

УДК 633.8:58

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЛОДОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ SYMPHYTUM L.

Н.М. НАЙДА

(Кафедра ботаники)

В статье представлены результаты изучения морфолого-анатомического строения плодов 6 видов окопника. Показано, что зремы в пределах рода морфологически неоднородны: по форме, цвету, характеру поверхности, форме зубцов кольца прикрепления и количественным показателям. Структура перикарпия и семенной кожуры у разных видов имеют большое сходство. Отличительными признаками видов могут служить особенности наружной эпидермы перикарпия.

Виды рода окопник *Symphytum* L. сем. бурачниковые *Boaginataeae* привлекают внимание исследователей благодаря своим полезным свойствам: кормовым, медоносным, перганосным, лекарственным и декоративным [4, 5, 7, 9—12, 16]. Введение окопника в культуру и расширение под ним площадей затруднены недостатком посевного материала. В связи с этим изучение морфологии и анатомии плодов и семян представляет теоретический и практический интерес.

Имеющиеся в литературе сведения касаются в основном морфологии плодов [1—3, 6, 16—18]. Анатомо-карпологическая харак-

теристика окопника лекарственного дана в [15]. Несмотря на это, данные о внутренней структуре плода и семени видов окопника носят фрагментарный характер, многие вопросы не могут считаться решенными и нуждаются в уточнении.

В настоящем сообщении приведены результаты изучения морфолого-анатомического строения плодов у представителей рода окопник.

Методика

Исследованы плоды образцов из разных географических зон 6 видов этого рода из коллекции Павловской опытной станции

Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР): о.лекарственный *S.officinale* L., образцы 115 — из Польши, 130 — из Венгрии, 20 — из Ленинградской области, 28 — из Японии; о.карпатский *S.sagmaticum* Frolov, образец 129 — из Румынии; о.донской *S.tanaicensis* Stev., образец 17 — из Ленинградской области; о.гибридный *S. x uplandicum* Nym., образцы 51 и 22 — из Ленинградской области, 16 — из Кабардино-Балкарии; о.жесткий *S.asperum* Lerech., образцы 15 — из Кабардино-Балкарии, 18 — из Англии, 19 — из Румынии, 21 — из Германии, 194 — из Франции; о.кавказский *S.caucasicum* Vieb. И-0125882.

Для изучения анатомического строения плодов образцы фиксировали в разные фазы зрелости в ацетоалкоголе. Для размягчения сухих плодов использовали смесь этилового спирта, глицерина и воды (1:1:1). Срезы готовили от руки и обрабатывали по общепринятой методике приготовления постоянных препаратов [14]. Учитывали такие морфологические признаки плодов и семян, как размеры (длина, ширина), форма, цвет, характер придатка. Рисунки делали с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты

Известно, что у окопника плод относят к дробным и называют ценобием. Он состоит не из двух (по числу плодолистиков), а из четырех полумерикарпиев — эремов [2]. Распадение ценобия происходит септицидно по линии между двумя плодолистиками, а

также по дополнительной перегородке, перпендикулярной к последней, и в поперечно-кольцевом направлении. Эремы прикреплены к карпобазису кольцом. Карпобазис у окопника вогнутый в виде чаши. Кольцо прикрепления несет зубцы, форма которых различается у видов. По мере подсыхания зубцы загибаются внутрь. Из кольца прикрепления выставляется сочный придаток, который часто называют карункулой. Следует сказать, что до настоящего времени в использовании морфологических терминов, касающихся присемянников, нет единого мнения, это часто приводит к противоречиям. Присемянник, или ариллус, — сочный мясистый вырост — возникает из разных частей семязачатка, в связи с этим в отечественной и зарубежной литературе существует целый ряд определенных терминов (ариллус истинный, ариллоид, ариллодий, карункула, строфиоль), обозначающих местоположение и ткань, из которых они возникают [13, 19, 22]. Одни авторы классифицируют по способу их прикрепления и развития, а также происхождению и гистогенезу [3, 13, 22, 23]. Другие предпочитают использовать термин «ариллус» в более общем смысле, сомневаясь в целесообразности морфологических разграничений [21]. Для всех мясистых и съедобных частей семян, распространяемых муравьями, был введен термин «элайосом» [24].

Элайосомы легко отделяются от остального семени, само семя в пищу муравьями не употребляется. Цвет элайосом белый или желтый, их структура и развитие опи-

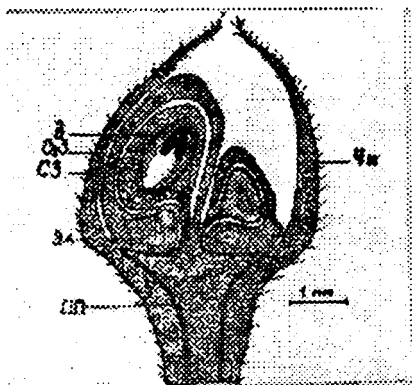


Рис. 1. Продольный срез ценобия *S. officinale* L., образец 130 (фрагмент).

Чш — чашечка, З — зародыш, СтЗ — стенка завязи, СЗ — семязачаток, Эл — ткань элайосома. ПП — проводящий пучок.

саны Bresinsky [20]. По данным этого автора, муравьев привлекает ненасыщенная жирная кислота рицинолид, кроме того, элайосом содержит белки, липиды, крахмал, витамины.

Наши исследования показали, что у окопника ткань придатка возникает из клеток основания завязи. Первые деления первичного ядра эндосперма совпадают с появлением в основании завязи вытянутых клеток, отличающихся от окружающих. Когда в семязачатке формируется шаровидный зародыш и на более поздних этапах его развития, ткань придатка уже хорошо просматрива-

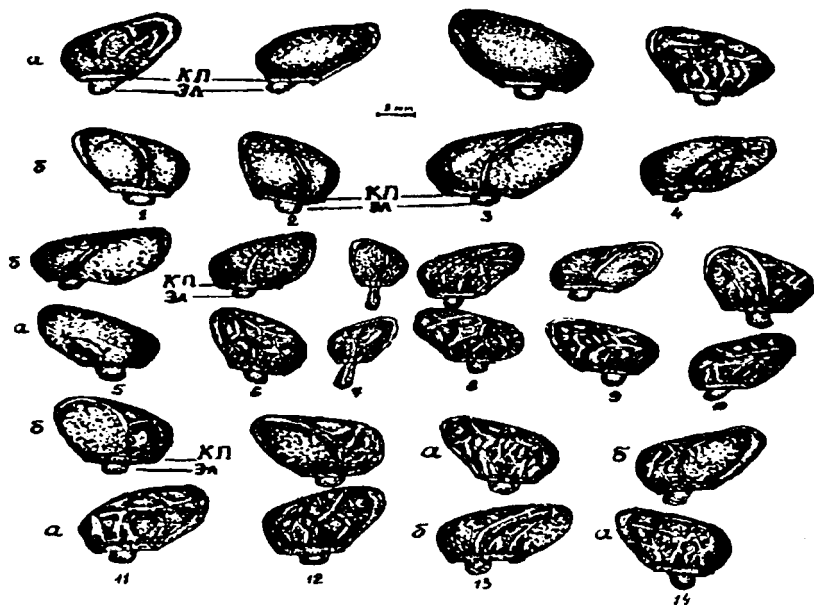


Рис. 2. Морфология эремов видов *Symphytum* L.

а — наружная сторона эрема, б — внутренняя сторона эрема, Эл — элайосом, КП — кольцо прикрепления; 1—4 — *S. officinale* L., образцы 115, 130, 28, 20; 5 — *S. carpaticum* Frolov, образец 129; 6 — *S. tanaicense* Stev., образец 17; 7 — *S. caucasicum* Bieb.; 8—10 — *S. x uplandicum* Nym., образцы 51, 22, 16; 11—14 — *S. asperum* Lepech., образцы 15, 18, 19, 21.

ется на срезах (рис. 1). Между тканью придатка и брюшной частью семязачатка имеется полость, как и между всем семязачатком и завязью. К моменту созревания плода перикарпий плотно прилегает к семенной коже в спинной части зрема, а ткань придатка — к брюшной стороне семязачатка. В связи с тем, что придаток семени окопника располагается в области фуникулуса, имеет гинобазическое происхождение, не сростается с семенной кожурой, а прилегает к ней, он больше подпадает под признаки истинного ариллуса. Однако мы, как и Р.Е. Левина [8], предпочитаем использовать термин «элайосом».

Так как ценобий быстро распадается, основное внимание мы уделяли изучению полумерикарпиев. Они неравнобокие, наружными сторонами соприкасаются зремы, образованные соседними плодolistиками. Внутренними сторонами обращены друг к другу зремы одного плодolistика (наружная и внутренняя стороны показаны на рис. 2). У всех изученных видов окопника морфология зремов, перикарпий и спермодерма имеют сходное строение, однако прослеживаются качественные и количественные различия.

Окопник лекарственный. Зремы у образцов этого вида горизонтально-косойцевидные, полусогнутые, черные или темно-коричневые, блестящие. Поверхность гладкая у образцов 115, 130, 28 или зернистая — у образца 20.

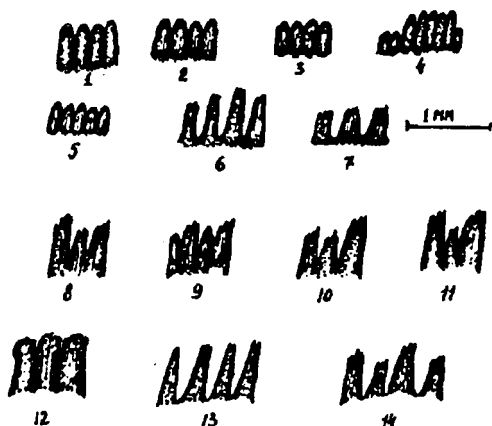


Рис. 3. Форма зубов кольца прикрепления зремов видов *Symphytum* L.

1—4 — *S. officinale* L., образцы 115, 130, 28, 20; 5 — *S. carpaticum* Frolov, образец 129; 6 — *S. caucasicum* Bieb.; 7 — *S. tanaicense* Stev., образец 17; 8—11 — *S. asperum* Lepech., образцы 15, 18, 19, 21; 12—14 — *S. x uplandicum* Nym., образцы 51, 22, 16.

Элайосом прямой или слегка отогнут назад (рис. 2). Длина зремов колеблется от 3,05 до 4,64 мм, высота — 3,02—4,06 мм, масса одного зрема — 9,51—12,61 мг, масса семени — 5,03—9,11 мг (таблица). Кольцо прикрепления хорошо выражено, зубы одинаковой высоты, округлые (рис. 3). Функцию защиты зародыша семени выполняет сухой перикарпий. Толщина перикарпия составляет 142,7—227,2 мкм, в нем можно различить наружную и внутреннюю эпидермы, мезокарпий (рис. 4). Для видов окопника характерна мощная наружная эпидерма, окрашенная в коричневый цвет. Она покрыта гладкой кутикулой у образцов 115, 130, 28, скульптурной — у образца 20. Клетки эпидермы высокие, колонковидные, боковые стенки волнообразно утолщены. Мезокарпий состоит из тангентально вытянутых клеток с утол-

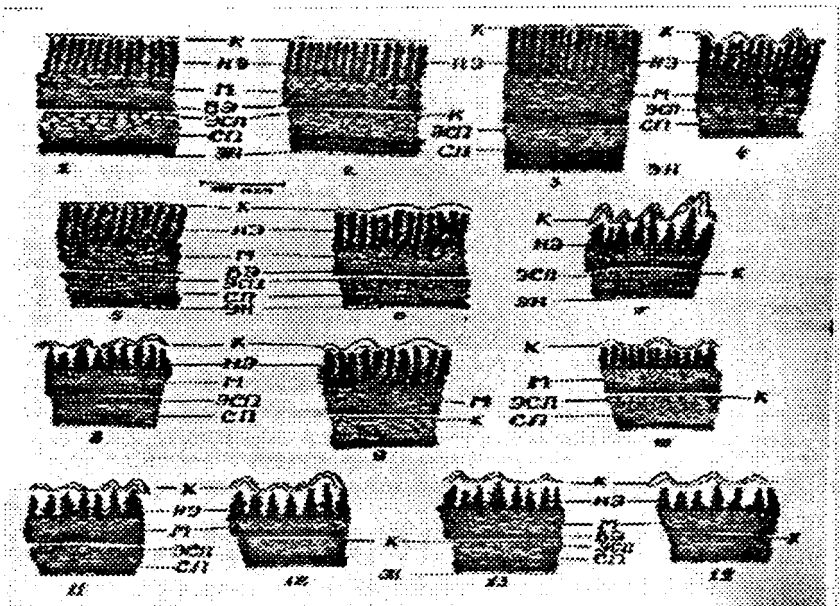


Рис. 4. Фрагменты перикарпия и спермодермы в спинной части зрема у видов *Symphytum* L.

К — кутикула, НЭ — наружная эпидерма, М — мезокарпий, ВЭ — внутренняя эпидерма, ЭСП — эпидерма спермодермы, СП — спермодерма, ЭН — эндосперм;

1—4 — *S. officinale* L., образцы 115, 130, 28, 20; 5 — *S. carpathicum* Frolov, образец 129; 6 — *S. tanaicense* Stev., образец 17; 7—10 — *S. x uplandicum* Nym., образцы 51, 22, 16; 11—14 — *S. asperum* Lepech., образцы 15, 18, 19, 21.

шенными оболочками. Верхние 2—4 слоя клеток сдавлены, но имеют просветы. Нижние слои и клетки внутренней эпидермы облитерированы и почти не просматриваются.

Зрем не вскрывается, семя, не освобождаясь из перикарпия, опадает с растения. Защитная функция околоплодника сохраняется до прорастания семени. Зародыш в зрелом семени занимает всю полость (рис. 5). На продольном срезе хорошо видны дифференцированные корневая меристема и апикальная меристема побега. В семядолях выделяются удлиненные клетки прокамбия. Клетки се-

мядолей содержат крупные крахмальные зерна. Семенная кожура — спермодерма — тонкая, кожистая и формируется из одного многослойного интегумента семязачатка. Она состоит из эпидермы, покрытой кутикулой, и 11—15 слоев паренхимных клеток. Внутренние слои клеток сдавлены, полости щелевидные или совсем не просматриваются. Остатки эндосперма обнаруживаются в виде светлых тонкостенных клеток.

Окопник карпатский имеет изогнутые, треугольные, почти черные, блестящие зремы (рис. 2). Длина их достигает 3,57 мм, высота — 3,83 мм, масса одного зре-

Морфологические показатели эремов видов *Synphyllum* L.

№ ката-лога ВИР	Размер эрема, мм		Масса, мг X ± S _x		Толщина перикарпия, мкм	Число рядов клеток		Характер поверхности эремов	Цвет	
	длина	высота	эрем	семя		мезо-карпий	спермо-дерма			
115	3,54±0,09	3,04±0,08	10,91±0,2	5,43±0,1	168,4±6,4	11—14	11—14	Блестящая	Черный	
130	3,05±0,08	3,02±0,08	9,51±0,2	5,03±0,1	156,2±3,7	11—14	11—14	Блестящая	Черный	
28	4,64±0,09	4,06±0,08	12,61±0,2	9,11±0,2	227,2±8,1	13—16	13—16	Блестящая	Черный	
20	3,12±0,08	4,03±0,08	11,02±0,2	7,21±0,2	142,7±2,7	10—14	10—14	Матовая	Коричневый	
129	3,57±0,08	3,83±0,08	11,20±0,2	6,31±0,1	156,2±3,5	11—14	11—15	Блестящая	Черный	
17	2,95±0,07	3,05±0,08	8,81±0,2	5,04±0,1	152,1±2,4	9—13	11—14	Матовая	Коричневый	
15	3,31±0,08	2,92±0,08	8,83±0,1	5,71±0,1	103,4±2,5	5—7	12—15	Матовая	Коричневый	
18	3,14±0,08	3,52±0,08	10,80±0,1	5,82±0,1	113,6±2,3	8—9	12—15	Матовая	Коричневый	
19	3,84±0,08	3,13±0,08	10,95±0,1	6,23±0,1	102,5±1,9	5—7	12—15	Матовая	Коричневый	
21	3,07±0,08	3,15±0,08	10,15±0,2	5,02±0,1	113,6±2,4	6—8	12—15	Матовая	Коричневый	
194	4,50±0,08	3,88±0,08	15,12±0,2	10,15±0,1	175,0±1,9	13—16	13—16	Блестящая	Черный	
22	3,22±0,08	3,07±0,08	8,05±0,1	5,42±0,1	103,5±2,0	5—7	10—13	Матовая	Коричневый	
51	3,51±0,08	3,25±0,08	8,74±0,1	5,92±0,1	106,5±2,1	5—7	10—13	Матовая	Коричневый	
16	3,22±0,08	3,88±0,08	10,43±0,1	5,61±0,1	153,3±3,9	7—8	13—14	Матовая	Коричневый	
И-012	5882	2,01±0,08	2,52±0,07	3,85±0,05	2,50±0,05	91,5±1,8	5—6	8—10	Матовая	Коричневый

S. officinale L.

S. carpaticum Frolov

S. tanaicense Stev.

S. asperum Lepesh.

S. uplandicum Nym.

S. caucasicum Bieb.

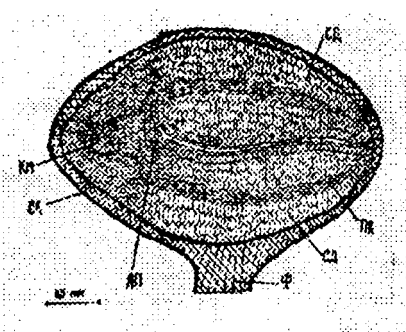


Рис. 5. Продольный срез семени *S. officinale* L., образец 130.

АП — апекс побега, КМ — корневая меристема, СД — семядоли, СК — семенная кожура, Ф — фуникулус.

ма — 11,01 мг (таблица). Элайосом отогнут назад, кольцо прикрепления слабо выражено, зубцы равновысокие округлые (рис. 3). Толщина перикарпия составляет 156,2 мкм, кутикула гладкая (рис. 4). Наружная эпидерма мощная, клетки лигнифицированы, боковые стенки волнообразно утолщены, характер утолщения аналогичен олекарственному. Частично свою структуру сохраняют клетки верхних слоев мезокарпия, внутренние слои и внутренняя эпидерма облитерируются, образуя бесструктурную темно-коричневую пленку.

Семя окарпатского яйцевидное, коричневое, с ровной поверхностью. Узкая часть семени поднята вверх по отношению к придатку. Микропиле не просматривается, фуникулус не отпадает (рис. 6). Масса семени — 6,31 мг. Спермодерма не дифференцирована, ее клетки сдавлены в зрелых семенах и плохо видны на препаратах (рис. 4, таблица).

Окопник донской. Эремы у это-

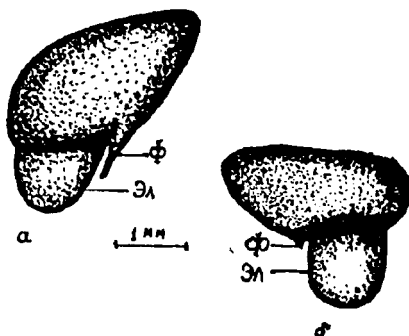


Рис. 6. Незрелое семя (перикарпий удален).

а — *S. carpathicum* Frolov, образец 129; б — *S. tanaicense* Stev., образец 17; ЭЛ — элайосом; Ф — фуникулус.

го вида яйцевидные, коричневые, матовые, элайосом слегка отогнут назад или прямой (рис. 2). Боковые стенки наружной эпидермы перикарпия имеют утолщения (рис. 4). Кутикула наружной эпидермы скульптурная. Мезокарпий представлен 9—13 слоями клеток, на препаратах видны только 2—3 верхних слоя клеток, остальные слои вместе с внутренней эпидермой сильно сдавлены (рис. 4, таблица). Семя почти яйцевидное, коричневое, с ровной поверхностью, расположено к придатку под прямым углом (рис. 6). Масса семени — 5,04 мг. Спермодерма тонкая, кожистая, не дифференцирована. Эпидерма покрыта кутикулой. Внутренние слои клеток спермодермы сдавлены (рис. 4).

Окопник жесткий формирует яйцевидные, коричневые с матовой крупнозернистой поверхностью эремы (рис. 2). Зубцы кольца прикрепления разной высоты с мелкими зубчиками по краю (рис. 3, 7). Длина эремов —

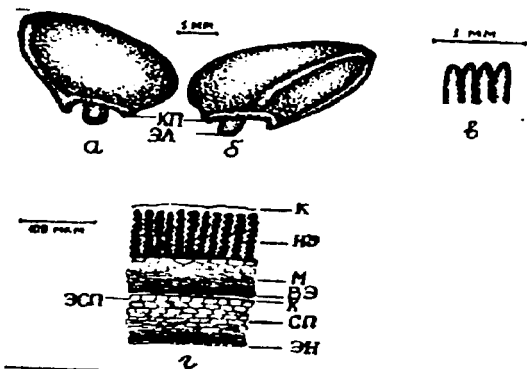


Рис. 7. Морфолого-анатомическое строение эремов *S. asperum* Lerech., образец 194.

a — наружная сторона эрема, *b* — внутренняя сторона эрема, *c* — форма зубцов кольца прикрепления, *d* — фрагмент перикарпия и спермодермы (остальные обозначения те же, что на рис. 4).

3,07—3,84 мм, высота — от 2,92 до 3,52 мм, масса — 8,73—10,95 мг (таблица). Толщина перикарпия — 102,5—113,6 мкм. У наружной эпидермы перикарпия сильно утолщены наружные и боковые стенки клеток. Боковые утолщения волнообразные неравномерные, возрастающие к поверхности эпидермы (рис. 4, 7). Кутикула перикарпия скульптурная, высокая в виде конусов с широкими основаниями. Мезокарпий состоит из 5—9 слоев клеток. Спермодерма не дифференцирована, эпидерма в зрелых семенах слабо выражена. Клетки мезокарпия и спермодермы сильно облитерированы и не просматриваются (рис. 4, 7).

Окопник гибридный образует яйцевидные, коричневые эремы с зернистой поверхностью (рис. 2). Длина эремов — 3,22—3,51 мм, высота — 3,07—3,88 мм, масса — от 8,05 мг до 10,43 мг (таблица). Зубцы кольца прикрепления с мелкими зубчиками по краю, ши-

рокие — у образца 51, сужающиеся кверху — у образца 22, равновысокие — у образца 16 (рис. 3). Придаток прямой. Кутикула перикарпия скульптурная. Боковые стенки клеток наружной эпидермы волнообразно утолщены. Мезокарпий состоит из 5—8 слоев клеток. Семенная кожура слабо дифференцирована, имеет эпидерму, которая просматривается на срезах (рис. 4).

Окопник кавказский имеет почти прямые светло-коричневые матовые сетчато-морщинистой поверхностью эремы (рис. 2). Кольцо прикрепления несет зубцы почти одинаковой высоты с мелкими зубчиками по краю и выемками (рис. 3). Длина эремов — 2,01 мм, высота — 2,52 мм, масса — 3,85 мг, масса семени — 2,50 мг (таблица). Толщина перикарпия 91,5 мкм. Кутикула высокая скульптурная. Клетки наружной эпидермы высокие колонковидные, боковые стенки волнообразно утолщены, характер утолщения сходен с о. жестким. Мезокарпий состоит из 5—6 слоев клеток, которые в зрелых плодах почти не просматриваются. В составе спермодермы — эпидерма с кутикулой и 8—10 рядов паренхимных клеток, которые также сильно сдавлены (рис. 4).

Обсуждение результатов

Изучение перикарпия показало, что его мощность меняется в пределах эрема. Так, в спинной части он более тонкий, число рядов клеток меньше и сдавлены они силь-

нее. В брюшной части зрема слоев клеток больше, они имеют щелевидные полости и перикарпий в конечном итоге более толстый. Мы полагаем, что толщина перикарпия и число слоев клеток мезокарпия как диагностические признаки трудно уловимы и поэтому не всегда надежны. Эремы, только что упавшие с материнского растения, имеют более толстый перикарпий и спермодерму. При высыхании плода происходит сильное уплощение и сжатие клеток. Границы между ними становятся трудноразличимы.

Сравнение анатомического строения и морфологии эремов показало, что в коллекции ВИР среди образцов олекарственного резко выделяется образец 20 (Ленинградская обл.). Его эремы имеют светло-коричневую окраску и сетчато-морщинистую поверхность, обусловленную скульптурной кутикулой. Клетки наружной эпидермы по характеру утолщения отличаются от других образцов этого вида. Принадлежность этого образца к олекарственному вызывает сомнение и требует уточнения.

Окопник карпатский был выделен Ю.М. Фроловым [18] из олекарственного в самостоятельный вид на основании таких признаков, как окраска венчика, особенности формы цветка и эремов, неветвящийся стебель. Мы полагаем, что видовая самостоятельность о.карпатского — вопрос дискуссионный. Наше сравнительно-анатомическое изучение показало полное сходство перикарпия и семенной кожурой о.карпатского и олекарственного. А различия по морфологии плодов между этими видами не всегда четкие.

У образцов о.жесткого имеют сходный характер кутикула и наружная эпидерма перикарпия, за исключением образца 194 (Франция) (рис. 7). Последний отличается по морфологии и анатомическому строению эремов от образцов о.жесткого и в то же время имеет полное сходство по этим признакам с олекарственным. Принимая во внимание сходную морфологию вегетативных органов, цветков, эремов, анатомическое строение перикарпия и семенной кожурой, а также наличие двух поколений репродуктивных полурозеточных побегов за вегетацию, мы считаем целесообразным образец 194 о.жесткого отнести к виду олекарственный. Образцы гибридного вида *S. x uplandicum* по морфологии и структуре эремов сходны с о.жестким.

Заклочение

Таким образом, у представителей рода *Symphytum* L. в коллекции ВИР эремы морфологически неоднородны: по форме, цвету, характеру зубцов кольца прикрепления и количественным показателям. Структура перикарпия и семенной кожурой более консервативна. Перикарпий включает наружную эпидерму с кутикулой, мезокарпий и внутреннюю эпидерму. Выявлена значительная вариабельность характера кутикулы и наружной эпидермы перикарпия, которые, по нашему мнению, могут служить отличительными признаками видов. Спермодерма не дифференцирована и таксономического значения не имеет.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артюшенко З.Т., Коновалов И.Н. Морфология плодов типа

- орех и орешек. — *Тр. бот. ин-та АН СССР*. Сер. 7, 1951, вып. 2, с. 170—192. — 2. *Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. — 3. *Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Наука, 1990. — 4. *Астахов И.И.* Окопник — кормовое и медоносное растение. — *Корм. база*, № 3, 1950, с. 60—61. — 5. *Вавилов П.П., Кондратьев А.А.* Новые кормовые культуры. М.: Колос, 1975. — 6. *Каден Н.Н., Залююкина Т.П.* Морфология гинцея и плода бураниковых и губоцветных. — *Вестн. Московск. ун-та, биол. почв*, 1965, т. 3, с. 31—41. — 7. *Кулиев А.М.* Задачи изучения медоносных и пергаиных растений. М.—Л.: Колос, 1952. — 8. *Левина Р.Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. — 9. *Медведев П.Ф.* Малораспространенные кормовые культуры. Л.: Колос, 1970. — 10. *Медведев П.Ф., Сметанникова Л.И.* Кормовые растения европейской части СССР. — *Справочник*. Л.: Колос, 1981, с. 208—213. — 11. *Моисеев К.А., Соколов В.С., Мишуев В.П. и др.* Малораспространенные силосные растения. Л.: Колос, 1979. — 12. *Пастушенков Л.В., Пастушенков А.Л., Пастушенков В.Л.* Лекарственные растения. Использование в народной медицине и в быту. Л.: Лениздат, 1990. — 13. *Сравнительная анатомия семян*. Л.: Наука, 1985. — 14. *Техника анатомических исследований культурных растений. Метод. указания*. Л.: ВИР, 1981. — 15. *Федосеева А.И.* К анатомо-карпологической характеристике сем. Boraginaceae. — *Тр. Воронеж. ун-та. Бот. отдел*, 1935, т. 7, с. 43—67. — 16. *Фролов Ю.М.* Окопник в условиях Севера. Л.: Наука, 1982. — 17. *Фролов Ю.М.* Морфологические особенности генеративных органов окопника шершавого в Коми АССР. — *Бюл. Глав. бот. сада*, 1985, вып. 137, с. 83—88. — 18. *Фролов Ю.М., Фролова Н.П.* Новый вид *Symphytum* из Западной Украины. — *Бот. журн.*, 1987, т. 72, № 10, с. 1395—1396. — 19. *Эзай К.* Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980, т. 1. — 20. *Bresinsky A. Bau* — *Bibl. Bot.*, 1963, vol. 126, S. 1—54. — 21. *Corner E.J.* The seeds of dicotyledones. London, 1976, vol. 1, p. 30; vol. 2, p. 552. — 22. *Kapil R.N., Bor J., Bouman F.* — *Bot. Jahrb., Syst.*, 1980, Bd 101, H. 4, S. 555—573. — 23. *Pijl L. van der.* Principles of dispersal in higher plants. 2nd edn Springer, Heidelberg New York, 1982. — 24. *Sernander R.* Entwurf einer Monographie der Europäischen myrmekochoren. K.Sven. Vetenskapsakad Handl, 1906, 41(7), 1—410.

Статья поступила 13 мая
1996 г.

SUMMARY

Results of studying morphological and anatomical structure of fruits of 6 species *Symphytum L.* are presented in the paper. It is shown that within genus *eremas* are morphologically nonuniform: in terms of shape, colour, nature of surface, shape of teeth of attachment ring and quantitative indices. Structure of pericarp and seed cover in different species are quite similar. Distinctive characters of the species may cause specificity of outside epiderm of pericarp.