

## Особенности строения осевых вегетативных органов представителей рода *Veronica* L. (Plantaginaceae Juss.) Воронежской области

### Structural features of the axial vegetative organs of representatives of the genus *Veronica* L. (Plantaginaceae Juss.) of the Voronezh region

Дрожжина В. Н.

Drozhhina V. N.

Воронежский государственный педагогический университет, г. Воронеж, Россия. E-mail: o.drozhhin@gmail.com  
Voronezh State Pedagogical University, Voronezh, Russia

**Реферат.** Проанализированы особенности строения корней, корневищ и стеблей видов рода *Veronica* L., произрастающих на территории Воронежской области. Исследуемые виды относятся к различным экологическим группам и жизненным формам. Полученные результаты показывают общий план строения органов представителей рода. Несмотря на это, существующие различия в их жизненных формах и экологических группах позволяют выделить целый ряд маркерных структур. Практически все виды показывают индивидуальные особенности в микроскопическом строении вегетативных органов, которые могут использоваться в целях диагностики. Наиболее показательными являются структуры стебля.

**Ключевые слова.** Аэренхима, коровая паренхима, сердцевина, склеренхимные волокна, центральный проводящий цилиндр, эпидерма.

**Summary.** The structure of roots, rhizomes and stems of species of the genus *Veronica* L. growing on the territory of the Voronezh region is analyzed. The studied species belong to various ecological groups and life forms. The results show a general plan of the structure of the organs of the genus. Despite this, the existing differences in their life forms and ecological groups allow us to identify a number of marker structures. Almost all species show individual features in the microscopic structure of vegetative organs that can be used for diagnostic purposes. The most significant are the stem structures.

**Key words.** Aerenchyma, conductive central cylinder, core, cortex parenchyma, epidermis, sclerenchyma fiber.

Род *Veronica* L. (вероника) включает в себя по разным источникам от 184 до 300 видов. Подробная обработка рода принадлежит А. Г. Борисовой (1955), которая инвентаризировала виды огромной территории СССР. А. Г. Еленевский (1978) значительно сокращает количество видов, рассмотренных во «Флоре СССР», понизив ранг до подвидового. Систематика вероник сложна из-за широкой вариабельности признаков и большого количества гибридных форм и поэтому вызывает большой интерес у исследователей (Савиных, 2015; Kozachev et al, 2015). В последнее время активно изучаются химический состав и лекарственные свойства вероник (Немершина и др., 2014; Анцышкина и др., 2017). Анатомические параметры можно использовать в целях видовой диагностики, что позволит разрешить спорные вопросы.

Объектами исследования явились виды рода *Veronica*, произрастающие на территории Воронежской области. Виды, наиболее часто встречающиеся на территории области, относятся к разным жизненным формам и экологическим группам, это *V. anagallis-aquatica* L., *V. arvensis* L., *V. beccabunga* L., *V. chamaedrys* L., *V. incana* L., *V. longifolia* L., *V. officinalis* L., *V. persica* Poir, *V. serpyllifolia* L., *V. spicata* L., *V. teucrium* L. Материал для исследования собирался в момент цветения растений, фиксировался в спирте и исследовался по стандартным ботаническим методикам. Анализ микропрепаратов проводился на тринокулярном микроскопе Levenhuk MED 20T с камерой Levenhuk M 35 BASE. Соотно-

шение тканевых комплексов оценивали на поперечных срезах с помощью программного обеспечения Windows – Levenhuk Toup View.

Анализ анатомической структуры корня дал следующие результаты. Корни первичной структуры снаружи покрыты экзодермой, до появления перидермы, при переходе ко вторичному утолщению. Первичная структура корней вероник отличается мощной первичной корой, в которой четко выделяются все три компонента: экзодерма, мезодерма и эндодерма. Паренхимные клетки коры тонкостенные, крупные, густо заполненные крахмальными зернами. Эндодерма сложена крупными клетками прямоугольной формы с закругленными концами. Одревеснения клетки при качественных реакциях не показывают. В центре корня расположен центральный проводящий цилиндр. Ксилема у большинства видов пятилучевая, т. е. цилиндр пентарктный. Есть представители, у которых число лучей ксилемы достигает 10.

Корни растений-гигрофитов *V. anagallis-aquatica* и *V. beccabunga* покрыты снаружи однослойной экзодермой, за ней следует многослойная мезодерма, ее объем в 1,5 раза больше, чем объем центрального проводящего цилиндра. Количество слоев мезодермы небольшое, около 4–5 слоев, объем создается за счет крупных размеров клеток. Эндодерма у исследуемых видов хорошо заметна и выделяется формой клеток. Проводящая система явно пентарктная.

Основная масса исследуемых видов относится к группе мезофитов. Это *V. arvensis*, *V. chamaedrys*, *V. officinalis*, *V. persica*, *V. serpyllifolia*, *V. teucrium*. Первичная структура корня растений данной экологической группы имеет следующие особенности. У *V. teucrium* доля первичной коры превышает долю проводящих тканей в 2 раза. Клетки экзодермы расположены в 2 слоя, и они более мелкие, чем клетки мезодермы. Клетки мезодермы полигональные, плотно прилегающие друг к другу, количество слоев 7–9. Эндодерма мелкоклетчатая, ярко выражена. Ксилема пентарктная. У *V. serpyllifolia* доля первичной коры уже в 2,6 раза превышает проводящие ткани. Экзодерма однослойная. Клетки мезодермы сложены рыхло, количество слоев около 5. Эндодерма четко выделяется. Клетки всех трех компонентов первичной коры имеют практически схожие размеры. Проводящие ткани – ксилема и флоэма – занимают примерно одинаковый объем. Арктность не выражена четко, но, скорее всего, также пентарктная. *V. persica* является однолетником, однако может изменять жизненную форму и развиваться в течение нескольких лет. По сравнению с другими мезофитами первичная кора занимает небольшой объем, на ее долю приходится 33 %. Возможно, это связано с отсутствием у однолетников потребности в запасующих тканях корня. Экзодерма однослойная, мелкоклетчатая. Количество слоев мезодермы 3, клетки крупные, между ними имеются ясно различимые межклетники. Эндодерма визуально не различается. Ксилема мощно развитая, пентарктная.

К группе ксерофитов можно отнести два вида – *V. incana* и *V. spicata*. Первичная кора у них превышает объем центрального цилиндра. У первого вида объем больше в 2 раза, у второго в 3 раза. Экзодерма однослойная у *V. incana*, эндодерма ярко не выражена, мезодерма сложена большим количеством слоев клеток 14–15. *V. spicata* имеет двуслойную экзодерму, количество слоев мезодермы около 10, эндодерма ярко выражена. Центральный проводящий цилиндр у обоих видов имеет вид пятилучевой звезды.

Вторичная структура корня отличается резким увеличением доли проводящих тканей, что вполне ожидаемо. У некоторых видов эндодерма во вторичной структуре становится более заметной по сравнению с корнями первичного строения, как например у *V. incana* и *V. arvensis*. Ксилема становится многолучевой и приобретает очертания круга. Ксилема корня богаче древесной паренхимой по сравнению со стеблем, и диаметр сосудов гораздо больше. Снаружи корни покрыты вторичной покровной тканью перидермой, она обычно образована 2–3 хорошо заметными слоями клеток феллемы. Феллоген и феллодерма четко не просматриваются.

*V. anagallis-aquatica* значительно увеличивает долю проводящих элементов, они превышают объем коровой паренхимы в 3,5 раза. Коровая паренхима, как и в первичной структуре, представлена 4 слоями клеток. Мезофильные виды и ксерофильные также отличаются увеличением доли проводящих элементов. У *V. incana* объем центрального цилиндра в 2 раза превышает объем коровой паренхимы, у *V. arvensis* в 6 раз. У однолетней *V. persica* изменений в соотношении тканей не наблюдается, проводящие ткани в 2 раза превышают ткани запасующие, как и в первичной структуре. Но вторичная струк-

тура отличается появлением сплошного кольца ксилемы. У некоторых видов удалось зафиксировать переход от первичного строения к вторичному, на котором видно увеличение лучей ксилемы с 5 до 10, что впоследствии приведет к полиарктности. *V. longifolia* и *V. officinalis* демонстрируют такой переход. Заметно у них и сокращение доли паренхимы коры на переходном этапе, до соотношения 1:1 к проводящим тканям. Анализ корней первичной и вторичной структуры показал, что в большей степени на анатомию корня оказывает влияние жизненная форма, чем экологическая группа. Так, небольшой объем коровой паренхимы отмечен у однолетников, что можно объяснить отсутствием необходимости накапливать питательные вещества про запас.

Большинство изучаемых видов имеет хорошо развитое корневище, оно может иметь как эпигеогенное, так и гипогеогенное происхождение. Внешний вид самый разнообразный: толстые, тонкие, ветвистые, шнуровидные, укореняющиеся, короткие, длинные (Серебрякова и др., 1972). В целом структура корневища довольно однотипна. Форма корневища на поперечном срезе округлая, у *V. incana* может быть овальной. Снаружи корневище покрыто перидермой. Феллема представлена обычно 1–3 слоями, которые легко и быстро слущиваются, феллоген и феллодерма хорошо заметны у немногих видов (уточнить каких) и обычно на многолетних структурах. Коровая паренхима сложена крупными округлыми или овальными клетками, содержащими большое количество крахмальных зерен. Эндодерма выражена ярче, чем в стебле, и выполняет роль крахмалоносного влагалища. Флоэма включает достаточное количество склеренхимных волокон. Ксилема четко показывает годичную слоистость, сосуды располагаются правильными радиальными лучами. В центре корневища находится сердцевина, которая очень часто разрушается, в сердцевине хорошо заметна перимедулярная зона.

*V. incana* имеет типичное корневище, которое покрыто 2–3 слоями феллемы, под ними хорошо видны феллоген и феллодерма. Коровая паренхима крупноклетчатая, расположена в 10–12 слоев, по сравнению со стеблем ее объем увеличивается в 2 раза, клетки плотно заполнены крахмальными зернами. Центральный цилиндр очень мощный. Объем проводящих тканей увеличивается в 1,5 раза по сравнению со стеблем. На долю сердцевины соответственно приходится меньший объем. Во флоэме имеются склеренхимные волокна, сгруппированные по 2–3, что гораздо меньше по сравнению со стеблем.

Корневище *V. spicata* покрыто 1–2 слоями феллемы. Первичная кора характеризуется наличием очень крупных межклетников. Возможно, это связано с плохой аэрацией субстрата, на котором произрастали исследуемые особи или тяжелым субстратом. Объем коровой паренхимы увеличивается по сравнению со стеблем в 1,2 раза. Доля проводящих тканей увеличивается в 1,8 раз, а сердцевины соответственно уменьшается в 1,5 раза. Механические ткани во флоэме развиты так же, как и во флоэме стебля, и склеренхимные волокна собраны по 5–6 штук в группы. Сердцевина имеет треугольные очертания на поперечном срезе, в ней хорошо выражена перимедулярная зона. Со временем сердцевина разрушается, процесс начинается с образования больших полостей.

Корневище *V. chamaedrys* имеет наименее развитую перидерму. Механических тканей в корневище немного, они располагаются во флоэме поодиночке, редко склеренхимные волокна встречаются по двое. Так же, как у предыдущих видов, объем проводящих тканей увеличивается, коровой паренхимы сокращается по сравнению со стеблем.

Корневище *V. teucrium* покрыто 2–3 слоями феллемы, феллоген и феллодерма хорошо заметны. Волокна склеренхимы встречаются по 2–3 в группе. Клетки сердцевины очень часто склерифицируются.

Для корневища *V. longifolia* характерны полости в коре, мощное развитие проводящих тканей в 3 раза превышающих объем коровой паренхимы, большие скопления волокон во флоэме, до 20 штук.

Корневище *V. beccabunga* покрыто 2 слоями феллемы. Хорошо заметна эндодерма в отличие от стебля. Механические ткани ни в корневище, ни в стебле не обнаружены. По сравнению со стеблем уменьшается доля сердцевины и увеличивается доля проводящих тканей в 1,5 и 1,8 раза соответственно. В целом можно сказать, что в корневищах сильно развита коровая паренхима: ее объем увеличивается от 1,2 до 2 раз по сравнению со стеблем. У некоторых видов наблюдается развитие крупных межклетников или даже полостей. Увеличивается объем проводящих тканей в корневищах и соответственно уменьшается объем сердцевины по сравнению со стеблем. Механическая ткань во флоэме развита так же, как и в стебле, могут быть незначительные изменения как в сторону увеличения, так и в сторону

ну уменьшения количества склеренхимных волокон в группе. Общее количество паренхимных тканей коры и сердцевины в корневищах меньше, чем в стеблях. Можно сказать, что особенности строения корневища имеют индивидуальные характеристики для отдельных видов. Анатомические признаки корневища позволяют судить об экологической принадлежности видов лучше, чем соответствующие признаки корня. Наиболее информативным показателем будет соотношение между объемами коровой паренхимы и проводящими тканями. Так, у гигрофитов этот показатель равен 2, у ксерофитов 0,5, а у мезофитов колеблется от 1 до 1,5.

Стебли вероник располагаются в пространстве самым различным образом. Они могут быть ползучими, распростертыми, приподнимающимися, в большинстве случаев прямостоячими, при основании восходящими. Сильно варьирует и высота стеблей – от 25 см до 120 см. Стебли большинства видов покрыты одноклеточными и многоклеточными волосками, они могут быть кроющими и железистыми. В микроструктуре стебля отчетливо видны 4 компонента. Первичная покровная ткань, коровая паренхима, сплошные кольца проводящих тканей (прокамбий и камбий у вероник закладываются сплошными кольцами). Во флоэме большинства видов развиваются волокна склеренхимы, они могут быть одиночными либо собранными в группы от 1–2 до 6–8 штук. Сердцевина вероник хорошо развита, она состоит из клеток, неплотно прилегающих друг к другу. У многих видов в центре стебля с возрастом образуется полость из-за их отставания в росте и постепенного отмирания.

Клетки эпидермы стебля имеют различную форму. У многих видов развита кутикула, которая может иметь складчатый характер. Наиболее развитая кутикула у *V. chamaedrys*, *V. longifolia*, *V. spicata*. Опушение стебля является весьма значимым диагностическим признаком. Так, стебли *V. anagallis-aquatica* лишены кроющих трихом, но в области соцветия могут появляться железистые волоски. *V. longifolia* может не иметь опушения, либо оно скудно выражено. По всему стеблю железистые трихомы встречаются у *V. spicata*, у остальных видов они проявляются более или менее отчетливо в области соцветия. Ярче всего эта особенность выражена у *V. arvensis* и *V. beccabunga*. Волоски *V. serpyllifolia* короткие и загнутые вниз, *V. officinalis* – длинные тонкие, *V. teucrium* и *V. persica* – курчавые, *V. incana* – длинные, спутанные, дающие беловойлочное опушение. *V. arvensis* и *V. chamaedrys* отличаются волосками, расположенными в 2 ряда, причем у последней ряды волосков чередуются в соседних междоузлиях. Коровая паренхима состоит, как правило, из нескольких компонентов. Наружные слои представлены механической тканью – колленхимой, за ней следует хлорофиллоносная паренхима, за ней – запасающая паренхима. Последняя составляющая – это эндодерма, которая присутствует, по-видимому, у всех видов, но не всегда выражена ярко, как например у *V. serpyllifolia* и *V. officinalis*. Колленхима, как правило, угольчатая, однослойная. Отсутствует колленхима у гигрофитов и у *V. arvensis*, *V. persica*. У последних видов это можно объяснить жизненной формой и габитусом растений. Это однолетники небольшого размера, стебли которых зачастую стелются по земле. У гигрофильных видов в коровой паренхиме развиваются полости, и она представляет собой аэренхиму. *V. beccabunga* имеет более плотно сложенную кору по сравнению с *V. anagallis-aquatica*. Крупноклетчатая паренхима с большими межклетниками отличает *V. arvensis*. Объем проводящих тканей и коровой паренхимы напрямую зависит от экологической группы, к которой принадлежит исследуемый вид. Так, у *V. teucrium* объем проводящих тканей превышает коровую паренхиму в 1,5 раза, а у *V. longifolia* в 3 раза. Растения со слабыми стеблями отличаются небольшим объемом проводящих тканей, в 2 раза меньше паренхимы. *V. serpyllifolia* и *V. persica*, возможно, поддерживают стебель в пространстве благодаря хорошей обводненности крупных клеток коровой паренхимы. Первичная кора ксерофитов очень плотно сложена, и у *V. incana* на ее долю приходится 14 %, а у *V. spicata* – 19 %. Флоэма и ксилема занимают разный объем в стебле в зависимости от вида, в среднем на долю проводящих тканей приходится 24,5 %. Наибольший объем у *V. longifolia* – 33 %, наименьший у *V. serpyllifolia* – 17 %. Можно сказать, что в целом доля проводящих тканей изменяется незначительно, а вот соотношение между первичной корой и центральным цилиндром изменяется за счет изменения доли коры и сердцевины. Во флоэме показательным является количество склеренхимных волокон в группе. Наибольшее количество у ксерофитов – 6–8 шт. в группе. Наименьшее – у видов с лежачими побегами – 1–2 у *V. serpyllifolia* и *V. persica*. Полное отсутствие таковых наблюдается у *V. beccabunga* и *V. anagallis-aquatica*. Ксилема отличается по количеству рядов сосудов, у гигрофитов их количество невелико, около 5, а у ксерофитов достигает 20. У большинства видов отчет-

ливо видны сердцевинные лучи. Сердцевина получает мощное развитие у ксерофильных растений за счет значительного сокращения доли коровой паренхимы. У многих видов, таких как *V. anagallis-aquatica*, *V. arvensis*, *V. longifolia*, *V. incana*, *V. teucrium*, *V. serpyllifolia* развита полость в центре стебля.

Первичная структура корня характеризуется мощной первичной корой, которая в 2–3 раза больше доли центрального цилиндра, и пенктарктым центральным проводящим цилиндром. Иногда арктность не выражена. При переходе к вторичному утолщению число лучей ксилемы сначала удваивается, затем она становится полиарктной. Во вторичной структуре корня доля проводящих тканей превышает долю паренхимы от 2 до 6,6 раз. Экзодерма сменяется перидермой, заметнее становится эндодерма. Из исследуемых видов выделяются однолетние представители, у которых первичная и вторичная структуры корня не показывают изменения в пропорциях между проводящими и запасующими тканями. В корневищах по сравнению со стеблем увеличивается доля коровой паренхимы и соответственно уменьшается доля сердцевинной. Клетки коровой паренхимы густо заполнены крахмальными зернами, на тяжелых и плохо аэрируемых почвах развита аэренхима или крупные межклетники, ярко выражена эндодерма. Так же, как и стебель, корневище показывает уменьшение доли коровой паренхимы и увеличение ксерофилизации флоэмы у ксерофильных видов. У многолетних видов в корневищах отчетливо видна годовичная слоистость. Стебель показывает четкую зависимость в своем строении от условий обитания. Относительным постоянством отличается процентное содержание проводящих тканей в стебле, оно составляет в среднем 24,5 %. Сильно колеблется доля коровой паренхимы и сердцевинной соответственно. Наибольший объем коровой паренхимы занимает у гигрофитов – около 49% и наименьшую у ксерофитов – 8 %. Доля сердцевинной изменяется соответственно. Количество склеренхимных волокон во флоэме увеличивается по мере ксерофилизации видов, единичны они у растений с лежачими побегами и отсутствуют у гигрофитов. Размеры клеток коровой паренхимы, их сложение и количество слоев также зависит от условий обитания. В строении осевых органов вероник можно отметить общие черты, характерные в целом для рода, но и значительное количество видовых особенностей, связанных с биологией развития и роста растений и формирующихся в особых экологических условиях..

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анцышкина А. М., Морохина С. Л., Пляшник Н. В.** Морфолого-анатомическое изучение некоторых европейских видов рода вероника // Фармация, 2017. – Т. 66, № 3. – С. 20–23.
- Борисова А. Г.** Род *Veronica* L. // Флора СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 329–501.
- Еленевский А. Г.** Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. – М.: Наука, 1978. – 259 с.
- Немершина О. Н., Гусев Н. Ф., Петрова Г. В.** Содержание ириоидов в растениях рода вероника // Биозащита и биобезопасность, 2014. – Т. 6, № 4(21). – С. 44–48.
- Савиных Н. П.** О гигрофильной линии эволюции однолетних вероник // Труды института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, 2015. – № 71(74). – С. 97–111.
- Серебрякова Т. И., Казарлицкая Т. Н.** Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolisimachium* Koch. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1972. – Т. 77, Вып. 6. – С. 81–98.
- Kozachev P. A., Albach D., Ebel A. L.** Check-list of *Veronica* subg. *Pseudolisimachium* (Plantaginaceae) of Siberia // Turczaninowia, 2015. – Т. 18, № 3. – С. 84–95.