

УДК 582.948.2:581.4:581.8

## СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SYMPHYTUM* L. СЕКЦИЙ *COERULEA* BUCKN., *SYMPHYTUM* PAWL. И *TUBEROSUM* BUCKN. В ОНТОГЕНЕЗЕ

Р.П. Барыкина, В.Ю. Алёнкин

Одноименные вегетативные органы высших растений, появляющиеся в ходе индивидуального развития особи, несут печать возрастных модификационных морфолого-физиологических изменений (Барыкина, Гуленкова, 1985). Изучение закономерностей преобразования их внутреннего и внешнего строения в онтогенезе способствует более полному пониманию функциональной роли отдельных структур, процессов жизнедеятельности органов и растения в целом. Подобного рода исследования важны для разработки теории онтогенеза, систематики, морфо- и филогении в пределах конкретных таксонов. В этой связи определенный интерес представляет семейство *Boraginaceae* Juss., слабо изученное в биоморфологическом отношении.

Ряд важных родов и видов семейства оказался вне поля зрения морфологов. В частности, отсутствует анализ разнообразия их жизненных форм, стратегий развития, адаптивной специализации, особенностей онтогенеза, модусов эволюционных структурных преобразований растений, а также вопросы систематики критически спорных таксонов. Такое положение затрудняет создание научно обоснованных программ сохранения природных популяций многих видов, имеющих нередко небольшой ареал, и их практическое использование.

Род *Symphytum* L. относящийся к (трибе *Anchuseae* (DC.) M. Guerke) подсемейству *Boraginoideae* семейства *Boraginaceae* в настоящее время насчитывает около 40 видов, которые принадлежат к 7 секциям: *Bulbosum* Kush., *Coerulea* Buckn., *Tuberosum* Buckn., *Suborientale* Buckn., *Lingulata* Pawl., *Graciosa* Pawl. и *Symphytum* Pawl. Ареал рода охватывает Европу, Западную Сибирь, Крым, Кавказ и Переднюю Азию. Однако наибольшее видовое разнообразие сосредоточено в Южной Европе, Турции и на Кавказе. В Средней России, по данным В.Н. Тихомирова, С.Р. Майорова и Д.Д. Соколова (1999), род *Symphytum* L. представлен 6 видами и 2 межвидовыми гибридами. Это преимущественно многолетние травы с толстыми стержневыми корнями или клубнеобразующие. Стебли прямостоячие или восходящие. Листья простые, от продолговато-ланцетных до широкояйцевидных. Завитки на концах

стебля и параклади образуют сложное соцветие — тирс. Цветки долихоморфные.

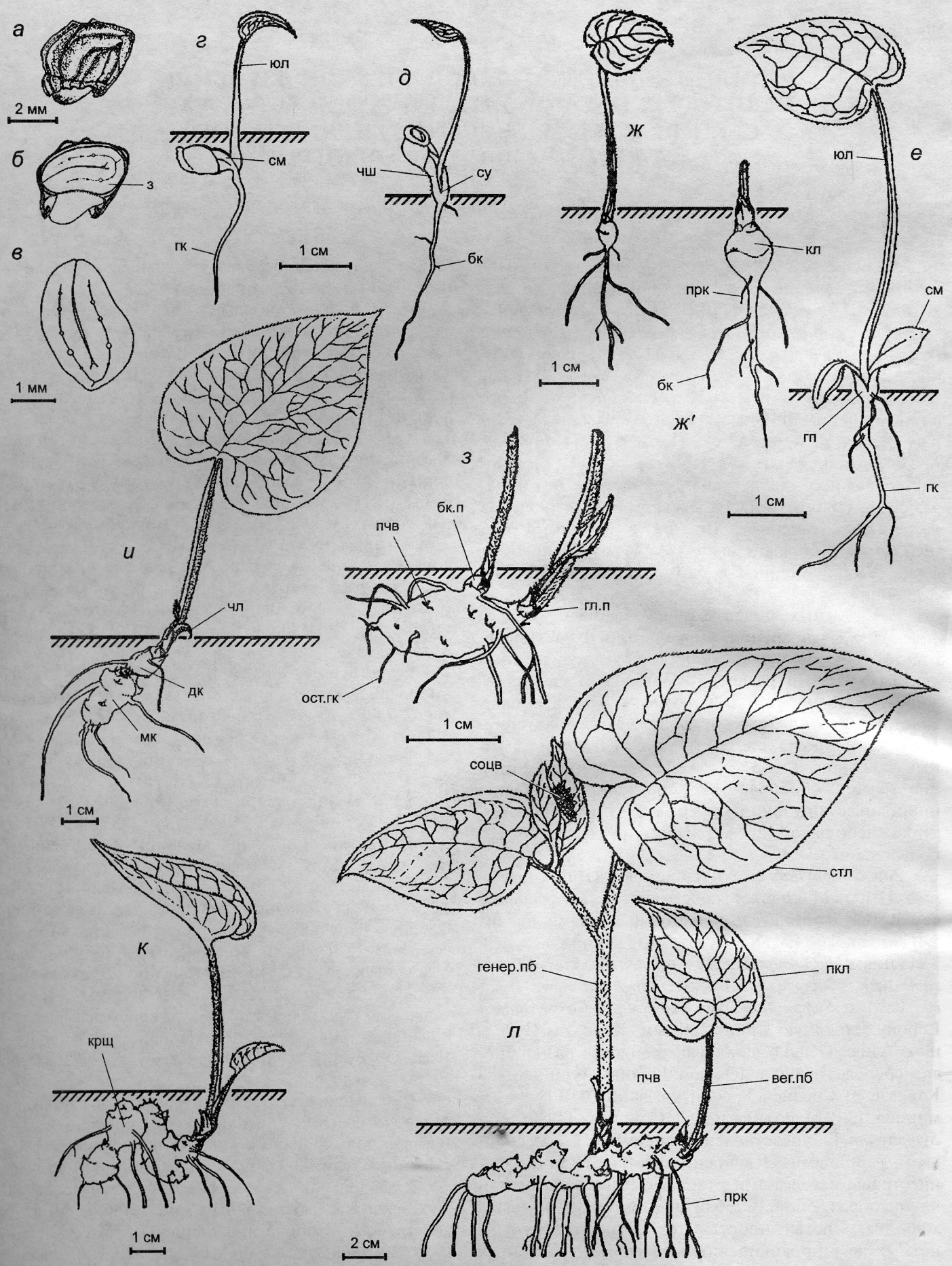
Мы приводим результаты изучения морфо- и онтогенеза четырех представителей рода *Symphytum* L.: *S. cordatum* Waldst. & Kit., *S. tuberosum* L. (секция *Tuberosum* Buckn.); *S. caucasicum* Bieb. (секция *Coerulea* Buckn.), *S. × uplandicum* Nym. (секция *Symphytum* Pawl.).

Ареалы распространения европейских видов: *S. cordatum* и *S. tuberosum* на большом протяжении пересекаются и охватывают территорию Украины, Румынии, Словакии и Польши. Оба вида обычны для горных лесов Карпат, местами спускаются на прилегающие к ним равнины; *S. cordatum* чаще обитает в еловых лесах, *S. tuberosum* — в тенистых влажных буковых, грабовых и дубовых лесах (Guerke in Engl. & Prantl, 1893; Флора СССР, 1953; Pawlowski, 1961, Flora Europaea, 1972; Тихомиров и др., 1999).

Естественный ареал *S. caucasicum* Bieb. ограничивается территорией Кавказа, кроме юго-востока Азербайджана. Произрастает в сухих лесах, по опушкам и полянам. Культивируется как кормовое и медоносное (Кузнецов, 1910; Bucknall, 1913; Астахов, 1950, 1953; Флора СССР, 1953; Добрачаева, 1968, 1981, Гвинашвили, 1976; Фролов, 1982, 1989, 1997; Тихомиров и др., 1999; Hills, 1953, 1976).

*S. × uplandicum* Nym. является естественным гибридом между *S. officinale* L. и *S. asperum* Lepech. В настоящее время этот вид распространен в Европе и Северной Америке. На территории Средней России *S. × uplandicum* известен из относительно немногих местонахождений (Москва, Московская обл.). Произрастает по сырым лугам, заболоченным местам, вдоль рек и ручьев. В населенных пунктах широко культивируется, нередко дичает (Hills, 1953, 1976; Попов, 1953; Фролов, 1991, Тихомиров и др., 1999; Pawlowski, 1972; Hege, 1972).

Наблюдения за ростом и развитием растений, морфологические описания, сбор гербария и материала для детального анализа проводили в естественных местообитаниях на территории Калужской, Орловской и Московской (Звенигородская биологическая станция МГУ) областей, в Молдавии (район Ботаника, г. Кишинев), а также в культуре (Ботанический сад МГУ им. М.В. Ломоносо-



ва, ГБС РАН им. Н.В. Цицина, Ботанический сад Республики Молдова) в течение вегетационных сезонов 1998—2000 гг. Для изучения особенностей начальных этапов онтогенеза наряду со сборами проростков в природе эремы проращивали в лабораторных условиях при постоянной температуре (+20°).

Плоды изученных видов рода *Symphytum* созревают в июне (*S. cordatum*, *S. tuberosum*), июне—июле (*S. caucasicum*, *S. × uplandicum*).

Зрелые эремы яйцевидные, широкояйцевидные, косояйцевидные, с шероховатой поверхностью, при основании с хорошо развитым округлым кольцом прикрепления (цикатриксом), со значительно выдающимися из его полости эпизоохорными придатками — элайосомами (рис. 1, а, б; 2, а, б).

Созревшие семена *S. cordatum*, *S. tuberosum* содержат более крупный зародыш по сравнению с таковым у *S. caucasicum* и *S. × uplandicum*. Для всех четырех видов характерно наличие хорошо дифференцированного на отдельные органы зародыша (слаборазвитой остается лишь почечка); длина пластинок семядолей, как правило, превышает по длине осевую часть зародыша (рис. 1, в; 2, в).

Период внутрисемянного развития у изученных видов относительно непродолжительный (1,5—3 недели). К моменту созревания эремов зародыш заполняется запасными питательными веществами (липидами и алейроном); эндосперм отсутствует или сохраняется в виде тонкого (2—3 ряда клеток) слоя. Крахмал не обнаружен.

Первые этапы онтогенеза (виргинильный период) у каждого из четырех видов протекают по-своему. Общее для этой возрастной группы — наличие четко различающихся фаз развития: проростка, ювенильных, имматурных, взрослых вегетативных особей.

### Особенности онтогенеза *S. cordatum* и *S. tuberosum*

Прорастание неустойчивое (бивариантное) — надземное, гипокотильно-котиленодрное или подземное. Проростки появляются в условиях Ботанического сада МГУ в конце апреля — начале мая. При гипокотильно-котиленодрном прорастании первым трогаются в рост зародышевые корешок. Одновременно с развитием главного корня незначительно удлиняется короткий гипокотиль. Пластинки семядолей выносятся на поверхность

почвы посредством удлинения черешков, которые в базальной части на незначительном протяжении срastaются друг с другом, образуя короткую семядольную трубку. Однако роль черешков семядолей при прорастании не всегда очевидна; встречаются проростки (*S. tuberosum*) с очень короткими черешками. Часто семядоли остаются под покровами эрема вплоть до появления первого настоящего листа (рис. 1, д; 2, д), а иногда не высвобождаются вообще. Таким образом, пластинки семядолей, выполняющие на первом этапе запасающую функцию, в большинстве случаев, освобождаясь от остатков покрова семени, функционируют как ассимилирующий орган. У особей с подземным прорастанием также первым появляется главный корень, а семядоли остаются под покровами эрема или частично высвобождаются из них в результате разрастания пластинок (рис. 1, г; 2, г). Проросткам исследованных видов секции *Tuberosum* свойственно опущение адаксиальной поверхности фотосинтезирующих пластинок и черешков семядолей. На верхней стороне пластинок подземных семядолей также развивается опущение, но оно более редкое, а волоски очень короткие.

Рано, уже в фазе проростка, за счет неизрасходованных запасов питательных веществ в семядолях происходит формирование первого (материнского) клубня сложной морфологической природы (рис. 2, е). В его образовании принимают участие не только короткий гипокотиль, но и основания семядолей, эпикотиль, а в дальнейшем у ювенильных особей также междоузлия базальных метамеров розеточного главного побега. Уже на первых этапах онтогенеза корневая система становится смешанной; наряду с главным корнем образуются 2—3 придаточных гипокотильных корня.

В первый год жизни, спустя месяц — полтора от начала прорастания, растения вступают в ювенильную фазу развития, которая длится в течение 2—3 лет. У однолетней особи на главной укороченной оси образуется от 1 до 3 сближенных опущенных ювенильных листа, морфологически расчлененных на пластинку и черешок (рис. 1, е; 2, ж). В августе — начале сентября семядоли вместе с ассимилирующими листьями желтеют и отмирают. Защиту терминальной почки возобновления клубневидно утолщенного однолетнего главного побега выполняют наряду с почечными

Рис. 1. Онтогенез *Symphytum cordatum*: а, б — зрелые эремы, в — зародыш, г — подземно и д — надземно прорастающие проростки, е — полностью сформировавшийся проросток, ж, ж' — ювенильное растение первого года вегетации, з — подземный орган имматурной особи, к — виргинильная и л — генеративная особи.

бк — боковой корень, бк.п — боковой побег, бпч — боковые почки, вег.пб — вегетативный побег, генер.пб — генеративный побег, гк — главный корень, гл.п — главный побег, гп — гипокотиль, дк — дочерний клубень, з — зародыш, кл — клубень, крщ — корневище, мк — материнский клубень, осн.л — основания отмерших листьев, ост.гк — остаток главного корня, отпр — отпрыск, пкл — прикорневые листья, пр.пч — придаточные почки, прк — придаточный корень, пчв — почка возобновления, рл — розеточные листья, см — семядоли, соцв — соцветие, стл — стеблевые листья, су — семядольный узел, чл — чешуевидные листья, чш — черешок, эп — эпикотиль, юл — ювенильные листья

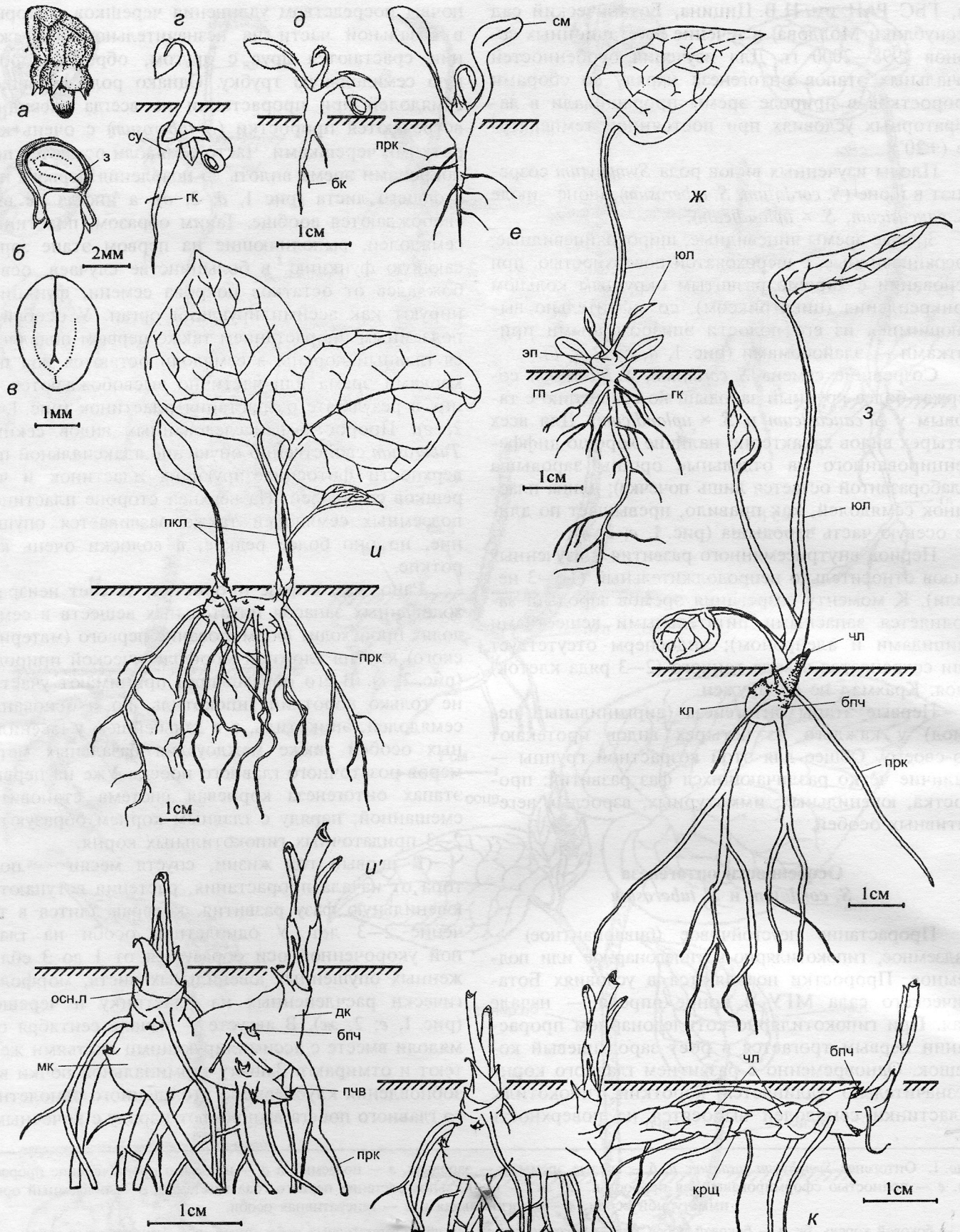


Рис. 2. Онтогенез *Symphytum tuberosum*: а, б — зрелые эремы, в — зародыш, г — подземно и д — надземно прорастающие проростки, е — полностью сформировавшийся проросток, ж — ювенильное растение первого и з — второго года вегетации, и, и' — им-матурная особь и к — корневище взрослого вегетативного растения.

Условные обозначения см. на рис. 1

чешуями (в числе 1—2) и сохраняющиеся основания листьев.

Весной второго года продолжается моноподиальный рост главного побега. Из перезимовавшей почки возобновления вслед за чешуевидными развиваются 1—3 длинночерешковых опушенных ассимилирующих листа, которые по форме становятся сходными с листьями взрослых вегетативных особей. В их пазухах закладываются боковые почки (рис. 1, ж, ж'; рис. 2, з).

В течение всего ювенильного периода продолжается разрастание материнского клубня за счет погружающихся в почву новых метамеров розеточного главного побега. У *S. cordatum* он достигает к концу 3-го года вегетации 7—8 мм в диаметре, у *S. tuberosum* — 5—6 мм. Главный корень в большинстве случаев вскоре прекращает свой рост и развитие, а роль всасывания и проведения элементов минерального питания берут на себя относительно тонкие, слабо ветвящиеся придаточные корни. Они образуются в узлах и на междоузлиях текущего и предшествующих приростов метаморфизированного побега.

На третьем-четвертом году онтогенеза растения переходят в иматурную фазу развития (рис. 1, з). Перезимовав, терминальная почка возобновления главного побега формирует 2—4 листа, которым предшествуют почечные чешуи. Ассимилирующие листья иматурных особей полностью утрачивают черты ювенильности, увеличиваются в размерах, приобретают облик дефинитивных. Листовые пластинки округло-яйцевидные с заостренной верхушкой и сердцевидным основанием у *S. cordatum*, округло-клиновидным у *S. tuberosum*, с обеих сторон жестковолосисто опушенные.

Наряду с терминальной в этом возрастном состоянии трогаются в рост одна, реже несколько боковых почек возобновления, клубневидно разрастающихся в основании. В весенне-летний период из терминальной почки клубневидно утолщенного 3—4-летнего главного побега развиваются укороченные междоузлия; нескольким ассимилирующим листьям предшествуют чешуевидные. При прорастании боковой почки возобновления часто наблюдается удлинение гипоподия, в результате чего конус нарастания ее несколько удаляется от материнского побега. За счет разрастания в толщину основания боковой почки возобновления в течение лета образуется дочерний клубень с 2—4 сближенными опадающими на зиму ассимилирующими листьями. В пазухах последних дифференцируются новые почки возобновления. Корневая система представлена большим числом тонких бурых придаточных корней, сосредоточенных в верхнем 5—7-сантиметровом слое почвы (рис. 1, и; рис. 2, и, и').

*S. cordatum* приобретает облик взрослого вегетативного (виргинильного) растения на пятом-шес-

том году жизни; наряду с главным (материнским) образуется несколько боковых клубней возрастающих порядков с розеточными облиственными побегами (рис. 1, к). При этом материнский клубень не перестает функционировать как запасающий орган. В конце виргинильного периода отчетливо становится заметным формирование своеобразной горизонтальной симподиальной цепочки сближенных многолетних клубней, разделенных местами очень короткими участками корневища — клубнеобразующая жизненная форма. Цепочки включают 5—7 клубней, расположенных часто в шахматном порядке. Клубни и соединяющие их короткие корневища несут большой резерв спящих почек. В результате пробуждения последних может происходить ветвление корневища или образование новых вегетативных розеточных побегов, основания которых формируют мелкие клубни. Все это ведет к слабо выраженному вегетативному разрастанию особи, а в дальнейшем при дезинтеграции и к вегетативному размножению.

У *S. tuberosum* переход во взрослое вегетативное состояние (на шестом-седьмом году жизни) характеризуется изменением жизненной формы: клубнеобразующей на корневищно-клубневую. Оно сопровождается развитием из спящей почки бокового дочернего клубня горизонтального гипогенного корневища длиной до 5—6 см с чешуевидными листьями (рис. 2, к). Образовав 9—15 укороченных междоузлий, верхушка корневища, изменив направление роста с плагитропного на ортотропное, формирует надземный фотофильный побег с 1—3 ассимилирующими листьями. На всем протяжении корневища развивается бахромчатая корневая система из узловых и междоузлиевых корней, а в пазухах чешуевидных листьев закладываются боковые почки. В конце вегетационного сезона надземный облиственный годичный побег отмирает, а его подземная укороченная часть в результате накопления продуктов ассимиляции превращается в клубень. Весной следующего года из перезимовавшей боковой почки возобновления симподиального корневища происходит формирование очередного его прироста, нередко разветвленного, заканчивающегося образованием надземного облиственного побега, основание которого в конце осени формирует новый клубень.

### Генеративный период

Растения семенного происхождения *S. cordatum* в природе зацветают на 6—7-й год жизни, *S. tuberosum* в 7—8-летнем возрасте. В культуре виргинильный период онтогенеза у обоих видов, как правило, сокращается до 4—5 лет. В год цветения генеративная почка главной оси и боковая почка возобновления, заложившаяся в пазухе одного из прошлогодних ассимилирующих листьев, развер-

тываются почти одновременно, но зацветает боковой побег лишь на втором году. Следовательно, монокарпические побеги, кроме главного, дициклические, удлиненные, со следами слабой розеточности в основании, где расположено 1–3 чешуевидных листа. В пределах годичного побега ярко выражена гетерофиллия срединных листьев. В листовой серии *S. cordatum* нижние стеблевые листья (в числе 1–2) широкояйцевидные, цельнокрайние, с заостренной верхушкой, сердцевидным основанием, на коротких черешках сменяются яйцевидными или продолговатыми, сидячими, слегка низбегающими (рис. 1, л). У *S. tuberosum* нижние 2–3 листа имеют маленькую недоразвитую пластинку, на верхушке заостренные, последующие листья (в числе 3–5) сближенные, обычно сидячие, при основании клиновидные, а самые верхние сидячие, низбегающие на стебель.

Соцветие терминальное, закрытое, представлено парными цимозными безлистными завитками. После плодоношения генеративный побег отмирает до клубневидно утолщенных базальных метамеров.

Продолжительность полного жизненного цикла у *S. cordatum* и *S. tuberosum* в связи с отмиранием наиболее старых участков корневища и многолетних клубней определить трудно. Относительный возраст исследованных нами растений, судя по числу сохраняющихся годичных приростов корневища и клубней, не превышал 8–10 лет.

### Особенности онтогенеза *S. caucasicum* и *S. × uplandicum*

*S. caucasicum* и *S. × uplandicum* представляют собой соответственно стержнекорневые корнеотпрысковые и стержнекорневые каудексообразующие летне-зимнезеленые травянистые многолетники. Онтогенез первого в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми довольно подробно описан Ю.М. Фроловым (1997). Результаты наших исследований с данными автора во многом совпадают.

Прорастание у обоих видов надземное, гипокотиллярное. Проростки появляются в конце мая — начале июня (рис. 3, а; рис. 4, а, б, в). Первым развивается главный корень. Затем гипокотиль, дугообразно изгибаясь, извлекает пластинки семядолей из покровов эремов и приподнимает их над поверхностью почвы. Перикарпий эрема чаще всего остается в почве, но иногда выносятся на поверхность и сбрасывается при расхождении семядолей. Пластинки их быстро зеленеют и увеличиваются в размерах, приобретая характерную для данного вида форму (округлую или овальную у *S. caucasicum*, овально-эллиптическую, почти округлую у *S. × uplandicum*), размер (длинной 7 мм, шириной 5 мм у *S. caucasicum*; длинной 1,5–1,7 см, шириной 1–1,2 см у *S. × uplandi-*

*cum*) и характер жилкования (перисто-петлевидное у *S. caucasicum*; сетчатое, по краю замкнутое у *S. × uplandicum*).

Проросткам исследованных видов свойственно опушение пластинок и черешков семядолей. Так, семядоли *S. caucasicum* более или менее равномерно опушены с двух сторон одно- и многоклеточными сидячими, на подставках простыми и железистыми волосками — смешанное опушение. Напротив, пластинки семядолей *S. × uplandicum* равномерно опушены только с верхней (адаксиальной) стороны короткими одноклеточными сидячими волосками — жестко-коротковолосистое опушение. Семядольный узел слегка расширен в верхней части, ниже, сужаясь, он переходит в голый гипокотиль. Наблюдение за ростом и развитием проростков *S. × uplandicum* в природе выявило наличие у них окрашенных антоцианом гипокотыля и оснований семядолей, что, возможно, является важным приспособлением для защиты от низких температур зародышевой почки.

Главный корень у *S. × uplandicum* длиной 15–25 мм, у *S. caucasicum* 50–70 мм серо-коричневого цвета резко отграничен от гипокотыля и рано претерпевает у обоих видов ветвление. Он, а также боковые корни проявляют контрактильную способность, которая обуславливает постепенное погружение гипокотыля в глубь почвы.

Почечка, трогаясь в рост в середине — конце июня, образует первый ассимилирующий лист всхода (рис. 3, б; рис. 4, г), вслед за которым развиваются следующие ювенильные розеточные листья с пластохроном от 8–12 до 6–8 дней. Все ювенильные листья как у *S. caucasicum*, так и у *S. × uplandicum* продолговато-яйцевидные, цельнокрайние, с заостренной верхушкой (рис. 3, в; рис. 4, д).

Отмирание семядолей определяет переход растений в иматурную фазу развития (рис. 3, г; рис. 4, е, ж). Это происходит через 2 месяца от начала прорастания после развертывания 4–5-го листа. В течение вегетационного периода форма листьев вдоль побега меняется незначительно (ланцетная сменяется широколанцетной у *S. caucasicum*, яйцевидная — продолговатой у *S. × uplandicum*), однако существенно уменьшается длина черешка, вплоть до образования сидячих листьев, при этом скорость развития, размеры и продолжительность жизни листьев у верхних метамеров несколько увеличиваются. Всего на годичном розеточном побеге образуется 15–25 листьев у *S. caucasicum*, 25–50 листьев у *S. × uplandicum*. Главный корень у иматурных особей удлиняется до 12–15 см, возрастает число боковых корней первого и второго порядков, появляются корни третьего и четвертого порядков. Основная масса корней сосредоточена в верхнем 6-сантиметровом слое почвы.

В июле растения вступают во взрослую вегетативную (виргинильную) фазу развития. Главный

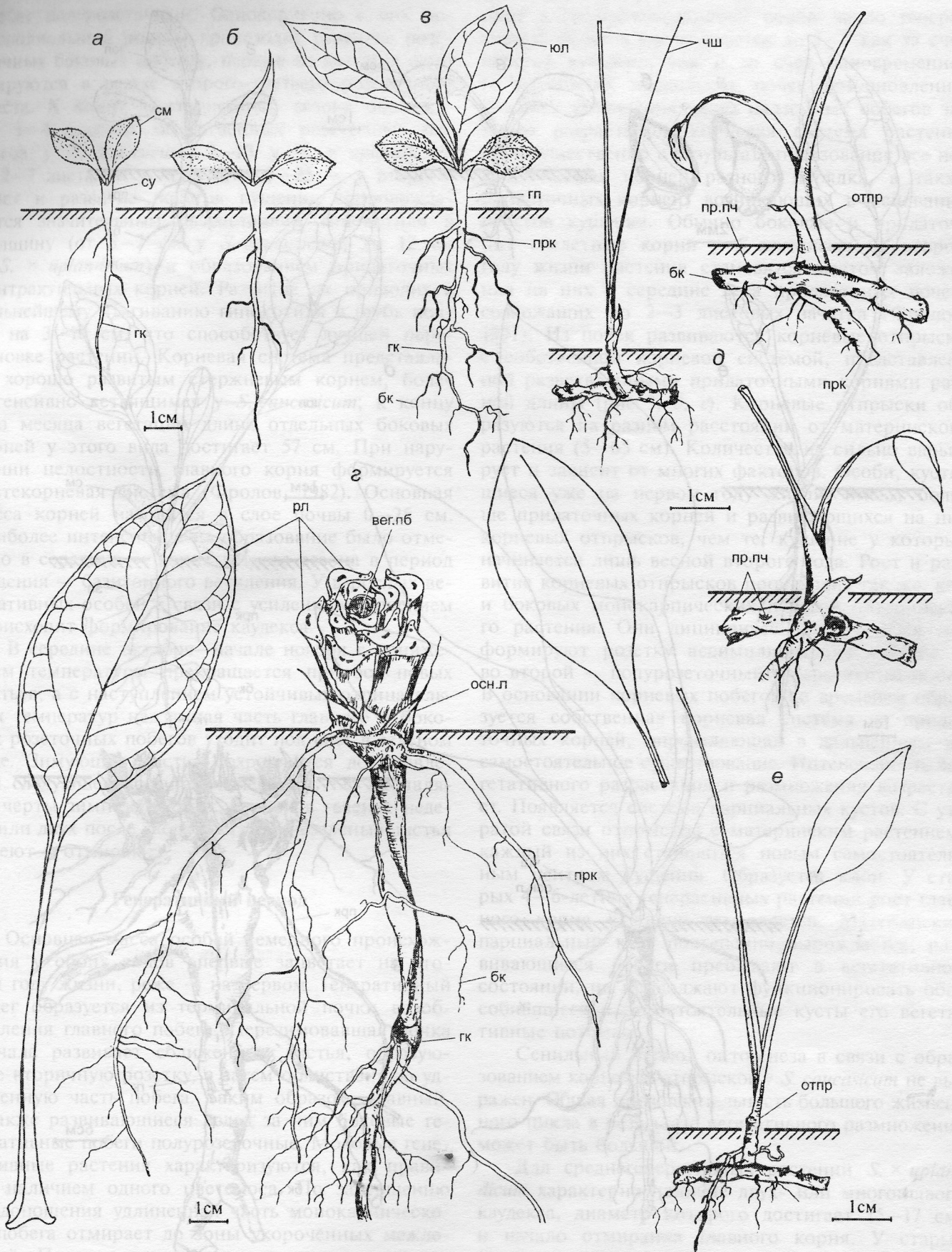


Рис. 3. Онтогенез *Symphytum caucasicum*: а — проросток, б — всход, в — ювенильное растение, г — молодое вегетативное растение, д, е — корневые отпрыски.

Условные обозначения см. на рис. 1

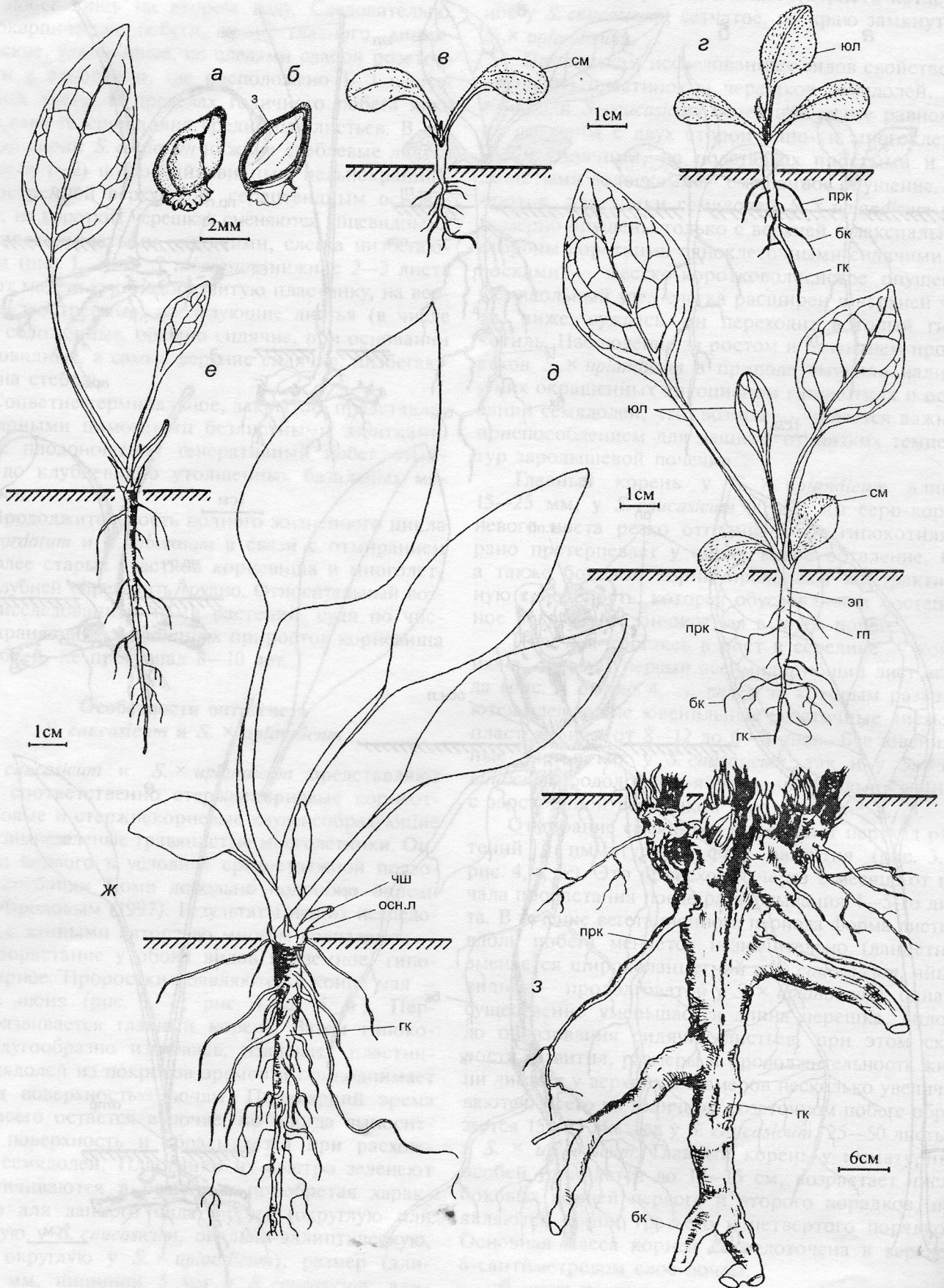


Рис. 4. Онтогенез *Symphytum* × *uplandicum*: а, б — зрелые эремы, в — проросток, г — выход, д — ювенильное растение, иматурные особи е — в фазе пяти и ж — десяти листьев, з — каудекс.

Условные обозначения см. на рис. 1



побег полурозеточный. Одновременно с его моноподиальным ростом происходит развитие розеточных боковых побегов, первые из которых формируются в пазухе второго-третьего розеточного листа. К концу вегетационного сезона образуются 1—4 боковых облиственных розеточных побегов у *S. caucasicum*, 3—10 у *S. × uplandicum*, с 2—7 листьями у первого и 3—25 — у второго. Рост и развитие побегов кушения сопровождаются значительным разрастанием гипокотыля в толщину (от 5—7 см у *S. caucasicum*, до 12 см у *S. × uplandicum*) и образованием придаточных контрактивных корней. Развитие их приводит к дальнейшему втягиванию гипокотыля в глубь почвы на 3—10 см, что способствует лучшей перезимовке растений. Корневая система представлена хорошо развитым стержневым корнем, более интенсивно ветвящимся у *S. caucasicum*; к концу 2-го месяца вегетации длина отдельных боковых корней у этого вида достигает 57 см. При нарушении целостности главного корня формируется кистекорневая система (Фролов, 1982). Основная масса корней находится в слое почвы 0—25 см. Наиболее интенсивное их образование было отмечено в середине — конце летнего сезона в период кушения — базитонного ветвления. У взрослых вегетативных особей в связи с усиленным кушением происходит формирование каудекса.

В середине октября—начале ноября с понижением температуры прекращается прирост новых листьев, а с наступлением устойчивых отрицательных температур надземная часть главного и боковых розеточных побегов уходит под снег в зеленом виде. Зимующие листья сохраняются до появления следующей весенней генерации, т.е. проявляют черты зимнезелености. Весной в течение недели или двух после схода снега зимнезеленые листья буреют и отмирают.

### Генеративный период

Основная масса особей семенного происхождения у обоих видов впервые зацветает на втором году жизни, реже — на первом. Генеративный побег образуется из терминальной почки возобновления главного побега. Перезимовавшая почка сначала развивает сближенные листья, образующие вторичную розетку, а затем облиственную удлиненную часть побега. Таким образом, главный, а также развивающиеся вслед за ним боковые генеративные побеги полурозеточные. Молодые генеративные растения характеризуются, как правило, наличием одного цветоноса. По завершению плодоношения удлиненная часть монокарпического побега отмирает до зоны укороченных междоузлий. Продолжительность этого возрастного состояния у *S. caucasicum* составляет, по данным Ю.М. Фролова (1997), 2—3 года. В последующие

годы у среднегенеративной особи число генеративных побегов увеличивается до 5—7 как за счет побегов кушения, так и за счет одновременно раскрытия нескольких почек возобновления. По мере увеличения числа надземных побегов заметно разрастается корневая система растения преимущественно в результате образования все новых боковых корней разного порядка, а также придаточных корней, возникающих в основании побегов кушения. Обычно боковые и придаточные скелетные корни у *S. caucasicum* на втором году жизни растения становятся местом заложения на них в середине лета придаточных почек, содержащих по 2—3 листовых зачатка (Фролов, 1997). Из почек развиваются корневые отпрыски с собственной корневой системой, представленной разветвленными придаточными корнями разной длины (рис. 3, д, е). Корневые отпрыски образуются на разном расстоянии от материнского растения (5—65 см). Количество их сильно варьирует и зависит от многих факторов. Особи, кушающиеся уже на первом году жизни, имеют больше придаточных корней и развивающихся на них корневых отпрысков, чем те, кушение у которых начинается лишь весной второго года. Рост и развитие корневых отпрысков происходит так же, как и боковых монокарпических побегов материнского растения. Они дициклические: в первый год формируют розетку ассимилирующих листьев, а во второй — полурозеточный генеративный побег. В основании корневых побегов со временем образуется собственная корневая система из придаточных корней, определяющая в дальнейшем их самостоятельное существование. Интенсивность вегетативного разрастания и размножения возрастает. Появляется система парциальных кустов. С утратой связи отпрысков с материнским растением, каждый из них становится новым самостоятельным центром кушения. Образуется клон. У старых 4—6-летних генеративных растений рост главного корня в длину замедляется. Материнский парциальный куст постепенно вырождается, развивающиеся побеги пребывают в вегетативном состоянии, но продолжают функционировать обособившиеся в самостоятельные кусты его вегетативные потомки.

Сенильный период онтогенеза в связи с образованием корневых отпрысков у *S. caucasicum* не выражен. Общая продолжительность большого жизненного цикла в результате вегетативного размножения может быть большой.

Для среднегенеративных растений *S. × uplandicum* характерно наличие двух- или многоглавого каудекса, диаметр которого достигает 15—17 см, и начало отмирания главного корня. У старых (4—6-летних) генеративных особей нередко в базальной части главного корня, а затем и в каудексе образуется дупло, начинается старческая парти-

куляция, но обособляющихся партикул не образуется (рис. 4, з).

Итак, четыре исследованных вида *Symphytum* характеризуются разной биоморфой: клубнеобразующей (*S. cordatum*), корневищно-клубневой (*S. tuberosum*), стержнекорневой каудексообразующей (*S. × uplandicum*), стержнекорневой корнеотпрысковой (*S. caucasicum*). При наличии разных жизненных форм у взрослых растений в ходе индивидуального развития прослеживается ряд общих черт: запасающие семядоли сменяются на ассимилирующие, ювенильным растениям присуще наличие прикорневой розетки листьев, проростки и всходы имеют отчетливо выраженную систему главного корня, монокарпические побеги полурозеточные, обычно дициклические.

Стабилизация основных признаков жизненных форм наиболее рано наблюдается в онтогенезе у клубнеобразующих видов. Формирование первого

клубня у них осуществляется в результате разрастания гипокотыля и последующих метамеров розеточного побега проростков, всходов и молодых ювенильных растений.

Способность к вегетативной подвижности и вегетативному размножению, слабо выраженная у корневищно-клубневых и интенсивная у корнеотпрысковых стержнекорневых биоморф, начинает проявляться в конце виргинильного или в начале генеративного периода развития.

В качестве важных видовых диагностических признаков изученных видов выступают такие, как характер биоморфы растения, наличие или отсутствие вегетативной подвижности, разные морфологические типы волосков, определяющие варианты опушения, характер жилкования листьев, способ прорастания.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-04-00977).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов И.И. Окопник — как кормовое и медоносное растение // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. 1950. Вып. 6. С. 107—110.
- Астахов И.И. Кавказский комфрей (окопник) // Достижения науки сельскохозяйственному производству. Л., 1953. С. 252—255.
- Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Онтогенетическая анатомия, ее значение для систематики и филогении // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т 90. Вып. 6. С. 82—92.
- Гвниашвили Ц.Н. Кавказские представители рода *Symphytum* L. (*Boraginaceae* Juss.). Тбилиси, 1976. 148 с.
- Добрачаева Д.Н. Про видовой самостоятельности двох видів роду живокіст (*Symphytum* L.) — *S. asperum* Lepech. та *S. peregrinum* Led. // Укр. бот. журн. 1968. Т 25. № 4. С. 43—49.
- Добрачаева Д.Н. Сем. 140 *Boraginaceae* Juss. — Бурачниковые / Флора европейской части СССР М., 1981. Т 5. С. 113—179.
- Кузнецов А.И. Кавказские виды рода *Symphytum* (Tourn.) L. и значение их в истории развития флоры Кавказа // Зап. Акад. наук. Физ.-мат. отд. 1910. Т 25. № 5. С. 1—90.
- Понов М.Г. Сем. 38 *Boraginaceae* G. Don / Флора СССР Т 19. М., Л., 1953. С. 97—718.
- Тихомиров В.Н., Майоров С.Р., Соколов Д.Д. О роде *Symphytum* L. (*Boraginaceae*) в Средней России // Новости сист. высш. раст. 1998 (1999). С. 231—245.
- Фролов Ю.М. Окопник в условиях Севера. Л., 1982. 151 с.
- Фролов Ю.М. Система рода *Symphytum* L. флоры СССР Сыктывкар, 1989. 24 с.
- Фролов Ю.М. Онтогенез окопника кавказского // Тр. Коми науч. центра УО. РАН. 1997 № 150. С. 88—102.
- Bucknall C. A revision of the genus *Symphytum* Tourn. // J. Linn. Bot. Soc. 1913. Vol. 41 P. 491—556.
- Guerke M. *Boraginaceae* (*Asperifoliaceae*) // Engler A., Prantl K. Die natuerlichen Pflanzenfamilien. Т 4. Abt. 3a. Leipzig, 1893. S. 71—131.
- Hege J.C. *Boraginaceae* Juss. / Floega Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P 86—120.
- Hills L.D. Russian comfrey A hundred tons an acre of stock feed or compost for farm. Garden or smallholding. London, 1953. 167 p.
- Hills L.D. Comfrey. Fodder, Food and Rometry. N.Y., 1976. 253 p.
- Pawlowski B. Uwagi o zywokostach — Observationes ad genus *Symphytum* L. pertinentes // Fragm. Fl. Geobot. 1961. Ann. 7 Pars 2. P 327—356.
- Pawlowski B. *Symphytum* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P 103—105.

Кафедра высших растений биологического ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова, 119992, Москва, Ленинские горы

Поступила в редакцию 01.06.07

**A MORPHOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME REPRESENTATIVES  
OF THE GENUS *SYMPHYTUM* L. (SECTIONS *COERULEA* BUCKN.,  
*SYMPHYTUM* PAWL. AND *TUBEROSUM* BUCKN.) IN ONTOGENESIS**

*R.P. Barykina, V Yu. Alenkin*

**Summary**

In this work the results of study onto- and morphogenesis 4 representatives of the genus *Symphytum* L.: *S. cordatum* Waldst. & Kit., *S. tuberosum* L. (subgenus *Tuberosum* Buckn.); *S. caucasicum* Bieb. (subgenus *Coerulea* Buckn.), *S. × uplandicum* Nym. (subgenus *Symphytum* Pawl.) are described. Life forms are described as having the structure of underground and above ground plant's organs. At present different forms of adult plants during individual development a number of the common characteristics are noticed. Stabilization of the basic attributes of living forms most early observed in ontogenesis at tuberous species. As the important specific diagnostic attributes of the studied species come into act such as biomorphs character of a plant, presence or absence of vegetative mobility, various morphological types of hairs, defining variant of fuzz, the character of venation, type of germination.