

УДК 581.84: 582.992  
DOI: 10.26456/vtbio230

## ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ *PHYTEUMA NIGRUM*

Л.В. Петухова, Е.Н. Степанова, А.А. Нотов  
Тверской государственный университет, Тверь

Изучена анатомия осевых органов *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt. Материал собран в Зубцовском районе Тверской области, где была обнаружена полевая популяция этого вида. Подземные органы *P. nigrum* сильно паренхиматизированы, нет специализированных механических тканей. Выявлена эндотрофная микориза.

**Ключевые слова:** *Phyteuma nigrum*, *Campanulaceae*, анатомия, осевые органы, полевые хоры.

**Введение.** В 2018 г в Центральной России начато комплексное изучение полевых хор (Нотов и др., 2020а; Решетникова и др., 2021), результаты которого представляют интерес для различных разделов биологии и экологии. Флористический анализ адвентивной фракции, сформировавшейся во время Великой Отечественной войны, дополнен нами фитоценологическими, популяционными и биоморфологическими исследованиями (Нотов и др., 2020а, б, 2021 и др.). Для некоторых средневропейских видов весьма актуально выяснение особенностей биоморфологии. Среди них представитель семейства *Campanulaceae* Juss. *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt, который обнаружен в Тверской области в 2020 году (Нотов А., Нотов В., 2020). Высокая численность и устойчивость популяции *P. nigrum* около пл. 208 км в Зубцовском районе (Нотов и др., 2021) дает возможность проводить детальный биоморфологический анализ. Информация о жизненной форме этого вида и других представителей рода *Phyteuma* L. фрагментарна и противоречива (Wheeler, Hutchings, 2002; Фадеева, 2008). *P. nigrum* обладает утолщенными подземными органами, выполняющими функцию запаса. Представляет интерес выяснение особенностей их анатомического строения.

Публикаций по анатомической структуре осевых органов видов рода *Phyteuma* мало (Schweingruber et al., 2012, 2014). В них есть некоторые данные о структуре стеблей 12 представителей этого рода. Однако *P. nigrum* не был объектом специального изучения. Анатомия других таксонов *Campanulaceae* и близкого семейства *Lobeliaceae* R.Br. исследована недостаточно. Работы посвящены растениям отличных от *P. nigrum* жизненных форм (Metcalfе, Chalk, 1957; Chalk, 1957; Carlquist, 1969; Шулькина, Зыков, 1980; Шулькина, 1984, 1988, 2015; Shulkina et

© Петухова Л.В.,  
Степанова Е.Н., Нотов А.А.,  
2021

al., 2003; Schweingruber et al., 2012, 2014). В этой связи особое внимание мы уделили изучению подземных органов *P. nigrum*.

**Методика.** Подземные органы *P. nigrum* собраны 22 августа 2021 г. в Зубцовском районе Тверской области в окрестностях пл. 208 км. Средневозрастные генеративные и виргинильные особи росли в разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных ассоциациях в луговых и опушечных фитоценозах. Материал фиксировали в спирте с глицерином и изучали с помощью светового микроскопа БИОМЕД 4. Мы проанализировали особенности внутренней структуры осевых органов: главного и придаточных корней, гипокотилия, звеньев каудекса. Стебли цветonoсного побега во время исследования были отмершими, и их структуру мы не рассматривали.

**Результаты и обсуждение.** Особенности жизненной формы и онтоморфогенеза видов рода *Phyteuma* и других представителей *Campanuloideae* в литературе отражены недостаточно. Больше внимание уделяется описанию генеративных органов (Балобанова, 2009; Балобанова, Викторov, 2014 и др.). Данные об анатомической структуре *P. nigrum* отсутствуют. Имеются сведения об анатомии некоторых других видов рода *Phyteuma* и представителей рода *Campanula* (Шулькина, Зыков, 1980; Schweingruber et al., 2012, 2014; Бубенчикова и др., 2017; Горяйнова и др., 2017). Особенности анатомического строения представляют специальный интерес, поскольку позволяют судить об адаптациях растения к условиям произрастания и уровне его структурной пластичности, уточнить биоморфологическую специфику.

Наши исследования показали, что все подземные органы *P. nigrum* обладают значительной паренхиматизацией. В качестве запасных веществ представлены сахара, крахмальные зерна отсутствуют. Камбий работает периодически, поэтому достаточно хорошо прослеживаются годовичные кольца, граница которых определяется по скоплению сосудов. Во всех подземных органах сосуды с лестничной поровостью, что свойственно и другим видам этого рода (Schweingruber et al., 2012, 2014).

В коровой части всех подземных органов *P. nigrum* обильно развита везикулярно-арбускулярная микориза. Арбускулы в основном расположены во внутренних слоях коровой паренхимы и во флоэме, и образуют четко заметный слой (рис. 1). Способность к образованию везикулярно-арбускулярной микоризы отмечена в литературе у некоторых травянистых представителей родов *Phyteuma* и *Campanula* (Harley J., Harley E., 1987; Wheeler, Hutchings, 2002; Cripps, Eddington, 2005). На видах рода *Phyteuma* паразитирует специализированный базидиомицет *Uromyces phyteumatum* (DC.) Ung. (Ale-Agha et al., 2004). Степень и регулярность развития микоризы различны. Они зависят от

условий произрастания (Harley J., Harley E., 1987). Однако во всех исследованиях отмечается микориза только в корнях, часто на тонких ответвлениях боковых корней. По нашим данным у *P. nigrum* микориза обильна и в главном корне у его основания, и в гипокотиле, и в звеньях каудекса. По-видимому, заражение происходит в первый год жизни растения через корневые волоски и через эпидерму.

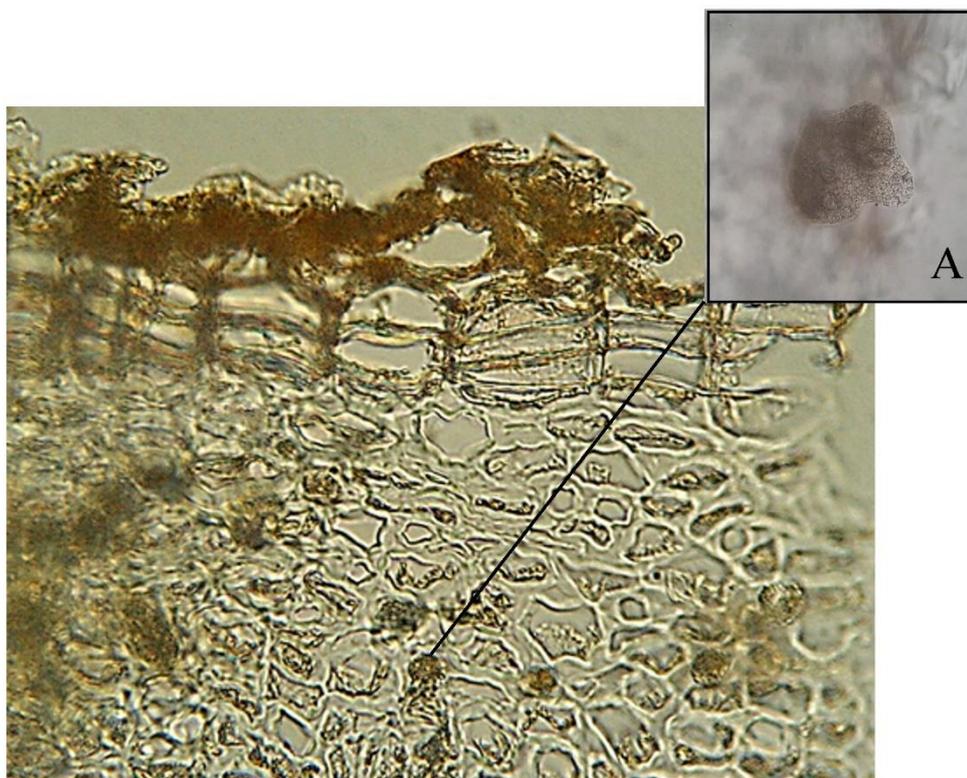


Рис. 1. Часть вторичной коры стебля каудекса *Phyteuma nigrum* с арбускулами в клетках: покрыта перидермой, видны остатки первичной коры; А – арбускула

В первичной структуре главный корень диархный, при вторичных преобразованиях образуется четыре ряда сосудов вторичной ксилемы, разделенных широкими участками паренхимы, из которых два первичных радиальных луча и два, соответственно, вторичных, не менее широких. Коровая часть четко выделяется, в том числе, и благодаря наличию в ней микоризы. С возрастом корень покрывается перидермой из небольшого числа слоев клеток феллемы (рис. 2).

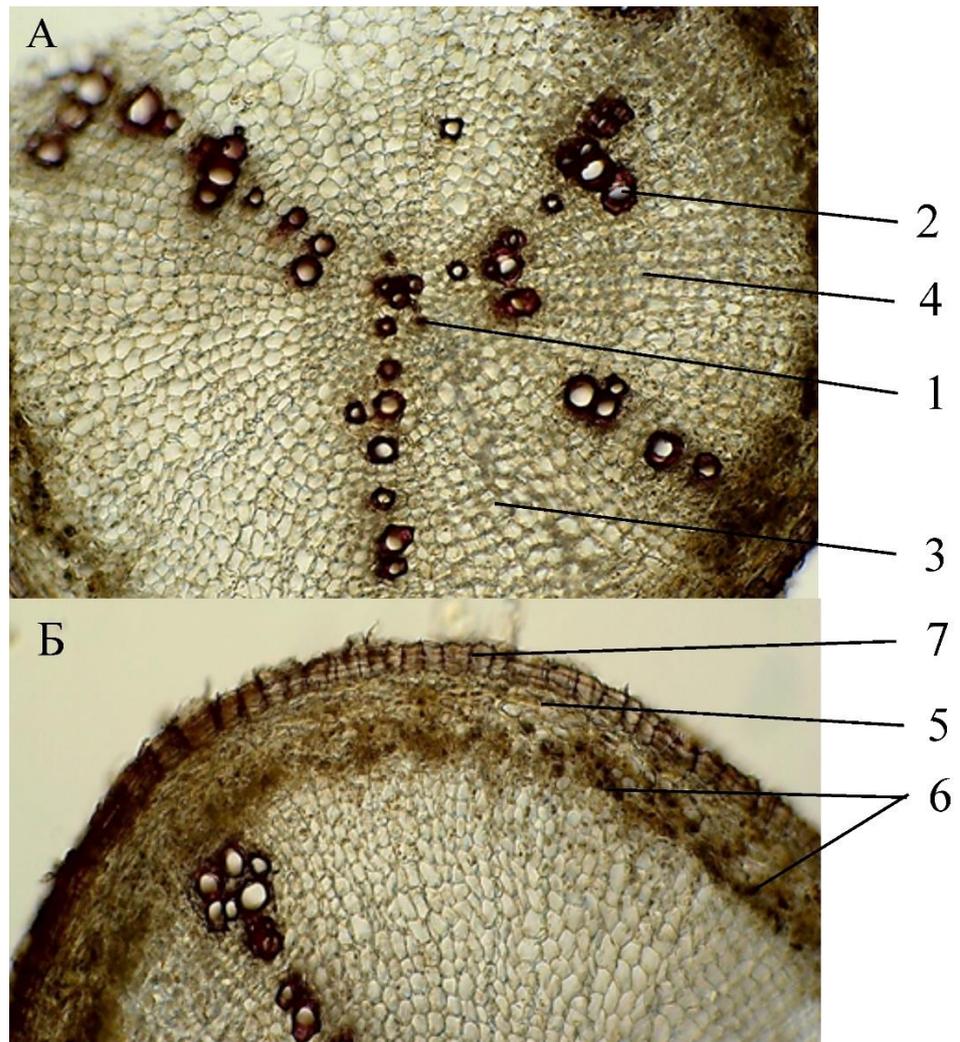


Рис. 2. Поперечный срез главного корня *Phyteuma nigrum*:

А – центральная часть, Б – периферическая;

1 – протоксилема, 2 – сосуды вторичной ксилемы, 3 – первичный радиальный луч,  
4 – вторичный радиальный луч, 5 – вторичная кора, 6 – арбускулы,  
7 – перидерма

Придаточные корни закладываются на гипокотиле. Они также сильно паренхиматизированы. В первичной структуре придаточные корни трех-четырёхархные. В остальном они сходны с главным корнем.

Стебель звеньев каудекса также сильно паренхиматизирован, (рис. 3). В нем хорошо выражена сердцевина, структура пучковая. За счет работы межпучкового камбия число пучков увеличивается, однако пучковый тип структуры сохраняется.

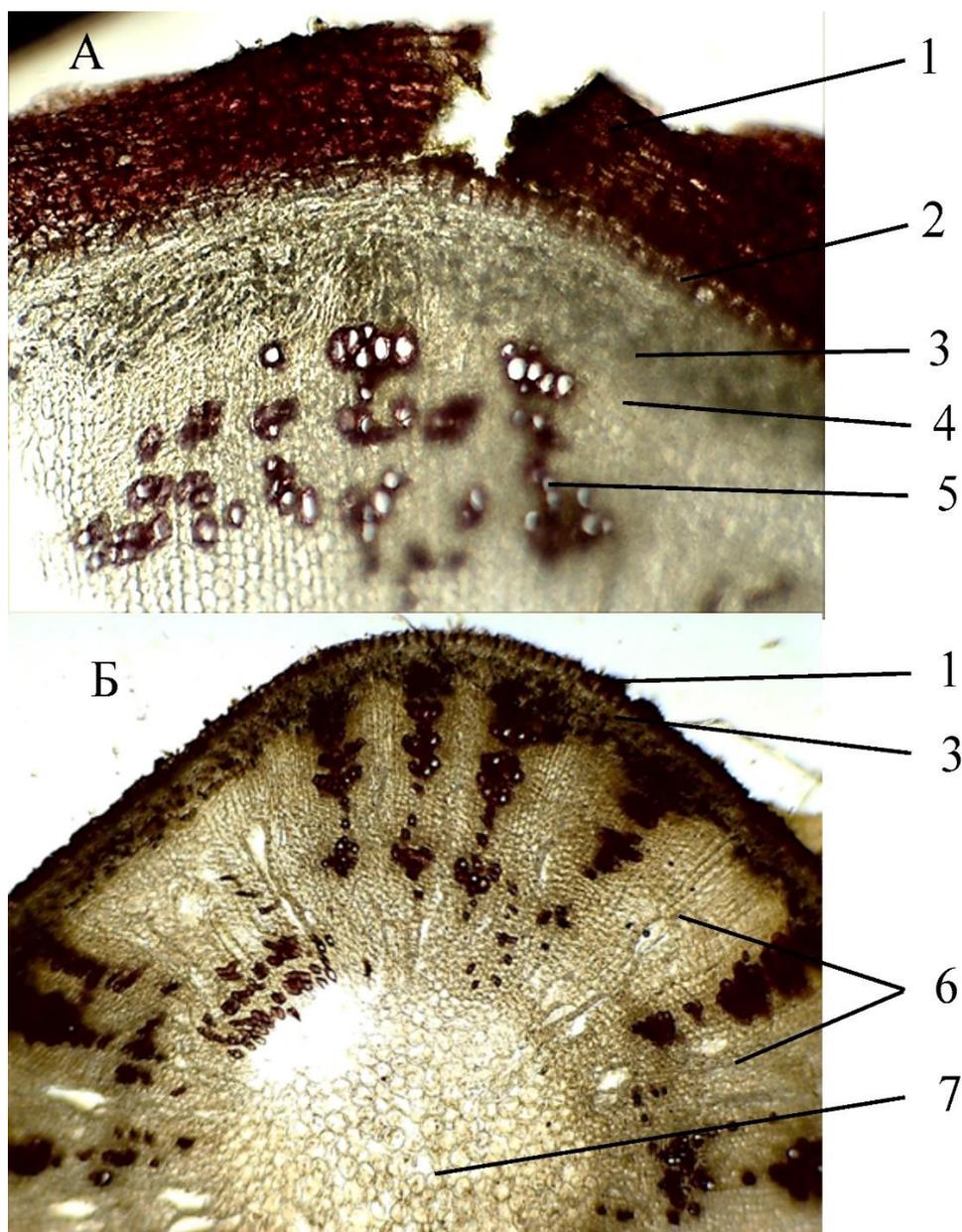


Рис. 3. Стебель звеньев каудекса *Phyteuma nigrum*:

А – ближе к верхушке, Б – ближе к основанию:

1 – первичная кора, 2 – перидерма, 3 – вторичная кора, 4 – камбиальная зона,  
5 – вторичная ксилема, 6 – сердцевинный луч, 7 – сердцевина

На границе последнего годичного прироста в месте образования надземной части побега в ксилемной зоне может одревесневать ксилемная паренхима, образуя почти сплошной слой. Это увеличивает прочность стебля.

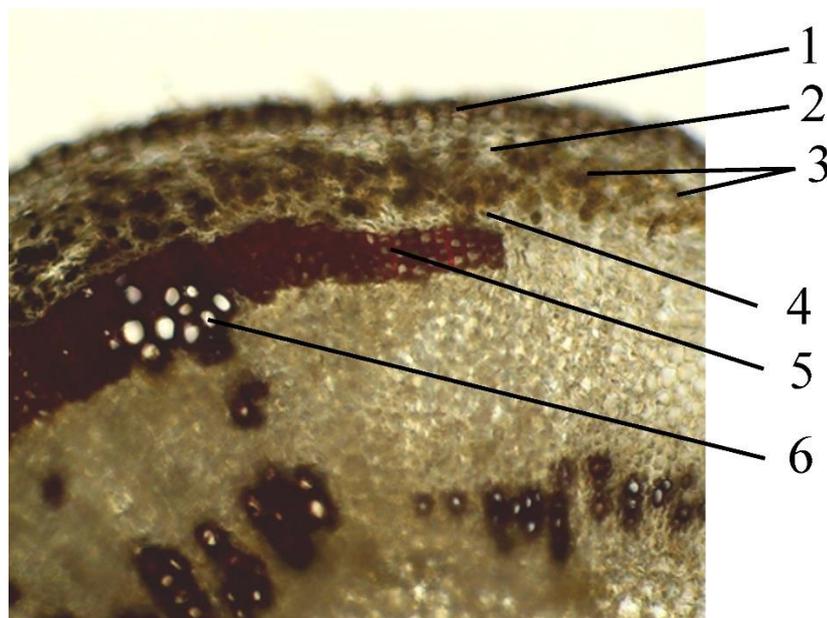


Рис. 4. Звено каудекса с одревеснением в ксилемной зоне:  
1 – перидерма, 2 – вторичная кора, 3 – арбускулы,  
4 – камбиальная зона, 5 – одревесневшая паренхима, 6 – вторичная ксилема

Во вторичной коре много грибных арбускул, можно различить гифы. Специализированные механические ткани отсутствуют.

**Заключение.** Таким образом, подземные органы *P. nigrum* характеризуются сильной паренхиматизацией и отсутствием специализированных механических тканей. Выявлено наличие хорошо развитой везикулярно-арбускулярной микоризы.

#### Список литературы

- Балобанова Н.П. 2009. Морфология соцветий некоторых представителей семейства Campanulaceae: дис. ... канд. биол. наук. М. 203 с.
- Балобанова Н.П., Викторов В.П. 2014. Разнообразие соцветий в семействе Campanulaceae // Труды IX Междунар. науч. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-ю со дня рождения И.Г. Серебрякова) (г. Москва, 10–13 дек. 2014 г.). М.: МПГУ. Т. 1. С. 63-67.
- Бубенчикова В.Н., Никитин Е.А. 2017. Анатомическое строение травы колокольчика круглолистного (*Campanula rotundifolia* L.) // Фармация и фармакология. Т. 5. № 1. С. 4-11.
- Горайнова Д.А., Балобанова Н.П., Соляник Ю.В. 2017. Анатомо-морфологическое изучение колокольчика раскидистого (*Campanula patula*) // Современные аспекты использования растительного сырья и сырья природного происхождения в медицине: материалы V науч.-практ. конф. М.: 1-й Моск. гос. мед. ун-т им. И.М. Сеченова. С. 62-65.
- Нотов А.А., Нотов В.А. 2020. Дополнения к флоре Тверской области // Бюл.

- МОИП. Отд. биол. Т. 125. Вып. 6. С. 40-45.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Иванова С.А. 2020а. Сукцессионная динамика фитоценозов с участием полемохоров // Полевой журнал биолога. Т. 2. № 4. С. 260-271.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2020б. О полемохорных популяциях *Colchicum autumnale* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 95-105.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Петухова Л.В., Мейсунова А.Ф., Зуева Л.В., Иванова С.А., Андреева Е.А. 2021. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2(62). С. 134-147.
- Решетникова Н.М., Нотов А.А., Майоров С.Р., Щербаков А.В. 2021. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохоров в Центральной России // Журн. общ. биологии. 2021. Т. 82. № 4. С. 297-317.
- Фадеева И.А. 2008. Возрастной состав и состояние ценопопуляций редкого для Средней России вида *Phyteum nigrum* F.W. Schmidt на территории Смоленской области // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина, 13–16 мая 2008 г. Ч. 1. Пенза: ПГПУ им. В.Г. Белинского. С. 147-148.
- Шулькина Т.В. 1984. Основные направления эволюции жизненных форм в семействе Campanulaceae s. str. // Бот. журн. Т. 69. № 1. С. 3-13.
- Шулькина Т.В. 1988. Архитектурные модели в семействе Campanulaceae s. str., их географию и возможные пути преобразования // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 3-16.
- Шулькина Т.В. 2015. Жизненные формы и архитектурные модели видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) и их связь с таксономией. М.; СПб.: КМК. 99 с. (Комаровские чтения; Вып. 41).
- Шулькина Т.В., Зыков С.Е. 1980. Анатомическое строение стебля в семействе Campanulaceae Juss. s. str. в связи с эволюцией жизненных форм // Бот. журн. Т. 65. № 5. С. 627-637.
- Ale-Agha N., Feige G.B., Jensen M., Christiaans B., Brassmann M., Kricke R. 2004. New, rare or remarkable microfungi in the Italian Alps (Carnic Alps). Part II. Other microfungi // Communications in agricultural and applied biological sciences. V. 69. № 4. P. 467-477.
- Carlquist S. 1969. Wood anatomy of Lobelioideae (Campanulaceae). Biotropica. V. 1. P. 47-72.
- Cripps C.L., Eddington L.H. 2005. Distribution of mycorrhizal types among alpine vascular plant families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, U.S.A., in reference to large-scale patterns in arctic-alpine habitats // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 37. № 2. P. 177-188.
- Harley J., Harley E. 1987. A check-list of mycorrhiza in the British flora // New Phytologist. V. 105. P. 1-102.
- Metcalfe C.R., Chalk L. (1957) Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Clarendon Press. 557 p.
- Schweingruber F.H., Börner A., Schulze E.D. (2012) Atlas of stem anatomy in herbs

- shrubs and trees. V. 2. Heidelberg, Dorecht, London, New York: Springer. 415 P.
- Schweingruber F.H., Říha P., Doležal J.* 2014. Variation in stem anatomical characteristics of campanuloideae species in relation to evolutionary history and ecological preferences // PLoS ONE. V. 9. № 2. e88199.
- Shulkina T.V., Gaskin, J.F., Eddie W.M.* 2003. Morphological studies foward an improved classification of Campanulaceae s. str. // Ann. Missouri Bot. Gard. . V. 90. № 4. P. 576-591.
- Wheeler B.R., Hutchings M.J.* 2002. *Phyteuma spicatum* L. // J. Ecology. V. 90. № 3. P. 581-591.

## **FEATURES OF THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE AXIAL ORGANS IN *PHYTEUMA NIGRUM***

**L.V. Petukhova, E.N. Stepanova, A.A. Notov**  
Tver State University, Tver

Anatomy of axial organs is studied in *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt. The material was collected in the Zubtsovsky district of the Tver region, where a polymorphic population of this species was discovered. The underground organs of *P. nigrum* are strongly parenchymatized, there are no specialized mechanical tissues. We have identified endotrophic mycorrhiza.

**Keywords:** *Phyteuma nigrum*, *Campanulaceae*, *anatomy*, *axial organs*, *polemochores*.

### *Об авторах:*

ПЕТУХОВА Людмила Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: petuchova.lv@mail.ru.

СТЕПАНОВА Елена Николаевна – старший преподаватель кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: e\_stepanov\_a@mail.ru

НОТОВ Александр Александрович – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: anotov@mail.ru.

Петухова Л.В. Особенности анатомического строения осевых органов *Phyteuma nigrum* / Л.В. Петухова, Е.Н. Степанова, А.А. Нотов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 4(64). С. 123-130.