

УДК 581.47(582.998)

## Кристаллы в тканях семянков видов Asteraceae

### Crystals in the cypselas of Asteraceae species

Э.В. Бойко

E.V. Boyko

Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН,  
пр-т 100 лет Владивостоку, 159; 690022, Владивосток, Россия; e-mail: boyachen@mail.ru

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

**Ключевые слова:** Asteraceae, семянки, кристаллы, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), систематика.

**Key words:** Asteraceae, cypselas, crystals, SEM, taxonomy.

**Аннотация.** Представлены результаты морфологических и анатомических исследований, а также сканирующей электронной микроскопии семянков 48 видов из 30 родов, относящихся к 7 трибам семейства Asteraceae. Карпологическое изучение семянков выявило наличие нескольких типов кристаллов (крупных одиночных, мелких многочисленных, друз, рафид) в клетках и межклеточном пространстве разных тканей покровов семени и в чешуйках хохолка семянки. Впервые выявлены кристаллы в семянках: крупные одиночные во всех клетках экзокарпия (*Anacyclus pyrethrum*, *Pyrethrum poteriiifolium*, *Helenium aromaticum*, *H. autumnale*, *Gaillardia aristata*); крупные одиночные во всех клетках эндокарпия (*Gaillardia aristata*); крупные одиночные в клетках нижней части чешуек хохолка (*Balduina multiflora*, *Gaillardia aristata*); мелкие многочисленные во многих клетках экзокарпия (*Argyranthemum pinnatifidum*); мелкие многочисленные во всех клетках экзокарпия (*Psilostrophe bakeri*); мелкие многочисленные во многих клетках экзокарпия (*Baileya pleniradiata*); друзы в клетках экзокарпия (*Gynura aurantiaca*, *Pyrethrum parthenifolium*, *Synedrella nodiflora*); друзы в клетках карпоподиума (*Stokesia laevis*). Полученные данные могут быть использованы при таксономических построениях в семействе Asteraceae.

**Summary.** There are results of morphological, anatomical and SEM studies on the cypselas of 48 species of 30 genera belonging to 7 tribes of the Asteraceae fam-

ily. The carpological research has revealed several types of crystals (large solitary ones, small numerous ones, druses and raphides) in the cells and the intercellular spaces of various tissues of the cypselas pericarp and in the cypselas pappus scales. This is the first time that the crystals have been recorded in the cypselas of the following species: large solitary crystals in all the cells of the exocarp (*Anacyclus pyrethrum*, *Pyrethrum poteriiifolium*, *Helenium aromaticum*, *H. autumnale*, *Gaillardia aristata*); large solitary crystals in all the cells of the endocarp (*Gaillardia aristata*); large solitary crystals in the cells of the basal part of the pappus scales (*Balduina multiflora*, *Gaillardia aristata*); small numerous crystals in many cells of the exocarp (*Argyranthemum pinnatifidum*); small numerous crystals in all the cells of the exocarp (*Psilostrophe bakeri*); small numerous crystals in many cells of the exocarp (*Baileya pleniradiata*); druses in the cells of exocarp (*Gynura aurantiaca*, *Pyrethrum parthenifolium*, *Synedrella nodiflora*); druses in the cells of the carpopodium (*Stokesia laevis*). The obtained data can be used in taxonomic alignments within the Asteraceae family.

Наличие одиночных кристаллов, стилоидов, друз и рафид в клетках перикарпия семянков – характерная черта многих представителей семейства Asteraceae. Особенно часто наличие кристаллов в перикарпии семянков отмечается для видов трибы *Cardueae* (Namba et al., 1975; Singh, Pandey, 1984; Solbrig, 1963; Tscherneva,

Shurukhina, 1979). Согласно G. Scurfield et al. (1973), которые использовали инфракрасную спектроскопию, кристаллы обычно состоят из оксалата кальция, иногда карбоната кальция, редко хлорида кальция. K. Dormer (1961) исследовал анатомическую структуру плодов некоторых представителей семейства Asteraceae и указал на наличие слоя кристаллоносной ткани во внутренней части стенки завязи. В результате ее деятельности в паренхиме появляются кристаллы, которые являются вторичным продуктом неспецифической физиологической функции клетки. Кристаллы образуются перед распусканием цветка. Эти кристаллы образованы оксалатом кальция и имеют сложную внутреннюю организацию. Dormer уделял особое внимание физическим показателям кристаллов: геометрической форме, средним размерам, индексу рефракции. Он классифицировал их на типы: призматические и криволинейные. Поскольку различные типы кристаллов часто ограничены отдельными таксономическими группами, Dormer (1961) считал, что близость генотипов влияет на формирование сходных кристаллов. На основании многочисленных исследований Dormer пришел к выводу, что тип кристаллов имеет важное таксономическое значение. Это мнение подтверждают S. Mukherjee и B. Nordenstam (2010). Наличие призматического кристалла в каждой клетке экзокарпия семянков видов подтрибы *Inulinae* O. Hoffm. явилось одним из основных признаков для разделения трибы *Inuleae* s. l. на две трибы: *Inuleae* Cass. и *Gnaphalieae* (Cass.) Lecoq et Juillet (Anderberg, 1989; Bremer, 1987).

Задачей данного исследования является установление присутствия кристаллов оксалата кальция, их локализация в тканях семянки и оценки значения кристаллов в таксономии семейства.

### Материалы и методы

Материалом для карпологического исследования послужили семянки, собранные автором, а также использованы материалы Гербария лаборатории хемотаксономии Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г.Б. Елякова Дальневосточного отделения РАН. Некоторые образцы взяты из Гербариев Владивостока (VLA), Ташкента (TASH), Новосибирска (NS), Благовещенска (БГПУ) и получены через *Delectus Seminum* из ботанических садов мира.

Наличие кристаллов определялось исследованием поверхности, сколов и срезов семянков.

Поверхность и сколы семянков после напыления хромом изучались с помощью сканирующего электронного микроскопа EVO 40 (Carl Zeiss), оснащенного комплексом INCA x-act для проведения энергодисперсионного рентгеноспектрального анализа химического состава. Для выяснения variability признаков микроскульптуры поверхности просматривали участки средней части семянков в 3-кратной повторности.

Для исследования анатомического строения фертильные и стерильные семянки размачивались в смеси спирта, глицерина и воды (1:1:1). Поперечные и продольные срезы семянков сделаны с помощью безопасной бритвы. Готовые препараты заключались в глицерин-желатин. Для окраски срезов применялся сафранин.

Приводим список исследованных видов, которые упоминаются в тексте (номер образца соответствует номеру в коллекции семянков, которая хранится в лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН).

Триба *Anthemideae* Cass. – *Anacyclus pyrethrum* Link № 2493. Institut für Botanic – Botanischer Garten der Universität. Sternwartestraße, 15. A-6020 Innsbruck, Austria. *Argyranthemum pinnatifidum* Lowe № 2619. Jardín Botánico-Historico “La Concepcion”, Malaga, Spain. *Pyrethrum parthenifolium* Willd. № 2593. Абхазия, пос. Цандрипш, вдоль железной дороги, 25 VI 2013, Бойко Э., Конечная Г. *P. poteriifolium* Ledeb. № 2592. Абхазия, пос. Гагра каменистый склон, 24 VI 2013, Бойко Э., Конечная Г. *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. № 2039. Амурская обл., г. Белогорск, пустырь, 19 VII 2002, Аистова Е.

Триба *Cardueae* Cass. – *Alfredia nivea* Kar. et Kir. № 2408. Turkistan, 1980. *Cirsium schantarense* Trautv. et Mey. № 451. Хабаровский кр., ЕАО, дол. р. Биры, у трассы, 11 VII 1978, Бойко Э. *C. serratuloides* (L.) Hull № 627. Забайкальская обл., Баргузинский тракт, р. Хаима, 30 VII 1913. Поплавская Г. *C. vlassovianum* Fisch. № 1678. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Смоляниново, 12 VII 1996, Бойко Э. *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. № 565. Приморский кр., заповедник «Кедровая падь», 22 VI 1964, Горовой П., Павлова Н. *Serratula coronata* L. № 2080. Приморский кр., Октябрьский р-н, с. Покровка, 08 X 1984, Бойко Э. *Serratula komarovii* Iljin № 1075. Амурская обл., г. Белогорск, 12 IX 1983, Бойко Э. *Synurus deltoides* (Ait.) Nakai № 1074. Приморский кр., пос. Артём, 07 X 1983, Бойко Э.

*Syreitschikovia tenuifolia* (Bong.) Pavlov № 2369. Заилийский Алатау, 1944.

Триба **Helenieae** Lindl. – *Baileya multiradiata* Harv. et Gray № 2401. США, штат Аризона, восточнее г. Фэникс, пустыня Сонора. 08 VII 1992, Харкевич С., Буч Т. *B. pauciradiata* Harv. et Gray № 2413. Mexico. *B. pleniradiata* Harv. et Gray № 2412. Mexico. *Balduina multiflora* Nutt. № 2415. Florida, 02 X 1894. *Helenium aromaticum* (Hook.) L.H. Bailey № 2542. Berlin, Humboldt-Universität zu Berlin Institut für Biologie Späth-Arboretum. *H. autumnale* L. № 2251. Г. Владивосток, в посадках, 05 IX 2010, Бойко Э. *Gaillardia aristata* Pursh № 2246. Г. Владивосток, Ботанический сад, 10 IX 2010, Бойко Э. *Psilostrophe bakeri* Greene № 2421. USA, Colorado, Montrose Co. 20 VI 1984, Neese E. *P. gnaphalodes* DC. № 2420. Экспедиция Резинотреста в Латинскую Америку. 1925–1926 годы. Mexico. Juzepczuk S.

Триба **Heliantheae** Cass. – *Bidens frondosa* L. № 2023. Г. Владивосток, сорное, 10 IX 2005, Бойко Э. *Synedrella nodiflora* (L.) Gaertn. № 1394. 1984, Аверьянов Л.

Триба **Inuleae** Cass. – *Blumea mollis* (D. Don) Merr. № 1439. 1987, Аверьянов Л. *Vuphthalmum salicifolium* L. № 2305. Лондон, ботанический сад Кью, коллекционный участок, 20 VIII 1994, Бойко Э. *Carpesium cernuum* L. № 731. Приморский кр., Черниговский р-н, с. Буянки, 06 IX 1968, Левенец Л. *C. macrocephalum* Franch. et Savat. № 514. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Пейшула, пойменный лес, 07 IX 1961, Горовой П., Гурзенков Н. *C. triste* Maxim. № 971. Приморский кр., Шкотовский р-н, пос. Пейшула, 15 IX 1967, Горовой П., Баранов В. *Dittrichia graveolens* (L.) Greuter № Germany, Universität Konstanz, Fakultät für Biologie, Botanischer Garten. *Inula britannica* L. № 1081. Амурская обл., с. Томское, 10 IX 1983, Бойко Э., Старченко В. *I. conyzae* (Griess.) Meikle № 2550. Berlin, Humboldt-Universität zu Berlin Institut für Biologie Späth-Arboretum. *I. helenium* L. № 1000. Приморский кр., Спасский р-н, с. Кронштадка, на окраине села, в лесу, 05 X 1981, Антонова А. *I. hirta* L. № 2312. Лондон, ботанический сад Кью, коллекционный участок, 20 VIII 1994, Бойко Э. *I. linariifolia* Turcz. Приморский кр., Хасанский р-н, с. Мраморное, 07 VII 1962, Горовой П. *I. magnifica* Lipsky № 2313. Лондон, ботанический сад Кью, коллекционный участок, 20 VIII 1994, Бойко Э. *I. salicina* L. № 1992. Приморский кр.,

Хасанский р-н, пос. Андреевка, 02 X 2003, Бойко Э. *Karelinia caspica* L. № 1400. Казахская ССР, левый берег р. Или у оз. Балхаш, 09 X 1935. *Pentanema divaricata* Cass. № 1425. Ext 78, Гербарий флоры Таджикистана, 18 VII 1975. *P. albertoregelia* (Winkl.) Gorschk. № 1426. Западные отроги Таласского Алатау, 23 VII 1968, Сергеев. *Pulicaria salviifolia* Bunge № 1421. Прикаратавская, 24 VIII 1946, Поляков П. *P. uliginosum* Stev. № 1422. Казахстан, вдоль р. Арысь, с. Тамерлановка, 30 VIII 1946, Поляков П. *P. vulgaris* Gaertn. № 946. Приморский кр., Надеждинский р-н, с. Алексеевка, вдоль дороги, 19 IX 1981, Бойко Э. *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg. № 2533. Iceland, Reykjavik, Hortus Botanicus Reykjavikensis.

Триба **Senecioneae** Cass. – *Gynura aurantiaca* DC. № 2502. Institut für Botanik, Botanischer Garten der Universität. Sternwartestraße, 15. A-6020, Innsbruck, Austria.

Триба **Vernonieae** Cass. – *Stokesia laevis* (Hill) Greene. № 2450. Ruhr - Universität Bochum, Botanischer Garten, D-44780, Bochum. *Vernonia baldwinii* Torr. № 2211. Hungary, 2010. *V. gigantea* (Walter) Trel. № 2200. Hungary, 2010.

#### Результаты исследования

В тканях исследованных семянков нами обнаружено несколько видов кристаллов (одиночные кристаллы ромбоэдрической, удлиненной формы; стилоиды, прямоугольные или пирамидальные призмы; рафиды; друзы), которые находятся в клетках или межклеточном пространстве. Данные исследования приведены в таблице.

Ниже приводится характеристика кристаллов и их расположение в покровах семянков видов Asteraceae по трибам. Краткая характеристика триб приведена в статье Е. Войко (2011).

Триба **Anthemideae**. В клетках перикарпия семянков представителей трибы обнаружены одиночные призматические кристаллы, многочисленные мелкие призматические кристаллы, друзы.

В семянках *Anacyclus pyrethrum* выявлены крупные одиночные кристаллы во всех клетках экзокарпия, которые хорошо видны при небольшом увеличении (рис. 1, 1). Наружные периклиальные стенки клеток экзокарпия тонкие, кристаллы заполняют не всю полость клетки, их расположение не упорядочено (рис. 1, 2). В клетках коронки семянки кристаллы отсутствуют. В отдельных клетках экзокарпия *Argyranthe-*

Таблица

Типы кристаллов оксалата кальция в тканях семянков видов Asteraceae и место их локализации

Вид	Тип кристаллов и их расположение	Рисунок
<b>Триба <i>Anthemideae</i></b>		
<i>Anacyclus pyrethrum</i>	призматические 6-гранные, одиночные кристаллы, во всех клетках экзокарпия	I, 1, 2
<i>Argyranthemum pinnatifidum</i>	призматические 6-гранные, мелкие, многочисленные кристаллы в некоторых клетках экзокарпия	I, 3, 4
<i>Pyrethrum parthenifolium</i>	друзы во всех клетках экзокарпия	I, 5
<i>P. poteriifolium</i>	призматические 6-гранные, одиночные кристаллы во всех клетках экзокарпия	I, 6
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	друзы в отдельных клетках мезокарпия	I, 7
<b>Триба <i>Cardueae</i></b>		
<i>Alfredia nivea</i>	призматические кристаллы на границе перикарпия и тесты, в большинстве клеток мезотесты	
<i>Cirsium schantarense</i>	// -- //	
<i>C. serratuloides</i>	// -- //	
<i>C. vlassovianum</i>	// -- //	
<i>Rhaponticum uniflorum</i>	// -- //	
<i>Serratula coronata</i>	// -- //	I, 9
<i>S. komarovii</i>	// -- //	
<i>Synurus deltooides</i>	призматические кристаллы в клетках внутреннего слоя мезокарпия, в клетках мезотесты, между тестой и эндоспермом	I, 8
<i>Syreitschikovia tenuifolia</i>	// -- //	
<b>Триба <i>Helenieae</i></b>		
<i>Baileya multiradiata</i>	крупные прямоугольные одиночные кристаллы в отдельных клетках мезокарпия	I, 10
<i>B. pleniradiata</i>	мелкие прямоугольные многочисленные кристаллы в клетках экзокарпия	I, 11
<i>Balduina multiflora</i>	крупные прямоугольные одиночные кристаллы в клетках мезокарпия; прямоугольные кристаллы разного размера в клетках чешуек хохолка	I, 12, 13
<i>Helenium aromaticum</i>	кристаллы тетрагональной формы с 2 выпуклыми продольными гранями, одиночные, во всех клетках экзокарпия	I, 14
<i>H. autumnale</i>	прямоугольные одиночные кристаллы, во всех клетках экзокарпия	I, 15
<i>Gaillardia aristata</i>	прямоугольные одиночные кристаллы во всех клетках экзокарпия и эндокарпия; прямоугольные, разного размера кристаллы в клетках в нижней части чешуек хохолка	II, 1-5
<i>Psilostrophe bakeri</i>	мелкие многочисленные призматические кристаллы во всех клетках экзокарпия	
<i>P. gnaphalodes</i>	крупные прямоугольные одиночные кристаллы в клетках мезокарпия	II, 6
<b>Триба <i>Heliantheae</i></b>		
<i>Bidens frondosa</i>	рафиды в клетках мезокарпия	II, 7, 8
<i>Synedrella nodiflora</i>	друзы во многих клетках экзокарпия	II, 9
<b>Триба <i>Inuleae</i></b>		
<i>Blumea mollis</i>	крупные одиночные призматические кристаллы во всех клетках экзокарпия	
<i>Buphthalmum salicifolium</i>	- // -	II, 10
<i>Carpesium cernuum</i>	- // -	
<i>C. macrocephalum</i>	- // -	II, 11
<i>C. triste</i>	- // -	

Окончание таблицы

Вид	Тип кристаллов и их расположение	Рисунок
<i>Codonocephalum paecockianum</i>	- // -	
<i>Dittrichia graveolens</i>	- // -	III, 3
<i>Inula britannica</i>	- // -	III, 1
<i>I. conyzae</i>	- // -	
<i>I. helenium</i>	- // -	
<i>I. hirta</i>	- // -	III, 2
<i>I. japonica</i>	- // -	
<i>I. linariifolia</i>	- // -	II, 12
<i>I. magnifica</i>	- // -	
<i>I. salicina</i>	- // -	II, 13
<i>Karelinia caspica</i>	- // -	III, 4
<i>Pentanema albertoregelia</i>	- // -	
<i>P. divaricatum</i>	- // -	
<i>Pulicaria salviiifolia</i>	- // -	
<i>P. vulgaris</i>	- // -	
<i>Telekia speciosa</i>	- // -	II, 14, 15
<b>Триба Senecioneae</b>		
<i>Gynura aurantiaca</i>	друзы во многих клетках экзокарпия	III, 5
<b>Триба Vernoniaeae</b>		
<i>Stokesia laevis</i>	в виде рыхлых друз в большинстве клеток карпоподиума	III, 8, 9
<i>Vernonia baldwinii</i>	одиночные кристаллы в клетках наружного ряда клеток мезокарпия	III, 6, 7
<i>V. gigantea</i>	- // -	

*um pinnatifidum* находятся скопления мелких призматических кристаллов (рис. 1, 3, 4). При разрыве наружной периклиальной стенки кристаллоносной клетки кристаллы высыпаются, их наличие можно обнаружить на поверхности семянки. В каждой клетке экзокарпия *Pyrethrum parthenifolium* находится друза (рис. 1, 5), а в каждой клетке экзокарпия *Pyrethrum poteriifolium* (рис. 1, 6) – крупный одиночный кристалл. Кристаллы расположены неупорядоченно. Форма кристалла скрадывается утолщенными наружными стенками клеток экзокарпия. Во многих клетках мезокарпия видов *Tripleurospermum* находятся друзы (рис. 1, 7). Стенки этих клеток утолщены, хорошо сохраняют форму, они перфорированы.

Триба **Cardueae**. Крупные кристаллы в перикарпии (50–80 мкм дл., 4,5–7,7 мкм шир.) на срезе семянков видов *Cardueae* хорошо наблюдаются при небольшом увеличении ( $\times 15$ –20). Они могут быть расположены в клетках и межклеточном пространстве мезокарпия и тесты, между тестой и эндоспермом, в клетках мезотесты. Наличие кристаллов нами отмечено у семянков *Alfredia nivea*, *Cirsium schantarensse*, *C. serratu-*

*loides*, *C. vlassovianum*, *Rhaponticum uniflorum*, *Synurus deltoides* (рис. 1, 8), *Serratula coronata* (рис. 1, 9), *S. komarovii*, *Syreitschikovia tenuifolia*. На поперечном срезе семянки клетки кристаллы квадратной или прямоугольной формы, на продольном срезе – удлиненно-призматической. Наибольшее количество кристаллов наблюдается в перикарпии и тесте у завязи и молодой семянки, по мере созревания плода их количество уменьшается.

Триба **Helenieae**. В клетках перикарпия семянков и хохолка некоторых представителей трибы обнаружены крупные одиночные и многочисленные мелкие призматические кристаллы. В семянках *Baileya multiradiata* кристаллы крупные, прямоугольные, находятся в клетках мезокарпия, на поверхности семянки проявляются слабо (рис. 1, 10). В семянках *B. pleniradiata* кристаллы мелкие, прямоугольные многочисленные, находятся в клетках экзокарпия, при разрыве стенок клеток кристаллы высыпаются (рис. 1, 11). У *Balduina multiflora* кристаллы крупные, прямоугольные, находятся в клетках мезокарпия, на поверхности семянки проявляются слабо (рис. 1, 12). У этого вида кристаллы обнаружены в че-

шуйках хохолка. Чешуйки крупные, овальные. Кристаллы находятся в клетках в нижней части чешуйки. Они прямоугольные, разного размера, многочисленные, дальше от основания чешуйки одиночные (рис. 1, 13). При сканировании поверхности чешуйки кристаллы не проявляются. У *Helenium aromaticum* кристаллы крупные, тетрагональной формы, с 2 выпуклыми продольными гранями. Кристаллы находятся в клетках экзокарпия, заполняя всю ее полость, на поверхности семянки они хорошо выражены (рис. 1, 14). В семянках *H. autumnale* кристаллы крупные, прямоугольные, находятся в клетках экзокарпия. Они заполняют не всю полость клетки, поэтому их расположение не упорядочено, на поверхности семянки они слабо выражены из-за своих небольших размеров (6 мкм x 3 мкм) и утолщенных радиальных стенок клеток экзокарпия (рис. 1, 15).

В семянках *Gaillardia aristata* кристаллы крупные, прямоугольные, находятся во всех клетках экзокарпия (рис. 2, 1, 2) и эндокарпия (рис. 2, 3). Они заполняют всю полость клетки экзокарпия, расположены под углом к поверхности семянки, образуя чешуйчатый узор. Стенки клеток экзокарпия сильно утолщены, кроме наружных периклиальных стенок. Кристаллы в клетках эндокарпия расположены параллельно оси семянки. Все стенки клеток эндокарпия утолщены, кристаллы на внутренней поверхности перикарпия не проявляются. У этого вида кристаллы имеются в клетках нижней части чешуек хохолка. Чешуйки крупные, овальные. Кристаллы прямоугольные, разного размера, многочисленные, дальше от основания чешуйки одиночные (рис. 2, 4). При сканировании поверхности чешуек кристаллы не проявляются (рис. 2, 5). Клетки наружного ряда мезокарпия *Psilostrophe gnaphalodes* (рис. 2, 6) содержат прямоугольные кристаллы.

Триба *Heliantheae*. В клетках мезокарпия семянки *Bidens frondosa*, наряду с фитомеланом (рис. 2, 7), выявлено нахождение кристаллов оксалата кальция в виде рафид (рис. 2, 8). У семянки *Synedrella nodiflora* в большинстве клеток экзокарпия находятся друзы оксалата кальция (рис. 2, 9).

Триба *Inuleae*. У всех исследованных нами видов трибы (табл.) кристаллы расположены во всех клетках экзокарпия, занимая всю полость (рис. 2, 10, 11, 12, 13), реже только часть полости клетки (*Telekia speciosa*, рис. 2, 14, 15),

при этом расположение кристаллов неупорядоченное. Кристаллы однообразной призматической формы, на срезе они квадратные (рис. 3, 1). Кристаллы можно обнаружить на ранней стадии развития завязи (рис. 3, 2). Клетки экзокарпия имеют тонкие наружные периклиальные стенки, поэтому кристаллы хорошо проявляются на поверхности семянки и их можно увидеть при малом увеличении. Радиальные стенки клеток экзокарпия могут быть утолщены и кристалл погружен в полость клетки (*Dittrichia graveolens*, рис. 3, 3; *Karelinia caspica*, рис. 3, 4). С. Meric (2009), исследуя кристаллы в различных тканях представителей трибы *Inuleae*, указывает длину для призматических кристаллов в пределах 8,70–25,96 мкм. Нами отмечена длина кристаллов в клетках экзокарпия *Carpesium macrocephalum* до 60 мкм (рис. 2, 11).

Триба *Senecioneae*. На поверхности завязи *Gynura aurantiaca* хорошо проявляются друзы (рис. 3, 5), находящиеся в клетках экзокарпия.

Триба *Vernonieae*. Выявлено наличие крупных одиночных кристаллов в наружном ряду клеток мезокарпия у семянки видов *Vernonia baldwinii* (рис. 3, 6, 7), *V. gigantea*. Кристаллоносные клетки толстостенные, их стенки слоистые. На поверхности семянки кристаллы не проявляются. В большинстве клеток карпоподиума семянки *Stokesia laevis* находятся скопления мелких многочисленных кристаллов в виде рыхлых друз (рис. 3, 8, 9).

### Обсуждение

В семянках исследованных видов наиболее часто встречаются одиночные призматические кристаллы и стилоиды оксалата кальция. Реже находятся прямоугольные кристаллы, друзы. Иногда кристаллы, расположенные в экзокарпии, хорошо заметны в сухих семянках без увеличения или при небольшом увеличении (все виды трибы *Inuleae*, *Anacyclus pyrethrum*, *Gaillardia aristata*). В этих таксонах вторичная скульптура поверхности семянки сформирована видимыми кристаллами.

При исследовании семянки растений из семейства Asteraceae у ряда видов кристаллы выявлены нами впервые.

Триба *Anthemideae*. В семянках *Anacyclus pyrethrum* выявлены крупные одиночные кристаллы во всех клетках экзокарпия. На наличие различных кристаллов в перикарпии семянки видов

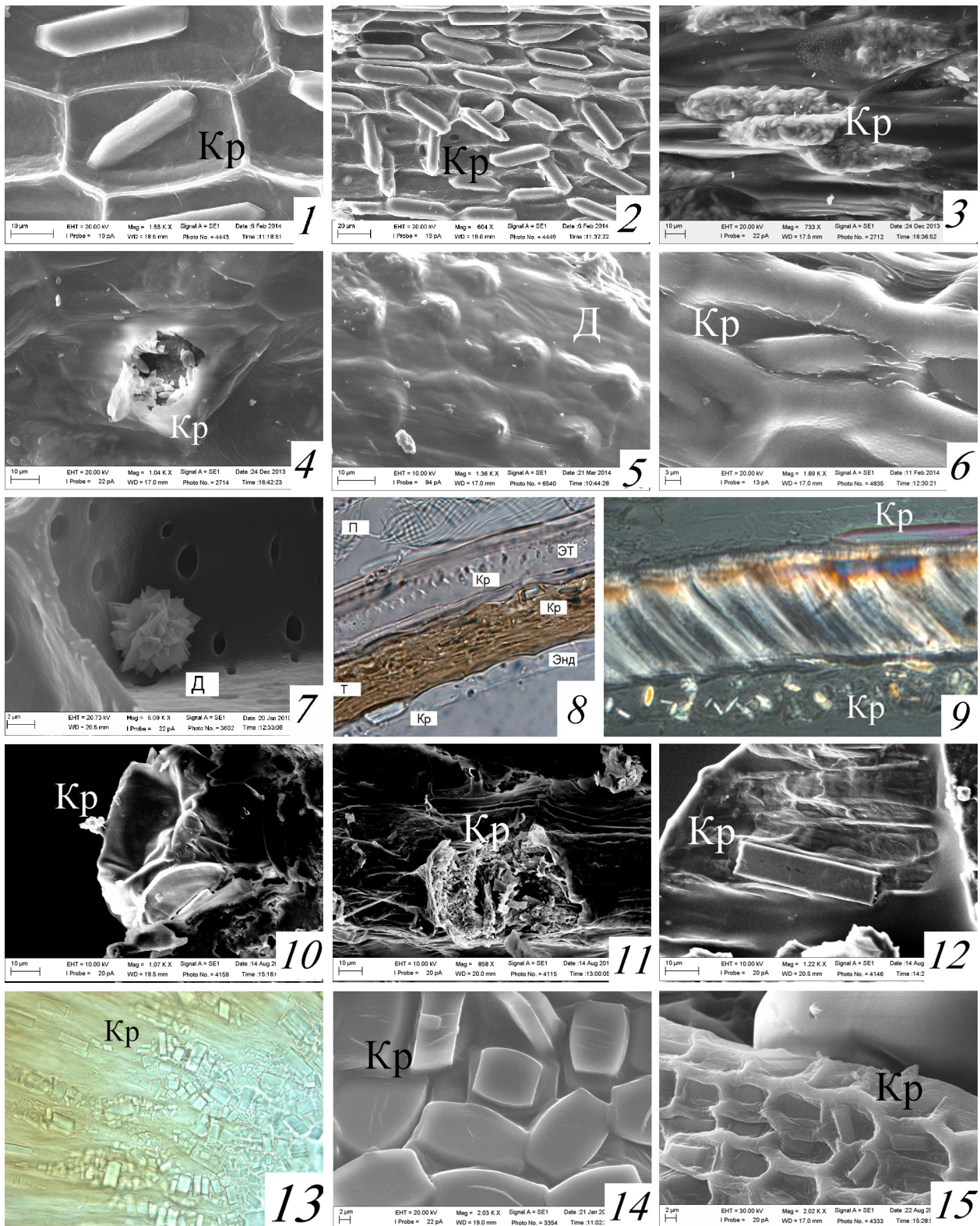


Рис. 1. Кристаллы в семенах видов Asteraceae: 1, 2 – *Anacyclus pyrethrum*; 3, 4 – *Argyranthemum pinnatifidum*; 5 – *Pyrethrum parthenifolium*; 6 – *P. poteriifolium*; 7 – *Tripleurospermum inodorum*; 8 – *Synurus deltoides*; 9 – *Serratula coronata*; 10 – *Baileya multiradiata*; 11 – *B. pleniradiata*; 12, 13 – *Balduina multiflora*; 14 – *Helenium aromaticum*; 15 – *H. autumnale*.

1, 2, 6, 14, 15 — крупные одиночные кристаллы в каждой клетке экзокарпия; 3, 4, 11 — мелкие, многочисленные кристаллы в некоторых клетках экзокарпия; 5 — друзы во всех клетках экзокарпия; 7 — друзы в отдельных клетках мезокарпия; 8, 9 — кристаллы в различных тканях семянки; 10, 12 — крупные прямоугольные одиночные кристаллы в отдельных клетках мезокарпия; 13 — кристаллы в клетках чешуйки хохолка.

Условные обозначения: Д — друза; Кр — кристалл; П — перикарпий; Т — теста; Ф — фитомелан; ЭТ — экзотеста; Энд — эндосперм.

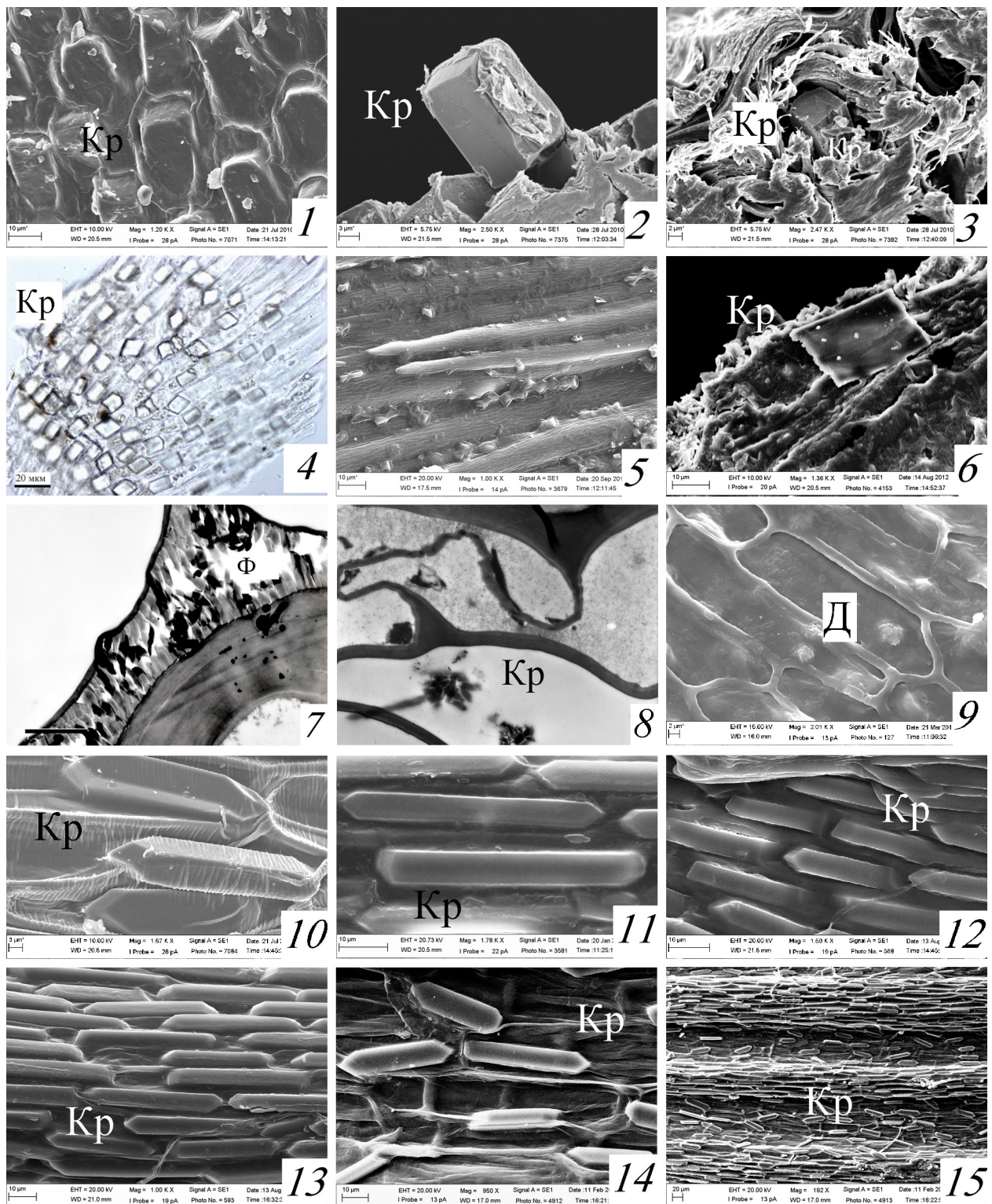


Рис. 2. Кристаллы в семенах видов Asteraceae: 1–5 – *Gaillardia aristata*: 1 – поверхность семянки; 2 – кристалл в клетке экзокарпия; 3 – кристалл в клетке эндокарпия; 4 – кристаллы в клетках чешуйки хохолка; 5 – поверхность чешуйки хохолка; 6 – *Psilostrophe gnaphalodes*, одиночные кристаллы в некоторых клетках мезокарпия; 7, 8 – *Bidens frondosa*: 7 – фитомелан в межклеточном пространстве между гиподермой и склеренхимой; 8 – друзы в клетках мезокарпия; 9 – друзы во всех клетках экзокарпия *Synedrella nodiflora*; 10 – *Vuphtalmum salicifolium*; 11 – *Carpesium macrocephalum*; 12 – *Inula linariifolia*; 13 – *I. salicina*; 14, 15 – *Telekia speciosa*. 10, 11, 12, 13, 14, 15 – по одному кристаллу в каждой клетке экзокарпия.

Условные обозначения: Д – друза; Кр – кристалл; Ф – фитомелан.



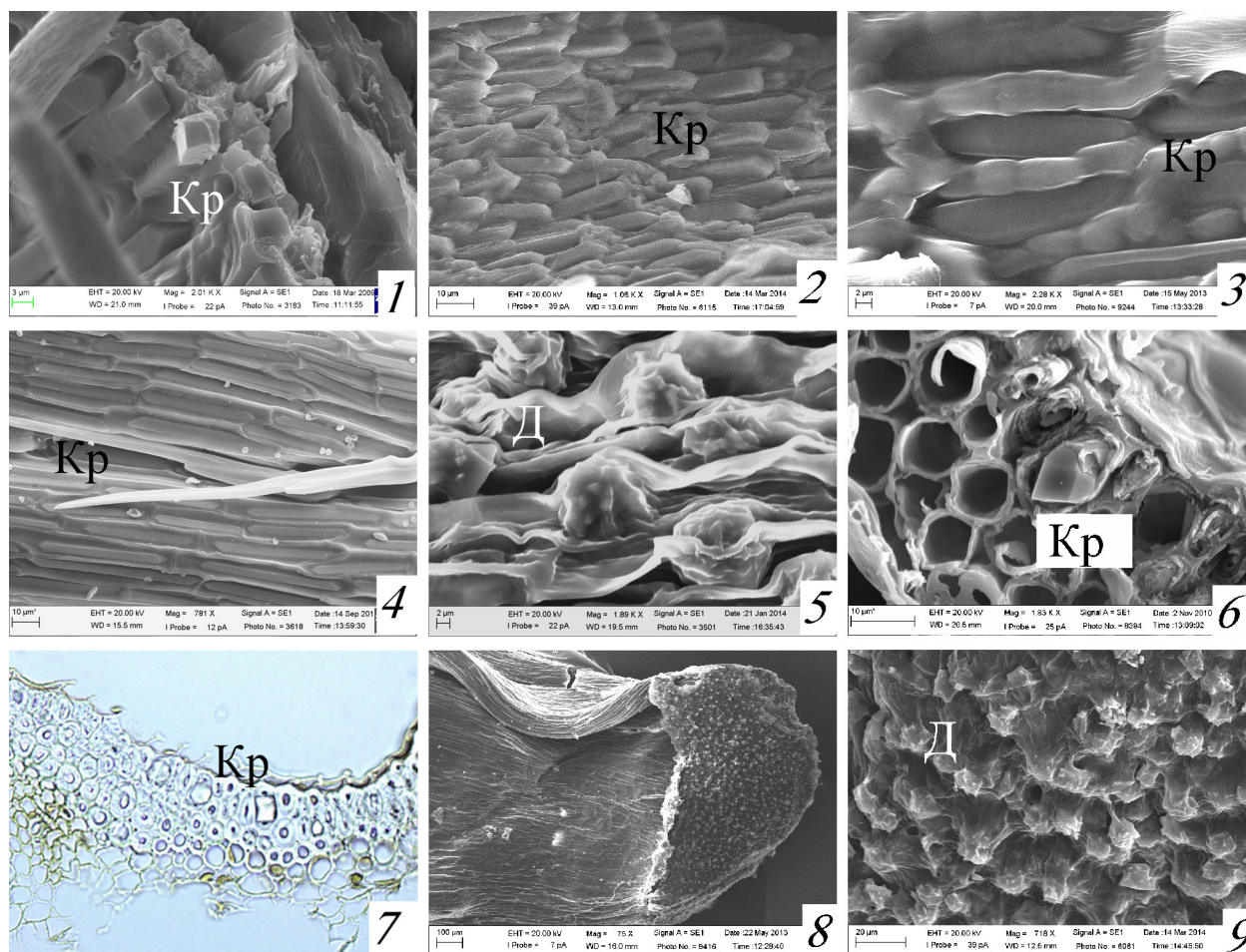


Рис. 3. Кристаллы в семянках видов Asteraceae: 1 – *Inula britannica*, скол семянки; 2 – *I. hirta*, завязь; 3 – *Ditrachia graveolens*, кристаллы в клетках экзокарпия; 4 – *Karelinia caspica*, кристаллы в клетках экзокарпия; 5 – *Gynura aurantiaca*, друзы в клетках экзокарпия; 6, 7 – *Vernonia baldwinii*: 6 – скол семянки, 7 – срез перикарпия; 8, 9 – *Stokesia laevis*: 8 – карпоподиум; 9 – друзы в клетках карпоподиума.

Условные обозначения: Д – друза; Кр – кристалл.

*Anacyclis* указывает М. Källersjö (1985) без уточнения типов кристаллов и места их локализации. В отдельных клетках экзокарпия *Argyranthemum pinnatifidum* находятся скопления мелких призматических кристаллов. Такой тип расположения кристаллов ранее не отмечался в семянках видов трибы.

Триба *Cardueae*. Крупные кристаллы в перикарпии на срезе семянков видов *Cardueae* хорошо наблюдаются при небольшом увеличении ( $\times 15-20$ ). Они чаще всего расположены в клетках внутреннего слоя перикарпия, между клетками перикарпия и тесты, между тестой и эндоспермом, в клетках мезотесты. Е. Häffner (2000) отмечала, что кристаллы щавелевокислого кальция в перикарпии видов *Carduinae* наблюдались только в самых внутренних слоях клеток перикарпия и никогда не встречались в экзокарпии. Это отмечалось нами ранее (Zarembo, Boyko, 2008) и подтверждается результатами данной работы.

В трибе *Helenieae* кристаллы в покровах семени разнообразны по форме и расположению. Наличие хорошо выраженного однорядного слоя клеток эндокарпия в семянках *Gaillardia aristata* и нахождение в его клетках кристаллов приводится впервые. Mukherjee и Nordenstam (2010) для семянков этого вида указывают на присутствие одиночных кристаллов только в зоне мезокарпия. Слой эндокарпия авторы включили в состав тесты как ее экзотесту и не отметили наличие кристаллов в этом слое.

У видов одного рода величина и форма кристаллов могут хорошо различаться. Так, у семянков *Baileya multiradiata* кристаллы крупные, прямоугольные, находятся в клетках мезокарпия, на поверхности семянки слабо проявляются. У семянков *B. pleniradiata* кристаллы мелкие, прямоугольные, многочисленные в клетках экзокарпия, при разрыве стенок клеток кристаллы высыпаются. У семянков *Helenium aromaticum*

кристаллы крупные, сложной формы, находятся в клетках экзокарпия, на поверхности семянки хорошо выражены. В экзокарпии *H. autumnale* кристаллы менее крупные, прямоугольные. У семян *Psilostrophe bakeri* кристаллы мелкие, многочисленные, призматические, у *P. gnaphalodes* – крупные, прямоугольные, одиночные.

Наиболее ярко проявляются кристаллы в семянках видов трибы *Inuleae*. Наличие крупных одиночных кристаллов в клетках экзокарпия было отмечено для семян *Inuleae* рядом исследователей (Boyko, 1999; Hess, 1938; Jana et al., 2013; Meric, 2009; Merxmüller, Grau, 1977; Mukherjee, Nordenstam, 2010; Netolitzky, 1926; Shekhar et al., 2011). S. Mukherjee и B. Nordenstam (2010), исследуя семянки представителей трибы *Inuleae*, отмечают наличие кристаллов у 5 видов из 3 родов и их отсутствие у 20 видов из 12 родов. В.К. Jana et al. (2013) отмечают, что не у всех представителей трибы в экзокарпии имеются кристаллы, например, они отсутствуют у перикарпии *Inula helenium*. Нами кристаллы обнаружены в клетках экзокарпия всех семян исследованных таксонов (20 видов из 9 родов), в том числе у *Inula helenium*. A. Anderberg (1989) отмечает, что наличие единичного кристалла в клетках экзокарпия *Inuleae* неизвестно для видов других триб. К настоящему времени кристаллы, подобные кристаллам семян видов *Inuleae*, указаны для *Aster thomsonii* С.В. Clarke (триба *Astereae*) (Mukherjee, Nordenstam, 2010 ; Mukherjee, Sarkar, 2001) и найдены нами у *Anacyclus pyrethrum*, *Pyrethrum poteriifolium* (триба *Anthemideae*).

О наличии кристаллов в семянках видов из трибы *Senecioneae* известно из ряда работ. P. Pelsner et al. (2004) используют литературные данные (Drury, Watson, 1965; Nordenstam, 1977, 1978; Vincent, Getliffe, 1992, цит. по: Pelsner et al., 2004) по наличию и строению кристаллов щавелевокислого кальция в клетках перикарпия семян видов *Senecio* наряду с другими морфологическими признаками, для установления возможности идентификации монофилетических групп рода. Нами выявлены друзы в клетках завязи *Gynura aurantiaca*.

В трибе *Vernonieae* выявлено наличие крупных одиночных кристаллов в наружном ряду клеток мезокарпия у семян видов *Vernonia baldwinii* и *V. gigantea*. Кристаллоносные клетки толстостенные, их стенки слоистые. На поверхности семян кристаллы не проявляются. Впервые выявлены друзы в клетках карпоподу-

ма (*Stokesia laevis*). M. Martins и D. Oliveira (2007) при анатомическом исследовании семян *Vernonia brevifolia* Less. и *V. herbacea* (Vell.) Rusby отмечают наличие крупных кристаллов в наружных рядах клеток мезокарпия, у *V. herbacea* показано нахождение кристаллов оксалата кальция в клетках карпоподума.

С. Meric и F. Dane (2004) установили наличие кристаллов в различных частях цветков у представителей трибы *Heliantheae* (*Helianthus annuum*, *H. tuberosus*) и отметили их отсутствие в стенках завязи. Ранее H. Robinson и R. King (1977) указали на наличие фитомелана в перикарпии видов трибы *Eupatorieae* и подчеркнули, что кристаллы оксалата кальция отсутствуют в стенках семян видов этой трибы. Mukherjee и Nordenstam (2010) исследовали наличие кристаллов оксалата кальция в завязи и зрелых семянках у 141 вида из 93 родов, принадлежащих 19 трибам из 4 подсемейств *Asteraceae*. Они сделали вывод, что формирование кристаллов может быть антагонистическим к формированию фитомелана, потому что все исследованные таксоны, имеющие слой фитомелана в перикарпии (представители *Heliantheae* s. l.), не содержат кристаллов. Они предложили вариант вероятного направления эволюционного развития сложноцветных: 1) отсутствие кристаллов оксалата кальция в зрелой семянке у таксонов, не содержащих фитомелан, принято как примитивное состояние; 2) присутствие кристаллов без фитомелана является эволюционным шагом в развитии таксонов; 3) отсутствие кристаллов оксалата кальция в присутствии фитомелана присуще таксонам, находящимся на вершине эволюции *Asteraceae*, так как эти таксоны рассматриваются как принадлежащие наиболее продвинутой линии развития в семействе (Bremer, 1994; Kadereit, Jeffrey, 2007).

Нами, наряду с фитомеланом, в клетках мезокарпия семян *Bidens* выявлено нахождение оксалата кальция в виде рафид. В семянках *Synedrella nodiflora* выявлены друзы оксалата кальция в клетках экзокарпия. Мы считаем, что нельзя связывать наличие в полостях клеток семян видов сложноцветных кристаллов оксалата кальция (соль щавелевой кислоты) с присутствием фитомелана (органическое соединение полифенольной природы), который расположен в межклеточном пространстве между клетками гиподермы и склеренхимы. Мы полагаем, что наличие кристаллов в тканях семян – естественный процесс в жизненном цикле растения.

Появление фитомелана и крупных единичных кристаллов в экзокарпии возникло параллельно для выполнения некоторых сходных функций (например, защита от насекомых, от ультрафиолетового излучения).

Результаты исследования и анализ литературных данных приводят к выводу, что строение и распределение кристаллов в тканях семянки являются постоянными для вида. Это указывает, что присутствие кристаллов, их морфология и распределение в семянках видов находятся под

генетическим контролем (Ilarslan et al., 2001; Franceschi, Nakata, 2005) являясь важным таксономическим признаком для представителей семейства Asteraceae.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность П.Г. Горовому за помощь в подготовке статьи, Д.В. Фомину (Институт биологии моря ДВО РАН) за помощь в работе на микроскопах Дальневосточного центра электронной микроскопии.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Anderberg A.** Phylogeny and reclassification of the tribe *Inuleae* (Asteraceae) // Canadian Journal of Botany, 1989. – Vol. 67. – P. 2277–2296.
- Boyko E.V.** Carpological study of the representatives of the tribe *Inuleae* (Asteraceae) of the Russian Far East // Proc. Pacific Sci. Congress. – Sydney, 1999. – P. 75.
- Boyko E.V.** Trichomes of achenes of Asteraceae. I. Covering hairs // Turczaninowia, 2011. – Vol. 14, No 2. – P. 130–144 [in Russian]. (**Бойко Э.В.** Трихомы семянков видов Asteraceae. I. Кроющие волоски // Turczaninowia, 2011. – Т. 14, № 2. – С. 130–144).
- Bremer K.** Tribal interrelationships of the Asteraceae // Cladistics, 1987. – Vol. 3. – P. 210–253.
- Bremer K.** Asteraceae: Cladistics and Classification. – Portland (Oregon): Timber Press, 1994. – 752 p.
- Dormer K.J.** The crystals in the ovaries of certain Compositae // Annals of Botany (London), 1961. – Vol. 25. – P. 241–254.
- Franceschi V.R., Nakata P.A.** Calcium oxalate in plants: formation and function // Annual Review of Plant Biology, 2005. – Vol. 56, No 1. – P. 41–71.
- Häffner E.** On the phylogeny of the subtribe *Carduinae* (tribe *Cardueae*, Compositae) // Englera, 2000. – Vol. 21. – P. 1–208.
- Hess R.** Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen // Botanische Jahrbücher für Systematic, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 1938. – Bd. 68. – S. 435–496.
- Ilarslan H., Palmer R.G., Horner H.T.** Calcium oxalate crystals in developing seeds of soybean // Annals of Botany (London), 2001. – Vol. 88. P. – 243–257.
- Jana B.K., Bar R., Mukherjee S.K.** Cypselar morphology and anatomy of five species of the tribe *Inuleae*-Asteraceae // International Journal of Pharma and Bio Sciences, 2013. – Vol. 4, No 1(b). – P. 911–919.
- Kadereit J.W., Jeffrey C.** The families and genera of vascular plants // K. Kubitzki (ed.). – Vol. 8. Flowering plants. Eudicots, Asterales. – Heidelberg, Berlin: Springer, 2007. – 647 p.
- Källersjö M.** Fruit structure and generic delimitation of *Athanasia* (Asteraceae-*Anthemideae*) and related South African genera // Nordic Journal of Botany, 1985. – Vol. 5, No 6. – P. 527–542.
- Martins M.A.G., Oliveira D.M.T.** Morfoanatomia comparada dos frutos em desenvolvimento de *Vernonia brevifolia* Less. e *V. herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae) // Revista Brasileira de Botânica, 2007. – Vol. 30, No 1. – P. 101–112.
- Meric C.** Calcium oxalate crystals in some species of the tribe *Inuleae* (Asteraceae) // Acta Biologica Cracoviensia, ser. Bot., 2009. – Vol. 51, No 1. – P. 105–110.
- Meric C., Dane F.** Calcium oxalate crystals in floral organs of *Helianthus annuus* L. and *H. tuberosus* L. (Asteraceae) // Acta Biologica Szegediensis, 2004. – Vol. 48. – P. 19–23.
- Merxmüller H., Grau J.** Fruchtanatomische Untersuchungen in der *Inula*-Gruppe (Asteraceae) // Publications of the Cairo University Herbarium, 1977. – No 7–8. – S. 9–20.
- Mukherjee S.K., Nordenstam B.** Distribution of calcium oxalate crystals in the cypselar walls in some members of the *Compositae* and their taxonomic significance // Compositae Newsletter, 2010. – No 48. – P. 63–88.
- Mukherjee S.K., Sarkar A.** Morphology and structure of cypselas in thirteen species of the tribe *Astereae* (Asteraceae) // Phytomorphology, 2001. – Vol. 51, No 1. – P. 17–26.
- Namba T., Kubo M., Mikage M.** Studies on the medicinal resources from Taiwan (4) // Journal of Japanese Botany, 1975. – Vol. 50, No 6. – P. 180–189.
- Netolitzky F.** Die Anatomie der Angiospermen-Samen // K. Lindsbauer. Handbuch des Pflanzen-anatomie. – Berlin, 1926. – Bd. 10. – 364 S.
- Pelser P.B., van den Hof K., Gravendeel B., van der Meijden R.** The systematic value of morphological characters in *Senecio* sect. *Jacobaea* (Asteraceae) // Systematic Botany, 2004. – Vol. 29. – P. 790–805.

---

**Robinson H., King R.M.** *Eupatorieae* – systematic review / V.H. Heywood, J.B. Harborne, B.L. Turner (eds.). The biology and chemistry of the Compositae. – London: Acad. Press, 1977. – Vol. 1. – P. 437–485.

**Scurfield G., Michell A.J., Silva S.R.** Crystals in woody stems // Botanical Journal of the Linnean Society, 1973. – Vol. 66. – P. 277–289.

**Shekhar Sh., Pandey A.K., Anderberg A.A.** Cypsela morphology and anatomy in some genera formerly placed in *Inula* (Asteraceae: *Inuleae* – *Inulinae*) // Rheedeia, 2011. – Vol. 21, No 1. – P. 13–22.

**Singh R.P., Pandey A.K.** Development and structure of seeds and fruits in Compositae–*Cynareae* // Phytomorphology, 1984. – Vol. 34. – P. 1–10.

**Solbrig O.T.** Subfamilial nomenclature of Compositae // Taxon, 1963. – Vol. 12. – P. 229–235.

**Tscherneva O.V., Shurukhina E.A.** Analysis of the anatomical structures of covers achene of the genus *Cousinia* Cass. (Asteraceae) // Bot. Zhurn., 1979. – Vol. 64, No 12. – P. 1738–1749 [in Russian]. **Чернева О.В., Шурухина Е.А.** Анализ анатомических структур покровов семянки рода кузиния *Cousinia* Cass. (Asteraceae) // Бот. журн., 1979. – Т. 64, № 12. – С. 1738–1749.

**Zarembo E.V., Boyko E.V.** Carpology of East Asian *Cardueae* (Asteraceae) // Anales del Jardín Botánico de Madrid, 2008. – Vol. 65, No 1. – P. 129–134.