

УДК 581.821:582.998.4(571.6)

Эпидерма листа эндемичных видов *Ligularia alticola* и *L. calthifolia* (Asteraceae), произрастающих на российском Дальнем Востоке

С. А. Волкова, П. Г. Горовой

ФГБУН «Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова» ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159, г. Владивосток, 690022, Россия. E-mail: volkova_lana@mail.ru

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

Аннотация. Исследована эпидерма листьев *Ligularia alticola* и *L. calthifolia* (Asteraceae) из Приморского края. Изученные виды имеют амфистоматные листья; выявлены аномоцитный, гемипарацитный и гемидиацицитный типы устьичного аппарата. Преобладающий аномоцитный тип устьиц на абаксиальной стороне листа составляет примерно 90 % от общего числа устьиц у обоих видов. На одном листе встречается одновременно несколько типов устьиц. Наиболее распространенными являются аномоцитные устьица в окружении 4 и 5 соседних клеток. У *L. alticola* stomatotyпы с пятью соседними клетками встречаются чаще, чем устьица с четырьмя соседними клетками. Для *L. calthifolia* отмечено больше устьичных комплексов с четырьмя соседними клетками, чем с пятью клетками. У *L. alticola* stomatotyпов с шестью окружающими клетками в 2,6 раза больше, чем у *L. calthifolia*. Число устьиц и клеток на 1 мм² у *L. alticola* на обеих поверхностях приблизительно в 1,5 раза больше, чем у *L. calthifolia*. Очертания эпидермальных клеток верхней стороны листа *L. alticola* прямолинейно округлые и слегка извилистые, *L. calthifolia* имеет извилистые стенки. На нижней эпидерме очертания клеток извилисто-волнистые у *L. alticola* и крупно-извилистые у *L. calthifolia*. Основными диагностическими признаками у изученных видов являются: количество устьиц и клеток на единице площади, характер очертаний клеток адаксиальной и абаксиальной поверхности листа, размеры клеток эпидермы, а также количество прилегающих к устьицам клеток. Вариабельность признаков эпидермы у обоих видов не превышает средний показатель. Результаты исследования эпидермы листьев *L. alticola* и *L. calthifolia* дополняют сведения об отличительных признаках высокогорного и неморального видов и подтверждают видовой статус изученных таксонов.

The leaf epidermis of endemic species *Ligularia alticola* and *L. calthifolia* (Asteraceae), growing in Russian Far East

S. A. Volkova, P. G. Gorovoy

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

Keywords: adaxial and abaxial surface, epidermal cell, leaf, *Ligularia*, stomata.

Summary. The epidermis of leaves of *Ligularia alticola* and *L. calthifolia* (Asteraceae) from the Primorsky Territory are investigated. The studied species have amphistomatic leaves; anomocytic, hemiparacitic and hemidiacytic types of the stomatal apparatus are revealed. The predominant anomocytic type of stomata on the abaxial side of the leaf constitutes approximately 90 % of the total number of stomata in both species. The most common is the anomocytic stomata in the surroundings of 4 and 5 neighboring cells. In *L. alticola*, stomatotypes with 5 adjacent cells is more common than the stomata with 4 neighboring cells. For *L. calthifolia*, more stomatal complexes with 4 neighboring

cells were noted than with 5 cells. Stomatotypes with 6 surrounding cells are 2.6 times larger in *L. alticola* than in *L. calthifolia*. The number of stomata and cells per 1 mm² in *L. alticola* on both surfaces is approximately 1.5 times more than in *L. calthifolia*. The outlines of the epidermal cells of the upper side of *L. alticola* leaf are rectilinearly rounded and slightly sinuous, *L. calthifolia* has sinuous walls. On the lower epidermis, the outlines of cells are sinuous-wavy in *L. alticola* and coarse-sinuous in *L. calthifolia*. The main diagnostic features in the studied species are: the number of stomata and cells per unit area, the shape of the cells of the adaxial and abaxial leaf surface, the size of the epidermal cells, and the number of cells adjacent to the stomata. The results of studies of the epidermis of leaves of *L. alticola* and *L. calthifolia* are the supplement information on the distinctive characteristics of the alpine and nonalpine species and confirm the species status of the studied taxa.

Введение

Род *Ligularia* Cass. (Asteraceae) объединяет свыше 150 видов, распространенных в умеренных районах Евразии, в основном, в Восточной и Центральной Азии. Несколько видов произрастают в Передней Азии, на Кавказе и в Европе. Центром видового разнообразия является Юго-Западный Китай. На территории бывшего СССР распространено около 40 видов. В России наибольшее число видов (13) рода *Ligularia* произрастает на Дальнем Востоке, из них 5 являются эндемичными (Pojarkova, 1961; Barkalov, 1992; Шарникова, 2013).

В таксономическом отношении род *Ligularia* является одной из наиболее сложных групп в семействе Asteraceae Dumort. и нуждается в ревизии, основанной на исследовании совокупности признаков.

Мнения о видовом статусе *Ligularia alticola* Worosch. и *L. calthifolia* Maxim. противоречивы. Автор вида *L. alticola* В. Н. Ворошилов (Voroshilov, 1978) изучил эти виды в природе, проверил стойкость признаков в культуре и отметил, что как по экологии местообитания, так и по морфологическим особенностям между ними есть значительная разница.

Растения вида *L. alticola* растут на лужайках среди каменистых россыпей, влажных луговинах в подгольцовом поясе, реже встречаются в каменноберезниках. *L. calthifolia* произрастает в дубняках по сухим приморским склонам, на разнотравных лугах с кустарником. Позже В. Ю. Баркалов (Barkalov, 1992) также рассматривает эти виды как самостоятельные. И. Д. Илларионова (Шарникова, 2013) считает название *L. alticola* синонимом *L. calthifolia*, отмечая, что экземпляры, относимые к *L. alticola*, по морфологическим признакам не выходят за пределы изменчивости *L. calthifolia* и являются всего лишь его высокогорной формой. Однако изучаемые виды различаются и по результатам химических исследований (Ponomarenko et al., 2017; Silchenko et al., 2017).

Целью работы явилось выявление признаков строения эпидермы листа у видов *Ligularia alticola* и *L. calthifolia*, которые отличаются по морфологическим признакам, экологии и по химическому составу.

Материал и методика

Нами исследована эпидерма пластинки листьев *Ligularia alticola* и *L. calthifolia*, собранных в местах их естественного произрастания в Приморском крае.

Для изучения строения эпидермы листа использовали гербарные экземпляры из коллекции лаборатории хемотаксономии растений ФГБУН «Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г. Б. Елякова» ДВО РАН (ТИБОХ).

Места сбора образцов.

L. alticola: 1) Чугуевский р-н, гора Облачная, высота 1850 м над ур. м., гольцовый пояс, 31 VII 65, № 10055, Павлова Н. С.; 2) Чугуевский р-н, гора Снежная, верховье реки Ян-Муть-Хоуза, 3 VII 1971, № 26066, Горовой П. Г., Басаргин Д. Д., Бойко Э. В., Бендик Л. М.; 3) Ольгинский р-н, гора Снежная, 3 VII 1977, № 39364, Бойко Э. В.; 4) Чугуевский р-н, гора Облачная, 16 VII 1978, № 39845, Шаповал И. И., Пономарчук Г. И.; 5) Чугуевский р-н, гора Снежная, 14 VIII 1988, № 90187, Марин С. Н., Мамаева Т. М., Волкова С. А.; 6) Чугуевский р-н, гора Снежная, истоки реки Усури, лужайки в альпийской зоне, 10 VII 1997, № 103604, Горовой П. Г., Лобода С. Е.;

L. calthifolia: 1) Ольгинский р-н, 4 км от пос. Серафимовка, вдоль дороги, около дубового леса, 12 VII 1964, № 6552, Павлова Н. С.; 2) Кавалеровский р-н, с. Ново-Тадуши, скалистый склон, под пологом леса, 25 VII 1969, № 18307, Здоровьева Е. Н.; 3) Тернейский р-н, пос. Терней, склон у моря, 1 VII 1977, № 39363, Бойко Э. В.; 4) Лазовский р-н, окр. села Киевка, 25 VII 2014, № 103605, Дудкин Р. В.

Для приготовления стоматографических препаратов применяли традиционный метод ма-

церации с использованием раствора Шульце. Для анализа вырезали кусочки из средней части листовой пластинки между главной жилкой и краем листа. Фрагменты листа каждого вида для исследования брали у разных растений и из разных мест произрастания. Пробы листьев помещали в отдельные закупоренные пробирки со смесью Шульце на 1–5 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-желатину. Исследование эпидермы проводили на микроскопах Axiostar plus и Amplival (Carl Zeiss, Germany). Рисунки эпидермы выполнены с помощью рисовального аппарата РА–7 при увеличении 10×16 . Просматривали верхнюю и нижнюю эпидерму, устанавливали тип устьичного аппарата, число эпидермальных клеток и устьиц в поле зрения микроскопа с пересчетом на 1 мм^2 площади, измеряли длину и ширину устьиц и клеток. Определение количества устьиц и клеток на 1 мм^2 площади, измерения (длина и ширина устьиц и эпидермальных клеток) 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 %, значительным при $C_v > 25$ % (Lakin, 1990). Биометрические показатели приведены в таблице 1. При характеристике типов устьиц (типов устьичных аппаратов, устьичных комплексов или стоматотипов) пользовались современными классификациями, предложенными М. А. Барановой (Baranova, 1985, 1990) и Т. А. Остроумовой (Ostroumova, 1985). Для каждого вида была исследована форма антиклинальных стенок клеток эпидермы, количество эпидермальных клеток, окружающих устьице. Форма и очертания эпидермальных клеток описаны по методике С. Ф. Захаревича (Zaharevich, 1954). Устьичный индекс (Y_u) определяли по формуле $Y_u = \text{унэ/кнэ} + \text{унэ}$, где $кнэ$ – число эпидермальных клеток нижней эпидермы на 1 мм^2 , $унэ$ – число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2 .

Морфометрические данные эпидермы листа *L. alticola* получены на материале образца 6: Чугуевский р-н, гора Снежная, истоки реки Уссури, 10 VII 1997, № 103604, Горовой П. Г., Лобода С. Е. Для *L. calthifolia* использовали образец 4: Лазовский р-н, окр. с. Киевки, 25 VII 2014, № 103605, Дудкин Р. В.

Для каждого вида были сделаны несколько препаратов из разных мест произрастания. Существенных различий в пределах вида обнару-

Таблица 1

Морфометрическая характеристика эпидермы листа видов рода *Ligularia*

Признаки	<i>Ligularia alticola</i>		<i>L. calthifolia</i>	
	Верхняя	Нижняя	Верхняя	Нижняя
Число устьиц на 1 мм^2 C_v , %	$17,0 \pm 1,1$ 35,3	$106,4 \pm 2,3$ 11,8	$9,8 \pm 0,9$ 50,0	$79,1 \pm 1,9$ 13,2
Число клеток на 1 мм^2 C_v , %	$216,0 \pm 2,5$ 6,3	$210,9 \pm 3,1$ 8,1	$138,7 \pm 2,2$ 8,7	$158,1 \pm 4,0$ 13,8
Длина устьиц, мкм C_v , %	$54,5 \pm 1,0$ 10,1	$46,2 \pm 1,0$ 11,9	$53,4 \pm 0,8$ 8,2	$45,4 \pm 0,9$ 10,8
Ширина устьиц, мкм C_v , %	$34,0 \pm 0,5$ 8,1	$38,4 \pm 0,8$ 11,5	$39,9 \pm 0,6$ 8,3	$35,4 \pm 0,7$ 10,7
Длина клеток, мкм C_v , %	$80,0 \pm 3,1$ 21,2	$75,6 \pm 3,3$ 23,9	$110,7 \pm 4,2$ 20,8	$82,9 \pm 3,5$ 23,2
Ширина клеток, мкм C_v , %	$52,1 \pm 1,2$ 12,7	$44,9 \pm 2,2$ 26,9	$67,1 \pm 3,0$ 24,4	$52,7 \pm 2,1$ 21,8
Y_u , %	$7,3 \pm 0,4$	$33,5 \pm 0,5$	$6,6 \pm 0,6$	$33,3 \pm 0,6$

жено не было, что позволяет считать стоматографические признаки постоянными.

Результаты и обсуждение

Таксономическая ценность стоматографических признаков (и типов устьичного аппарата, в частности), очень различна у разных таксонов (Baranova, Ostroumova, 1987). Для диагностики и систематики растений определенное значение имеет преобладающий тип (или типы) устьиц. Типам устьичного аппарата придается большое таксономическое и эволюционное значение, так как этот признак отличается высокой стабильностью и почти не изменяется в различных экологических условиях (Ninova, 1973; Volkova, Gorovoy, 2010, 2012; Volkova, Pshennikova, 2011).

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, 1985) рекомендует уточнять значение применяемых терминов.

Некоторые авторы считают, что в стоматографических описаниях следует обращать внимание не только на морфологические типы устьиц, но и на количество прилегающих к устьицам

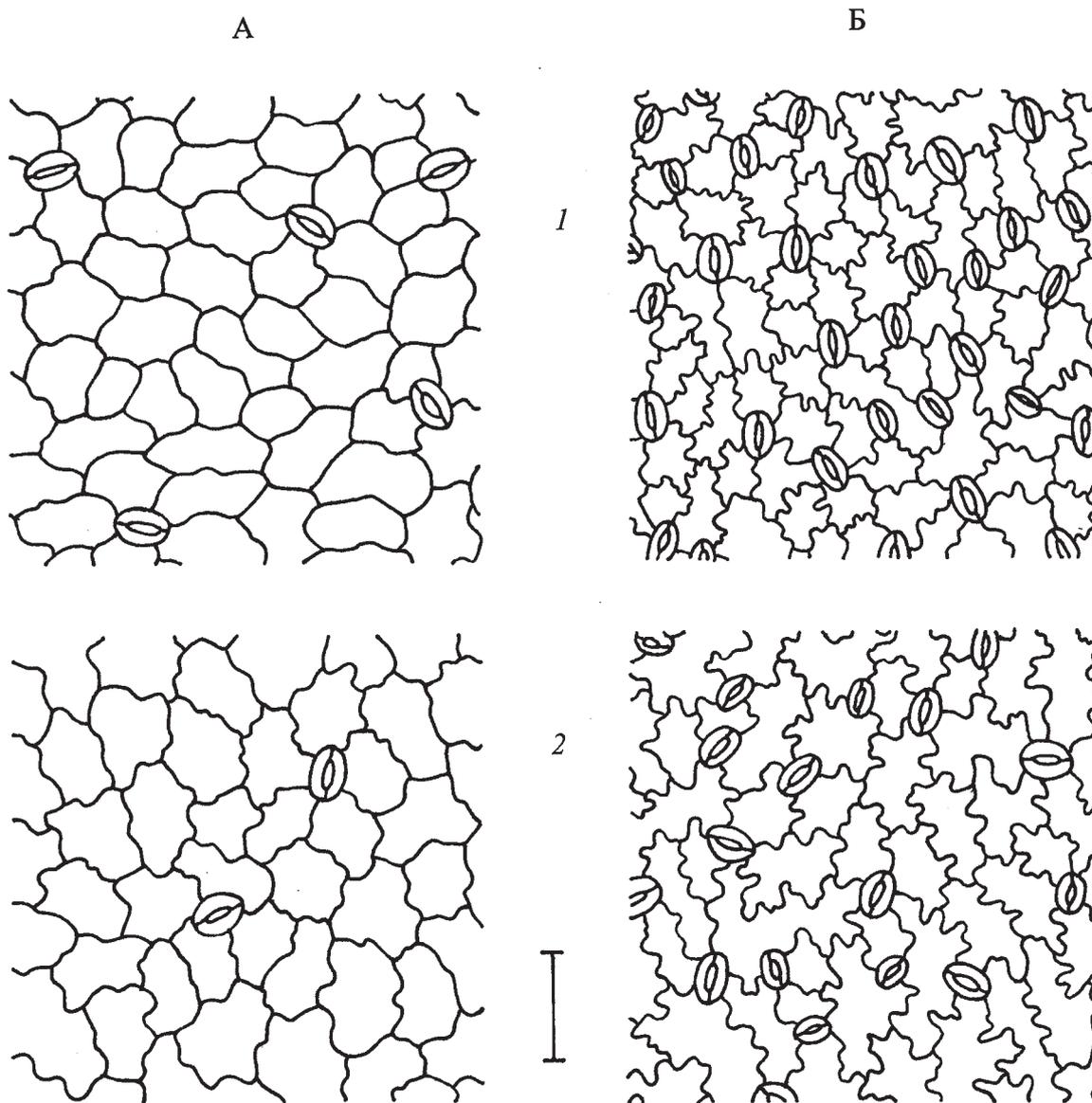


Рис. Верхняя (А) и нижняя (Б) эпидермы пластинки листа *Ligularia alticola* (1) и *L. calthifolia* (2). Масштабная линейка – 0,1 мм.

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, Kljuikov, 2007; Ostroumova, Oskolski, 2010; Volkova, 2016).

В результате наших исследований установлено, что изученные виды имеют амфистоматный тип листа. На листьях выявлен аномоцитный тип устьичного аппарата, редко встречаются гемипарацитные и гемидиацитные устьица. К аномоцитному типу нами отнесены устьица, окруженные 3–7 соседними клетками, которые не отличаются размерами или формой от остальных клеток эпидермы. У гемипарацитного типа устьице с одной мелкой побочной клеткой, располагающейся вдоль одной из замыкающих клеток, и 2–3 соседними клетками. Гемидиацитный тип – побочная клетка – находится в полярном положении.

L. alticola (рис. 1А, Б). На адаксиальной стороне листа клетки многоугольные, распластанной и вытянутой формы. Верхняя эпидерма крупноклеточная.

Очертания оболочек клеток верхней эпидермы прямолинейно округлые и слегка извилистые. Проекция площади клеток на абаксиальной эпидерме многоугольная, распластанная и вытянутая. Очертания клеток извилисто-волнистые. Преобладающий аномоцитный тип составляет примерно 90 % от общего числа устьиц. Наиболее распространенные аномоцитные устьица с пятью окружающими клетками, доля которых составляет 44 % от аномоцитных комплексов. Приблизительно около 38 % аномоцитных устьиц с четырьмя соседними клетками и 13 % устьиц с шестью клетками. Иногда встречаются stomatотипы с тремя и семью соседними клетками. Устьица овальные, округлые. Устьичные щели ориентированы в основном в одном направлении. Размеры устьиц верхней эпидермы варьируют от $37,5 \times 35,0$ мкм до $62,5 \times 40,0$ мкм. На нижней стороне листа от $37,5 \times 32,5$ мкм до $55,0 \times 42,5$ мкм. Число устьиц на 1 мм^2 площади на абаксиальной стороне листа более чем в 6 раз выше по сравнению с адаксиальной стороной.

L. calthifolia (рис. 2А, Б). Эпидермальные клетки на верхней стороне листа многоугольные, распластанные и вытянутые, с крупными извилистыми и волнистыми очертаниями стенок. Верхняя эпидерма крупноклеточная. Проекция площади клеток нижней эпидермы распластанная и вытянутая. Очертания клеток

крупно-извилистые. Доминирующий аномоцитный тип составляет примерно 93 % от общего числа устьиц. Аномоцитные устьица с четырьмя соседними клетками составляют 54 % от аномоцитных комплексов. Приблизительно 40 % аномоцитных устьиц с пятью соседними клетками и 5 % устьиц с шестью окружающими клетками. Устьица овальные, округлые, расположены хаотично. Размеры устьиц верхней эпидермы варьируют от $45,0 \times 37,5$ мкм до $60,5 \times 45,0$ мкм, нижней – от $37,5 \times 27,5,5$ мкм до $55,0 \times 40,0$ мкм. На абаксиальной стороне устьиц в 8 раз больше, чем на адаксиальной.

У обоих исследованных видов обнаружены аномоцитные, гемипарацитные и гемидиацитные устьичные комплексы. Преобладающим типом устьичного аппарата является аномоцитный. Наиболее распространенными являются аномоцитные устьица в окружении 4 и 5 соседних клеток. У *L. alticola* stomatотиты с пятью соседними клетками встречаются чаще, чем устьица с четырьмя соседними клетками. Для *L. calthifolia* характерно больше устьичных комплексов с четырьмя соседними клетками, чем с пятью клетками. Stomatотипов с шестью соседними клетками для *L. alticola* отмечено в 2,6 раза больше, чем обнаружено у *L. calthifolia*. На некоторых образцах *L. alticola* очень редко встречаются устьица с тремя и семью соседними клетками. Гемипарацитный и гемидиацитный комплексы у обоих видов встречаются редко, в окружении 3–4 соседних клеток. Гемипарацитных устьиц приблизительно в 2,5 раза больше, чем гемидиацитных. На адаксиальной стороне листа *L. alticola* количество устьиц в 1,7 раза больше, чем у *L. calthifolia*. Абаксиальная сторона *L. alticola* имеет в 1,3 раза устьиц больше, чем отмечено нами для *L. calthifolia*. Число клеток у *L. alticola* на верхней стороне в 1,5 раза и на нижней в 1,3 раза больше, чем у *L. calthifolia*. Клетки верхней эпидермы обоих видов отличаются очертаниями антиклинальных стенок незначительно. Нижняя сторона листа *L. calthifolia* состоит из более крупных клеток, чем у *L. alticola*. По устьичным индексам различия незначительны. Для большинства признаков эпидермы у изученных видов варибельность не превышает средний уровень (11–25 %).

Приводим характеристику отличительных морфологических признаков изученных таксонов, составленную на основании исследований В. Н. Ворошилова (Voroshilov, 1982, 1985), В. Ю. Баркалова (Barkalov, 1992) и наших наблюдений (табл. 2).

Таблица 2

Морфологические признаки растений *Ligularia alticola* и *L. calthifolia*

Признаки	<i>Ligularia alticola</i>	<i>L. calthifolia</i>
Высота растений	30(50) см	До 80 см
Прикорневые листья	7–25 см дл., 5–15 шир. Отмирают (буреют и засыхают) обычно у цветущих растений	10–15 см дл., 7–15 см шир. Сохраняются до осени
Стеблевые листья	1–2 с ширококрыленными че- решками, листовая пластинка 3–7(13) см дл., 4–7(11) см шир., по краю мелкозубчатая	Один, уменьшенный, с расши- ренным в основании черешком, листовая пластинка 8–18 см дл., 6–16 см шир., по краю с крупны- ми зубцами
Прицветные листья	3–5, самый верхний из них линей- но-ланцетный, короче обертки	2–3, ладьевидно сложенные, от яйцевидных или продолговато- яйцевидных (нижние, в основании цветоноса) до продолговато-лан- цетных (верхние, в основании корзинки); верхние, охватываю- щие цветонос и обертку, длиннее обертки.
Корзинки	Всегда одиночные, до 5 см в диам., иногда с 1–2 дополнитель- ными мелкими корзинками	2–9, до 7 см в диам.
Цветки	Краевые цветки желтовато-оран- жевые, с язычком 20–25 мм дл., 2,5–3 мм шир., цветки диска с венчиком 9–10 мм дл., пыльники 3–3,5 мм дл., их придатки около 0,5 мм дл.	Краевые цветки желтые, 25–40 мм дл., 4–7 мм шир., цветки диска с венчиком 12–13 мм дл., пыльники 4–5 мм дл., их придатки 0,6–0,8 дл.
Семянки	Около 10 мм дл., хохолок 7–8 мм дл., красновато-буроватый	7,5 мм дл., хохолок 11–12 мм дл., беловато-рыжеватый

Заключение

Проведенный анализ эпидермы листьев *L. alticola* и *L. calthifolia* показал, что изученные виды имеют амфистоматные листья. У обоих видов обнаружены аномоцитные, гемипарацитные и гемидиацинтные типы устьиц. Преобладающий тип аномоцитный. Число аномоцитных устьиц от общего числа устьиц примерно одинаковое у обоих видов. Имеются отличия в процентном соотношении аномоцитных устьичных комплексов соседних клеток. Количество устьиц у *L. alticola* на адаксиальной стороне и на абаксиальной больше, чем у *L. calthifolia*. На нижней эпидерме у *L. alticola* устьичные щели ориентированы в одном направлении, тогда как у *L. calthifolia* они

расположены хаотично. Отличительными признаками у исследованных видов являются число устьиц и клеток на единице площади, характер очертаний клеток верхней и нижней стороны листа, размеры (длина и ширина) клеток эпидермы. Исследования эпидермы листьев *L. alticola* и *L. calthifolia* дополняют сведения об отличительных признаках высокогорного и неморального видов и подтверждают видовой статус изученных таксонов.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность к. б. н., доценту Р. В. Дудкину за предоставленные образцы растений *L. calthifolia*.

REFERENCES/ЛИТЕРАТУРА

- 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.** 1990. Principia examinationis stomatographicae comparativae Magnoliophytorum. In: Komarovskiyе chteniya [*Komarov Memorial Lectures*]. Iss. 38. Nauka, Leningrad, 3–67 pp. [In Russian]. (**Баранова М. А.** Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений // Комаровские чтения. Л.: Наука, 1990. Вып. 38. С. 3–67).
- Baranova M. A., Ostroumova T. A.** 1987. Signs of stomata in the taxonomy. *Itogi nauki i tekhniki. Seriya botanika [Results of science and technology. Series botany]* 6, 1: 173–192 [In Russian]. (**Баранова М. А., Остроумова Т. А.** Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. Сер. ботаника, 1987. Т. 6, вып. 1. С. 173–192).
- Barkalov V. J.** 1992. *Ligularia* Cass. In: *Plantae vasculares orientis extremi sovietici*. Nauka, St. Petersburg, 6: 198–208 [In Russian]. (**Баркалов В. Ю.** Род Бузульник – *Ligularia* Cass. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1992. Т. 6. С. 198–208).
- Illarionova I. D.** 2013. The genus *Ligularia* (Asteraceae, *Senecioneae*) in Flora of the Russian Far East. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 98(9): 1147–1165 [In Russian]. (**Илларионова И. Д.** Род *Ligularia* (Asteraceae, *Senecioneae*) во флоре Дальнего Востока // Бот. журн., 2013. Т. 98, № 9. С. 1147–1165).
- Kotaeva 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 Schol, Moscow, 352 pp. [In Russian]. (**Лакин Г. Ф.** Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.).
- 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., Kljuykov E. V.** 2007. Stomatal types in Chinese and Himalayan Umbelliferae. *Feddes Repert.* 118(3–4): 84–102. DOI: 10.1002/fedr.200711129.
- 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. DOI: 10.1127/1869-6155/2010/0128-0020.
- Pojarkova A. I.** 1961. *Ligularia* Cass. In: *Flora SSSR. T. 26 [Flora of USSR. Vol. 26]*. Publishers of Sciences of USSR, Moscow, Leningrad, 788–857 pp. [In Russian]. (**Поляркова А. И.** Род Бузульник – *Ligularia* Cass. // Флора СССР. Т. 26. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 788–857).
- Ponomarenko L. P., Ermolaeva S. D., Doudkin R. V., Dyshlovoy S. A., Gorovoy P. G.** 2017. Eremophilane-type glucosides from the leaves of *Ligularia calthifolia* Maxim. *Phytochem. Lett.* 21, 264–268. DOI: j.phytol.2017.07.013.
- Silchenko A. S., Ponomarenko L. P., Kalinovskiy A. I., Berdyshev D. V., Avilov S. A., Andryjaschenko P. V., Lyakhova E. G., Kuzmich A. S., Gorovoy P. G.** 2017. Structures of minor glucosides from the Far Eastern high-mountain endemic plant *Ligularia alticola* Worosch. Screening of bioactivity for some glycosides from *L. alticola*. *Phytochem. Lett.* 20, 234–238. DOI: 10.1016/j.phytol.2017.05.011.
- Volkova S. A.** 2016. The leaf epidermis of *Conioselinum longifolium* and *C. tataricum* (Ariaceae, *Ligusticeae*), growing in Siberia. *Turczaninowia* 19, 1: 19–26 [In Russian]. (**Волкова С. А.** Эпидерма листа видов *Conioselinum longifolium* и *C. tataricum* трибы *Ligusticeae* (Ariaceae), произрастающих в Сибири // Turczaninowia, 2016. Т. 19, вып. 1. С. 19–26). DOI: 10.14258/turczaninowia.19.1.2.
- Volkova S. A., Gorovoy P. G.** 2010. The leaf epidermis in some far eastern species of the tribe *Ligusticeae* (Ariaceae). // *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 95(7): 930–936 [In Russian]. (**Волкова С. А., Горовой П. Г.** Эпидерма листа некоторых дальневосточных видов трибы *Ligusticeae* (Ariaceae) // 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* (Ariaceae). *Turczaninowia* 15, 2: 80–84 [In Russian]. (**Волкова С. А., Горовой П. Г.** Эпидерма листа видов *Conioselinum chinense* и *C. filicinum* трибы *Ligusticeae* (Ariaceae) // Turczaninowia, 2012. Т. 15, вып. 2. С. 80–84).
- Volkova S. A., Pshennikova L. M.** 2011. The leaf epidermis in species of genus *Dasiphora* (Rosaceae). *Turczaninowia* 14, 2: 123–129 [In Russian]. (**Волкова С. А., Пшенникова Л. М.** Эпидерма листа видов рода *Dasiphora* (Rosaceae) // Turczaninowia, 2011. Т. 14, вып. 2. С. 123–129).

Voroshilov V. N. 1978. Ten new taxons from the flora of the far East. *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskij* [*Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*] 83, 5: 116–118 [In Russian]. (**Ворошилов В. Н.** Десять новых таксонов из флоры Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978. Т. 83, вып. 5. С. 116–118).

Voroshilov V. N. 1982. *Opredelitel rasteniy sovetskogo Dalnego Vostoka* [*The determinant of plants of the Soviet Far East*]. Moscow, 672 pp. [In Russian]. (**Ворошилов В. Н.** Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.).

Zaharevich S. F. 1954. To the technique of describing the epidermis of leaf. *Vestnik Leningraskogo universiteta* [*Bulletin 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).