. Паренхимные клетки со слабо утолщенными стенками. Экзокарпий и теста четырехреберных семян имеет строение, подобное строению центральных семян.

Заключение

Для *Boltonia lautureana*, *Kalimeris incisa* и *K. integrifolia* характерен общий план морфологического и анатомического строения семян. Все виды характеризуются гетерокарпными плодами. Гетерокарпия проявляется в размерах семян в корзинке, количестве ребер и их строении, в степени опушенности простыми и железистыми волосками.

Виды *B. lautureana* и *K. incisa* наиболее близки по признакам строения семян: ребра хорошо отличаются от тела семени по цвету и скульптуре поверхности, поверхность довольно густо опушена простыми волосками, хорошо выражена складчатость НПС. Семена *K. integrifolia* имеют признаки, которые хорошо отличают этот вид от *K. incisa* и *B. lautureana*. Скульптура поверхности на ребрах и теле семян *K. integrifolia* однообразна, на плоской поверхности находятся дополнительные, слабо выраженные ребра. Семена без простых волосков или они малочисленные.

Проведенное исследование подтверждает обоснованность включения *Boltonia lautureana* в состав рода *Kalimeris* (Gu, Hoch, 1997).

Род *Boltonia* нами исключается из флоры России, а вид *B. lautureana* отнесен к роду *Kalimeris* под названием *K. lautureana* (Deb.) Kitam.

Благодарности

Автор выражает благодарность П.Г. Горову за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Дальневосточного отделения РАН (проект № 09-1-П23-04) и совместного проекта Дальневосточного и Сибирского отделений РАН (проект № 09-11-СО-06-004).

ЛИТЕРАТУРА

- Баркалов В.Ю.** Род *Boltonia* L'Hér., род *Kalimeris* Cass. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. – СПб., 1992. – С. 83, 89–90.
- Ворошилов В.Н.** Флора советского Дальнего Востока. – М.: Наука, 1966. – 477 с.
- Ворошилов В.Н.** Определитель растений советского Дальнего Востока. – М.: Наука, 1982. – 672 с.
- Ворошилов В.Н.** Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. – М., 1985. – С. 139–200.
- Здоровьева Е.Н.** Систематика и хемотаксономия видов *Aster* L. s. l. и *Heteropappus* Less. Дальнего Востока: дисс. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1972. – 141 с.
- Комаров В.Л.** Флора Маньчжурии. Т. 3. – СПб., 1907. – 853 с.
- Королюк Е.А.** Подтриба *Asterinae* O. Hoffm. // Флора Сибири. – Новосибирск, 1998. – Т. 13. – С. 21–43.
- Королюк Е.А.** Подтриба *Asterinae* O. Hoffm. (сем. Asteraceae Dumort.) в Сибири (таксономия, хорология): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1999. – 15 с.
- Тамамиян С.Г.** Род *Boltonia* L'Hér., род *Kalimeris* Cass. // Флора СССР. – Л., 1959. – Т. 25. – С. 57, 122–124.
- Bentham G.** Notes on the classification, history, and geographical distribution of the Compositae // J. Linn. Soc., Bot. 1873. – Vol. 13. – P. 335–577.
- Bremer K.** Asteraceae: cladistics and classification. – Portland, Oregon, 1994. – 752 p.
- Debeaux M.O.** Florule du Tchefou // Acta Linn. Soc. Bord., 1877. – Vol. 31. – P. 205–239.
- Gu H., Hoch P.C.** Systematics of *Kalimeris* (Asteraceae: Astereae) // Ann. Missouri Bot. Gard., 1997. – Vol. 84, № 4. – P. 762–814.
- Higher Plants of China / Eds. Fu Likuo, Hong Tao. – Qingdao Publishing House, 2005. – Vol. 11. – P. 163–166 (In Chinese).
- Hoffmann O.** Compositae // Die Natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. Engler A., Prantl K. – Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1894. – Teil 4, Abt. 5. – S. 87–391.
- Hu S.Y.** The Compositae of China. V Quart. // J. Taiwan Mus., 1967. – Vol. 20. – P. 1–77.
- Ito M., Soejima A., Hasebe M., Watanabe K.** A chloroplast-DNA phylogeny of *Kalimeris* and *Aster*, with reference to the generic circumscription // J. Pl. Res., 1995. – Vol. 108. – P. 93–96.
- Ito M., Soejima A., Watanabe K.** Phylogenetic relationships of Japanese *Aster* (Asteraceae, Astereae) sensu lato based on chloroplast-DNA restriction site mutations // J. Pl. Res., 1998. – Vol. 111. – P. 217–223.
- Kapil R.N., Sethi S.B.** *Ainsliaea aptera* DC. // Phytomorphology, 1962. – Vol. 12, № 3. – P. 222–234.
- Kitagawa M.** Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. – Vaduz: J. Cramer, 1979. – 715 p.
- Ling Y., Chen Yi-ling, Shih Chu.** *Kalimeris* Cass. // Flora Republicae Popularis Sinicae. – Science Press, 1985. – Т. 74. – P. 97–109. (In Chinese).
- Nakai T.** A Synoptical Sketch of Korean Flora // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 1952. – № 31. – P. 1–152.
- Nesom G.L.** Subtribal classification in the Astereae (Asteraceae) // Phytologia, 1994. – Vol. 76, № 3. – P. 193–274.
- Ohwi J.** Flora of Japan. – Washington, 1965. – 1067 p.