

УДК 582.893.6 (571.6) : 581.821

С.А. Волкова
П.Г. ГоровойS.A. Volkova
P.G. GorovoyЭПИДЕРМА ЛИСТА ВИДОВ *CONIOSELINUM CHINENSE* И *C. FILICINUM*
ТРИБЫ *LIGUSTICEAE* (APIACEAE)THE LEAF EPIDERMIS IN SPECIES OF *CONIOSELINUM CHINENSE* AND *C. FILICINUM*
OF THE TRIBE *LIGUSTICEAE* (APIACEAE)

Аннотация. Исследована эпидерма листа *Conioselinum chinense* и *C. filicinum*. У изученных видов листья гипостоматные, устьица аномоцитные, гемипарацитные, гемидиацичные, диацичные, парацитные, полицитные. Преобладающим типом устьичного аппарата является аномоцитный. Виды различаются по типам устьиц, количеством устьиц и клеток на единице площади, форме антиклинальных стенок клеток эпидермы, показателями устьичных индексов.

Ключевые слова: Apiaceae, *Conioselinum*, лист, эпидерма, тип устьиц, эпидермальные клетки.

Summary. The leaf epidermis in *Conioselinum chinense* и *C. filicinum* has been studied. The leaves of these species are hypostomatous, and the stomata types are anomocytic, hemiparacytic, hemidiacytic, diacytic, paracytic, polocyctic. The prevailing stomatal apparatus type is anomocytic. The species differ in their stomata types, in the shape and the outline of the anticlinal walls of epidermis cells, and in values of stomata indexes.

Key words: Apiaceae, *Conioselinum*, leaf, epidermis, stomata, epidermal cells.

Триба *Ligusticeae* Calest. (сем. *Apiaceae*) в таксономическом отношении является одной из наиболее сложных групп в семействе зонтичные и нуждается в глубокой современной ревизии, основанной на исследовании широкой совокупности признаков. Диагностическую и таксономическую ценность стоматографических признаков у зонтичных отмечали многие исследователи (Волкова, Горовой, 2008, 2010; Даровских, Горовой, 2001; Остроумова, 1985, 1987; Aroga et al., 1982; Guyot, 1965, 1966, 1971, 1978, 1984; Ostroumova, 1990; Ostroumova, Kljuykov, 1991, 2007; Ostroumova, Lavrova, 1991). Целью работы явилось выявление наиболее важных для систематики признаков строения эпидермы листа у видов *Conioselinum chinense* (L.) Britt., Sterns et Roggenb. и *C. filicinum* (H. Wolff) Nara трибы *Ligusticeae* (*Apiaceae*), произрастающих на Дальнем Востоке России. Исследование *C. smithii* (H. Wolff) Pimenov et Kljuykov (*C. jeholense* (Nakai et Kitag.) Pimenov) проведено ранее (Волкова, Горовой, 2010).

Материал и методика. Нами изучена эпидерма листа видов *C. chinense* и *C. filicinum*. Для исследования эпидермы листа использовали гербарные экземпляры из коллекции лаборато-

рии хемотаксономии Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН (ТИБОХ). Гербарные образцы, в основном, собраны авторами статьи. На Курильских островах нередко исследованные виды произрастают в одних и тех же экологических условиях (совместно) на берегу моря.

Места сбора образцов. *Conioselinum chinense*: Хабаровский край, Николаевский р-н, мыс Лазарева, 1970, Д. Басаргин; Хабаровский край, бухта Гроссевича, морское побережье, 1997, Д. Басаргин; Сахалинская обл., о. Итуруп, юго-западная часть острова, у берега залива Доброе начало, в 2 км южнее бывшего пос. Лесозаводский, на песке среди *Rosa rugosa*, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Итуруп, ≈ в 15 км западнее берега залива Касатка, долина реки Осенняя (45° с. ш.) под скалами около устья реки, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Кунашир, ≈ в 5 км западнее пос. Менделеево, окр. пос. Третьяково, долина ключа Валентин, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Итуруп, окр. пос. Буревестник, долина реки Хвойка, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Итуруп, юго-западная часть острова, у дороги через лес между зали-

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ ДВО РАН), пр-т 100 лет Владивостоку, 159; 690022, Владивосток, Россия; e-mail: gorovoy@piboc.ru
Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far East Branch, Russian Academy of Sciences (PIBOC FEB RAS) 159 Pr-t 100 let Vladivostoku; 690022, Vladivostok, Russia

Поступило в редакцию 27.04.2012 г.

Submitted 27.04.2012

вами Одесский и Доброе начало; Сахалинская обл., о. Итуруп, \approx в 20 км юго-западнее залива Касатка, в кальдере у ручья, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Камчатская обл., о. Беринга, тундра в р-не реки Подутесной, 1974, Е. Здровьева, И. Шаповал; Сахалинская обл., о. Сахалин, п. Анива, берег залива, 1974, Э. Бойко.

Conioselinum filicinum (H. Wolff) Nara: Сахалинская обл., о. Итуруп, юго-западная часть острова, у берега залива Доброе начало, у берега моря, на выходах лавы, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Итуруп, юго-западная часть острова, у берега залива Доброе начало, в 2 км южнее бывшего пос. Лесозаводский, на песке среди *Rosa rugosa*, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Итуруп, \approx в 15 км западнее берега залива Касатка, долина реки Осенняя (45° с. ш.) под скалами около устья реки, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Кунашир, \approx в 5 км западнее пос. Менделеево, окр. пос. Третьяково, долина ключа Валентин, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Итуруп, окр. пос. Буревестник, долина реки Хвойка, 1971, П. Горовой, С. Волкова; Сахалинская обл., о. Итуруп, юго-западная часть острова, у дороги через лес между заливами Одесский и Доброе начало; Сахалинская обл., о. Итуруп, \approx в 20 км юго-западнее залива Касатка, в кальдере у ручья, 1971, П. Горовой, С. Волкова.

Для приготовления стоматографических препаратов применяли традиционный метод мацерации с использованием раствора Шульце (концентрированная азотная кислота HNO_3 с добавлением кристаллов бертолетовой соли KClO_3). Метод мацерации довольно эффективен при изготовлении эпидермальных препаратов листьев сухих растений (Свешникова, 1966). Для изучения использовали сформированные листовые пластинки прикорневых или нижних стеблевых листьев (Остроумова, 1987). Фрагменты листьев помещали в отдельные закупоренные пробирки со смесью Шульце на 1–3 суток при комнатной температуре. Затем материал промывали в дистиллированной воде, снимали эпидерму, окрашивали ее красителями метиленовым синим или сафранином, промывали холодной водой от избытка красителя и заключали в глицерин-желатин. Исследование эпидермы проводили на микроскопе Amplival. Рисунки эпидермы выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7 при увеличении 10×40 . Определение количества устьиц и клеток на 1 мм^2 площади, измерения (длина и ширина эпидермальных клеток

и устьиц) проведены в 30-кратной повторности. Просматривали верхнюю и нижнюю эпидерму, определяли тип устьичного аппарата, число эпидермальных клеток и устьиц в поле зрения микроскопа с пересчетом на 1 мм^2 , измеряли длину и ширину устьиц и клеток. Статистическую обработку данных проводили по Лакину (1990) с использованием программ «Statistica» и «Excel». Для каждого изучаемого признака определяли среднее значение (M), его ошибку (m), коэффициент вариации (C_v). Варьирование считается слабым, если коэффициент вариации не превосходит 10%, средним, когда C_v составляет 11–25%, и значительным при $C_v > 25\%$. Биометрические показатели приведены в таблице. При характеристике типов устьиц (типов устьичных аппаратов, устьичных комплексов или стомато-типов) пользовались классификациями, предложенными М.А. Барановой (1985, 1990) и Т.А. Остроумовой (1985, 1987). Форма и очертания эпидермальных клеток описаны по методике С.Ф. Захаревича (1954). Устьичный индекс (U_u) определяли по формуле $U_u = \frac{унэ}{кнэ} + унэ$, где $кнэ$ – число основных клеток нижней эпидермы на 1 мм^2 , $унэ$ – число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2 .

Результаты и обсуждение. Род *Conioselinum* Fisch. ex Hoffm. объединяет около 12 видов, распространенных в горах Средней Азии, по всей Сибири до Тихого океана, в Северной Америке, северной и средней Европе. Во «Флоре СССР» приводится 8 видов (Шишкин, 1951). В.Н. Ворошилов (1966) для Дальнего Востока указывает 4 вида: *C. filicinum*, *C. kamtschaticum* Rupr., *C. longifolium* Turcz., *C. victoris* Schischk.; позже он (Ворошилов, 1982, 1985) приводит 3 вида – *C. victoris*, *C. kamtschaticum*, *C. filicinum* – и отмечает, что *C. longifolium* на территории Дальнего Востока не встречается. Исследование locus classicus и типового экземпляра *C. kamtschaticum* показало, что этот вид был описан по экземпляру *Tilingia ajanensis* Regel et Tiling (Gorovoy, 1978). М.Г. Пименов и Т.В. Лаврова (1985) рассмотрели *C. victoris* как типовой нового рода *Magadania* Pimenov et Lavrova (*M. victoris* (Schischk.) Pimenov et Lavrova). Повторное описание этого рода под названием *Ochotia* A. Khokhr. (с видом *O. victoris* (Schischk.) A. Khokhr.) приводится в сводке «Флора Магаданской области» (Хохряков, 1985). В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Пименов, 1987) указаны два вида: *C. chinense* и *C. jeholense*, а *C. filicinum* отсутствует. В книге «Флора российско-

го Дальнего Востока. Дополнения ...» (2006) *C. jeholense* отмечен как синоним *C. smithii*.

В результате наших исследований установлено, что изученные виды имеют гипостоматный тип листа. На листьях выявлено несколько типов устьиц. В работах по морфологии устьичных аппаратов используются различные классификации и по-разному проводятся границы между типами, поэтому Т.А. Остроумова (1987) рекомендует уточнять значение применяемых терминов. Для систематики и диагностики Ариасеae определенное значение имеет преобладающий тип (или типы) устьиц (Остроумова, 1987). К аномоцитным нами отнесены устьица, окруженные 3–5 соседними клетками, которые не отличаются размерами или формой от остальных клеток эпидермы. У гемидиацитного типа побочная клетка находится в полярном положении. Полоцитный – замыкающие клетки окружены одной побочной клеткой не полностью: к одному из устьичных полюсов примыкают одна или две эпидермальные клетки. Диацитные и парацитные устьица имеют две прилегающие клетки. В диацитных граница между прилегающими клетками располагается перпендикулярно устьичной щели, у парацитных устьиц эти клетки располагаются вдоль замыкающих клеток. Гемипарацитный тип характеризуется устьицем с одной мелкой побочной клеткой, располагающейся вдоль одной из замыкающих клеток, и 2–3 соседними клетками.

Conioselinum chinense (рис.). Клетки верхней эпидермы распластанные и вытянутые, многоугольные. Стенки эпидермальных клеток редко-извилистые, округло-извилистые. Проекция клеток абаксиальной стороны листа распластанный и вытянутый. Отмечены аномоцитные,

гемидиацитные, гемипарацитные, положитные, парацитные, диацитные типы устьиц. Устьица овальные, устьичные щели ориентированы параллельно средней жилке листа. Встречаются смежные устьица.

Conioselinum filicinum (рис.). Эпидермальные клетки адаксиальной стороны листа распластанные и вытянутые. Стенки эпидермальных клеток крупно-извилистые. Клетки нижней эпидермы листа распластанные и вытянутые. Очертания антиклинальных стенок извилистые, крупноизвилистые. Стоматотипы аномоцитные, гемидиацитные, гемипарацитные, диацитные. Устьица овальные, удлинено-овальные, ориентированы в одном направлении параллельно средней жилке листа. Имеются смежные устьица.

У обоих видов на нижней поверхности листа обнаружены аномоцитный, гемидиацитный, гемипарацитный, диацитный типы устьичного комплекса. У *C. chinense* встречаются положитные и парацитные устьица. Преобладающим типом устьичного аппарата у исследованных видов является аномоцитный, но *C. chinense* имеет довольно много гемидиацитных устьиц по сравнению с другими типами. Стенки эпидермальных клеток на обеих сторонах листа *C. filicinum* более изогнуты, чем у клеток *C. chinense*. У *C. chinense* клетки верхней эпидермы более толстостенные, чем у *C. filicinum*. Для большинства признаков эпидермы у изученных видов вариабельность не превышает средний уровень. Варьирование морфометрических параметров является довольно устойчивым, если коэффициент вариации (C_v) не превышает средний. У некоторых растений вида *C. chinense* с о. Итуруп (Сахалинская обл.) очень редко встречаются отдельные устьица на верх-

Таблица

Морфометрическая характеристика эпидермы листа видов рода *Conioselinum*

Признаки	<i>Conioselinum chinense</i>		<i>C. filicinum</i>	
	Верхняя	Нижняя	Верхняя	Нижняя
Поверхность листа				
Число устьиц на 1 мм ²	-	204.18±5.36	-	179.63±5.59
C_v , %	-	14.38	-	17.05
Число клеток на 1 мм ²	404.86±13.53	460.29±18.30	740.26±13.73	545.20±28.41
C_v , %	18.31	21.79	10.16	28.56
Длина устьиц, мкм	-	34.67±0.87	-	31.89±0.68
C_v , %	-	13.76	-	11.70
Ширина устьиц, мкм	-	21.97±0.87	-	21.17±0.39
C_v , %	-	13.76	-	10.11
Длина клеток, мкм	67.52±2.06	41.76±1.45	44.43±1.27	45.12±1.66
C_v , %	16.72	19.04	15.66	20.17
Ширина клеток, мкм	25.47±0.44	23.95±1.15	31.15±0.99	27.41±1.02
C_v , %	9.46	26.30	17.24	20.39
$U_{\text{н}^2}$, %	-	30.73±1.04	-	24.78±1.09

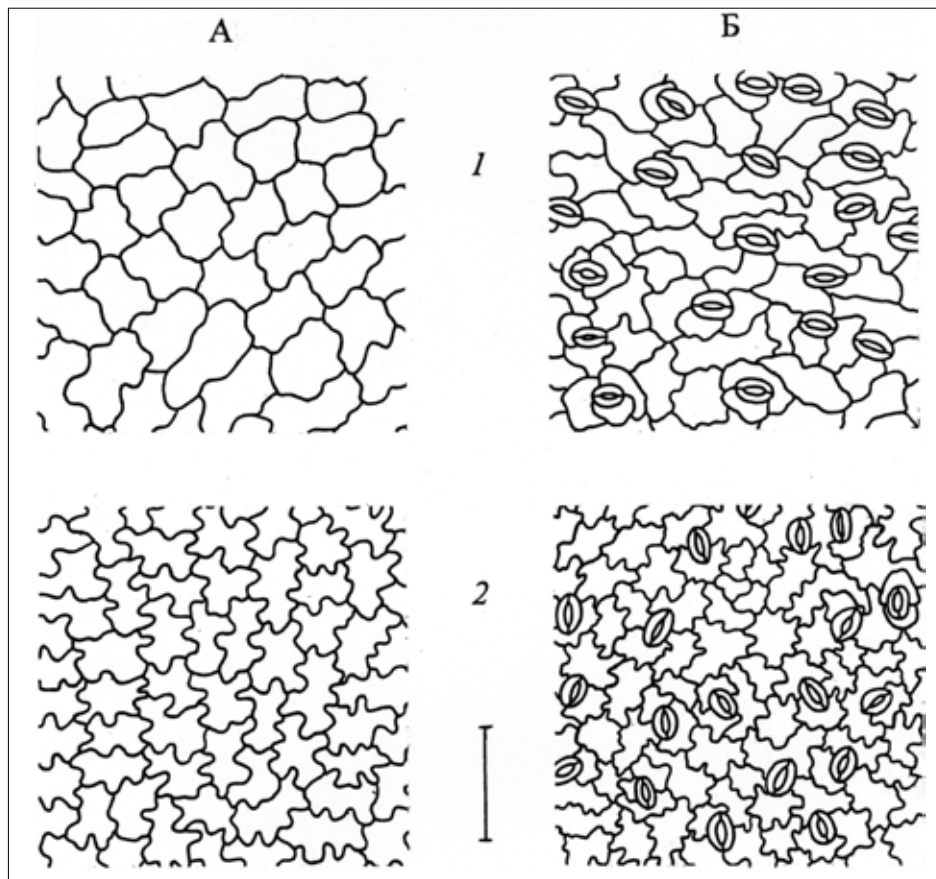


Рис. Верхняя (А) и нижняя (Б) эпидерма пластинки листа *Conioselinum chinense* (1) и *C. filicinum* (2). Масштабная линейка – 0,1 мм.

ней поверхности листа, где отмечены аномоцитный, диацитный, парацитный, гемидиацитный устьичные аппараты. Некоторые авторы характеризуют такой лист с единичными устьицами как «почти гипостоматный» (Тарабаева, Заирова, 1971).

Заключение. Проведенный анализ эпидермы листа *C. chinense* и *C. filicinum* показал, что изученные виды имеют гипостоматные листья. У обоих видов на поверхности листа обнаружены аномоцитный, гемидиацитный, гемипарацитный, диацитный типы устьиц. У *C. chinense* отмечены еще два типа устьиц: поцитные и парацитные. Различаются виды по типам устьиц, количеству устьиц и эпидермальных клеток на 1 мм², очертаниям антиклинальных стенок клеток эпидермы, показателям устьичных индексов ($U_{\text{и}}$).

Сравнение стоматографических данных *C. chinense* и *C. filicinum* позволило выявить отличия между видами. Сведения В.Н. Ворошилова (1966, 1982) и наши наблюдения в природе показали, что *C. chinense* и *C. filicinum* отличаются строением листьев. Для листьев *C. chinense* характерны острые или коротко заостренные сегменты первого порядка на верхушке. Листья *C. filicinum* имеют сегменты первого порядка, на верхушке длинно заостренные, зубчатые, почти хвостатые. Полученные данные свидетельствуют о самостоятельности этих видов.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-01325а.)

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова М.А.** Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 12. – С. 1585–1595.
Баранова М.А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. – Л.: Наука, 1990. – 67 с.

- Волкова С.А., Горовой П.Г.** Эпидерма листа видов рода *Cnidium* и *Tilingia* (Apiaceae) // Бот. журн., 2008. – Т. 93, № 7. – С. 1104–1111.
- Волкова С.А., Горовой П.Г.** Эпидерма листа некоторых видов трибы *Ligusticeae* (Apiaceae) // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 7. – С. 930–936.
- Ворошилов В.Н.** Флора советского Дальнего Востока. – М.: Наука, 1966. – 477 с.
- Ворошилов В.Н.** Определитель растений советского Дальнего Востока. – М.: Наука, 1982. – 672 с.
- Ворошилов В.Н.** Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. – М.: Наука, 1985. – С. 139–200.
- Даровских Е.В., Горовой П.Г.** Эпидермальный анализ дальневосточных видов *Bupleurum* (Umbelliferae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 6. – С. 64–71.
- Захаревич С.Ф.** К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та, 1954. – Вып. 2, № 4. – С. 65–75.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
- Остроумова О.А.** Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (Umbelliferae) // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 12. – С. 1625–1628.
- Остроумова О.А.** Типы устьиц листьев у представителей семейства Apiaceae // Бот. журн., 1987. – Т. 72, № 11. – С. 1479–1488.
- Пименов М.Г.** Сельдереевые, или Зонтичные – Apiaceae Lindl. (Umbelliferae Moris.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1987. – Т. 2. – С. 203–277.
- Пименов М.Г., Лаврова Т.В.** *Magadania* – новый род семейства Umbelliferae, эндемичный для Северо-Восточной Азии // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 4. – С. 528–532.
- Свеишникова И.Н.** Исследования листьев ископаемых и современных растений эпидермально-кутикулярным методом // Бот. журн., 1966. – Т. 51, № 4. – С. 584–590.
- Тарабаева Б.И., Заирова Б.** Сравнительное изучение эпидермиса листьев видов мяты – *Mentha* L., произрастающих в Казахстане // Биол. науки. – Алма-Ата, 1971. – Вып. 2. – С. 25–32.
- Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». – Т. 1–8 (1985–1996). – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 195 с.
- Хохряков А.П.** Флора Магаданской области. – М.: Наука, 1985. – 397 с.
- Шишкин Б.К.** Род Гирчовник – *Conioselinum* Fisch. // Флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – Т. 17. – С. 1–10.
- Arora K., Grace J., Stewart G.** Epidermal features of *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev., *H. sphondylium* L. and their hybrid // Bot. J. Lin. Soc., 1982. – Vol. 85. – P. 169–177.
- Gorovoy P.G.** The Genus *Tilingia* Regel // Ombellifères. Contrib. pluridisc. à la Systémat.: Actes du 2^e Symp. Int. (Perpignan, 1977). – Paru, 1978. – P. 653–661.
- Guyot M.** Intérêt des études de phytodermologie dans la famille des Ombellifères // Ombellifères. Contrib. pluridisc. à la Systémat.: Actes du 2^e Symp. Int. (Perpignan, 1977). – Paru, 1978. – P. 133–148.
- Guyot M.** Les stomates des Ombellifères // Bull. Soc. Bot. France. 1966. – Vol. 113, № 5–6. – P. 244–273.
- Guyot M.** Les types stomatiques dans les espèces françaises du genre *Peucedanum* (Ombellifères) // Rev. Cytol. Biol. Vég. Bot., 1984. – Vol. 7, № 1. – P. 17–30.
- Guyot M.** Les types stomatiques et la classification des Ombellifères // C. R. Acad. Sci. Paris, 1965. – Vol. 260. – P. 3739–3742.
- Guyot M.** Phylogenetic and systematic value of stomata in the Umbelliferae – *Caucalideae* // Bot. J. Linn. Soc., 1971. – Vol. 64. – P. 199–214.
- Ostroumova T.A.** Stomatal types in the Umbelliferae in relation to taxonomy: tribes *Corinadreae* and *Scandiceae* // Feddes Repert., 1990. – Bd. 101, Hf. 7–8. – S. 409–417.
- Ostroumova T.A., Kljuykov E.V.** Stomatal types as a taxonomic character in the Umbelliferae: tribe *Apiaceae*, subtribe *Apiinae* // Feddes Repert., 1991. – Bd. 102, Hf. 1–2. – S. 105–114.
- Ostroumova T.A., Kljuykov E.V.** Stomatal types in Chinese and Himalayan Umbelliferae // Feddes Repert., 2007. – Bd. 118, h. 3–4. – S. 84–102.
- Ostroumova T.A., Lavrova T.V.** Stomatal types in the Umbelliferae and their taxonomic value: tribe *Apiaceae*, subtribe *Foeniculinae* // Feddes Repert., 1991. – Bd. 102, Hf. 5–6. – S. 385–394.