



## Эпидерма листа видов *Conioselinum longifolium* и *C. tataricum* трибы *Ligusticeae* (Apiaceae), произрастающих в Сибири

С. А. Волкова

ФГБУН Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова ДВО РАН,  
пр-т 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022, Россия. E-mail: volkova\_lana@mail.ru

**Ключевые слова:** лист, тип устьиц, эпидермальные клетки, адаксиальная и абаксиальная поверхности.

**Аннотация.** Исследована эпидерма листьев у *Conioselinum longifolium* и *C. tataricum* трибы *Ligusticeae* сем. Apiaceae, собранных в Сибири. Изученные виды имеют гипостоматные листья и выявлено несколько типов устьичного аппарата: аномоцитный, анизоцитный, гемипарацитный, гемидиацитный. Иногда встречаются диацитные, парацитные и тетрацитные stomatotипы. На одном листе встречается одновременно несколько типов устьиц. Преобладающий тип устьиц – аномоцитный. Основными диагностическими признаками у изученных видов являются: количество устьиц и клеток на единице площади, форма и характер очертаний эпидермальных клеток, а также количество прилегающих к устьицам клеток. У обоих видов устьица окружены 3–6 клетками и наиболее распространенными являются аномоцитные устьица с 4 окружающими клетками, которых у *C. tataricum* в 2 раза больше, чем у *C. longifolium*. Аномоцитный тип у *C. longifolium* составляет 75 % от общего количества устьиц, *C. tataricum* имеет около 90 %. Устьичные комплексы с 6 соседними клетками встречаются очень редко. Число устьиц и клеток на 1 мм<sup>2</sup> у *C. longifolium* приблизительно в 1,5 раза больше, чем у *C. tataricum*. Очертания эпидермальных клеток адаксиальной поверхности листа *C. longifolium* прямолинейно округлые, *C. tataricum* имеет крупно-извилистые стенки. На абаксиальной стороне очертания клеток извилистые и волнистые у *C. longifolium*, крупно-извилистые у *C. tataricum*. Встречаются устьица-близнецы и смежные устьица. Устьичные индексы отличаются незначительно. Вариабельность признаков эпидермы у изученных видов не превышает средний показатель.

## The leaf epidermis of *Conioselinum longifolium* and *C. tataricum* (Apiaceae, *Ligusticeae*), growing in Siberia

S. A. Volkova

G. B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,  
Pr-t 100 let Vladivostoku, 159, Vladivostok, 690022, Russia

**Key words:** leaf, stomata, epidermal cells, adaxial and abaxial surface.

**Summary.** The leaf epidermis in *Conioselinum longifolium* and *C. tataricum* tribe *Ligusticeae* family Apiaceae has been studied. The plants have hypostomatous leaves, and anomocytic, anisocytic, gemiparacytic, gemidiacytic of stomatal apparatus identified. Sometimes there are diacytic, paracytic and tetracytic stomatotypes. The prevailing stomatal apparatus type is anomocytic. There are several types of stomata on the one leaf at the same time. The main diagnostic features in the studied species are: the number of cells and stomata per unit area, the shape and character of the outline of the epidermal cells and the number of cells adjacent to the stomata. Both types of stomatas surrounded by 3–6 cells. The most common type is anomocytic stomata surrounding 4 cells. Anomocytic type compiles 75 % of the total number of the stomatas, and *C. tataricum* has 90 % of the stomatas this type. Stomatal complexes with 6 neighboring cell are very rare. The number of the stomatas and cell per 1 mm<sup>2</sup> in *C. longifolium* is about 1.5 times greater than in *C. tataricum*. Outlines of the leaf epidermal cells on the adaxial surface of *C. longifolium* are straight-

forward rounded. *C. tataricum* has a large-winding wall of the cells. There are twisting and waving outlines of the epidermal cell on the abaxial side in *C. longifolium*, and large-twisting in *C. tataricum*. Stomatal index differs insignificantly. The variability of the characteristics of the leaf epidermis is less average.

### Введение

Род *Conioselinum* Fisch. (Ariaceae) объединяет около 12 видов, распространенных в горах Средней Азии и Сибири, на Дальнем Востоке и в Северной Америке, а также Северной и Средней Европе. Во «Флоре СССР» приводится 8 видов (Shishkin, 1951). Для Сибири указывается два вида: *C. longifolium* Turcz. (syn. *C. cenolophioides* Turcz.) и *C. tataricum* Hoffm. (syn. *C. vaginatum* (Sprengel) Thell., *C. univittatum* Turcz. ex Kar. et Kir.) (Pimenov, 1996).

Вид *C. longifolium* Turcz. отличается от *C. tataricum* Hoffm. только формой конечных долек листа. Ареалы *C. longifolium* и *C. tataricum* совпадают. Эти виды произрастают на территориях близких к их locus classicus (Восточный Саян) и четко дифференцированы. Промежуточных форм не наблюдается. Но на южном берегу Байкала можно найти формы *C. tataricum* с более длинными, чем обычно, дольками, приближающиеся к *C. longifolium*. Не исключено, что более тщательное исследование в природе позволит рассматривать *C. longifolium* как внутривидовой таксон *C. tataricum*. Ряд сборов «*C. longifolium*» из Якутии переопределен как *Tilingia ajanensis* (Gorovoy, 1974; Pimenov, 1996; Pimenov et al., 2003; Pimenov, Ostroumova, 2012).

Нашей задачей было выявить наиболее важные для систематики признаки эпидермы листа у видов *C. longifolium* и *C. tataricum* трибы *Ligusticeae* Calest. (сем. Ariaceae), произрастающих в Сибири. Диагностическое и таксономическое значение стоматографических признаков у зонтичных показано в многочисленных работах зарубежных и отечественных авторов (Cauwet-Marc et al., 1978; Guyot, 1978; Shah, Abraham, 1981; Arora et al., 1982; Ostroumova, 1985, 1987; 1990; Ostroumova, Kljuykov, 1991, 2007; Ostroumova, Lavrova, 1991; Volkova, Gorovoy, 2008, 2010, 2012; Sun, He, Zhou, 2010).

### Материал и методика

Нами исследована эпидерма пластинки листьев *C. longifolium* и *C. tataricum*, собранных в Сибири. Для сравнения приготовлены и просмотрены препараты эпидермы *C. tataricum* из других регионов. Для изучения строения эпидермы листа использовали гербарные экземпляры из коллекции Гербария Центрального сибирского

ботанического сада СО РАН (NS) и Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА).

### Места сбора образцов из Сибири

*C. longifolium*: 1) «Тува, Тес-Хемский р-н, выс. 1200 м, восточный берег оз. Амдайгын-Холь, осоковое болото. 04 VII 1972. И. А. Артемов»; 2) «Тува, Тоджинский р-н, Зап. Саян, хр. Ергак-Таргак-Тайга, река Ак-Суг, скалы по правому берегу. 06 VII 1986. Д. Н. Шауло»; 3) «Тува, Тоджинский р-н, Зап. Саян, хр. Ергак-Таргак-Тайга, река Перевальный Хуннуг. 11 VII 1987. Д.Н. Шауло»; 4) «Тува, Тоджинский р-н, долина реки Бий-Хем, устье реки Селиг-Хем, песчано-галичниковые отложения. 08 VII 1999. Д. Н. Шауло».

*C. tataricum*: 1) «Красноярский край, Западный Саян, Куртушинский край, окрестности села Усинского, река Узюп. 12 VIII 1980. Д.Н. Шауло»; 2) «Тува, Монгун-Тайгинский р-н, хребет Чихачева, долина реки Джежы-Тей, в среднем течении, разнотравно-злаковый луг. 22 VII 1980. А. Г. Манеев»; 3) «Алтай, Онгудайский р-н, Семинский хребет, долина реки Курата, закустаренный берег реки. 03 VIII 1984. И. А. Пшеничная»; 4) «Якутия, в 215 км от г. Якутска, вниз по реке Лена, вблизи устья реки Белянка, опушка березового леса. 10 VIII 1984. И. М. Красноборов»; 5) «Тува, Пий-Хемский р-н, хребет Таскыл, высота 1530 м над ур. м., по берегу ручья Сопатого. 29 VII 1988. Д. Н. Шауло»; 6) «Хакасия, Паштыпский р-н, Абаканский хребет, река Б. Таштын, разнотравно-злаковый луг. 20 VII 1990. Е. С. Анкипович»; 7) «Алтай, Усть-Коксинский р-н, Катунский хребет, долина реки Зайчиха, южный склон, остепненный разнотравно-злаковый луг. 13 VII 1997. И. А. Артемов»; 8) «Новосибирская область, Коченевский р-н, окр. пос. Александровский, опушка. 22 VIII 2000. И. М. Красноборов».

### Места сбора образцов из других регионов

*C. tataricum*: 1) «Полярный Урал, азиатский склон, верховье реки Сось, по реке Пайпудыне (верхний приток Соби), выс. 200–300 м над ур. м. 67° N. 12 VIII 1964. А. К. Скворцов, В. Ф. Филин»; 2) «Закарпатская обл., Тячевский р-н, Угольский участок заповедника, урочище Гребень, на известняковых скалах, склон север-

ной экспозиции. 22 VIII 1985. А. П. Ефремов»; 3) «Кольский п-ов, около 3 км к юго-востоку от г. Кандалакши, на приморских скалах. 24 VII 1988. Н. А. Шыверева, Г. Т. Коновалова»; 4) «Калужская обл., Козельский р-н, в 7 км к северо-западу от деревни Чернышено, 53°50' с. ш. 35°49' в. д., Национальный парк «Угра», широколиственный лес у обочины тропинки. 27 VI 2003. М. Д. Логачева, С. С. Панкова, С. В. Полевова, Н. М. Решетникова»; 5) «Владимирская обл., Суздальский р-н, 25 км к северо-западу от г. Владимир, 0,75 км к юго-западу от с. Обращиха, склон балки – правого притока реки Семига, орешниковый кустарник. 29 VII 2004. А. П. Серегин».

Сравнительно-морфологическое исследование эпидермальных клеток листа и устьичного аппарата проводили мацерационным методом с использованием смеси Шульце (концентрированная  $\text{HNO}_3$  с добавлением кристаллов  $\text{KClO}_3$ ). Для изучения использовали сформированные листовые пластинки прикорневых или нижних стеблевых листьев (Ostroumova, 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  $10 \times 40$ . Просматривали верхнюю и нижнюю эпидерму, определяли тип устьичного аппарата, число эпидермальных клеток и устьиц в поле зрения микроскопа с пересчетом на  $1 \text{ мм}^2$ , измеряли длину и ширину устьиц и клеток. Определение количества устьиц и клеток на  $1 \text{ мм}^2$  площади, измерения (длина и ширина эпидермальных клеток и устьиц) проведены в 30-кратной повторности. Статистическую обработку данных проводили по Г. Ф. Лакину (Lakin, 1990) с использованием программы «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 современными классификациями, предложенными М. А. Барановой (Baranova, 1985) и Т. А. Остроумовой (Ostroumova, 1985). Форма и очертания эпидермальных клеток описаны по методике С. Ф. Захаревича (Za-

Таблица

Морфометрическая характеристика эпидермы листа видов *Conioselinum*

Признаки	<i>Conioselinum longifolium</i>		<i>C. tataricum</i>	
	Верхняя	Нижняя	Верхняя	Нижняя
Число устьиц, на $1 \text{ мм}^2$ $C_v$ , %	- -	$244,88 \pm 5,93$ 13,27	- -	$151,56 \pm 5,92$ 21,40
Число клеток, на $1 \text{ мм}^2$ $C_v$ , %	$310,14 \pm 6,29$ 11,11	$584,49 \pm 10,94$ 10,26	$207,69 \pm 6,37$ 16,80	$335,40 \pm 8,19$ 13,38
Длина устьиц, мкм $C_v$ , %	- -	$29,49 \pm 0,61$ 11,32	- -	$32,85 \pm 0,5$ 8,34
Ширина устьиц, мкм $C_v$ , %	- -	$23,95 \pm 0,44$ 10,06	- -	$24,37 \pm 0,49$ 11,0
Длина клеток, мкм $C_v$ , %	$74,45 \pm 1,77$ 13,03	$51,15 \pm 2,13$ 22,81	$84,85 \pm 2,36$ 15,24	$67,47 \pm 2,29$ 18,67
Ширина клеток, мкм $C_v$ , %	$51,57 \pm 1,2$ 12,76	$28,75 \pm 1,49$ 28,38	$54,83 \pm 1,93$ 19,3	$37,6 \pm 1,46$ 21,28
$U_n$ , %	-	$29,52 \pm 0,67$	-	$31,12 \pm 1,18$

harevich, 1954). Устьичный индекс ( $V_u$ ) определяли по формуле  $V_u = \text{унэ}/\text{кнэ} + \text{унэ}$ , где  $\text{кнэ}$  – число основных клеток нижней эпидермы на  $1 \text{ мм}^2$ ,  $\text{унэ}$  – число устьиц нижней эпидермы на  $1 \text{ мм}^2$ .

Морфометрические данные эпидермы листа двух видов получены на материале из Тувы. *C. longifolium* (образец 4): «Тоджинский р-н, долина реки Бий-Хем, устье реки Селиг-Хем, песчанно-галичниковые отложения. 08 VII 1999. Д. Н. Шауло»; *C. tataricum* (образец 5): «Пий-Хемский р-н, хребет Тыскыл, высота 1530 м над ур. м., по берегу ручья Сопатого. 29 VII 1988. Д. Н. Шауло».

### Результаты и их обсуждение

До настоящего времени нет единого мнения о таксономическом значении некоторых показателей признаков эпидермы. В работах некоторых авторов (Stace, 1965; Ninova, 1973; Imchanitskaja, 1966), уделяется внимание распределению и частоте встречаемости устьиц и основных клеток эпидермы на единицу площади, а также форме и размерам эпидермальных клеток, степени волнистости их стенок. Среди ряда признаков эпидермы для систематики особое значение имеет порядок расположения околоустьичных клеток. Этот признак отличается большой устойчивостью и на него обращают внимание исследователи, пытающиеся использовать особенности строения эпидермы для целей таксономии (Kotaeva et al., 1985; Ostroumova, Kljukov, 2007). Строение эпидермы листьев является довольно постоянным родовым, а иногда и видовым признаком. Таксономическая ценность stomatографических признаков вообще и типов устьичного аппарата, в частности, очень различна у разных таксонов (Baranova, Ostroumova, 1987). Для систематики и диагностики зонтичных определенное значение имеет преобладающий тип (или типы устьиц). Несмотря на то, что исследованием эпидермы листа занимались многие авторы, все еще не имеется в достаточной мере детально разработанных классификаций типов устьиц. Признаки побочных клеток не всегда выражены достаточно четко, чтобы отнести устьице к определенному типу. В работах по морфологии устьичных аппаратов используются различные классификации и по-разному проводятся границы между типами, поэтому Т. А. Остроумова (Ostroumova, 1987) рекомендует уточнять значение применяемых терминов.

К аномоцитным нами отнесены устьица, окруженные 3–5 соседними клетками, которые

не отличаются размерами или формой от остальных клеток эпидермы. Анизоцитные устьица окружены тремя клетками, из которых одна обычно меньше двух других. Типичные анизоцитные устьица имеют 3 побочные клетки. У гемидиацитного типа побочная клетка находится в полярном положении. 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. У гемипарацитного типа устьице с одной мелкой побочной клеткой, располагающейся вдоль одной из замыкающих клеток, и 2–3 соседними клетками. У тетрацитного типа устьица окружены четырьмя побочными клетками – двумя латеральными и двумя полярными.

Некоторые авторы считают, что в stomatографических описаниях следует обращать внимание не только на морфологические типы устьиц, но и на количество прилегающих к устьицам клеток (Ostroumova, Kljukov, 2007; Ostroumova, Berkutenko, 2010; Ostroumova, Oskolski, 2010).

*Conioselinum longifolium* (рис.). На верхней стороне листа у *C. longifolium* клетки многоугольные, распластанной и вытянутой формы. Стенки клеток прямолинейно округлые, встречаются слегка извилистые. Проекция нижней эпидермы распластанная и вытянутая. Очертания клеток извилистые и волнистые. Stomatотипы аномоцитные, анизоцитные, гемипарацитные, гемидиацитные. Иногда встречаются диацитные, парацитные, тетрацитные устьица. Устьица округлые и овальные, удлинено-овальные, окружены 3–6 клетками. Преобладающий тип аномоцитный. Аномоцитных устьичных комплексов около 75 % от общего количества устьиц. Наиболее распространенные аномоцитные типы с 4 окружающими клетками составляют 47 % от аномоцитных stomatотипов и в два раза меньше устьиц с 3 и 5 окружающими клетками. Устьичные комплексы с 6 соседними клетками встречаются очень редко. Устьичные щели ориентированы хаотично, на некоторых участках эпидермы устьица расположены в одном направлении. Встречаются устьица-близнецы и смежные устьица.

*Conioselinum tataricum* (рис.). Эпидермальные клетки адаксиальной поверхности листа *C. tataricum* распластанные и вытянутые, многоугольные. Очертания эпидермальных клеток крупно-извилистые. На абаксиальной эпидерме проекция площади клеток распластанная и

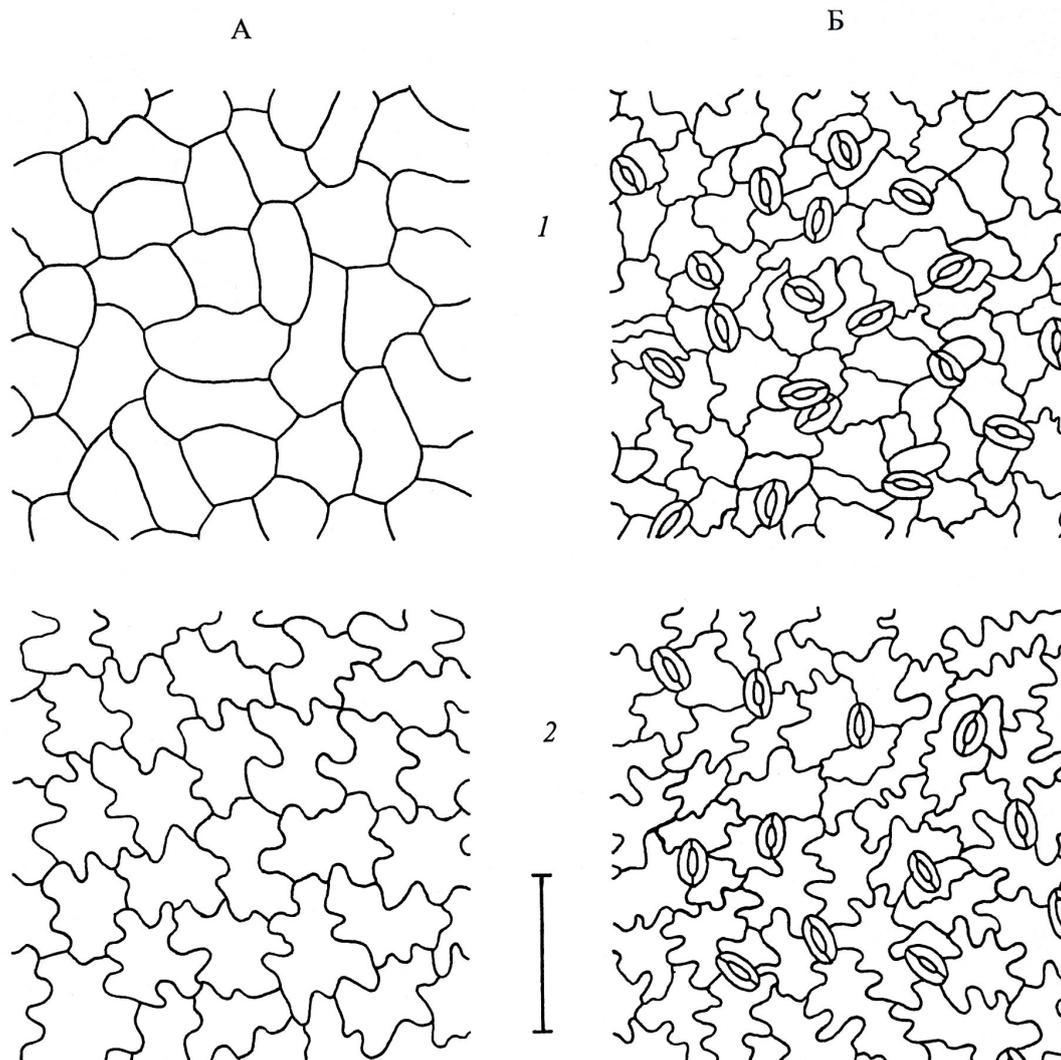


Рис. Верхняя (А) и нижняя (Б) эпидерма пластинки листа *Conioselinum longifolium* (1) и *C. tataricum* (2). Масштабная линейка – 0,1 мм.

вытянутая. Очертания антиклинальных стенок крупно-извилистые. Отмечены аномоцитные, анизокитные, гемипарацитные, гемидиацитные, диацитные и парацитные типы устьиц. Изредка встречается тетрацитный тип устьиц. Устьица овальные, удлинено-овальные и окружены 3-6 клетками. Преобладающий аномоцитный тип составляет около 90 % от общего числа устьиц. Наиболее распространенными являются аномоцитные устьица с 4 соседними клетками, доля которых составляет 50 % от аномоцитных комплексов. Приблизительно 25 % аномоцитных устьиц с 3 соседними клетками и менее 20 % устьиц с 5 окружающими клетками. Устьичные комплексы с 6 соседними клетками встречаются редко. Устьичные щели большинства стоматотипов ориентированы в одном направлении

параллельно средней жилке листа. Встречаются устьица-близнецы и смежные устьица.

Результаты наших исследований показали, что изученные виды имеют гипостоматные листья, но на некоторых участках верхней эпидерме отмечены единичные устьица, обычно над крупными жилками. На одном листе встречается одновременно несколько типов устьиц. У обоих видов обнаружены аномоцитные, анизокитные, гемипарацитные, гемидиацитные устьичные комплексы. Редко встречаются парацитные, диацитные, тетрацитные устьица. Преобладающим типом устьичного аппарата является аномоцитный. У *C. tataricum* аномоцитных устьиц от общего числа устьиц в процентном соотношении отмечено больше, чем у *C. longifolium*. Образцы *C. tataricum* имеют в 2 раза больше ано-

моцных устьиц с 4 соседними клетками, чем *C. longifolium*, а также более высокий процент с 3 и 5 соседними клетками. Число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> у *C. longifolium* в 1,6 раза больше этого показателя у *C. tataricum*. На верхней эпидерме у *C. longifolium* отмечено в 1,5 раза больше клеток, чем у *C. tataricum*. Число клеток на нижней стороне листа *C. longifolium* больше в 1,7 раза, чем у *C. tataricum*. Эпидермальные клетки верхней и нижней стороны листа *C. tataricum* отличаются от *C. longifolium* крупно-извилистыми очертаниями и сильной изогнутостью антиклинальных стенок. Для большинства признаков эпидермы у изученных видов вариabельность не превышает средний уровень (11-25 %). Варьирование морфометрических параметров является довольно устойчивым, если коэффициент вариации (C<sub>v</sub>) признаков не превышает средний показатель.

Нами проведено сравнение эпидермы листа исследованных растений и образцов этих видов из других мест произрастания. Отмечено, что растения имеют спектр стоматотипов, преобладающим типом устьичного комплекса является аномоцитный, очертания эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа *C. tataricum* отличаются от *C. longifolium*, наиболее распространенными являются аномоцитные типы с 4 окружающими клетками.

Сравнение эпидермы *C. longifolium* с изученными нами (Volkova, Gorovoy, 2008) ранее образцами эпидермы *Tilingia ajanensis* Regel et Til. показало, что клетки как верхней, так и нижней стороны у этих видов имеют одинаковый характер очертаний эпидермальных клеток. Отличительными признаками у видов этих родов являются наличие разных наборов устьичных аппаратов. У *T. ajanensis* обнаружено два типа устьиц: аномоцитные и гемидиациитные. Для *C. longifolium* отмечено разнообразие устьичных аппаратов: аномоцитные, анизоцитные, гемипарацитные, гемидиациитные, диациитные и парацитные, тетрацитный. Отличительными признаками являются также число устьиц и клеток на единице площади.

При описании анатомического строения плодов видов *Ligusticeae* были использованы 13 признаков и выполнена классификация плодов

по этим признакам (Lavrova et al., 1983; Pimenov et al., 2003). Было установлено, что строение плодов *C. longifolium* и *C. tataricum* отличается незначительно. Виды *C. longifolium* и *C. tataricum* имеют сходные морфологические признаки и нередко растут в одном районе. Это дает основание и для более тщательного исследования их таксономии.

### Заключение

Проведенный анализ эпидермы листа *C. longifolium* и *C. tataricum* показал, что изученные виды имеют гипостоматные листья. У обоих видов на поверхности листа обнаружены несколько типов устьичных аппаратов: аномоцитные, анизоцитные, гемипарацитные, гемидиациитные. Редко встречаются диациитные, парацитные и тетрацитные стоматотипы. Преобладающий тип устьичного комплекса аномоцитный. Наиболее распространенными являются аномоцитные устьица с 4 окружающими клетками, которых *C. tataricum* имеет в 2 раза больше, чем *C. longifolium*, а также более высокий процент с 3 и 5 соседними клетками. У *C. tataricum* аномоцитных устьиц от общего числа стоматотипов в процентном соотношении отмечено больше, чем у *C. longifolium*. Количество окружающих клеток устьиц имеет таксономическое значение. По устьичным индексам различия незначительны. Сравнение полученных данных *C. longifolium* и *C. tataricum* позволило выявить отличия между видами. Отличительными признаками у исследованных видов являются число устьиц и клеток на единице площади, форма и характер очертаний клеток верхней и нижней стороны листа, размеры (длина и ширина) клеток эпидермы.

### Благодарности

Автор выражает благодарность академику РАН П. Г. Горовому (ТИБОХ ДВО РАН) за помощь при выполнении работы, сотрудникам Гербариев Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (г. Москва) Н. М. Решетниковой и Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск) Д. Н. Шауло за предоставленный материал для исследований.

### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Arora K., Grace J., Stewart G. (1982) Epidermal features of *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev., *H. sphondylium* L. and their hybrid // *Bot. J. Lin. Soc.* 85: 169–177.
- Baranova M. A. (1985) Classifications of the morphological types of stomata // *Bot. Zhurn.* (Moscow, Leningrad) 70(12): 1585–1595 [In Russian]. (Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц // *Бот. журн.*, 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595).

- Baranova M. A., Ostroumova T. A.** (1987) Signs of stomata in the taxonomy // *Itogi nauki i tehniki [Results of science and technology]*. Ser. botany 6, 1: 173–192 [In Russian]. (**Баранова М. А., Остроумова Т. А.** Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. М., 1987. Т. 6, вып. 1. С. 173–192).
- Cauwet-Marc A. M., Carbonnier J., Cerceau-Larrival M. T., Dodin R., Guyot M.** (1978) Contribution a l'étude multidisciplinaire du genre *Vupleurum* L. // *Les Ombellifères. Contribution Pluridisciplinaires à la Systématique: Actes du 2<sup>e</sup> Symposium International sur les Ombellifères (Perpignan, 1977)*. Paru, pp. 623–651.
- Gorovoy P. G.** (1974) Umbelliferae Juss. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Yakutii [Key of higher plants Yakutia]*. Nauka, Novosibirsk, pp. 372–385 [In Russian]. (**Горовой П. Г.** Сем. Umbelliferae Juss. – Зонтичные // Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. С. 372–385).
- Guyot M.** (1978) Intérêt des études de phytodermologie dans la famille des Ombellifères // *Les Ombellifères. Contribution Pluridisciplinaires à la Systématique: Actes du 2<sup>e</sup> Symposium International sur les Ombellifères (Perpignan, 1977)*. Paru, 133–148.
- Imhanitskaya N. N.** (1966) On the structure on the leaf epidermis in the recent and the fossil representatives of the genus *Sassafras* (Lauraceae) // *Bot. Zhurn.* (Moscow, Leningrad) 51(1): 74–82 [In Russian]. (**Имханицкая Н. Н.** К строению эпидермы листа современных и ископаемых представителей рода *Sassafras* (Lauraceae) // Бот. журн., 1966. Т. 51, № 1. С. 74–82).
- Kotaev D. V., Kezeli T. A., Chhubianishvili E. I.** (1985) *Atlas epidermy lista dvudomnykh rasteniy [Atlas leaf epidermis dioecious plants]*. Metsniereba, Tbilisi, 138 pp. [In Russian]. (**Котаева Д. В., Кезели Т. А., Чхубианишвили Е. И.** Атлас эпидермы листа двудомных растений. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 138 с.).
- Lakin G. F.** (1990) *Biometriya [Biometrics]*. Higher School, Moscow, 352 pp. [In Russian]. (**Лакин Г. Ф.** Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.).
- Lavrova T. V., Pimenov M. G., Tikhomirov V. N.** (1983) Description and analysis of the Umbelliferae Fruit structure in the tribe *Ligusticeae* // *Byul. MOIP. Otd. Boil.* 88, 2: 107–122 [In Russian]. (**Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н.** Описание и анализ строения плодов зонтичных трибы *Ligusticeae* // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1983. Т. 88, вып. 2. С. 107–122).
- Ninova D.** (1973) Comparative-anatomical study of *Centaurea* spp. in Bulgaria. I. Epiderm and stomatic apparatus // *Bot. Zhurn.* (Moscow, Leningrad) 58(9): 1357–1360 [In Russian]. (**Нинова Д.** Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 9. С. 1357–1360).
- Ostroumova T. A.** (1985) Structure of the leaf epidermis in some species of the genus *Elaeosticta* (Umbelliferae) // *Bot. Zhurn.* (Moscow, Leningrad) 70(12): 1625–1628 [In Russian]. (**Остроумова Т. А.** Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (Umbelliferae) // Бот. журн., 1985. Т. 70, № 12. С. 1625–1628).
- Ostroumova T. A.** (1987) The types of stomata in representatives of the Apiaceae family // *Bot. Zhurn.* (Moscow, Leningrad) 72(11): 1479–1488 [In Russian]. (**Остроумова Т. А.** Типы устьиц листьев у представителей семейства Апиaceae // Бот. журн., 1987. Т. 72, № 11. С. 1479–1488).
- Ostroumova T. A.** (1990) Stomatal types in the Umbelliferae in relation to taxonomy: tribes *Corinadreae* and *Scandiceae* // *Feddes Repert.* 101(7–8): 409–417.
- Ostroumova T. A., Kljuykov E. V.** (1991) Stomatal types as a taxonomic character in the Umbelliferae: tribe *Apiaceae*, subtribe *Apiinae* // *Feddes Repert.* 102(1–2): 105–114.
- Ostroumova T. A., Kljuykov E. V.** (2007) Stomatal types in Chinese and Himalayan Umbelliferae // *Feddes Repert.* 118(3–4): 84–102.
- Ostroumova T. A., Lavrova T. V.** (1991) Stomatal types in the Umbelliferae and their taxonomic value: tribe *Apiaceae*, subtribe *Foeniculinae* // *Feddes Repert.* 102(5–6): 385–394.
- Ostroumova T. A., Oskolski A. A.** (2010) Survey of the leaf anatomy of Araliaceae and some related taxa // *Plant Div. Evol.* 128(3–4): 423–441.
- Pimenov M. G.** (1996) *Conioselinum* Hoffm. // *Flora Sibiriae. Geraniaceae – Cornaceae*. Nauka, Novosibirsk, 10: 172–174 [In Russian]. (**Пименов М. Г.** *Conioselinum* Hoffm. – Гирчовник // Флора Сибири. Geraniaceae – Cornaceae. Новосибирск: Наука, 1996. Т. 10. С. 172–174).
- Pimenov M. G., Kljuykov E. V., Ostroumova T. A.** (2003) A revision of *Conioselinum* Hoffm. (Umbelliferae) in the Old World. *Willdenowia* 33: 353–377.
- Pimenov M. G., Ostroumova T. A.** (2012) *Umbelliferae of Russia*. KMK Scientific Press, Moscow, 477 pp. [In Russian]. (**Пименов М. Г., Остроумова Т. А.** Зонтичные (Umbelliferae) России. М.: КМК, 2012. 477 с.).
- Shah G. L., Abraham K.** On the structure and ontogeny of stomata in some Umbellifers // *Phyton* (Austria), 1981. Vol. 21, No. 2. P. 189–202.
- Shishkin B. K.** (1951) *Conioselinum* Fisch. // *Flora SSSR [Flora of USSR]*. Publishers of Academy of Sciences of USSR, Moscow, Leningrad, 17: 1–10 [In Russian]. (**Шишкин Б. К.** Род Гирчовник – *Conioselinum* Fisch. // Флора СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 17. С. 1–10).
- Stace C. A.** (1965) Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Botany Series* 4, 1: 1–78.

**Sun N., He X. J., Zhou S. D.** (2010) Epidermal morphology of *Ligusticum* (Apiaceae) from China // *Annales Botanici Fennici* 47(4): 261–279.

**Volkova S. A., Gorovoy P. G.** (2008) The leaf epidermis in species of *Cnidium* and *Tilingia* (Apiaceae) // *Bot. Zhurn.* (Moscow, St. Peterburg) 93(7): 1104–1111 [In Russian]. (**Волкова С. А., Горовой П. Г.** Эпидерма листа видов рода *Cnidium* и *Tilingia* (Apiaceae) // Бот. журн., 2008. Т. 93, № 7. С. 1104–1111).

**Volkova S. A., Gorovoy P. G.** (2010) The leaf epidermis in some far Eastern species of the tribe *Ligusticeae* (Apiaceae) // *Bot. Zhurn.* (Moscow, St. Peterburg) 95 (7): 930–936 [In Russian]. (**Волкова С. А., Горовой П. Г.** Эпидерма листа некоторых дальневосточных видов трибы *Ligusticeae* (Apiaceae) // Бот. журн., 2010. Т. 95, № 7. С. 930–936).

**Volkova S. A., Gorovoy P. G.** (2012) The leaf epidermis in species of *Conioselinum chinense* and *C. filicinum* of the tribe *Ligusticeae* (Apiaceae) // *Turczaninowia* 15, 2: 80–84 [In Russian]. (**Волкова С. А., Горовой П. Г.** Эпидерма листа видов *Conioselinum chinense* и *C. filicinum* трибы *Ligusticeae* (Apiaceae) // *Turczaninowia*, 2012. Т. 15, вып. 2. С. 80–84).

**Zaharevich S. F.** (1954) On the methods of description of the leaf epidermis // *Vestnik Leningradskogo universiteta* [Vestnik of the Leningrad University] 2, 4: 65–75 [In Russian]. (**Захаревич С. Ф.** К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та, 1954. Вып. 2, № 4. С. 65–75).