БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 12, с. 1166–1192

СООБЩЕНИЯ

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СЕМЯНОК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕКЦИИ *NORVEGICAE* СЕКЦИИ *ABROTANUM* РОДА *ARTEMISIA* (ASTERACEAE)

© 2022 г. О. В. Яковлева[1,*], А. А. Коробков[1], А. Н. Иванова[1]

[1] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: yakovleva@binran.ru*

Поступила в редакцию 12.09.2022 г.
После доработки 31.10.2022 г.
Принята к публикации 01.11.2022 г.

Исследованы семянки 7 видов *Artemisia*, относящихся к подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum*, включая 4 подвида *A. arctica*. Методы исследования: световая, сканирующая и просвечивающая электронная микроскопия. У семянок представителей подсекции *Norvegicae* отсутствует паппус, на площадке прикрепления венчика имеются устьица, вероятно, относящиеся к нектарникам, карпоподиум хорошо выражен. В центре карпоподиума часто обнаруживаются выступающие проводящие пучки. Ребра на поверхности перикарпия выражены слабо. Их количество колеблется от (4) 5 до 7 (8). По данному признаку виды и подвиды мало различаются между собой. Ребра состоят из крупных секреторных каналов, тонкостенных паренхимных клеток и проводящих пучков. В ребрах отсутствуют гидроциты. Механические клетки в небольшом количестве встречаются в проводящих пучках. В экзокарпии, наряду с основными клетками, находятся удлиненные сегментированные клетки, чаще называемые комплексами слизесодержащих клеток. Сегментированные клетки немногочисленные, разной длины и бывают заполнены не только слизью, но и маслянистым секретом. Виды и подвиды различаются по наличию комплексов слизесодержащих клеток и способности их наружных стенок к “ослизнению”. В слизи клеток слизесодержащих комплексов имеются стопки фибрилл, но они не образуют подковообразные структуры, характерные для представителей из других секций рода *Artemisia*. Перикарпий в промежутках между ребрами двухслойный. Его клетки в разной степени облитерированы, чаще облитерируются клетки второго внутреннего слоя. Спермодерма экзотестальная, хорошо сохранена. Эндосперм двухслойный.

Ключевые слова: Artemisia, подсекция *Norvegicae*, семянки, морфология, анатомия, секреторные каналы перикарпия, комплексы слизесодержащих клеток, систематика

DOI: 10.31857/S0006813622120122

Род *Artemisia* является самым крупным и одним из трудных в систематическом отношении родов трибы Anthemideae. По мнению И.М. Крашенинникова (Krasheninnikov, 1946), “самой характерной чертой рода *Artemisia* является огромный внутривидовой полиморфизм, та неустойчивость, изменчивость морфологических признаков, которая и обусловливает разноречивость в понимании объема многих видов у различных авторов, занимающихся вопросами систематики рода. Вероятно, это же было одной из причин, почему за последнее столетие не появлялось полной монографии рода в целом, подводящей итоги всего накопленного, очень обширного фактического материала” (Krasheninnikov, 1946: 87).

Морфологическое и анатомическое строение семянок изучалось лишь у немногих видов полыней (Korobkov, 1973, 1981; Ouyahya, Viano, 1990; Ouyahya, 1995; Huang et al., 2000; Yakovleva et al., 2002; Amelchenko, 2006; Kreitschitz, 2012; Boyko, 2013). В большинстве работ рассматривается только поверхность перикарпия, и эти сведения распределяются по секциям рода. Одни авторы считают, что анатомическое строение плодовой и семенной оболочек могут использоваться в качестве таксономических отличий секций, подсекций и отдельных видов (Amelchenko, 2006), другие – что ни один из типов строения поверхности семянок не является характерным для какой-либо отдельной секции (Boyko, 2013). В настоящем исследовании используются представители более мелкой таксономической группировки: подсекции *Norvegicae* (Rydb.) Korobkov секции *Abrotanum* (Korobkov, 1981). До настоящего времени нет единого мнения об объеме подсекции в целом и о ранге и систематическом положении некоторых

таксонов в подсекции. И.М. Крашенинников (Krasheninnikov, 1946), рассматривал комплекс видов подсекции *Norvegicae* как отдельный цикл "*Polyanthae*", состоящий из двух серий, а именно: серии "*Subarctica*", в которую он включал *A. norvegica*, *A. subarctica*, *A. disjuncta* и *A. punctigera*, и серии "*Pacificae*", состоящей из *A. arctica*. Э. Хультен (Hulten, 1954) считал, что комплекс *A. norvegica* Fries – *A. arctica* Less. очень слабо дифференцирован на виды и таксоны внутривидового ранга. Строение сложнорассеченных листьев, характерное для некоторых таксонов этого комплекса, варьирует в удивительно широких пределах и встречается в различных таксономических группах. Созревшие семена, которые могли бы обладать хорошими характеристиками, редко встречаются в материале. В связи с этим задача разделения комплекса на отдельные группы на основе доступного материала далеко не проста. Э. Хультен (Hulten, 1954) предложил для решения таксономических проблем в группе *A. norvegica* – *A. arctica* использовать морфологические особенности зрелых семянок наибольшего числа видов, собранных в различных пунктах ареала.

В подсекции *Norvegicae* насчитывается около 15 таксонов видового и внутривидового рангов, которые представляют морфологически слабо дифференцированную группу травянистых многолетников с обширным раздробленным арктоальпийским ареалом (Hulten, 1954; Ling, 1992, 1995). В горах Центральной и Южной Норвегии, на севере Шотландии, а также на Полярном и Среднем Урале встречается *A. norvegica* Fries (Hulten, 1954). Наибольшее габитуальное сходство с *A. norvegica* имеет *A. subarctica* Krasch., которая распространена в арктических и горно-таежных районах Якутии (Korobkov, 1981). Специализированным скальным видом подсекции *Norvegicae* является *A. disjuncta* Krasch., встречающаяся в высокогорьях Восточного Тянь-Шаня Китая и в Монголии, на песчаных дюнах острова Сахалин произрастает *A. punctigera* Krasch. ex Poljak. (Krascheninnikov, 1946). В пределах обширного азиатско-американского ареала *A. arctica* Less. s.l. дифференцирована на географические расы и формы, различающиеся типом опушения или количеством железистых структур. И.М. Крашенинников (Krasheninnikov, 1946) в свое время отмечал, что *A. arctica* является сборным видом, разбивающимся на несколько мелких видов, каждый со своим обособленным ареалом. К подсекции *Norvegicae* (серия *Pacificae*) следует относить также два небольших горных вида, распространенных в Северной Америке в Скалистых горах, а именно: густо опушенную *A. saxicola* Rydb. и лишенную опушения *A. parryi* A. Gray. На Аляске на хребте Брукса растет *A. comata* Rydb. (Rydberg, 1916). В Японии на островах Хоккайдо и Хонсю произрастает в альпийских условиях *A. sinanensis* Yabe, которая принадлежит также к группе родства *Pacificae* (Ehrendorfer, 1964). По основным морфологическим признакам все указанные выше таксоны включаются в подсекцию *Norvegicae*.

В задачи настоящего исследования входило выявление основных признаков строения перикарпия и спермодермы у видов подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum* рода *Artemisia*, собранных в различных пунктах ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили семянки, выделенные А.А. Коробковым из образцов, хранящихся в Гербарии БИН РАН (LE). Всего изучены семянки 7 видов и 4 подвида *A. arctica* подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum*. Для выявления изменчивости морфологических признаков у *A. norvegica* и *A. subarctica* и 3 подвидов *A. arctica* взяты семянки растений, произрастающих в разных точках ареала. Семянки нескольких редких таксонов подсекции *Norvegicae* локальных популяций из высокогорий Северной Америки и Японии не исследованы.

Artemisia arctica Less. ssp. *arctica* – 9358-457: Чукотский автономный округ, залив Лаврентия, о. Беннета (Россия), А.А. Коробков, 1969; на восточном побережье, разнотравная луговина на морской террасе.

A. arctica Less. ssp. *beringensis* (Hultén) Hultén – 9358-528: Берингово море: Накнек, Аляска (США), I.L. Norberg, 1946; на морской террасе.

– 9358-530: Остров Уналяшка (США), Г. Кастельский, 1826–1829; на морской террасе.

A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov – 9358-333: Магаданская обл., Ольский р-н (Россия), В.Н. Васильев, 1938; разнотравный луг на морском берегу.

– П-549: Магаданская обл., окрестности г. Магадана, северный склон Марчеканской сопки (Россия), А.А. Коробков, В.В. Петровский, 1972; на северном склоне, каменистые россыпи на склоне сопки.

– П-546: Западное побережье Охотского моря, бухта Нагаева, окрестности г. Магадана (Россия), А.А. Коробков, В.В. Петровский, 1972; на западном побережье, луговина по берегу ручья.

– 9358-524: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, истоки р. Правая Бурея, хребет Дуссе-Алинь (Россия), А.А. Нечаев, 1978; на днище кара в осевой части хребта, 1750 м над ур. м., луговина.

A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén – П-334: Сахалинская обл., о. Парамушир (Россия), Е.С. Короткевич, 1954; на песчаной морской террасе.

– П-334а: Северо-западная оконечность о-ва Кунашир (Россия), В.В. Якубов, 2008; на каменистом склоне и скалах у вершины вулкана.

– 9358-335: Северный Сихотэ-Алинь, долина р. Ботчи, верховья р. Левой Ботчи (Россия), И.К. Шишкин, 1924; на поляне среди кустов кедрового стланика, голец, 1800 м над ур. м.

– 9358-525: Хабаровский край, бассейн р. Тумнин, хребет Большой Ян, гора Командная (Россия), И.Б. Вышин, 1983; на каменистых россыпях подгольцового пояса.

– 9358-531: о. Хоккайдо (Япония), К. Кондо, 1926; в альпийском поясе.

A. comata Rydb. – 9358-519: Plants of the vicinity of Point Lay, Alaska (USA), J.H. Thom, 1950; на краю песчаной речной террасы.

A. disjuncta Krasch. – 2016-03: Баян-Хонгорский аймак, Баян-Гоби сомон, северный макросклон хребта Их-Богдын-Нуру, средняя часть ущелья Их-Пишуг (Монголия), В.И. Дорофеев, А.А. Коробков, Э. Ганболд, Д. Энхтувшин, Б. Гантуяа, 2015; на северном макросклоне хребта в трещинах скал.

A. norvegica Fries. – 9358-523: Plantae Scandinaviae N. Dovre (Norvegieqe), J.H. Hagelin, 1889; на скалах и каменистых россыпях.

– 9358-512: Архангельская обл., восточная часть Большеземельской тундры (Россия), А.М. Верличенко, 1938; в восточной части тундры, каменистый склон хребта.

– 9358-520: Северный Урал. Хребет Уральский. Восточный склон (Россия), Б.А. Тихомиров, 1940; на восточном склоне, сухая кустарничковая пятнистая тундра на склоне хребта.

– 9358-521: Южный Урал. Пермская губерния (Россия), П.Н. Крылов, 1846; в каменистой горной тундре, каменистый склон хребта.

A. punctigera Krasch. ex Poljak. – 9358-337: Сахалинская обл., о. Сахалин, селение Виахту (Россия), П.П. Глен, 1861; на песчаной морской террасе.

A. saxicola Rydb. – 9358-527: шт. Юта (США), E. Neese, 1983; на лугах субальпийской зоны.

A. subarctica Krasch. – 9358-522: Республика (Саха) Якутия, бассейн р. Индигирки, цепь гор Улахан-Эрги-Сис, гора Салыр-Тас (Россия), В.А. Шелудякова, 1936; в горной щебнистой тундре.

– 9358-526: Республика (Саха) Якутия, Томпонский р-н, Верхоянский хребет, западный склон на левом берегу р. Хунхады (Россия), В.П. Самарин, 1954; на западном склоне, лиственничное горное редколесье, 1800 м над ур. м.

– сг-74-67: Якутская АССР, Кондаковские горы, хребет Улахан-Тас, верховья р. Тугучан (Россия), А.А. Коробков, 1974; в каменистой лишайниковой тундре на вершине хребта.

Для исследования с каждого образца брали по 5 семянок и более. Анатомия семянок изучена у всех видов и подвидов. Поверхность семянок изучали в тех случаях, когда позволяло количество материала.

Морфологию и ультраскульптуру поверхности семянок изучали при помощи стереомикроскопа Stemi 2000-C (Carl Zeiss, Germany) и сканирующих электронных микроскопов (СЭМ) JSM 6390 (Jeol, Япония) и MIRA3 (Tescan, Чехия), анатомию – с помощью светового микроскопа (СМ) Axio Lab.A1 (Zeiss, Германия), оснащенного цифровой видеокамерой AxioCam MRc5 с программным обеспечением Zen 2011 и просвечивающего электронного микроскопа (ТЭМ) Libra 120 (Zeiss, Германия).

Для исследования поверхности использовали сухие или размоченные в смеси равных частей воды, глицерина и этилового спирта в течение 5–7 дней семянки. Для СЭМ их фиксировали 2.5% раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере pH 7.2–7.4, постфиксировали 1% раствором осмиевой кислоты в течение двух часов при комнатной температуре, обезвоживали в серии спиртов, сушили при критической точке CO_2 (CPD300, Leica, Австрия) и напыляли золото (Leica EM SCD500, Leica, Австрия).

Для анатомических исследований семянки фиксировали по общепринятой методике: 3% глутаровым альдегидом и 2% параформальдегидом на 0.1 М фосфатном буфере pH 7.2–7.4 в течение нескольких дней и постфиксировали 2% раствором осмиевой кислоты в течение ночи при +4°C. Материал обезвоживали в серии ацетонов возрастающих концентраций (от 30% до 100%) и заключали в смесь эпона и аралдита.

Для изучения морфологии секрета в секреторных каналах семянки замачивали в спиртовом растворе глицерина на 5–7 дней и затем фиксировали раствором глутарового альдегида и раствором осмиевой кислоты, как указано выше, обезвоживали в серии спиртов и заключили в смолу Spurr.

Полутонкие (толщиной 1–2 мкм) и ультратонкие (толщиной 60 нм) срезы получали с помощью ультрамикротома Ultracut E (Reichert-Jung, Австрия). Полутонкие срезы окрашивали 0.5% раствором толуидинового синего на 1% тетраборате натрия, ультратонкие срезы контрастировали цитратом свинца.

При действии на срезы семянок раствором толуидинового синего происходит окрашивание клеточных стенок в синий, кутикулы в голубой цвета, в результате метахромазии слизистое вещество окрашивается в розовый или фиолетовый цвета (O'Brien et al., 1964; Lillie, 1969). Содержи-

мое секреторных каналов и маслянистый секрет (масло, смола) в клеточных стенках и на поверхности семянок, как правило, не поддаются действию толуидинового синего и сохраняют свой исходный цвет (желтый или коричневый). Специальной окраски на смолы (масло) мы не проводили и определяли наличие секрета в клеточных стенках и полостях клеток экзокарпия, а также на поверхности перикарпия по их цвету.

По возможности в работе проводили совмещение данных, полученных с помощью СЭМ, СМ и ТЭМ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поверхность перикарпия. С поверхности перикарпий зрелых сухих семянок складчато-бороздчатый (рис. 1A, C), у размоченных семянок поверхность более гладкая (рис. 1B, D). Клетки перикарпия в основном ориентированы вдоль длинной оси семянки (рис. 1E, F). На поверхности отдельных клеток имеется слабо выраженная (рис. 1G) или более крупная ребристость (рис. 1H), ориентированная вдоль (рис. 1G, H) или поперек оси клеток (рис. 1F) (табл. 1). У представителей одного и того же таксона из разных мест произрастания отмечается разное расположение ребристости на поверхности клеток, у некоторых таксонов на разных клетках семянки встречаются одновременно оба варианта расположения ребристости. Например, семянки *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* из Магаданской области (9358-333) и бухты Нагаева окрестности Магадана (П-546) имели только продольную морщинистость, а из Хабаровского края (9358-524) – и продольную и поперечную морщинистость. У *A. norvegica* продольная и поперечная морщинистость отмечена у экземпляров из Северного и Южного Урала, а у экземпляров из Норвегии и Архангельской области – только продольная (табл. 1).

В перикарпии сухих семянок некоторых видов отмечены “комплексы слизесодержащих клеток” (Yakovleva et al., 2002), представляющие собой удлиненные клетки, состоящие из множества мелких сегментов (рис. 1I) (табл. 1). Они находятся на одном уровне с основными более короткими клетками перикарпия.

Карпоподиум у большинства видов кольцеобразный, симметричный (рис. 1J, K) и немного более узкий, чем сама семянка. Карпоподиумы состоят из нескольких рядов выпуклых прямоугольных или слегка вытянутых в продольном или поперечном направлении клеток (табл. 1). Клетки последнего ряда карпоподиума часто удлинены в направлении длинной оси семянки. У одних видов карпоподиум четко выражен, как, например, у *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 или *A. comata*, у других – он выражен не четко, например, у *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 и П-334а. В центре площадки карпоподиума у некоторых таксонов (*A. subarctica* сг-74-67, 9358-526, 9358-522, *A. norvegica* 9358-520, 9358-521, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531, *A. arctica* ssp. *beringensis* 9358-530, *A. saxicola*) находится выступающий проводящий пучок (рис. 2A, B).

Апикальная часть семянки имеет неглубокое чашеобразное углубление с закругленными краями, в центре которого располагается диск – площадка прикрепления венчика (рис. 2C). У некоторых видов и географических рас *A. arctica* на площадке прикрепления венчика имеется кольцо с одним рядом устьиц (рис. 2D) (табл. 1). Паппус у всех изученных представителей подсекции *Norvegicae* отсутствует.

При размачивании семянок в водно-спиртовом растворе глицерина перикарпий расправляется, делается прозрачным, и становятся видны некоторые детали строения, неразличимые при изучении сухих семян. Так у *A. norvegica* 9358-523 и *A. subarctica* 9358-522 при рассматривании с помощью стереомикроскопа в прозрачном перикарпии видны реброподобные уплотнения, тянущиеся вдоль семянки (при сканировании поверхности уплотнения не наблюдаются). В апикальной части семянки уплотнения изгибаются, образуя краевой валик. При исследовании с помощью СЭМ становятся более заметными комплексы слизесодержащих клеток (рис. 2E, F, I). Их содержимое набухает (рис. 2E) и комплексы приподнимаются над поверхностью перикарпия. Содержимое комплексов, разрывает наружную клеточную стенку и становится четче видно сегментированность. Содержимое сегментов в одних случаях представляет собой сплошную массу (рис. 2G), в других – в разрывах клеточных стенок мы видим множество более мелких образований (рис. 2H). Эти комплексы у разных видов различаются по длине: у одних видов имеются только короткие (рис. 2F), у других – длинные и короткие, и только у одного вида (*A. comata*) они длиной во всю семянку (рис. 2I). Содержимое других клеток, сходных с комплексами слизепроизводящих клеток, т.е. также сегментированных, не разбухает, и эти комплексы остаются плоскими и плохо видны (табл. 1). На поверхности семянок многих видов обнаруживаются пузыри разных размеров (рис. 2J, K). Клеточные стенки отдельных клеток образуют вздутия (рис. 2L) (табл. 2). У некоторых видов на поверхности семянок отмечаются небольшие площадки со сморщенной поверхностью (рис. 2A, O).

На поверхности семянок у ряда видов имеются железки, чаще двухрядные (рис. 2M). Железки, как правило, немногочисленные, распределены по всей поверхности семянки. Их много только у *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549. У *A. arctica* ssp. *psi-*

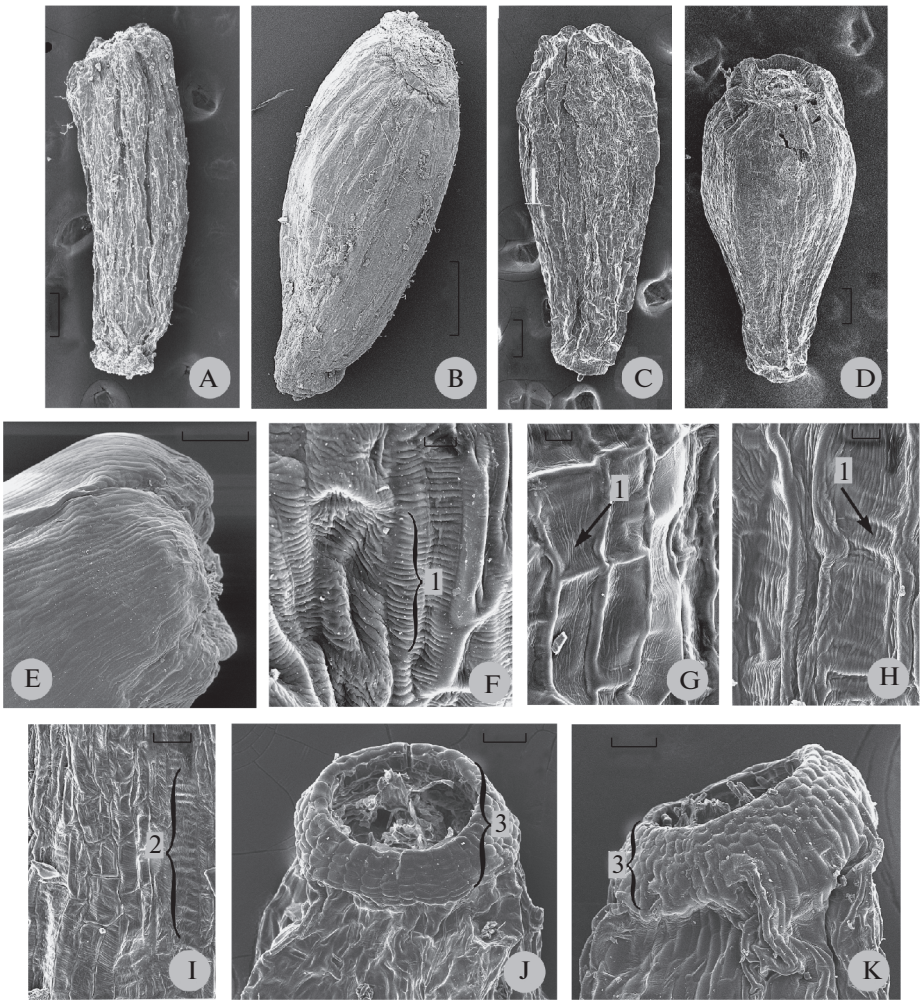


Рис. 1. Общий вид и фрагменты поверхности семянок представителей подсекции *Norvegicae*.

Общий вид сухих (A, C) и размоченных (B, D) семянок *A. norvegica* 9358-512 (A, B) и *A. subarctica* 9358-522 (C, D); фрагменты поверхности перикарпия: клетки ориентированы вдоль длинной оси семянки *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (E) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 с ребристостью, ориентированной поперек оси клеток (F); слабо выраженная ребристость *A. subarctica* 9358-522 (G) и более крупная ребристость *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (H), ориентированные вдоль оси семянок; удлиненные слизесодержащие комплексы *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525, состоящие из мелких сегментов (I); общий вид карпоподиумов *A. subarctica* 9358-526 (J) и *A. arctica* ssp. *psilosantha*-9358-335 (K). 1 – ребристость, 2 – слизесодержащие комплексы, 3 – карпоподиум.

Масштабные линейки, мкм: B – 500; A, C-E – 200; J, K – 50; I – 20; F–H – 10.

Fig. 1. Achenes and pericarp surface in the subsection *Norvegicae* members.

Dry (A, C) and soaked in water/alcohol solution (B, D) achenes of *A. norvegica* 9358-512 (A, B) and *A. subarctica* 9358-522 (C, D); pericarp surface: cells outstretched along achene axis, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (E), and cells having ribs perpendicular to cell axis, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (F); flattened ribs, *A. subarctica* 9358-522 (G), and pronounced ribs, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (H), outstretched along achene axis; elongated mucilage-containing cell complexes composed of small modules, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (I); carpopodium: *A. subarctica* 9358-526 (J) and *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (K). 1 – ribbing, 2 – mucilage-containing cell complexes, 3 – carpopodium.

Scale bars, μm: B – 500; A, C-E – 200; J, K – 50; I – 20; F–H – 10.

losantha 9358-531 железки сосредоточены в области прикрепления венчика, а у экземпляров *A. norvegica* из разных мест произрастания железки располагаются на верхушке семянки или на карпоподиуме (рис. 2N) (табл. 1). Волосков на перикарпии мы не встретили ни у одного таксона.

ПОПЕРЕЧНЫЕ И ПРОДОЛЬНЫЕ СРЕЗЫ

На поперечных срезах видно, что в экзокарпии представителей подсекции *Norvegicae* встречается как минимум 2 типа клеток: основные клетки эпидермы и клетки, производящие слизь, с разной структурой наружных клеточных стенок. Пе-

Таблица 1. Морфологические и анатомические признаки семянок исследованных представителей подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum* рода *Artemisia* (Asteraceae)
Table 1. Morphological and anatomical characters of achenes in studied members of the genus *Artemisia* section *Abrotanum* subsection *Norvegicae* (Asteraceae)

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карпоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Ребристость поверхности/наличие Cr Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Cx в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarp/exotesta
A. arctica Less. ssp. *arctica* – 9358-457	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Cx +, ск –, нар.кл.ст. утолщена, нар.ч. пектин SC +, mc –, outer cw thickened, outer part pectic	6/одиночные, голубовато-зеленоватый 6/solitary, bluish-green	–/–
A. arctica Less. ssp. *beringensis* (Hultén) Hultén – 9358-528	н.и. n.s.	Поперечная/н.и. Transversal/n.s.	Cx недоразвиты, ск –, нар.кл.ст.тонкие SC obsolete, mc –, outer cw thin	5–6/1–2,	полости клеток/полости клеток cell insides/cell insides
A. arctica Less. ssp. *beringensis* (Hultén) Hultén – 9358-530	5–7/+	Поперечная/н.и. Transversal/n.s.	Cx недоразвиты, ск –, нар.кл.ст. немного утолщена SC obsolete, mc –, outer cw slightly thickened	5/одиночные, желтоватый и зеленоватый 5/solitary, yellowish and greenish	–/клеточные стенки, полости клеток –/cell walls, cell insides
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov – П-549	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Cx –, железки +, ск – слизь в полости клетки, нар.кл.ст. ослизняются SC –, glands +, mc contain mucilage inside, outer cw sliming	4/–, пучки мелкие ассоциированы с железками 4/–, bundles small, beneath the glands	–/клеточные стенки или полости клеток –/cell walls or cell insides
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov – 9358-333	4–5/+	Продольная/Cr, короткие, разной длины Longitudinal/Sg, short, of various length	Cx +, железки +, ск + SC+, glands +, mc +	5/одиночные, коричневато-зеленоватый 5/solitary, brownish light green	клеточные стенки, полости клеток/клеточные стенки cell walls, cell insides/cell walls
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov – П-546	6–8/н.и. 6–8/n.s.	Продольная/редкие Cr Longitudinal/few Sg	Cx +, у клеток экзокарпия над Cx масло в кл. ст. и полостях, ск –, нар.кл.ст. ослизняются SC +, exocarp cells next to SC contain oil in cell walls and inside, mc –, outer cw sliming	5/одиночные, коричневато-зеленоватый 5/solitary, brownish light green	клеточные стенки, полости клеток/клеточные стенки, полости клеток cell walls, cell insides/cell walls, cell insides

Таблица 1. Продолжение

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карпоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Ребристость поверхности/наличие Сг Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Сх в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarp/exotesta
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov – 9358-524	6–8/н.и. 6–8/n.s.	Продольная, поперечная/Сг, короткие и длинные Longitudinal, transversal/Sg, short and long	Сх +, масло в полостях экзокарпия, , железки, ск –, нар.кл.ст. немного утолщена SC +, exocarp cells next to SC contain oil inside, mc –, outer cw slightly thickened	5/1–2, голубовато-зеленоватый 5/1–2, bluish light green	полости клеток/клеточные стенки, полости клеток cell insides/cell walls, cell insides
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén – П-334	5–6/–	Продольная, поперечная/Сг Longitudinal, transversal/Sg	Сх +, масло в кл. ст. неравномерно и полостях экзокарпия, ск –, нар.кл.ст. немного утолщена SC +, exocarp cells next to SC contain oil inside and irregularly in cell walls, mc –, outer cw slightly thickened	7/1–2, сероватый 7/1–2, greyish	клеточные стенки/клеточные стенки, полости клеток cell walls/cell walls, call cavities
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén – П-334a	3–5/+	Продольная, поперечная/Сг Longitudinal, transversal/Sg	Сх +, железки, ск + (редкие), нар.кл.ст. ослизняются SC+, mc + (few), glands +, outer cw sliming	6/одиночные, голубовато-зеленоватый 6/solitary, bluish light green	клеточные стенки/клеточные стенки cell walls/cell walls
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén – 9358-335	3–4/+	Продольная, поперечная/Сг Longitudinal, transversal/Sg, long and short	Сх +, ск + (редкие), нар.кл.ст. ослизняются SC+, mc + (few), outer cw sliming	6/1–2, желтый и голубой 6/1–2, yellow and blue	–/клеточные стенки –/cell walls
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén – 9358-525	5–7/–	Продольная, поперечная/Сг, длинные и короткие, со смолой и слизью Longitudinal, transversal/Sg, long and short, contain resin and mucilage	Сх +, ск – слизь в полости клетки, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc – contain mucilage inside, outer cw sliming	6/1–2, голубой 6/1–2, blue	–/клеточные стенки –/cell walls

Таблица 1. Продолжение

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карпоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Ребристость поверхности/наличие Cг Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Cx в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarp/exotesta
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén – 9358-531	4–5 (8)/н.и. 4–5 (8)/n.s.	Продольная, поперечная/Cг Longitudinal, transversal/Sg	Cx +, железки, ск + (редкие), нар.кл.ст. ослизняются SC +, glands +, mc + (few), outer cw sliming	5/1–2, голубовато-желтоватый 5/1–2, bluish yellow	–/клеточные стенки –/cell walls
A. comata Rydb. – 9358-519	3–4–5/–	Продольная/Cг, длиной во всю семянку Longitudinal/Sg, as long as achene	Cx +, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	8/одиночные, желтоватый 8/solitary, yellowish	–/клеточные стенки, полости клеток –/cell walls, cell insides
A. disjuncta Krasch. – 2016-03	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Cx +, масло в полости клеток, ск – SC+, oil inside cells, mc –	6/одиночные, коричневатый 6/solitary, brownish	–/клеточные стенки, полости клеток –/cell walls, cell insides
A. norvegica Fries – 9358-523	6–8/н.и. 6–8/n.s.	Продольная/Cг, длинные и короткие Longitudinal/Sg, long and short	Cx +, железки, ск +, с фибриллами, нар.кл.ст. ослизняются SC +, glands +, mc +, contain fibrils, outer cw are sliming	6/1–2, голубовато-коричневатый 6/1–2, bluish light brown	–/–
A. norvegica Fries – 9358-512	4–7/+	Продольная, поперечная/Cг, средней длины, заходят на карпоподиум Longitudinal/Sg, short, entering carpopodium	Cx +, железки, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	7–10/1–2, коричневатый 7–10/1–2, brownish	–/–
A. norvegica Fries – 9358-520	3–7/н.и. 3–7/n.s.	Продольная, поперечная/Cг, разной длины, заходят на карпоподиум Longitudinal, transversal/Sg, of different lengths, entering carpopodium	Cx +, железки, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	7/1–2, коричневато-голубоватый 7/1–2, brownish light blue	–/клеточные стенки –/cell walls
A. norvegica Fries – 9358-521	7–11 / н.и. 7–11 / n.s.	Продольная, поперечная/Cг, разной длины, заходят на карпоподиум Longitudinal, transversal/Sg, of different length, entering carpopodium	Cx +, железки, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	8/1–2, коричневатый и голубоватый 8/1–2, brownish and bluish	–/клеточные стенки –/cell walls

Таблица 1. Окончание

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карпоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Ребристость поверхности/наличие Cг Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Cx в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarp/exotesta
A. punctigera Krasch. ex Poljak. – 9358-337	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Cx +, железки, ск +, с фибриллами, нар.кл.ст. ослизняются SC+, mc +, contain fibrils, outer cw are sliming	6–7/1–3, желтоватый 6–7/1–3, yellowish	клеточные стенки/клеточные стенки, полости клеток cell walls/cell walls, cell insides
A. saxicola Rydb. – 9358-527	5–7/н.и. 5–7/n.s.	продольная / Cг Longitudinal / Sg	Cx +, железки, ск +, с фибриллами, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc +, contain fibrils, outer cw are sliming	6/1–2, зеленовато-желтоватый, слизь-розоватый 6/1–2, greenish light yellow, mucilage pinkish	–/–
A. subarctica Krasch. – 9358-522	8–10/+	Продольная, поперечная/– Longitudinal, transversal/ –	Cx +, ск –, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc –, outer cw are sliming	7/1–4, голубовато-желтоватый 7/1–4, bluish light yellow	–/клеточные стенки –/cell walls
A. subarctica Krasch. – 9358-526	4–5/н.и. 4–5/n.s.	Продольная, поперечная/Cг, длинные и короткие, со смолой Longitudinal, transversal/ Sg, long and short, contain resin	Cx +, ск –, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc –, outer cw are sliming	6/1–2, голубовато-коричневатый 6/1–2, bluish light browh	–/клеточные стенки –/cell walls
A. subarctica Krasch. – cг-74-67	6–7–9/н.и. 6–7–9/n.s.	Продольная, поперечная/Cг? Longitudinal, transversal/ Sg?	Cx +, ск –, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc –, outer cw are sliming	6/1–2, желтовато-голубоватый, слизь-розоватый 6/1–2, yellowish light blue, mucilage pinkish	полости клеток/клеточные стенки, полости клеток cell insides/cell walls, cell insides

Примечание. Cг – сегментированные клетки, нар.кл.ст. – наружная клеточная стенка перикарпия, нар.ч. – наружная часть клеточной стенки перикарпия, н.и. – не изучено; ск – слизепроизводящие клетки, Cx – секреторный ход, +/– – наличие отсутствие структуры, ? – возможно структура имеется;

Note. Sg – segmented cells; mc – mucilage-producing cells, n.s. – not studied; outer cw – outer cell wall of pericarp cell; outer part – outer part of pericarp cell outer wall; SC – secretory canal, +/– – presence /absence of a structure; ? – probable presence of a structure.

рикарпий у изученных видов в основном состоит из двух слоев клеток (рис. 3A). У отдельных видов отмечаются участки с 3 слоями клеток (например, у *A. punctigera*). В области ребер перикарпий многослойный (рис. 3B, C) и, как правило, плотно прилегает к спермодерме. У нескольких представителей (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531, *A. disjuncta*) с боков ребер находятся крупные полости (рис. 3C). С помощью ТЭМ в этих местах обнаруживается тонкая клеточная стенка, тянущаяся от перикарпия к спермодерме, и простирающаяся вдоль наружных клеточных стенок экзотесты (рис. 3D, E) (вероятно, это тонкостенные сильно вытянутые клетки, остатки молодого перикарпия). Клетки перикарпия разных видов бывают в разной степени облитерированы. В большей степени облитерируются клетки второго внутреннего слоя (рис. 3D, F, G, H).

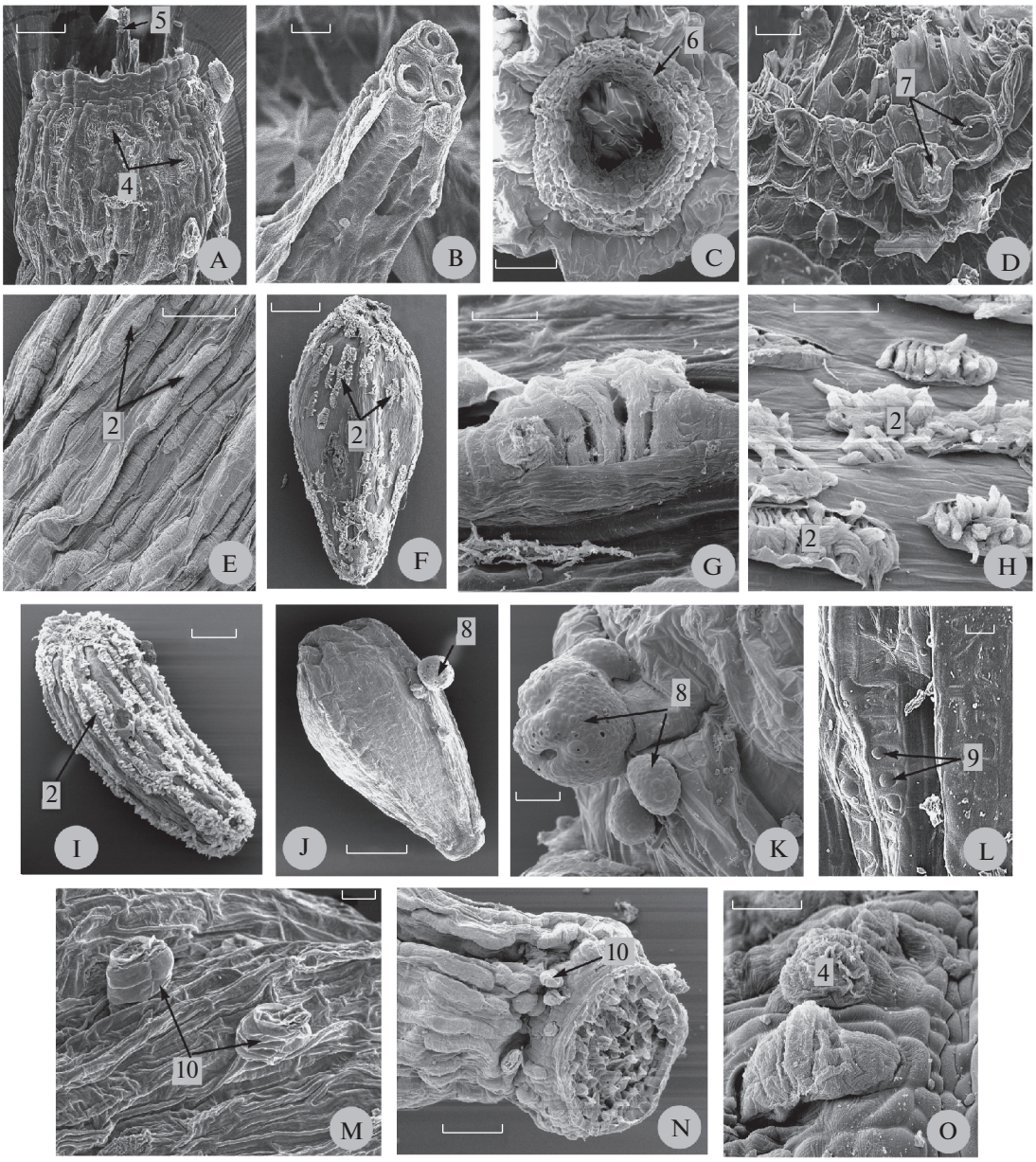
Клеточные стенки перикарпия. Основные клетки экзокарпия слизи не содержат, а их наружная клеточная стенка в разной степени утолщена, плотная (рис. 3G, I), иногда состоит из нескольких слоев (рис. 3I, J). У ряда видов имеются клетки с сильно разбухающими наружными клеточными стенками. Эти клеточные стенки слабее окрашиваются толуидиновым синим по сравнению с клеточными стенками основных клеток эпидермы, а в ТЭМ они выглядят электронно-прозрачными (рис. 3K). Очевидно, стенки состоят практически только из углеводов и не содержат белков или фенольных соединений, которые становятся электронно-плотными при подготовке материала для ТЭМ. Разбухающие клеточные стенки отмечаются и у клеток слизепроизводящих комплексов. У изученных представителей имеются клетки, у которых разбухает только наружная часть наружной клеточной стенки перикарпия (рис. 3L). В этом случае разбухшая масса окрашивается толуидиновым синим в фиолетовый цвет, что свидетельствует о наличии пектинов (O'Brien et al., 1964; Lillie, 1969). Такие клеточные стенки отмечаются у подавляющего числа видов (табл. 2). У ряда видов наружные клеточные стенки изнутри имеют дополнительный, более светлый, слой (вероятно, вторичное утолщение). Этот слой толуидиновым синим окрашивается в голубой цвет и бывает утолщенным или очень тонким. На радиальные и внутренние тангентальные клеточные стенки дополнительный слой практически не распространяется. Замечено, что у таксонов, произрастающих на лугу или морской террасе, дополнительный слой у клеточных стенок не образуется (табл. 2).

Слизесодержащие структуры. В перикарпии они, как правило, находятся в экзокарпии (рис. 4A–D) и имеются не у всех представителей подсекции *Norvegicae* (табл. 1). У ряда видов слизь, вероятно, имеется и во втором слое перикарпия, клетки которого большей частью облитерированы (*A. norvegica*, *A. saxicola*). Иногда внутренние стенки клеток второго слоя перикарпия разрываются, и слизь заполняет пространство между перикарпием и спермодермой. У *A. arctica* ssp. *arctica* слизесодержащих клеток в перикарпии не встречено, но слизистый слой отмечен в тесте (рис. 4E). В тесте слизистый слой, вероятно, имеется и у *A. norvegica* 9358-520, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-524, *A. subarctica* 9358-522.

На поперечных срезах слизесодержащие структуры в разной степени возвышаются над основными, не содержащими слизи, клетками и представляют собой слизепроизводящие комплексы (рис. 2E–I). Между собой сегменты, слагающие слизевой комплекс, разделены тонкими клеточными стенками (рис. 4F). У представителей подсекции *Norvegicae* встречаются слизепроизводящие комплексы, сегменты которых содержат только слизь (рис. 4A, B) и сегменты с фибриллярным веществом, погруженным в слизь (рис. 4B–D, F). У изученных представителей подсекции *Norvegicae* на поперечных срезах видно, что в слизевых комплексах может образовываться несколько рядов слизи, разделенных тончайшими клеточными стенками. В одних случаях на поперечных срезах комплекс состоит из 3–5 узких сегментов (рис. 4B), т. е. можно сказать, что они многорядные. В этом случае они практически не отличаются от продольных срезов комплексов слизепроизводящих клеток (рис. 4F), они различаются только количеством входящих в их состав сегментов. В других случаях ряды слизи с содержащимся в них фибриллярным веществом располагаются друг над другом (рис. 4C, D) и так же разделены клеточными стенками. Это уже не многорядные, а многоярусные слизепроизводящие комплексы. Встречаются и комбинированные слизесодержащие комплексы: многорядно-многоярусные (рис. 4D). В то же время, у отдельных представителей подсекции отмечаются клетки, у которых слизь, вероятно, отложена не в периплазмтическое пространство, а в вакуоль (рис. 4G) (*A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549). При намачивании эти клетки не разбухают и не увеличиваются в размерах.

Слизь также встречается в отдельных секреторных ходах у *A. saxicola* и *A. subarctica* cr-74-67. У *A. saxicola* в секреторном ходе находятся слизь и капли масла, а в экзокарпии этому ходу соответствует довольно крупная слизесодержащая клетка (рис. 4H).

На продольных срезах *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 и *A. subarctica* 9358-526 встречаются комплексы клеток, объединенные единой клеточной стенкой, но заполненных не слизью, а маслянистым секретом.



Секреторные структуры перикарпия. Почти у всех изученных видов имеются секреторные каналы (табл. 1), только у одного образца *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 секреторные каналы отсутствовали, а на поверхности перикарпия имелись многочисленные железки (табл. 1).

Секреторные каналы у изученных образцов находятся в ребрах под клетками экзокарпия. Клетки экзокарпия, находящиеся над каналами, облитерированы (рис. 3B; рис. 4M) или не облитерированы (рис. 3C; рис. 4H, L). У *A. norvegica* и *A. comata* над каналами имеются слизесодержащие комплексы (рис. 4J, M). Виды различаются по количеству и распределению ребер с секреторными каналами у семянок (табл. 1). Ребра равномерно (*A. norvegica* 9358-512, 9358-520, *A. arctica*, *A. disjuncta*) или неравномерно (*A. norvegica* 9358-523, *A. subarctica* 9358-522) распределены по периферии семянки (рис. 4I-K). На поперечных срезах видно, что перикарпий в области ребер плотно прилегает к семенной кожуре (рис. 3B, C; рис. 4L), в межреберных участках у большинства видов перикарпий примыкает к семенной кожуре не плотно (рис. 3C, F, H). Клетки перикарпия, входящие в состав ребра, немногочисленные, тонкостенные и, как правило, облитерированы. Секреторные каналы занимают большую часть поперечного среза (или объема) ребра (рис. 3B, C; рис. 4H–L). С поверхности перикарпия и на продольных срезах видно, что вещество, находящее-

Рис. 2. Общий вид и фрагменты поверхности семянок представителей подсекции *Norvegicae*.

Карпоподиум *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 с выступающим проводящим пучком и клетками перикарпия со сморщенной поверхностью (A); проводящий пучок в карпоподиуме семянки *A. subarctica* 9358-522 (B); апикальная часть семянки *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 с площадкой прикрепления венчика (C); фрагмент площадки прикрепления венчика *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 с одним рядом устьиц (D); комплексы слизесодержащих клеток на поверхности семянок *A. norvegica* 9358-520 и 9358-521 (E, F); содержимое слизесодержащих комплексов после размачивания семянок *A. norvegica* 9358-521 в виде сплошной массы (G) и *A. norvegica* 9358-512 в виде мелких образований (H); общий вид семянок *A. comata* со слизесодержащими комплексами после размачивания (I) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 с пузырями на поверхности (J); фрагменты перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 с пузырями разных размеров (K) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 с клеточными стенками, имеющих вздутия (L); железки на поверхности перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 (M), карпоподиум *A. norvegica* 9358-512 с железками (N); клетки перикарпия *Artemisia* sp. со сморщенной поверхностью (O). 4 – сморщенная поверхность клетки, 5 – проводящий пучок, 6 – площадка прикрепления венчика, 7 – устьице, 8 – пузырь, 9 – вздутие на поверхности клетки, 10 – железка. Остальные обозначения как на рис. 1.

Масштабные линейки, мкм: F, J – 500; I – 200; C, E, H, N – 100; A, K – 50; D, G, L, M, O – 20; B – 10.

Fig. 2. Achenes and pericarp surface of the subsection *Norvegicae* members.

Carpopodium with exserted vascular bundle and pericarp cells with wrinkled surface, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 (A); vascular bundle in carpopodium, *A. subarctica* 9358-522 (B); apical part of the achene with corolla attachment area, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 (C); fragment of corolla attachment area with one row of stomata, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (D); complexes of mucilage-containing cells on the achene surface, *A. norvegica* 9358-520 and 9358-521 (E, F); contents of mucilage-containing complexes in soaked achenes, in the form of a solid mass, *A. norvegica* 9358-521 (G), and in the form of small formations, *A. norvegica* 9358-512 (H); soaked achenes with mucilage-containing complexes, *A. comata* (I), and with bubbles on the surface, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (J); pericarp with bubbles of various size, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (K), and with cell walls having bulgings, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (L); glands on the achene, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 (M), carpopodium with glands, *A. norvegica* 9358-512 (N); pericarp cells with wrinkled surface, *Artemisia* sp. (O). 4 – wrinkled surface of the cell, 5 – vascular bundle, 6 – corolla attachment area, 7 – stoma, 8 – bubble, 9 – bulging of the cell surface, 10 – gland. For the other notations, see Fig. 1.

Scale bars, μm: F, J – 500; I – 200; C, E, H, N – 100; A, K – 50; D, G, L, M, O – 20; B – 10.

ся в секреторных каналах, распределено по их длине неравномерно. Вероятно, в связи с этим не во всех каналах на поперечных срезах мы обнаруживали содержимое. Каналы в ребрах одиночные (рис. 3C; рис. 4H-J, M) или собраны по два–три (рис. 3B; рис. 4K) (табл. 1). У некоторых видов на месте секреторных каналов отмечаются группы клеток, заполненных секретом, а полость отсутствует (*A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. punctigera*, *A. subarctica*). Ходы изнутри выстланы уплощенными секреторными (эпителиальными) клетками (рис. 3I). Содержимое, находящееся в эпителиальных клетках секреторного канала, выделяется в полость канала через клеточные стенки в результате их разрыхления.

Секрет в каналах бывает однородным (рис. 3C) (*A. disjuncta*, *A. punctigera*, *A. arctica* 9358-457, 9358-524, П-546, 9358-333, 9358-531, 9358-525; *A. norvegica* 9358-523, 9358-521; *A. subarctica* 9358-522, 9358-526) и/или состоящим из пластинок (*A. arctica* 9358-333, П-334; *A. subarctica* сг-74-67; *A. norvegica* 9358-512, 9358-523), или пористым (рис. 5A) (*A. norvegica* 9358-520, 9358-521; *A. saxicola*). Цвет секрета у видов также различается: он может быть желтым или коричневым, или при окрашивании толуидиновым синим полутонких срезов становится голубоватым, или зеленоватым (табл. 1), что, вероятно, свидетельствует об их разном химическом составе. Различается цвет секрета и у представителей одного и того же таксона, собранных в разных точках ареала. Секрет содержится не только в полости, но и в эпителиальных клетках канала, а также паренхимных клетках перикарпия, окружающих секреторный канал.

Помимо секрета в секреторных каналах и окружающих клетках, в перикарпии отмечено накопление маслоподобного содержимого в клеточных стенках и полости клеток экзокарпия. В тесте оно обнаружено в экзотесте: в полости клеток и/или в наружных клеточных стенках (не включая кутикулы) (табл. 1). Содержимое полостей клеток экзокарпия и экзотесты и клеточных стенок не всегда совпадает по цвету с секретом секреторных каналов (табл. 1).

Каналы всегда соседствуют с проводящими пучками. Количество каналов (или групп каналов, если они собраны по 2–3) равно количеству проводящих пучков в перикарпии.

Проводящие пучки и механические клетки. Число проводящих пучков различно у представителей разных таксонов (у *A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. disjuncta*, *A. punctigera*, *A. saxicola*, *A. subarctica* (кроме образца, собранного в бассейне р. Индигирки) оно равно 6, у *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* и *A. arctica* ssp. *beringensis* – 5, у *A. comata* – 8, и колеблется у *A. norvegica* из разных мест произрастания от 6 до 8). Проводящие пучки располагаются среди паренхимных клеток в ребрах непосредственно под одиночными секреторными каналами или между сдвоенными каналами (рис. 3B, C; 4M; 5A) и содержат у разных видов от 1 до 8 трахеальных элементов (рис. 5B, C). В единичных случаях встречаются проводящие пучки,

Таблица 2. Сопоставление особенностей строения поверхности семянок и условий мест произрастания представителей подсекции *Norvegicae* с различными типами секреторных структур и секрета.
Table 2. Comparison of structural features of the achene surface and growing conditions of subsection *Norvegicae* representatives having different secretory structures and secretion

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon name and its number in LE collection	Характеристика условий произрастания Growing conditions	Наружная клеточная стенка экзокарпия: утолщение/дополнительный слой на внутренней поверхности Outer cell wall of exocarp: thickening/exessove layer on the inner surface	Изменение наружной клеточной стенки экзокарпия при контакте с водой Changing mod of outer exocarp cell wall in the contact with water	Наличие комплексов слизесодержащих клеток/локализация слизи Presence of mucilage-containing cell complexes/localization of mucilage	Выход секрета на поверхность семянки (количество, форма, локализация) Rise of secretion to achene surface (volume,. form and localization)
1	2	3	4	5	6
Таксоны с секреторными ходами и слизевыми клетками Taxa with secretory canals and mucilage cells	Сухие места обитания Dry habitats				
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov П-549	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	1	–	Незначительно In small extent
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén 9358-525	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	Длинные и короткие/слизь в вакуолях клеток комплекса Long and short/mucilage is in vacuoles of cells in mucilage-containing cell complex	Пузыри, незначительно, масло на поверхности Bubbles, in small extent, oil on the surface
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén П-334а	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+, тонкий Thickened/+, thin	2	+ (редко) + (rare)	Bubbles
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén 9358-335	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	2	+ (редко) + (rare)	n.s.
A. subarctica Krasch. cr-74-67	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+, тонкий Slightly thickened/+, thin	2	–/Слизь в секреторном ходе –/mucilage within secretory canal	Bubbles
A. subarctica Krasch. 9358-526	Холодно Cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	+	Незначительно In small extent
A. subarctica Krasch. 9358-522	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	–	n.s.
A. norvegica Fries. 9358-523	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+, тонкий Slightly thickened/+, thin	1	+	Bubbles

Таблица 2. Продолжение

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon name and its number in LE collection	Характеристика условий произ-растания Growing conditions	Наружная клеточная стенка экзокарпия: утолщение/дополнительный слой на внутренней поверхности Outer cell wall of exocarp: thickening/exessove layer on the inner surface	Изменение наружной клеточной стенки экзокарпия при контакте с водой Changing mod of outer exocarp cell wall in the contact with water	Наличие комплексов слизесодержащих клеток/локализация слизи Presence of mucilage-containing cell complexes/localization of mucilage	Выход секрета на поверхность семянки (количество, форма, локализация) Rise of secretion to achene surface (volume,. form and localization)
1	2	3	4	5	6
A. norvegica Fries. 9358-512	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+, тонкий Slightly thickened/+, thin	3	+	n.s.
A. norvegica Fries. 9358-520	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Незначительно In small extent
A. norvegica Fries. 9358-521	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Незначительно In small extent
A. punctigera Krasch. ex Poljak. 9358-337	Холодно Cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	2	+, короткие +, Short	Незначительно, масло на поверхности In small extent. oil on the surface
A. comata Rydb. 9358-519	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Пузыри, незначительно Bubbles, in small extent
	Влажные места обитания Wet habitats				
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov 9358-333	Холодно Cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Пузыри и вздутия клеточных. стенок Bubbles и bulging of the cell surface
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov П-546	Холодно Cold	Утолщена немного/+, тонкий Slightly thickened/+, thin	1	+ (редко) + (rare)	0
A. saxicola Rydb. 9358-527	Холодно Cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	+/Слизь в секреторном ходе +/mucilage within secretory canal	0, незначительно 0, in small extent

Таблица 2. Окончание

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon name and its number in LE collection	Характеристика условий произрастания Growing conditions	Наружная клеточная стенка экзокарпия: утолщение/дополнительный слой на внутренней поверхности Outer cell wall of exocarp: thickening/exessove layer on the inner surface	Изменение наружной клеточной стенки экзокарпия при контакте с водой Changing mod of outer exocarp cell wall in the contact with water	Наличие комплексов слизесодержащих клеток/локализация слизи Presence of mucilage-containing cell complexes/localization of mucilage	Выход секрета на поверхность семянки (количество, форма, локализация) Rise of secretion to achene surface (volume,. form and localization)
1	2	3	4	5	6
A. arctica Less. ssp. *arctica* 9358-457	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	1		Да сильно Abundant
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén 9358-531	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+, тонкий Slightly thickened/+, thin	1	+ (редко) + (rare)	n.s.
Таксоны только с секреторными ходами Taxa with secretory canals only					
A. disjuncta Krasch. 2016-03	Ветер, холодно, сухо Wind, cold, dry	Утолщена немного/+ Slightly thickened/+	3	–	Незначительно In small extent
A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén П-334	Ветер, холодно, сухо Wind, cold, dry	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	Пузыри, незначительно, масло на поверхнисти Bubbles, in small extent, oil on the surface
A. arctica Less. ssp. *beringensis* (Hultén) Hultén. 9358-528	Ветер, холодно, влажно Wind, cold, wet	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	n.s.
A. arctica Less. ssp. *beringensis* (Hultén) Hultén 9358-530	Ветер, холодно, влажно Wind, cold, wet	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	Масло на поверхности Oil on the surface
A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov 9358-524	Холодно, влажно Cold, wet	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	n.s.

Примечания. +/– – наличие/отсутствие сруктуры; n.s. – не исследовано; в столбце 4: 1 – наружная часть наружной клеточной стенки экзокарпия ослизняется, 2 – целиком разбухающая наружная клеточная стенка, 3 – изменения клеточной стенки отсутствуют; в столбце 6 – 0 отмечены таксоны со слабо развитыми секреторными каналами.

Notes. +/–, presence/absence of a structure; n.s., not studied. In column 4: 1, sliming of outer part of exocarp cell wall; 2, outer part of exocarp cell wall swells out; 3, no changes. In column 6: 0, marks taxa with underdeveloped secretory canals.

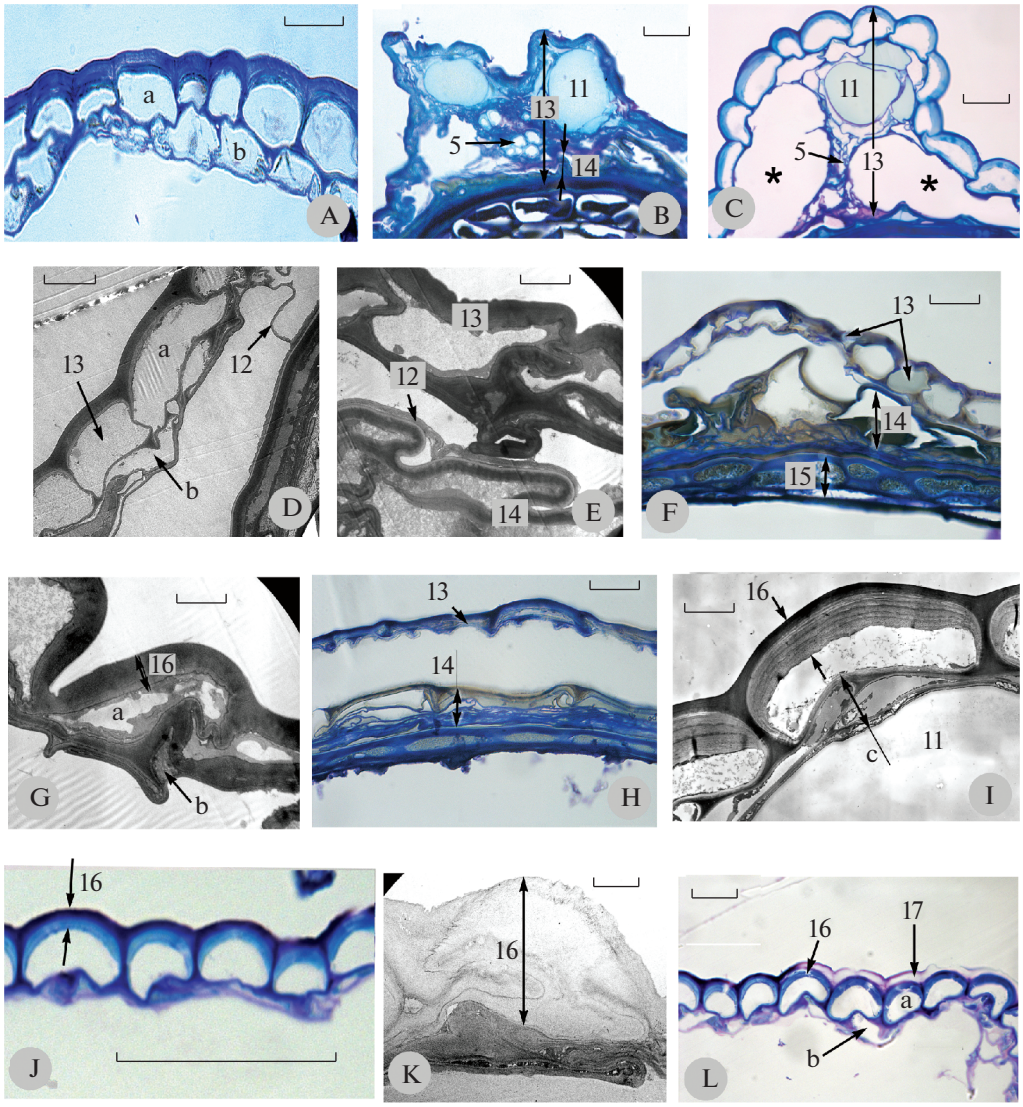


Рис. 3. Фрагменты поперечных срезов семянок представителей подсекции *Norvegicae*.

Двухслойный перикарпий *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (A); многослойные участки перикарпия *A. subarctica* 9358-526 (B) и *A. arctica* ssp. *arctica* (C) в районе ребер; клеточная стенка, соединяющая перикарпий и тесту у *A. disjuncta* (D) и *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (E); фрагменты перикарпия с облитерированными клетками второго слоя *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (F) и *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (G); фрагменты перикарпия *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 с облитерированными клетками первого и второго слоя (H); многослойная наружная клеточная стенка перикарпия *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (I); фрагмент перикарпия *A. saxicola* с многослойной наружной клеточной стенкой (J); электронно-прозрачная наружная клеточная стенка перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (K); фрагмент перикарпия *A. saxicola* с разбухающей наружной частью наружной клеточной стенки (L). 11 – секреторный ход, 12 – клеточная стенка, соединяющая перикарпий и тесту, 13 – перикарпий, 14 – теста, 15 – эндосперм, 16 – клеточная стенка, 17 – разбухающая (ослизняющаяся) наружная часть клеточной стенки, a – первый ряд клеток, b – второй ряд клеток, c – эпителиальные клетки, * – полость. Остальные обозначения как на рис. 1.

Масштабные линейки, мкм: J – 50; A-C, F, H, L – 20; D – 10; E, G, I, K – 5.

Fig. 3. Transverse sections of the achenes in subsection *Norvegicae*.

Transverse section of double-layered pericarp, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (A); multilayered parts of pericarps of *A. subarctica* 9358-526 (B) and *A. arctica* ssp. *arctica* (C) in the region of ribs; cell wall connecting the pericarp and the testa in *A. disjuncta* (D) and *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (E); obliterated cells in the second layer of pericarp, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (F), and *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (G); fragment of pericarp with obliterated cells in the first and second layers, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 (H); multi-layered outer cell wall of pericarp, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (I); fragment of pericarp with multi-layered outer cell wall, *A. saxicola* (J); electronically translucent outer cell wall of pericarp, *Artemisia* ssp. *psilosantha* 9358-335 (K); fragment of pericarp with sliming outer part of outer cell wall, *A. saxicola* (L). 11 – secretory canal, 12 – cell wall connecting the pericarp and the testa, 13 – pericarp, 14 – testa, 15 – endosperm, 16 – cell wall, 17 – sliming outer part of the cell wall, a – the first cell layer, b – the second cell layer, c – epithelial cells, * – cavity. For the other notations, see Fig. 1.

Scale bars, μm: J – 50; A-C, F, H, L – 20; D – 10; E, G, I, K – 5.

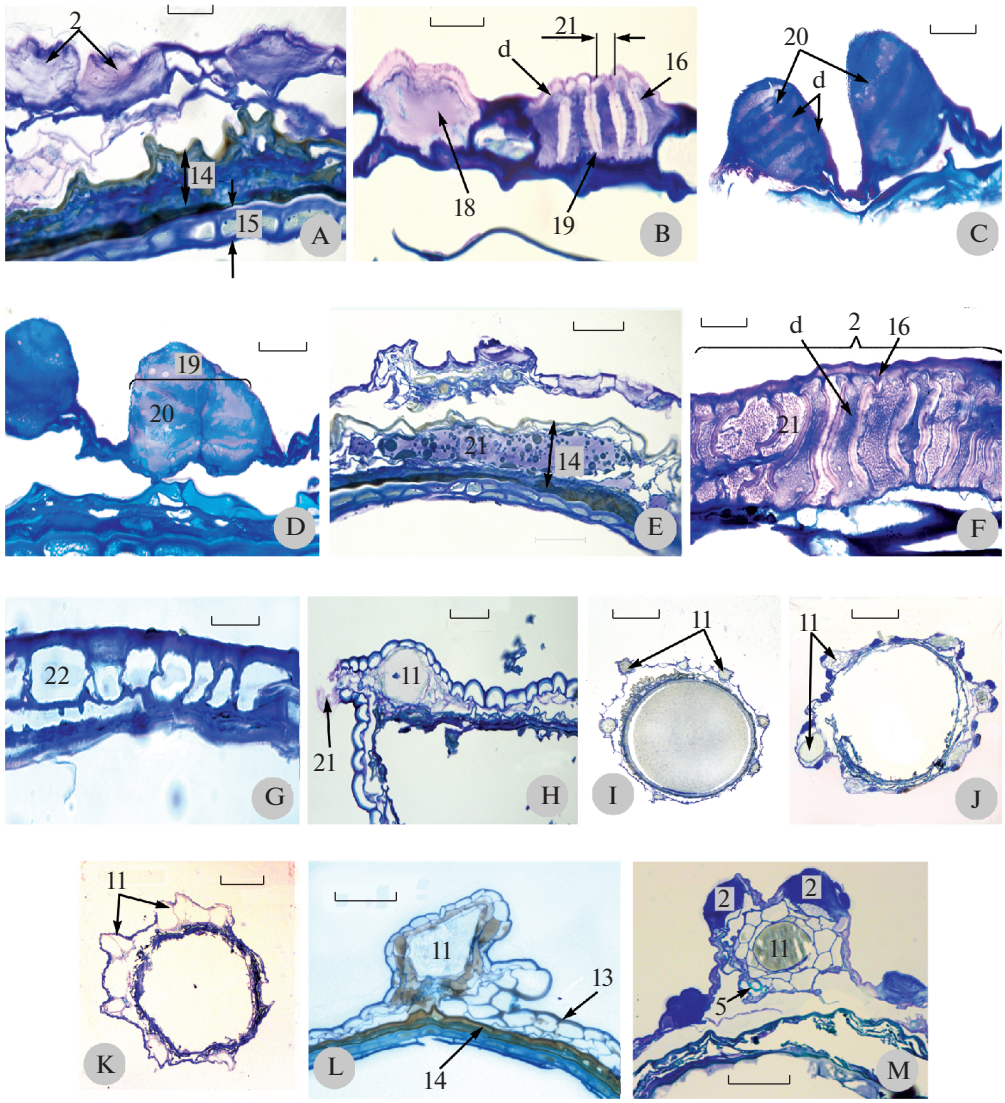


Рис. 4. Фрагменты поперечных и продольных срезов семянок представителей подсекции *Norvegicae*.

Слизесодержащие комплексы: в экзокарпии *A. norvegica* 9358-520 (A), однорядные и многорядные *A. norvegica* 9358-521 (B), многоярусные и многорядно-многоярусные *A. norvegica* 9358-512 (C, D); клетка со слизью в тесте *A. norvegica* 9358-520 (E); продольный срез слизесодержащего комплекса в перикарпии *A. norvegica* 9358-521 (F); клетки перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 со слизью в вакуолях (G); фрагмент перикарпия *A. saxicola* с секреторным ходом и слизесодержащей клеткой (H); поперечные срезы семянок: *A. norvegica* 9358-521 с равномерным расположением секреторных ходов (I), *A. norvegica* 9358-523 с секреторными ходами на противоположных сторонах семянки (J), *A. subarctica* 9358-522 с односторонним расположением секреторных ходов (K); фрагменты поперечных срезов перикарпия: ребро *A. disjuncta* с одиночным секреторным ходом (L); ребро *A. norvegica* 9358-523 с секреторным ходом и слизесодержащими клетками в экзокарпии (M). 18 – однорядные слизесодержащие комплексы, 19 – многорядные слизесодержащие комплексы, 20 – многоярусные слизесодержащие комплексы, 21 – слизесодержащая клетка, 22 – слизь, d – фибриллярное вещество. Остальные обозначения как на рис. 1, 2, 3.

Масштабные линейки, мкм: I – 200; J, K – 100; E, H, L – 50; A-F – 20; M – 2.5; G – 2.

Fig. 4. Transverse and longitudinal sections of achenes in the subsection *Norvegicae* members.

Mucilage-containing complexes in exocarp, *A. norvegica* 9358-520 (A), one- and multi-row ones, *A. norvegica* 9358-521 (B), multi-tiered and multi-row multi-tiered, *A. norvegica* 9358-512 (C, D); cell of testa containing mucilage, *A. norvegica* 9358-520 (E); longitudinal section of mucilage-containing complex in pericarp, *A. norvegica* 9358-521 (F); pericarp cells containing mucilage in vacuoles, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (G); fragment of pericarp with secretory canal and mucilage-containing cell, *A. saxicola* (H); transverse sections of achenes: with evenly spaced secretory canals, *A. norvegica* 9358-521 (I), with secretory canals at the opposite sides of the achene, *A. norvegica* 9358-523 (J), with secretory canals on one side of the achene, *A. subarctica* 9358-522 (K); transverse sections of pericarp: rib with solitary secretory canal, *A. disjuncta* (L); rib with secretory canal and mucilage-containing cells in exocarp, *A. norvegica* 9358-523 (M). 18 – one-row mucilage-containing complexes, 19 – multi-row mucilage-containing complexes, 20 – multi-tiered mucilage-containing complexes, 21 – mucilage-containing cell, 22 – mucilage, d – fibrillar substance. For the other notations, see Figs. 1–3.

Scale bars, μm: I – 200; J, K – 100; E, H, L – 50; A-F – 20; M – 2.5; G – 2.

не связанные с секреторными каналами (*A. norvegica* 9358-523 и *A. comata*). У трахеальных элементов отмечается сильное развитие вторичных утолщений (рис. 5B, C). Механическая ткань выражена слабо. Отдельные ее элементы сосредоточены в проводящих пучках (рис. 5D). У *A. comata* и *A. subarctica* сг-74-67 отмечены крупные относительно тонкостенные механические клетки. Только у *A. comata* они располагаются с двух сторон от проводящего пучка, не связанного с секреторными ходами (рис. 5E), а у *A. subarctica* сг-74-67 они рядом с секреторными образованиями (ходами и группами клеток, заполненных секретом). Следует отметить, что на поперечных срезах довольно трудно отличить трахеальные элементы от механических клеток, так как форма и толщина клеточных оболочек механических клеток и трахеальных элементов сходны.

Семенная кожура. Спермодерма имеется у всех исследованных представителей подсекции *Norvegicae*. Клетки экзотесты в разной степени облитерированы, внутренние клетки спермодермы облитерированы полностью (рис. 3F, H; 4L; 5A, F, H, I, J). У двух видов на поверхности клеток экзотесты обнаруживается заметной толщины кутикула (рис. 5F) (*A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335, 9358-525, *A. norvegica* 9358-523). Относительно часто на поперечных срезах встречается проводящий пучок, состоящий из трахеальных элементов числом от 4–5 до 17–20. В этом месте спермодерма состоит из большего числа клеток (рис. 5G, H). В клеточных стенках и полостях клеток экзотесты практически у всех видов и их разновидностей обнаруживается коричневатое вещество (табл. 2), которое, очевидно, определяет цвет семянок (при намачивании семянок видно, что клетки перикарпия прозрачные). Отмеченный нами цвет семенной кожуры совпадает с цветом семянок, указанным Коробковым в разделе “Систематический конспект рода *Artemisia* ...” (Korobkov, 1981). Э.В. Бойко (Boyko, 2013) также отмечает, что цвет семянок определяется окраской эпидермы семени, а плодовая оболочка прозрачная.

Эндосперм плотно примыкает к спермодерме, между ними всегда имеется кутикула, сформированная клетками эндосперма. У большинства видов он состоит из двух слоев клеток, в некоторых случаях отмечается три слоя (в частности, у *A. norvegica* 9358-512). Второй слой клеток, как правило, облитерирован (рис. 3F, 4A; 5A, F, I, J).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования мы получили новые данные о морфологии и анатомическом строении семянок представителей подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum*.

На площадке прикрепления венчика у *A. arctica* ssp. *beringensis*, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. subarctica* обнаружены устьица, которые, скорее всего, относятся к нектарному кольцу, окружающему основание столбика – стилоподиум. У представителей *Artemisia* наличие нектарников в известной нам литературе не отмечалось. Однако местоположение нектарников и устьиц с ними связанными известно у представителей сложноцветных (Alexandrov, Savchenko, 1951) и, особенно у видов Anthemideae, где площадка прикрепления венчика может называться нектарником или стилоподиумом (Oberprieler et al., 2009).

Показаны два способа выделения секрета из каналов. Выше мы отмечали, что у ряда видов на поверхности перикарпия встречаются пузыри (табл. 2) (рис. 2J, K). Это сгустки смолы, вышедшей на поверхность путем диффузии, как у других представителей Anthemideae (Savchenko, 1949). Известно, что секрет может продвигаться через клеточные стенки без их изменения (Kolalite, 2001; Kolalite et al., 2003). У изученных представителей подсекции *Norvegicae* отмечается и другой способ выделения секрета: в результате разрыхления внутренних стенок эпителиальных клеток секреторных каналов. Подобное выведение секрета характерно и описано у растений, выделяющих эфирные масла (Muravnik, 2007). Известно, что в секрете секреторных ходов семянок подсекции *Norvegicae* содержится эфирное масло, которым богаты представители трибы Anthemideae (Denisova, 1989).

Определены структуры, разбухающие при намокании семени (рис. 3K). На поверхности перикарпия сухих семянок с помощью СЭМ выявлены клетки со сморщенной поверхностью (рис. 2A, O). На поперечных срезах у одиночных клеток экзокарпия и у клеток слизепроизводящих комплексов ряда видов отмечены разбухающие наружные клеточные стенки (табл. 2). Такие клеточные стенки описаны нами ранее у *A. subarctica* (Yakovleva et al., 2002) и показано, что в них содержится незначительное количество цементирующего их вещества, соединений кремния. Мы полагаем, что сморщенные поверхности сухих семянок соответствуют разбухающим наружным клеточным стенкам, которые при фиксации материала для анатомических исследований разбухают, поглощая влагу из применяемых реагентов.

Ребра у представителей подсекции *Norvegicae* по своему строению сильно отличаются от ребер, встречающихся у большинства представителей трибы Anthemideae (Alexandrov, Savchenko, 1949, 1951; Melikyan, Muradyan, 1975). Ребра у исследованных представителей подсекции *Norvegicae* практически не заметны на поверхности перикарпия сухих семянок. У размоченных семянок

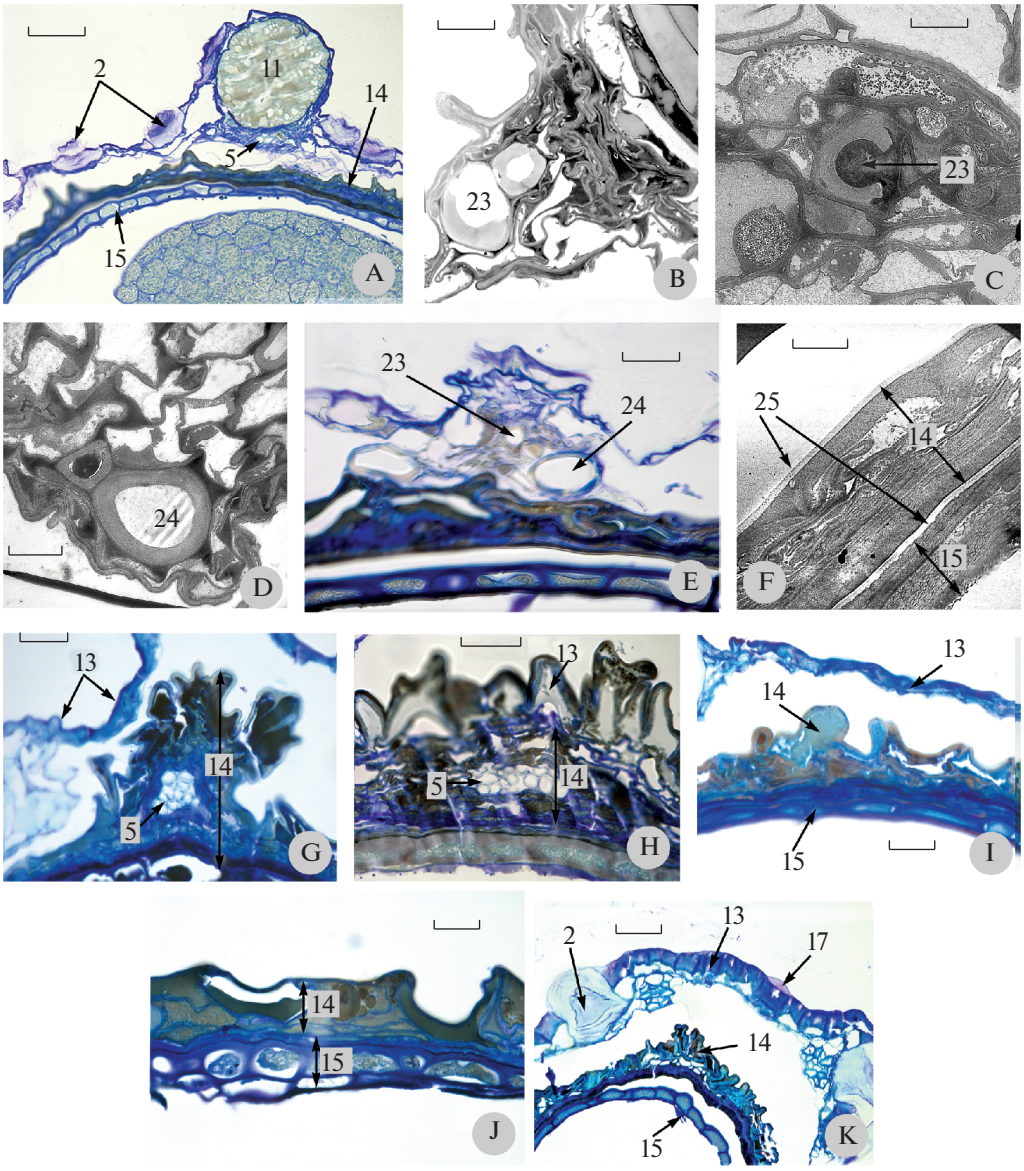


Рис. 5. Поперечные срезы семянок представителей подсекции *Norvegicae*.

Фрагмент поперечного среза семянки *A. norvegica* 9358-520 с пористым секретом в канале (A); проводящие пучки перикарпия: *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 с двумя трахеальными элементами (B); *A. disjuncta* с сильно утолщенным вторичным утолщением трахеального элемента (C); *A. norvegica* 9358-521 (D) и *A. comata* (E) (пучок не связан с секреторным ходом) с механическими клетками; кутикула на поверхности семенной кожуры *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (F); многокомпонентные проводящие пучки семенной кожуры *A. subarctica* 9358-526 (G) и *A. norvegica* 9358-521 (H); фрагменты семенной кожуры и эндосперма *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-524 (I) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (J); фрагмент перикарпия *Dendranthema naktogense* с ослизняющейся наружной частью утолщенной наружной клеточной стенки (K). 23 – трахеальный элемент проводящего пучка, 24 – механическая клетка, 25 – кутикула. Остальные обозначения как на рис. 1, 2, 3.

Масштабные линейки, мкм: A, K – 50; E, G–J – 20; B–D, F – 5.

Fig. 5. Transverse sections of achenes in the subsection *Norvegicae* members.

Part of achene transverse section with porous secretion within the canal, *A. norvegica* 9358-520 (A); vascular bundles of pericarp: containing two tracheary elements, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (B), massive secondary thickening of the tracheary element, *A. disjuncta* (C), containing mechanical cells, *A. norvegica* 9358-521 (D) and *A. comata* (E) (vascular bund not related to secretory canal); cuticle on the surface of the seedcoat, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (F); multicomponent vascular bundles of seedcoat, *A. subarctica* 9358-526 (G) and *A. norvegica* 9358-521 (H); seedcoat and endosperm, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-524 (I) and *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (J); swelling outer part of thickened outer cell wall in pericarp, *Dendranthema naktogense* (K). 23 – tracheary element of vascular bundle, 24 – mechanical cell, 25 – cuticle. For the other notations, see Figs. 1–3.

Scale bars, μm: A, K – 50; E, G–J – 20; B–D, F – 5.

они проявляются в виде реброподобных тяжей, слегка выступающих над поверхностью. Ребра представителей подсекции *Norvegicae* состоят из 1–3 секреторных ходов, расположенных под экзокарпием, нескольких более или менее облитерированных тонкостенных паренхимных клеток и слабо развитого проводящего пучка, находящегося под секреторными каналами, в состав которого иногда входят механические клетки. Гидроцитов, толстостенных паренхимных клеток, механических клеток, образующих обкладку проводящего пучка, всех этих элементов, характерных для ребер представителей трибы Anthemideae (Alexandrov, Savchenko, 1949; Melikyan, Muradyan, 1975) мы не встретили ни у одного из представителей подсекции *Norvegicae*.

Впервые у представителей подсекции *Norvegicae* в перикарпии обнаружено несколько вариантов слизепроизводящих структур. В первую очередь к ним относятся комплексы слизесодержащих клеток с разрывающимися (*A. comata*, *A. norvegica* 9358-521) и не разрывающимися (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. punctigera*, *A. subarctica*) наружными клеточными стенками. У последних наружные клеточные стенки бывают не разбухающими (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. norvegica*) и разбухающими (*A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. punctigera*, *A. subarctica*). Ранее было отмечено (Yakovleva et al., 2002), что разрываются наружные клеточные стенки в результате отсутствия в них цементирующего вещества (например, соединений кремния в аморфной форме). Клеточные стенки, пропитанные соединениями кремния, не разрываются, или разбухают, если кремний в них находится в незначительных количествах. Препятствовать разрыву клеточных стенок может и относительно толстая кутикула (Yakovleva et al., 2002). Среди комплексов слизесодержащих клеток представителей подсекции *Norvegicae* нами отмечены многорядные и многоярусные. На фотографиях, полученных с помощью СЭМ, у размоченных семянок встречаются комплексы, состоящие из сегментов, содержащих сплошную массу (рис. 2G), и состоящие из множества мелких образований (рис. 2H). Эти же комплексы на поперечных срезах семянок выглядят совершенно по-другому. На рисунке 4B слева находится клетка, описанная как содержащая сплошную массу, а справа – как с множеством мелких образований. Полагаем, что эти клетки правильнее интерпретировать, как однорядную (слева) и пятирядную (справа). Многоярусные слизесодержащие комплексы с помощью СЭМ нам, к сожалению, не удалось увидеть. Вероятно, многорядные и многоярусные слизепроизводящие комплексы образуются и у других представителей рода *Artemisia*, об этом свидетельствуют рисунки в некоторых работах (например, Yakovleva et al., 2002: рис. 1б; Amelchenko, 2006: рис. 7–10, 14, 17, 20–22, 33, 35). У отдельных представителей подсекции *Norvegicae* отмечаются клетки, у которых слизь отложена не в периплазматическое пространство, а в вакуоль (рис. 4G). Слизь может появляться и в результате ослизнения наружной части наружной клеточной стенки перикарпия (рис. 3L).

Наличие слизесодержащих комплексов с ослизняющимися и неослизняющими наружными клеточными стенками отмечается не только у видов *Artemisia* (Korobkov, 1973; Yakovleva et al., 2002; Kreitschitz, 2012; Boyko, 2013), но и у многих других видов. Приведем несколько примеров. Разрываются ("ослизняются") наружные клеточные стенки слизепроизводящих клеток в перикарпии и семенной кожуре у *Anastatica hierochuntica* L., *Anthemis chia* L., *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Cardaria draba* Desv., *Carrichtera annua* (L.) Prantl, *Goodenia ovata* Sm., ряда видов *Lepidium*, *Matricaria lamellata* Bunge, у видов *Plantago*, многих видов *Stroganowia*, *Tanacetum umbelliferum* Boiss., не разрываются ("не ослизняются") – у многих видов *Stroganowia*, *Tridactylina kirilovii* (Turcz) Sch. Bip., *Sisymbriuym subspinescens* Bunge, *Stubendorffia aptera* Lipsky, *Urtica dioica* L. (Alexandrov, Savchenko, 1949, 1951; Yakovleva, Kravtzova, 1999; Karpova et al., 2010; Karpova, Yakovleva, 2010, 2012; Yakovleva et al., 2010; Kreitschitz, 2009; и др.). Слизь комплексов с разрывающимися ("ослизняющимися") наружными клеточными стенками образует слизистый чехол на поверхности семянки. A. Kreitschitz (Kreitschitz, Valles, 2007; Kreitschitz, 2009, 2012) так же как и другие авторы (Alexandrov, Savchenko, 1949, 1951; Korobkov, 1981; Huang et al., 2000, 2008; Yang et al., 2011, 2012) считает, что формирование слизистой оболочки является приспособлением для накопления влаги в засушливых условиях произрастания. Относительно "не ослизняющихся" клеток существует мнение, что их появление связано с переходом растений от засушливых мест произрастания в более влажные. Запасенная в "не ослизняющихся" клетках вода может служить для начальных стадий прорастания (Kreitschitz, 2012), или она является необходимой для поддержания покоя или дозревания семян (Karpova, Yakovleva, 2012). К этой же категории, вероятно, можно отнести клетки со слизью в вакуоли (рис. 4G). Слизь этих клеток, возможно, спасает семянки от промерзания, препятствуя образованию льда.

Многоярусные слизесодержащие комплексы сходны со слизепроизводящими клетками листьев. Эти клетки имеют два или более слоя слизи, разделенных клеточной стенкой (Yakovleva, 1988). Мы полагаем, что образование нескольких слоев слизи, разделенных клеточными стенками, связано с ритмами развития растения. У *A. norvegica* в связи с суровыми условиями произрастания (например, сильное колебание суточных тем-

ператур), созревание семянок и соответственно секреция слизи происходят в несколько этапов, что и отражается в строении слизепроизводящих клеток. Каждый этап секреции слизи завершается достраиванием клеточной стенки, разделяющей слои слизи (Yakovleva, 1990).

У двух таксонов (*A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 и *A. subarctica* 9358-526) в сегментированных клетках, сходных с комплексами слизесодержащих клеток, содержимое имеет другую морфологию. У *A. arctica* ssp. *psilosantha* в семянках отмечаются сегментированные клетки, как содержащие слизь, так и содержащие масло. Имеется еще несколько таксонов, у которых на поверхности отмечаются сегментированные клетки, а на поперечных срезах слизь не обнаруживается. К ним относятся – *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334, *A. subarctica* сг-74-67, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 и 9358-524 (табл. 1). Возможно, что и у них вместо слизи в сегментированных клетках находится масло. То, что структура слизесодержащего комплекса на поверхности семянок может сохраняться, но слизеобразование в клетках не наблюдается, отмечает и Э.В. Бойко (Boyko, 2011). В связи с приведенными выше примерами, полагаем, что следует с осторожностью применять термин “комплексы слизесодержащих клеток” при описании поверхности семянок не только представителей рода *Artemisia*, но и всей трибы Anthemideae. Предлагаем заменить термин “комплексы слизесодержащих клеток” на более нейтральный термин “сегментированные клетки” (табл. 1), и применять этот термин при описании клеток поверхности перикарпия без проверки наличия слизи в клетках на поперечных или продольных срезах. При определении же наличия того или иного вещества, писать “сегментированные слизесодержащие клетки” или “сегментированные маслосодержащие клетки”. Относительно многорядных и многоярусных комплексов слизесодержащих клеток, будет проще сказать: однорядные сегментированные слизесодержащие клетки (рис. 2G, рис. 4A, B) или многорядные (рис. 2H, рис. 4B) и/или многоярусные (рис. 4C, D) сегментированные слизесодержащие клетки.

Относительно исследованной в настоящей статье группы *Norvegicae*, мы полагаем, что незначительное развитие слизепроизводящих клеток совместно с выступающей на поверхность перикарпия смолой, скорее всего, служат защитой семянки от пересыхания при сильном ветре и сухости условий произрастания (табл. 2), а также для прикрепления к субстрату (табл. 2). При смачивании семянки перед прорастанием содержимое секреторных каналов, имеющихся практически у всех исследованных видов, выходит в районе площадки прикрепления венчика и прикрепляет семянку к субстрату (Яковлева, собственные наблюдения). Для поглощения воды при прорастании у этой группы растений, вероятно, выработался свой механизм: в центре карпоподиума, через который появляется корешок, у них имеется проводящий пучок с сосудами. Возможно, через эти сосуды и происходит поступление воды в семянку, необходимой для прорастания. Ослизняющиеся наружные части наружных клеточных стенок перикарпия также могут участвовать в поддержании определенной влажности семянок, в производстве дополнительного тепла при прорастании семянок, так как считается, что процесс набухания слизи связан с тепловыми изменениями в ней. A. Kreitschitz (Kreitschitz, 2009) сообщает, что во время гидратации пектина и связывания частиц воды, производится определенное количество тепла и это может увеличить температуру и влиять на развитие растений, в том числе и на прорастание (Kreitschitz, 2009).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯНОК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕКЦИИ *NORVEGICAE*

На основании полученных данных была разработана общая характеристика семянок подсекции *Norvegicae* и выделены признаки, отличающие эту подсекцию от других таксонов рода *Artemisia*. Постоянным для всех исследованных видов подсекции *Norvegicae* является: отсутствие волосков на перикарпии, у всех исследованных видов отмечен хорошо выраженный карпоподиум, в центре которого находится выступающий проводящий пучок, состоящий из трахеальных элементов; у основания стилоподиума имеются устьица, вероятно, принадлежащие нектарникам; сегментированные слизесодержащие клетки имеются не у всех представителей секции, они ориентированы вдоль длинной оси семянки, расположены не регулярно и относительно короткие; на поверхности перикарпия кутикула тончайшая или она отсутствует; ребра на поверхности сухих семянок практически не заметны; у размоченных семянок они проявляются в виде реброподобных тяжей, слегка выступающих над поверхностью, и по строению отличаются от ребер других представителей трибы Anthemideae. В ребрах представителей подсекции *Norvegicae* находятся эфиромасличные ходы в количестве 1–3, проводящие пучки и тонкостенные паренхимные клетки. Гидроциты отсутствуют. Механические клетки в небольшом количестве встречаются в проводящих пучках. Перикарпий между ребрами двухслойный, при этом клетки второго слоя полностью облитерированы. Сегментированные клетки могут быть со слизью и/или маслом. Сегментированные слизесодержащие клетки бывают однорядные и/или многорядные и многоярусные. В семянках отдельных представителей подсекции в слизи сегментированных слизесодержащих клеток обна-

руживаются стопки фибрилл, но подковообразные структуры они не образуют, как это было показано для представителей других секций рода *Artemisia* (Yakovleva et al., 2002). Слизь образуется еще и в результате "ослизнения" наружной части наружной клеточной стенки перикарпия. Спермодерма хорошо выражена, многослойная, экзотестальная. В клеточных стенках и полостях клеток экзотесты содержатся маслянистые вещества. Можно сказать, что у исследованных представителей подсекции *Norvegicae* большую значимость в жизнеобеспечении семянок имеют секреторные образования (секреторные ходы и сегментированные клетки, содержащие масло), а слизесодержащие сегментированные клетки занимают второстепенное значение в отличие от других представителей рода *Artemisia* (Boyko, 2013). По числу ребер таксоны подсекции *Norvegicae* различаются незначительно (табл. 1). У *A. norvegica* из разных мест произрастания число ребер колеблется от 6 (у норвежской формы) до 8 (у экземпляров с Южного Урала). Обнаружено, что у подвидов *A. arctica* (ssp. *beringensis*, ssp. *ehrendorferi*, ssp. *psilosantha*), экземпляры которых произрастали во влажных условиях (табл. 2), количество ребер в семянках постоянно и равно 5 (табл. 1). У экземпляров, произраставших в сухих условиях (табл. 2), подвидов *A. arctica* (ssp. *beringensis*, ssp. *psilosantha*), а также у видов *A. norvegica* и *A. subarctica* количество ребер больше и колеблется от 6 до 7 (табл. 1). У *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, произраставшей в сухих условиях на северном склоне Марчеканской сопки, самое низкое количество ребер (4), этот же образец отличается от остальных экземпляров рядом признаков строения семянки (см. ниже). У *A. norvegica* с Южного Урала (9358-521) наоборот самое большое количество ребер (8) у семянки в отличие от экземпляров этого же вида, произраставших в сухих условиях. *A. norvegica* с Южного Урала, так же как и предыдущий образец *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, отличается от остальных экземпляров этого же вида рядом признаков (см. ниже). Наши данные совпадают с данными В.Г. Александрова и М.И. Савченко (Alexandrov, Savchenko, 1949), о том, что количество пучков в перикарпии может быть непостоянным у видов одного рода, зависит от условий произрастания и не может быть использовано как систематический признак. Основываясь на цвете секрета и полагая, что цвет секрета определяется его химическим составом, можно сказать, что состав секрета у представителей разных видов подсекции *Norvegicae* не одинаков. Окраской секрета могут различаться представители одного вида и подвида из разных мест произрастания, в частности, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. subarctica*. То, что химический состав секрета в разных местах обитания может меняться, отмечается для вида *A. annua* L. (Zhigzhitzhapova et al., 2014). У большинства таксонов подсекции *Norvegicae* во всех секреторных ходах одной семянки встречается одинаково окрашенный секрет, однако у некоторых представителей (*A. arctica* ssp. *beringensis* – остров Уналяшка, *A. arctica* ssp. *psilosantha* – Северный Сихотэ-Алинь, *A. norvegica* – Южный Урал) в разных секреторных ходах одной семянки содержится секрет с разной окраской. Вероятно, это свидетельствует о высокой специализации видов, позволяющей им приспосабливаться к широкому спектру неблагоприятных условий.

Морщинистость поверхности перикарпия у одних видов подсекции *Norvegicae* является постоянным признаком, а у других видов этот признак варьирует. Так, экземпляры *A. arctica* ssp. *beringensis*, *A. arctica* ssp. *psilosantha* и *A. subarctica* из разных мест сбора не различались по морщинистости, а виды *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* и *A. norvegica*, собранные в разных точках ареала, различались направлением морщинистости (продольная или продольная и поперечная на одном образце) (см. табл. 1). Вероятно, исходная форма морщинистости – продольная, а появление других видов морщинистости является более поздним приобретением. Про экземпляры с двумя видами морщинистости, можно предположить об их гибридном происхождении.

Согласно определению примитивности и продвинутости типов строения семянок сложноцветных (Melikyan, Muradyan, 1975) исследованные таксоны подсекции *Norvegicae* являются высоко специализированными и приспособленными к суровым условиям произрастания. Критериям высокоспециализированного вида соответствуют следующие признаки: перикарпий редуцирован (состоит из 2 слоев клеток), имеются эфиромасляные каналы, слизепроизводящие клетки, волоски (только на околоцветнике). Спермодерма многослойная, хорошо сохраняется и согласно А.П. Меликян и Л.Г. Мурадян (Melikyan, Muradyan, 1975) в связи с редукцией слоев перикарпия несет функцию механической защиты. В связи с содержанием маслянистых веществ в стенках и полостях клеток экзотесты, спермодерма может служить еще для защиты зародышей от холода.

Среди изученных представителей подсекции *Norvegicae* по строению перикарпия выделяются американские виды *A. arctica* ssp. *beringensis*, *A. comata* и *A. saxicola*. Так *A. saxicola* стоит согласно полученным данным ближе к предковым формам рода *Artemisia*, таким как *Dendranthema* (Tzvelev, 1961). У *A. saxicola* хорошо развито ослизнение наружных клеточных стенок основных клеток экзокарпия (рис. 3L), что, вероятно, является дериватом предковых форм (рис. 5K). Только у *A. saxicola* отмечается связь слизесодержащей клетки с ребром, в котором находится секреторный ход со

слизью и маслом (рис. 4Н). Связь "ослизняющихся" (слизепроизводящих) клеток с ребрами, проводящими пучками и, вероятно, секреторными ходами описана у представителей группы Chrysantheminae, к которой относится *Dendranthema* (Alexandrov, Savchenko, 1949; Melikyan, Muradyan, 1975). Наиболее близко к *A. saxicola* стоят виды, также имеющие ослизняющиеся наружные клеточные стенки экзокарпия (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. subarctica*, *A. norvegica*). *A. comata*, выделяется длинными (длиной во всю семянку) "ослизняющимися" содержащими слизь сегментированными клетками, проводящими пучками, не связанными с секреторными ходами, и широкопросветными механическими клетками (рис. 5Е). У *A. arctica* ssp. *beringensis* мы не обнаружили полностью зрелых семянок, несмотря на то, что сборы проводились в конце вегетационного сезона. Вероятно, *A. arctica* ssp. *beringensis* в связи с суровыми условиями произрастания перешел на вегетативную форму размножения.

Проведенные исследования растений, собранных в различных точках ареала, показали в большинстве случаев, что различия в анатомическом строении семянок незначительные. Вместе с тем обнаружено, что семянки некоторых растений, собранных в разных пунктах, различаются по своему строению. Например, среди образцов *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* выделяется П-549, собранный на северном склоне Марчеканской сопки. У него отсутствуют секреторные ходы, на поверхности перикарпия имеется множество железок, проводящие пучки мелкие. Слизь у этого экземпляра находится в полости клетки, предположительно в вакуоле, а не в периплазматическом пространстве, как у большинства изученных видов. Среди экземпляров *A. arctica* ssp. *psilosantha* выделяется образец П-334 с острова Парамушир. У него нет слизевых клеток, наружные клеточные стенки не ослизняются. У этого образца отмечено и самое большое количество ребер – 7 (табл. 1). Сегментированные клетки на поверхности перикарпия имеются, но в полостях клеток находится масло. В клетках экзотесты маслянистое вещество отмечено, как в клеточных стенках, так и в их полостях. У других образцов *A. arctica* ssp. *psilosantha* маслянистое вещество найдено только в клеточных стенках экзотесты. У этого же экземпляра П-334 отсутствует проводящий пучок, связанный с карпоподиумом. Аналогичная картина имеет место и в случае *A. norvegica* с Южного Урала (9358-521). Образцы семянок этого вида отличаются от остальных наличием смешанной морщинистости на перикарпии (продольная и поперечная), большим количеством ребер (8) в перикарпии, образованием разноокрашенного секрета в разных секреторных ходах, сегментированными слизесодержащими клетками с разрывающимися наружными клеточными стенками, и самым многоклеточным карпоподиумом (7–11 рядов клеток).

Таким образом, проведенное исследование выявило ряд морфолого-анатомических особенностей строения семянок у представителей подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum* рода *Artemisia*. Эти особенности могут представлять интерес как для понимания путей структурной адаптации полыней к различным условиям жизни, так и для решения некоторых вопросов систематики и эволюции в роде *Artemisia*. В то же время следует отметить, что к использованию структурных особенностей семянок следует относиться с осторожностью. Семянки некоторых растений могут существенно отклоняться по своему строению от семянок остальных представителей этого же вида или подвида. Возможно, это свидетельствует о высокой пластичности представителей рассматриваемой группы растений, которая позволяет им заселять самые разные условия обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания "Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений" – АААА-А18-118031690084-9 лаборатории анатомии и морфологии растений, а также госзадания "Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы" АААА-А18118003059011100-0 и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 13-04-01468-а, 16-04-00052-а).

За помощь в приготовлении срезов семянок для исследования авторы выражают глубокую благодарность бывшей аспирантке Санкт-Петербургского государственного химико-фармацевтического университета Минздрава России Т.Х. Иен Нгуен, доктору биологических наук Т.И. Кравцовой за участие в обсуждении полученных результатов, профессору А.А. Паутову за ценные советы и критические замечания при работе над текстом статьи.

Исследования выполнены с использованием оборудования ЦКП "Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов" Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и Ресурсного центра "Развитие молекулярных и клеточных технологий" Научного парка СПбГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Alexandrov, Savchenko] Александров В.Г., Савченко М.И. 1949. Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их произрастания и местообитания. – Бот. журн. 34 (2): 129–147.

[Alexandrov, Savchenko] Александров В.Г., Савченко М.И. 1951. Об особенностях истории развития

плода и семени в семействе сложноцветных. – Тр. БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. 7 (2): 5–98.

[Amelchenko] Амельченко В.П. 2006. Биосистематика полыней Сибири. Кемерово. 237 с.

[Boyko] Бойко Э.В. 2011. Таксономия и ресурсы дальневосточных видов семейства Asteraceae: Автореф. дис. .... докт. биол. наук. Владивосток. 42 с.

[Boyko] Бойко Э.В. 2013. Микроморфология семянок видов рода *Artemisia* (*Anthemideae*, Asteraceae). – Turczaninowia. 16 (2): 91–105.

[Denisova] Денисова Г.А. 1989. Терпеноидсодержащие структуры растений. Л. 141 с.

Ehendorfer F. 1964. Notizen zur Cytotaxonomie und Evolution der Gattung *Artemisia*. – Öster. Bot. Zeitsch. 111 (1): 84–142.

Huang Z., Boubriak I., Osborne D.J., Dong M., Gutterman V. 2008. Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. – Ann. Bot. 101 (2): 277–283.

Huang Zh., Gutterman Y., Hu Zh. 2000. Structure and function of mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma* in habiting the Negev desert of Israel. – Israel Journal of Plant Sci. 48: 255–266.

Hulten E. 1954. *Artemisia norvegica* Fr. and its allies. – Nytt Magasin for Botanikk. Oslo. 3: 63–82.

[Karpova, Yakovleva] Карпова А.П., Яковлева О.В. 2010. Строение семенной кожуры представителей рода *Stubendorffia* (Cruciferae). – Бот. журн. 95 (5): 37–42.

[Karpova et al.] Карпова А.П., Яковлева О.В., Веселова П.В. 2010. Особенности строения перикарпия и семенной кожуры *Sisymbrium subspinescens* и *S. polymorphum* (Cruciferae). – Бот. журн. 95 (12): 1700–1707.

[Karpova, Yakovleva] Карпова А.П., Яковлева О.В. 2012. Сравнительный анализ видов рода *Stroganowia* (Cruciferae). – Вестн. СПбГУ. 3 (1): 14–37.

[Kolalite] Колалите М.Р. 2001. Ультраструктура смоляных ходов некоторых видов сем. Araliaceae. – Растительные ресурсы. 37 (4): 56–62.

Kolalite M.R., Oskolski A.A., Richter H., Schmitt G.U. 2003. Bark anatomy and intercellular canals in the stem of *Delarbrea paradoxa* (Araliaceae). – IAWA J. 24 (2): 139–154.

[Korobkov] Коробков А.А. 1973. Морфолого-анатомические особенности семянок полыней (*Artemisia* ssp.) северо-востока СССР. – Бот. журн. 58 (9): 1302–1315.

[Korobkov] Коробков А.А. 1981. Полыни Северо-Востока СССР. Л. 120 с.

[Krasheninnikov] Крашенинников И.М. 1946. Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. – Матер. по истории флоры и растительности СССР. 2: 87–195.

Kreitschitz A. 2009. Biological Properties of Fruit and Seed Slime Envelope: How to Live, Fly, and Not Die. – In: Functional Surfaces in Biology. Little Structures with Big Effects. 1: 11–30. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6697-92

Kreitschitz A. 2012. Mucilage formation in selected taxa of the genus *Artemisia* L. (Asteraceae, Anthemideae). – Seed Science Research. 22: 177–189. https://doi.org/10.1017/S0960258512000098

Kreitschitz A., Valles J. 2007. Achene morphology and slime structure in some taxa of *Artemisia* L. and *Neopallasia* L. (Asteraceae) – Flora. 202: 570–580. https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.12.003

[Lillie] Лилли Р.Д. 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия (перевод с англ.). М. 645 с.

Ling Y.R. 1992. The old word *Artemisia* Linn. (Compositae). – Bulletin Botanica research. 12 (1): 1–108.

Ling Y.R. 1995. The new world *Artemisia* L. – In: Advances in Compositae Systematics. Royal Botanical Gardens, Kew. P. 255–281.

[Melikyan, Muradyan] Меликян А.П., Мурадян Л.Г. 1975. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (Asteraceae). – Бот. журн. 60 (8): 1123–1133.

[Muradyan] Мурадян Л.Г. 1968. Анатомия плода представителей родов *Carcrinia, Dendranthema, Spathipappus, Trichanthemis* в связи с их систематикой. – Акад. наук Арм. ССР. Биологический журнал Армении. 21 (10): 63–67.

[Muravnik] Муравник Л.Е. 2007. Морфология и ультраструктура трихом перикарпия видов *Juglans* (Juglandaceae) в связи с синтезом вторичных метаболитов. – Бот. журн. 92 (11): 1720–1732.

Oberprieler C., Himmelreich S., Källersjö M., Vallès J., Watson L.E., Vogt R. 2009. Anthemideae. – In: Systematics, evolution, and biogeography of Compositae. Vienna, Austria. P. 631–666.

O'Brien T.P., Feder N., McCully M.E. 1964. Polyehromatic Staining of Plant Cell Walls by Toluidine Blue O. – Protoplasma. 59: 368–373. https://doi.org/10.1007/bf01248568

Ouyahya A. 1995. Etude anatomique preliminare des akenes de quelques *Artemisia* dans le basin mediterraneen occidental. – Comp. Newsl. 26: 40–48.

Ouyahya A., Viano J. 1990. Etude au meb du test des akenes du genera *Artemisia*. – Bol. Soc. Bot. 63: 99–113.

Rydberg A. 1916. Anthemideae. – In: North American Flora. 34 (3): 244–285.

[Savchenko] Савченко М.И. 1949. Применение анатомо-морфологического анализа к выяснению положения рода *Brachanthemum* DC. в сем. Compositae. – Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР. 11: 202–207.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1961. Род *Ajania* Poljakov. – В кн.: Флора СССР. М. Т. 26. С. 398–411.

[Yakovleva et al.] Яковлева О.В., Коробков А.А., Бойко Э.В. 2002. Строение слизепроизводящих клеток в перикарпии семянок некоторых видов *Artemisia* (Asteraceae). – Бот. журн. 87 (9): 1–16.

[Yakovleva et al.] Яковлева О.В., Тучина Н.Г., Иванова А.Н. 2010. Семейство Goodeniaceae. – В кн.: Сравнительная анатомия семян. Двудольные. Lamiidae, Asteridae. СПб. Т. 7. С. 402–414.

[Yakovleva, Kravtsova] Яковлева О.В., Кравцова Т.И. 1999. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (Urticaceae). – Бот. журн. 84 (7): 33–41.

[Yakovleva] Яковлева О.В. 1988. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии). – Бот. журн. 73 (7): 977–987.

[Yakovleva] Яковлева О.В. 1990. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии). – Бот. журн. 75 (10): 1400–1408.

Yang X., Baskin C.C., Baskin J.M., Zhang W., Huang Z. 2012. Degradation of seed mucilage by soil microflora promotes early seedling growth of a desert sand dune plant. – Plant Cell Environ. 35 (5): 872–883. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02459.x

Yang X., Zhang W., Dong M., Boubriak I, Huang Z. 2011. The achene mucilage hydrated in desert dew assists seed cells in maintaining DNA integrity: adaptive strategy of desert plant *Artemisia sphaerocephala*. – PLoS One. 6 (9): e24346. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024346

[Zhigzhitzhapova et al.] Жигжитжапова С.В., Рандалова Т.Э., Раднаева Л.Д. 2014. Биологически активные вещества *Artemisia annua* L. – Фундаментальные исследования. 12 (11): 2383–2387.

PECULIARITIES OF ACHENE STRUCTURE IN MEMBERS OF GENUS *ARTEMISIA* SECTION *ABROTANUM* SUBSECTION *NORVEGICAE* (ASTERACEAE)

O. V. Yakovleva[a,#], A. A. Korobkov[a], and A. N. Ivanova[a]

[a] *Komarov Botanical Institute RAS*
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
[#] *E-mail: yakovleva@binran.ru*

The goal of this study included the revealing of the most significant diagnostic traits in the structure of pericarp and spermoderm in the species of the genus *Artemisia* section *Abrotanum* subsection *Norvegicae*. The achenes of 7 species and 4 *A. arctica* subspecies subsection *Norvegicae* were studied. In 2 species and 3 *A. arctica* subspecies, the achenes were taken from plants growing in differnt sites of their ranges. A comprehensive morphological and anatomical study of pericarp and spermoderm was performed using stereomicroscope, light, and scanning and transmission electron microscopes.

The achenes of the subsection *Norvegica* members have no pappus, glands are found, the stomata on the corolla attachment site are probably related to nectaries, carpopodium is well shaped. In the center of the carpopodium, protruding conductive bundles with vessels are often found, that probably absorb water during germination. The ribs scarcely protrude above the pericarp surface. The number of ribs in the achenes ranges from (4) 5 to 7 (8); the species and subspecies differ little in their number. The ribs include large secretory channels, thin-walled parenchymal cells and vascular bundles. No hydrocytes were found in the ribs. Mechanical cells are found in small numbers in the vascular bundles. In the exocarp, along with the main cells, there are elongated segmented cells, more often referred to as complexes of mucilage-containing cells. The segmented cells are few, of different lengths and contain not only mucilage but oil secretion in several taxa. The species and subspecies differ by the presence or absence of mucilage-containing cell complexes and the "sliming" (turning into mucilage) of their outer cell walls. There are stacks of fibrils within the mucilage in the cells of mucilage-containing complexes but they are not U-shaped as they are in other sections of *Artemisia*. The pericarp is two-layered between ribs. Its cells are obliterated to various degrees, with the cells of the second inner layer being obliterated more often. The spermoderm is exotestal, well preserved. The endosperm is two-layered. In the studied members of the section *Abrotanum* subsection *Norvegicae*, the secretory (oil-containing) structures are important in the life support of achenes, but mucilage-containing complexes are of minor importance, unlike other *Artemisia*. It is proposed to rename the term "complexes of mucilage-containing cells" into "segmented cells", and to use this term when describing the cells of the pericarp surface without checking the presence of mucilage in the cells on transverse or longitudinal sections. When determining the presence of a substance, write "segmented mucilage-containing cells" or "segmented oil-containing cells".

Keywords: Artemisia, subsection *Norvegicae*, achenes, morphology, anatomy, secretory canals of pericarp, mucilage-containing complexes, systematics

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was supported by the institutional research projects of Komarov Botanical Institute RAS "The vascular plants of Eurasia: the systematics, flora and plant resources" (AAAA-A19-119031290052-1) and "Structural and functional bases of development and adaptation of higher plants" (AAAA-A18-118031690084-9) as well as by the projects of Russian Foundation for Basic Research (13-04-01468-a and 16-04-00052-a).

The authors express their sincere gratitude to the former post-graduate student of Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University of the Ministry of Healthcare of the Russian Federation T.H. Yen Nguyen for assistance in the preparation of achene sections, and to the Doctor of Biological Sciences T.I. Kravtsova for fruitful discussion of obtained results, to Professor A.A. Pautov for valuable advice and critical comments when working on the text of the article.

The research was performed using the equipment of the Core Facilities Center "Cell and Molecular Technologies in Plant Science" at the Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg, Russia) and the research resource center "Molecular and cell technologies" of the Research Park of St. Petersburg State University.

REFERENCES

Alexandrov V.G., Savchenko M.I. 1949. Morphologo-anatomical features of the achenes of the Anthemideae tribe as an indicator of the conditions of their growth and habitat. – Bot. Zhurn. 34 (2): 129–147 (In Russ.).

Alexandrov V.G., Savchenko M.I. 1951. Ob osobennostyakh istorii razvitiya ploda i semeni v semeystve slozhnotsvetnykh [About the peculiarities of the history of the development of the fetus and seed in the family of compound flowers]. – Trudy Botanicheskogo instituta Akademii Nauk SSSR. 7 (2): 5–98 (In Russ.).

Amelchenko V.P. 2006. Biosistematika polyney Sibiri. [Biosystematics of Siberian wormwood]. Kemerovo. 237 p.

Boyko E.V. 2011. Taksonomiya i resursy dal'nevostochnykh vidov semeystva Asteraceae. [Taxonomy and resources of the Far Eastern species of the family]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Vladivostok. 42 p. (In Russ.).

Boyko E.V. 2013. Micromorphology of achenes of the *Artemisia* species (Anthemideae, Asteraceae). – Turczaninowia. 16 (2): 91–105 (In Russ.).

Denisova G.A. 1989. Terpenoidsoderzhashchie struktury rasteniy [Terpenoid-containing structures of plants]. Leningrad. 141 p. (In Russ.).

Ehendorfer F. 1964. Notizen zur Cytotaxonomie und Evolution der Gattung *Artemisia*. – Öster. Bot. Zeitsch. 111 (1): 84–142.

Huang Z., Boubriak I., Osborne D.J., Dong M., Gutterman V. 2008. Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. – Ann. Bot. 101 (2): 277–283.

Huang Zh., Gutterman Y., Hu Zh. 2000. Structure and function of mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma* in habiting the Negev desert of Israel. – Israel Journal of Plant Sci. 48: 255–266.

Hulten E. 1954. *Artemisia norvegica* Fr. and its allies. – Nytt Magasin for Botanikk. Oslo. 3: 63–82.

Karpova A.P., Yakovleva O.V. 2010. Seed coat structure of *Stubendorffia* (Cruciferae). – Bot. Zhurn. 95 (5): 37–42 (In Russ.).

Karpova A.P., Yakovleva O.V., Veselova P.V. 2010. Features of pericarp and seed coat structure in *Sisymbriuym subspinescens* and *S. polymorphum* (Cruciferae). – Bot. Zhurn. 95 (12): 1700–1707 (In Russ.).

Karpova A.P., Yakovleva O.V. 2012. The comparative analysis of species of genus *Stroganowia* (Cruciferae). – Vestnik St. Petersburg University. 3 (1): 14–37 (In Russ.).

Kolalite M.R. 2001. The resin canals ultrastructure of some Araliaceae species. – Rastitelnye resursy. 37 (4): 56–62 (In Russ.).

Kolalite M.R., Oskolski A.A., Richter H., Schmitt G.U. 2003. Bark anatomy and intercellular canals in the stem of *Delarbrea paradoxa* (Araliaceae). – IAWA Journ. 24 (2): 139–154.

Korobkov A.A. 1973. The morpho-anatomical peculiarities of achenes of *Artemisia* spp. in the North-East of the U.S.S.R. – Bot. Zhurn. 58 (9): 302–1315 (In Russ.).

Korobkov A.A. 1981. Wormwood of the North-East of the USSR. Leningrad. 120 p. (In Russ.).

Krasheninnikov I.M. 1946. An essay of phylogenetical analysis of somme Eurasian groups of the genus *Artemisia* L. according the paleogeographic features of Eurasia. – Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR]. Vol. 2. P. 87–195 (In Russ.).

Kreitschitz A. 2009. Biological Properties of Fruit and Seed Slime Envelope: How to Live, Fly, and Not Die. – In: Functional Surfaces in Biology. Little Structures with Big Effects. 1: 11–30. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6697-92

Kreitschitz A. 2012. Mucilage formation in selected taxa of the genus *Artemisia* L. (Asteraceae, Anthemideae). – Seed Science Research. 22: 177–189. https://doi.org/10.1017/S0960258512000098

Lillie R.D. 1969. Histopathologic technic and practical histochemistry. 645 p.

Ling Y.R. 1992. The old word *Artemisia* Linn. (Compositae). – Bulletin Botanica research. 12 (1): 1–108.

Ling Y.R. 1995. The new world *Artemisia* L. – In: Advances in Compositae Systematics. Royal Botanical Gardens, Kew. P. 255–281.

Melikyan A.P., Muradyan L.G. 1975. The main directions of fruit wall and seed coat evolution in subtribe *Chrysantheminae* (Asteraceae). – Bot. Zhurn. 60 (8): 1123–1133 (In Russ.).

Muradyan L.G. 1968. Anatomiya ploda predstaviteley rodov *Carcrinia*, *Dendranthema, Spathipappus, Trichanthemis* v svyasi s ikh sistematikoy. [Fruit anatomy of representatives of the genera *Carcrinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus*, *Trichanthemis* in connection with their taxonomy]. – Akademiya nauk Armyanskoy SSR. Biologicheskiy zhurnal Armenii. 21 (10): 63–67 (In Russ.).

Muravnik L.E. 2007. Morphology and ultrastructure of the pericarp trichomes in *Juglans* species (Juglandaceae) in relation to synthesis of secondary metabolites. – Bot. Zhurn. 92 (11): 1720–1732 (In Russ.).

Oberprieler C., Himmelreich S., Källersjö M., Vallès J., Watson L.E., Vogt R. 2009. Anthemideae. – In: Systematics, evolution, and biogeography of Compositae. Vienna, Austria. P. 631–666.

O'Brien T.P., Feder N., McCully M.E. 1964. Polyehromatic Staining of Plant Cell Walls by Toluidine Blue O. – Protoplasma. 59: 368–373. https://doi.org/10.1007/bf01248568

Ouyahya A. 1995. Etude anatomique preliminare des akenes de quelques *Artemisia* dans le basin mediterraneen occidental. – Comp. Newsl. 26: 40–48.

Ouyahya A., Viano J. 1990. Etude au meb du test des akenes du genera *Artemisia*. – Bol. Soc. Bot. 63: 99–113.

Rydberg A. 1916. Anthemideae. – In: North American Flora. 34 (3): 244–285.

Savchenko (Savczenko) M.I. 1949. Methodus anatomomorphologicus ad explicationem situs systematic generis *Brachanthemum applicatus*. – Botanicheskie materialy Gerbariya Botanicheskogo instituta AN SSSR. 11: 202–207 (In Russ.).

Tzvelev N.N. 1961. Genus Ajania Poljakov. – In: Flora of the USSR. Vol. 26. P. 398–411 (In Russ.).

Yakovleva O.V. 1988. Slime cells of the leaf epidermis in the dicotyledonous plants (electron microscope data). – Bot. Zhurn. 73 (7): 977–987 (In Russ.).

Yakovleva O.V. 1990. The formation of slime cells of leaf epidermis in the dicotyledonous plants (electron microscope data). – Bot. Zhurn. 75 (10): 1400–1408 (In Russ.).

Yakovleva O.V., Kravtsova T.I. 1999. Pericarp cell ultrastructure in *Urtica dioica* (Urticaceae). – Bot. Zhurn. 84 (7): 33–41 (In Russ.).

Yakovleva O.V., Korobkov A.A., Boyko E.V. 2002. Structure of mucilage containing cells in achene Pericarp of some species of *Artemisia* (Asteraceae). – Bot. Zhurn.. 87 (9): 1–16 (In Russ.).

Yakovleva O.V., Tuchina N.G., Ivanova A.N. 2010. Semeystvo Goodeniaceae [Family Goodeniaceae]. – In: Sravnitelnaya anatomiya semyan. Dvudolnye. Lamiidae, Asteridae. Sankt-Petersburg. Vol. 7. P. 402–414 (In Russ.).

Yang X., Baskin C.C., Baskin J.M., Zhang W., Huang Z. 2012. Degradation of seed mucilage by soil microflora promotes early seedling growth of a desert sand dune plant. – Plant Cell Environ. 35 (5): 872–883. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02459.x

Yang X., Zhang W., Dong M., Boubriak I., Huang Z. 2011. The achene mucilage hydrated in desert dew assists seed cells in maintaining DNA integrity: adaptive strategy of desert plant *Artemisia sphaerocephala*. – PLoS One. 6 (9): e24346. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024346

Zhigzhitzhapova S.V., Randalova T.E., Radnaeva L.D. 2014. Biologically active substances of *Artemisia annua* L. – Fundamental research. 12 (11): 2383–2387.