

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.Ломоносова
Биологический факультет

На правах рукописи

ПЕТРОВА Светлана Евгеньевна

**ОНТОМОРФОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *UMBELLIFERAE* MORIS.
(*APIACEAE* LINDL.)**

Специальность 03.00.05 — ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва
2008

Работа выполнена на кафедре высших растений биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Римма Павловна Барыкина

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Михаил Георгиевич Пименов

кандидат биологических наук, доцент
Александр Николаевич Луферов

Ведущая организация: Главный ботанический сад
им. Н.В. Цицина РАН (Москва)

Защита диссертации состоится **31 октября 2008 года** в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119992, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр.12, МГУ, Биологический факультет, ауд. М-1; тел./факс: (495)939-18-27

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан _____ сентября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

М.А. Гусаковская

Актуальность темы. Семейство *Umbelliferae* на протяжении десятилетий является одним из наиболее широко изучаемых среди цветковых растений, но несмотря на это многие вопросы его систематики еще далеки от своего разрешения. Разносторонний подход к изучению зонтичных показал его эффективность как для характеристики отдельных видов, так и для установления родственных связей внутри семейства. Однако наряду с активным накоплением сведений по карпологии, палинологии, эмбриологии, цитологии, хемосистематике, а также молекулярных данных информация, касающаяся жизненных форм отдельных таксонов, малочисленна. До сих пор исследователи не имеют достаточного опыта применения биоморфологических данных в целях систематики семейства, хотя имеющиеся работы (Коровин, 1928, 1940; Сациперова, 1984; Тюрина, 1978 и др.) показывают их неоспоримую значимость для таксономического анализа зонтичных.

Известно, что вегетативные органы, в первую очередь листья неродственных видов зонтичных, обычно сходны по строению, что сильно затрудняет их определение в нецветущем состоянии. В связи с этим весьма актуален тщательный анализ структурных преобразований основных вегетативных органов в ходе онтогенеза особи у разных видов. Слабо освещенной является проблема вариабельности морфологических признаков растений, связанной с экологическими условиями их произрастания. Почти не изучены и особенности становления отдельных жизненных форм в онтогенезе, изменение их во времени и на протяжении ареала вида, что ограничивает не только возможности познания путей соматической эволюции и составления современной системы семейства, но и практическое использование его представителей, имеющих важное хозяйственное значение.

До настоящего времени многие восточноевропейские зонтичные не стали (за редким исключением) предметом глубоких онтогенетических и биоморфологических наблюдений. Имеющиеся краткие, порой фрагментарные морфологические описания в большинстве современных определителей, сводках и периодических изданиях по разным регионам России не позволяют делать убедительные выводы таксономического и экологического характера. В связи с этим важной задачей является получение новой информации о структурной организации отдельных таксонов.

При изучении биоморф, как было показано на примере семейств *Ranunculaceae* и *Raeoniaceae* (Барыкина, Гуланян, 1976; Барыкина, Луферов, 1982 и др.), весьма информативен наряду с морфологическим анализ микроструктурных особенностей вегетативных органов разновозрастных особей; он дает возможность полнее охарактеризовать жизненные формы, оценить адаптивное значение их отдельных признаков. Такой подход представляется перспективным и при изучении зонтичных.

Цель и задачи исследования. Цель работы состояла в выявлении разнообразия биоморф и закономерностей их становления в онтогенезе особи у зонтичных Восточной Европы, установлении структурной лабильности растений в зависимости от эколого-географических условий произрастания, а

также определении общих черт строения и видовых различий. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Описать жизненные формы у 14 восточноевропейских видов зонтичных с учетом структуры подземной и надземной сфер.
2. Выявить изменчивость отдельных биоморфологических признаков жизненных форм у особей одного вида в разных эколого-географических условиях обитания.
3. Охарактеризовать возрастные состояния растений.
4. Изучить динамику онтогенетических преобразований морфологического и анатомического строения вегетативных органов у разных видов в сравнительном плане.
5. Оценить таксономическое значение признаков макро- и микроструктуры вегетативной сферы разновозрастных растений и возможности их использования для диагностики отдельных видов.

Научная новизна. Впервые на основании результатов детального биоморфологического анализа охарактеризованы жизненные формы и выявлены закономерности их становления в онтогенезе у 14 видов зонтичных Восточной Европы, определены экологические группы и показаны возможные отклонения в большом жизненном цикле в зависимости от различных условий местообитания. Обосновано положение о сложном составе листьев у представителей подсемейства *Apiodeae*, имеющих в разной степени расчлененную пластинку. Впервые описаны онтогенетические преобразования анатомической структуры основных вегетативных органов. Значительно расширен арсенал признаков, которые могут быть использованы в систематике исследованных таксонов; составлен оригинальный ключ для определения видов по особенностям морфолого-анатомического строения на стадии ювенильных особей. Подтвержден видовой статус критических таксонов в роде *Chaerophyllum* L.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты важны для ревизии отдельных таксонов внутри семейства и разработки современной системы *Umbelliferae*, основанной на его мультидисциплинарном анализе. Они могут быть использованы в геоботанических исследованиях, при составлении «Региональных биологических Флор» и определителей, а также в учебном процессе. Новый фактический материал по онтоморфогенезу и анатомии изученных видов представляет интерес для сельского хозяйства и медицины, так как многие из изученных представителей являются пищевыми, ядовитыми и лекарственными растениями, содержащими ценные биологически активные соединения.

Апробация диссертации. Материалы диссертации были доложены на XI и XII Международных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004» и «Ломоносов-2005» (Москва, 2004 и 2005), VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2004), XVII Международном ботаническом конгрессе (Вена, 2005), Международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (Казань, 2006), Региональной

конференции, посвященной памяти С.И. Ефремова (Орел, 2006), I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2006), Международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике» (Владивосток, 2007), Конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 2007), III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пушино, 2008), VI Международном симпозиуме *Apiales* (Москва, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 3 глав, выводов, списка литературы, включающего 192 наименований (в том числе 77 на иностранных языках) и приложения. Работа изложена на 215 страницах машинописного текста, включая 7 таблиц. Приложение объемом 168 страниц содержит 164 рисунков и фотографий.

Содержание диссертации

Глава 1. Обзор литературы

Приводится общая характеристика семейства *Umbelliferae*, даны сведения о его объеме и распространении. Проанализированы имеющиеся в литературе сведения о морфолого-анатомическом строении вегетативных органов (Голубев, 1962; Пименов и др., 1982; Остроумова, 1988; Пименов, Сдобнина, 1991; Wretschko, 1864; Schwarz, 1926; Troll, 1934; Naccius, 1952; Cercea–Loreal, 1957), особенностях онтогенеза (Корсмо, 1933; Васильченко, 1965; Рысина, 1973) и жизненных форм (Коровин, 1928; Голубев, 1957, 1962, 1964; Смирнова, 1967; Тюрина, 1978; Сациперова, 1984; Нухимовский, 1997) представителей семейства, в частности, восточноевропейских. Показана фрагментарность биоморфологических данных, охватывающих единичные виды зонтичных, часто являющихся краткими и неточными.

Глава 2. Материал и методы исследований

Объектами исследования были представители 14 видов из 11 родов подсемейства *Apiodeae*: *Berula erecta* (Huds.) Cov., *Cicuta virosa* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Sium latifolium* L., *S. sisaroides* DC.; *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, *Conioselinum tataricum* Hoffm., *Ligusticum scoticum* L.; *Torilis japonica* (Houtt.) DC.; *Ostericum palustre* Bess.; *Thyselium palustre* (L.) Raf.; *Chaerophyllum aromaticum* L., *Ch. bulbosum* L., *Ch. prescottii* DC.

Наблюдения за ростом и развитием растений, сбор материала (с последующей фиксацией в 70% этаноле) для морфологического и анатомического анализа проводили в природе в течение вегетационного сезона 2003, 2005–2007 годов в различных регионах Северо-Западной и Средней России (Республика Карелия, Тверская, Владимирская, Рязанская, Московская, Калужская, Воронежская области).

Для изучения особенностей прорастания и строения проростков свежесобранные мерикарпии высеивали в открытый грунт в ботаническом саду МГУ или в чашки Петри с увлажненным бумажным фильтром и выдерживали

при температуре + 4°C в течение 25–30 дней, а затем проращивали при температуре от +22 до +24°C.

В работе применены сравнительный морфолого-анатомический и онтогенетический методы исследования. У всех видов изучали семена, проростки, ювенильные, имматурные (кроме *Berula erecta*), взрослые вегетативные и генеративные особи. В каждой возрастной группе исследовано от 10 до 40 особей. Для уточнения жизненных форм отдельных видов в разных точках их ареала были просмотрены образцы в гербариях ГБС РАН (МНА), МГУ (MW), БИН (LE) заповедника «Галичья гора».

Периодизацию большого жизненного цикла проводили по методике, предложенной Т.А. Работновым (1950) с учетом дополнений, внесенных А.А. Урановым (1960, 1975). Характеристику жизненных форм составляли с учетом классификации И.Г. Серебрякова (1962).

В процессе анатомических исследований анализировались особенности строения вегетативных органов растений разных возрастных состояний. Срезы (поверхностные, поперечные, продольные) делали безопасной бритвой от руки. После соответствующей гистохимической обработки готовили временные препараты, применяли различные гистохимические реакции и способы окраски (Барыкина и др., 2000).

Примордии развивающихся листьев у *Chaerophyllum aromaticum*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, *Thyselium palustre* и характер опушения вегетативных органов (листьев и стеблей) у *Chaerophyllum aromaticum*, *Ch. bulbosum*, *Ch. prescottii*, *Ostericum palustre*, *Torilis japonica* изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа на материале, высушенном в критической точке.

В ходе работы использовали бинокляр МБС-1, микроскоп МИКМЕД-1, для измерения различных частей объектов – винтовой окуляр-микромметр, откалиброванный по объект-микромметру, для анатомических зарисовок – рисовальный аппарат РА-1. Измерения проводились в 5–30-кратной повторности с последующей статистической обработкой. Фотографии срезов делали с помощью цифровой фотокамеры Axiosam MRC, встроенной в микроскоп Axioplan 2 Imagin.

Глава 3. Результаты исследования и их обсуждение

Приводятся подробные описания онтогенеза и особенностей анатомического строения вегетативных органов разновозрастных особей 14 видов восточноевропейских зонтичных. Последовательные стадии становления конкретных биоморф в онтогенезе у некоторых видов представлены на рисунках 1–2.

Биоморфологическая характеристика. На основании структуры подземных метаморфизированных органов, характера корневой системы, степени вегетативной подвижности растений, типа и цикличности развития монокарпического побега, наличия или отсутствия структурно-функциональной дифференциации придаточных корней у 14 изученных нами видов зонтичных выявлено 9 биоморф. В соответствии с классификацией

жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962) они входят в состав 2 типов: травянистые поликарпики и монокарпические травы.

Травянистые поликарпики

1. Короткокорневищные стержне-придаточнокорневые или придаточно-корневые поликарпики с ди-, трициклическими прямостоячими полурозеточными монокарпическими побегами: *Cenolophium denudatum*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Cicuta virosa*, *Conioselinum tataricum*, *Ligusticum scoticum*, *Thyselium palustre*.

2. Короткокорневищные придаточнокорневые поликарпики с утолщенными запасающими корнями (корневыми шишками), дициклическими или с неполным циклом развития прямостоячими или приподнимающимися полурозеточными, реже удлинненными монокарпическими побегами: *Sium sisaroides*.

3. Корнеотпрысковые придаточнокорневые поликарпики с дициклическими прямостоячими или приподнимающимися полурозеточными монокарпическими побегами: *Sium latifolium*. Образуют наземную, водную и переходные экоформы.

4. Столонообразующие придаточнокорневые вегетативно подвижные поликарпики с дициклическими или неполным циклом развития прямостоячими или приподнимающимися полурозеточными монокарпическими побегами и плавающими олиственными столонами: *Berula erecta*.

Монокарпические травы

5. Стеблеклубневые стержне-придаточнокорневые малолетние монокарпики с клубнями преимущественно гипокотильного происхождения, прямостоячими полурозеточными побегами: *Chaerophyllum bulbosum*, *Ch. prescottii*.

6. Стержнекорневые малолетние монокарпики с полурозеточными прямостоячими побегами: *Ostericum palustre*, *Torilis japonica*.

7. Стержнекорневые длительновегетирующие яровые однолетники с полурозеточными прямостоячими побегами: *Torilis japonica*.

8. Стержне-кистекарневые или кистекарневые двулетние монокарпики с полурозеточными прямостоячими или приподнимающимися побегами: *Oenanthe aquatica*. Образуют водную, наземную и переходные экоформы.

9. Стержне-кистекарневые или кистекарневые озимые однолетники с полурозеточными побегами: *Oenanthe aquatica*.

Среди изученных поликарпиков наиболее широко распространена короткокорневищная биоморфа (у 7 из 9 видов), которая, судя по данным ряда авторов (Голубев 1962, 1964; Алексеев и др., 1992 и др.), в целом типична для представителей семейства зонтичных. Жизненная форма *Oenanthe aquatica* с его широкой экологической амплитудой отличается значительной вариабельностью. Растения этого вида могут быть стержне-кистекарневыми или кистекарневыми двулетними монокарпиками, стержне-кистекарневыми озимыми однолетниками, реже столонообразующими кистекарневыми малолетниками. Не сохраняется постоянной биоморфа у *Cenolophium*

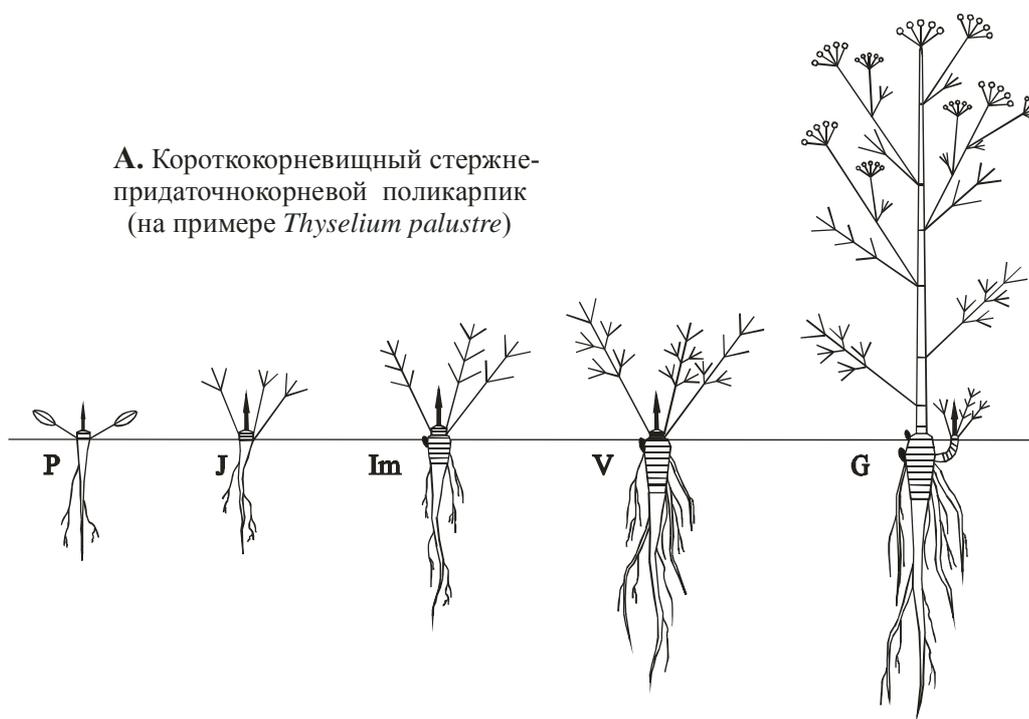
denudatum, при периодическом засыпании песком развивается не короткокорневищная жизненная форма, а вынужденно длиннокорневищная. Весьма условны различия между короткокорневищными стержне-придаточнокорневыми и короткокорневищными придаточнокорневыми растениями: у первых главный корень нередко отмирает в начале генеративного, а у вторых – в конце виргинильного периода развития. Однолетник *Torilis japonica* способен увеличить жизненный цикл до 2–3 лет за счет более продолжительного пребывания в вегетативном возрастном состоянии. Ярко выраженная вегетативная подвижность присуща немногим, в основном прибрежно-водным представителям (*Berula erecta*, *Sium latifolium*), что обусловлено постоянно изменяющимися условиями их местообитания.

Закономерности онтоморфогенеза. В жизненном цикле исследованных видов прослеживается три возрастных периода: латентный, виргинильный и генеративный; сенильный период у поликарпиков вследствие регулярного обновления подземных органов или вегетативного размножения четко не выражен.

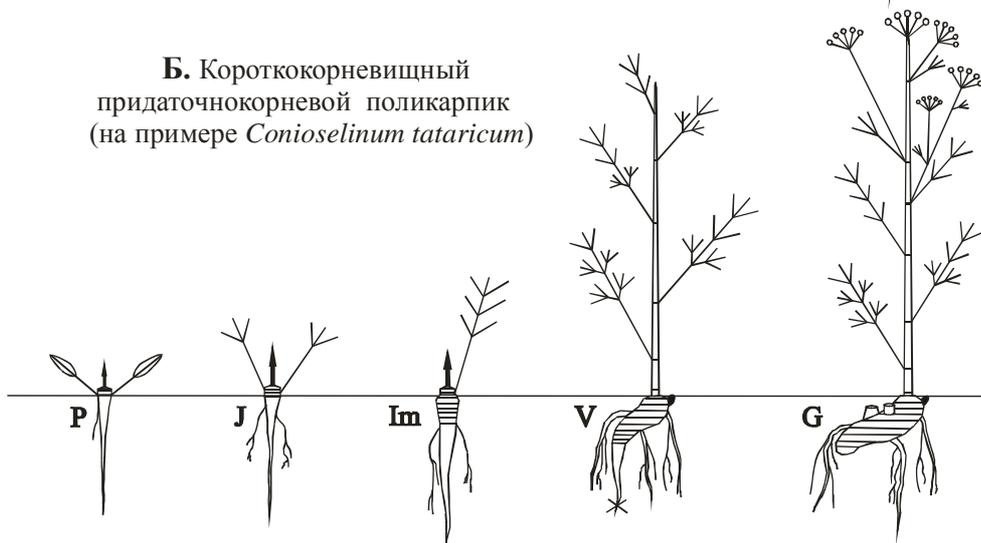
Латентный период. Все изученные нами растения имеют сходное строение семени. Хорошо развитый эндосперм содержит в качестве запасного вещества алейрон и липиды; зародыш прямой, дифференцированный на осевую часть (зародышевый корешок, гипокотиль) и две семядоли (сросшиеся у *Chaerophyllum bulbosum*, *Ch. prescottii* в основании с образованием короткой семядольной трубки); почечка представлена группой меристематических клеток. Различия касаются главным образом абсолютных размеров семян и зародышей. Наиболее крупные зародыши характерны для *Sium sisaroidesum*, мелкие – для *Ostericum palustre*, *Conioselinum tataricum*. Небольшие семена с относительно крупным зародышем типичны для прибрежно-водных *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*. Определенной корреляции между размерами зародышей, степенью их дифференциации и временем прорастания семян выявлено не было. У большинства изученных зонтичных развитие семян происходит лишь после зимнего периода покоя; *Cicuta virosa*, *Ostericum palustre* и *Oenanthe aquatica* (редко *Cenolophium denudatum*) присуще наряду с весенним и осеннее прорастание. Продолжительность латентного периода составляет от 6,5 до 9 месяцев; у озимых форм – около 2–4 недель.

В виргинильном периоде четко выделяются фазы проростка, ювенильных, иматурных и взрослых вегетативных особей. Прорастание надземное гипокотиллярное, у *Ch. bulbosum* и *Ch. prescottii* – котиледонарное. Семядоли проростков разных видов имеют сходное строение: ланцетовидную, слегка заостренную пластинку и приблизительно равный ей по длине черешок, и в целом оно мало информативно для их диагностики. Для проростков *Chaerophyllum bulbosum* и *Ch. prescottii*, имеющих ярко выраженную тенденцию к геофилии, характерно развитие длинной семядольной трубки; при этом у первого вида в ее нижней трети образуются придаточные корни, в связи с этим наряду с защитой и заглублением почечки в почву она выполняет функцию поглощения воды и минеральных веществ. С разворачиванием пластинок семядолей у обоих видов в результате утолщения гипокотыля проис-

А. Короткокорневищный стержне-придаточнокорневой поликарпик (на примере *Thyselium palustre*)



Б. Короткокорневищный придаточнокорневой поликарпик (на примере *Conioselinum tataricum*)



В. Короткокорневищный придаточнокорневой поликарпик с утолщенными запасными придаточными корнями (на примере *Sium sisaroides*)

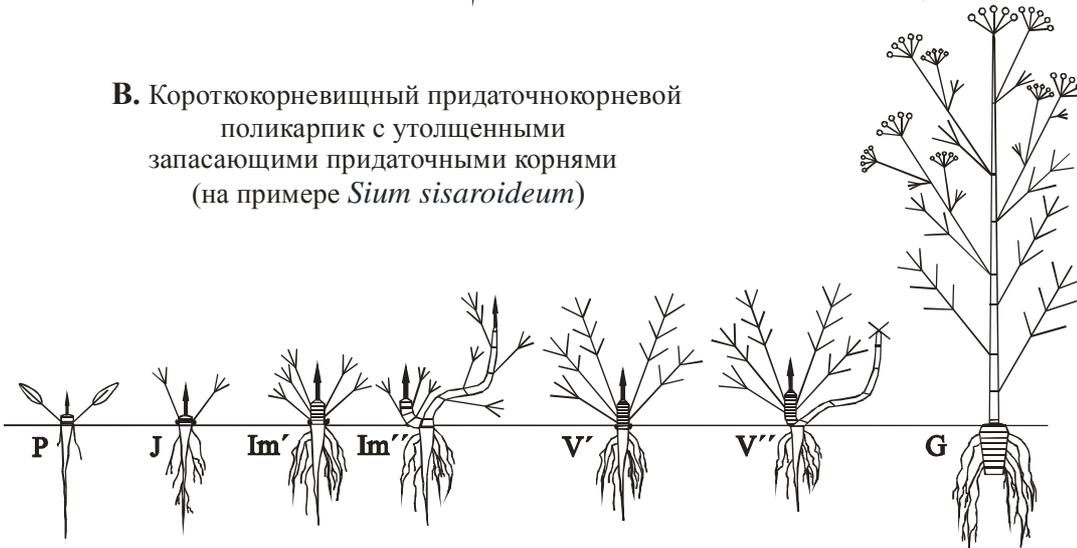
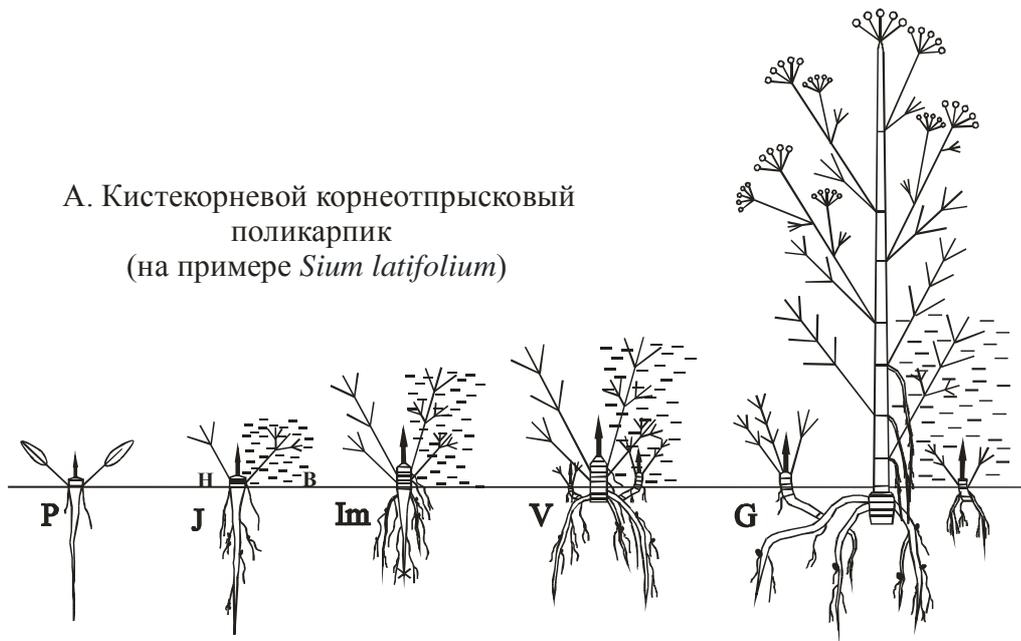
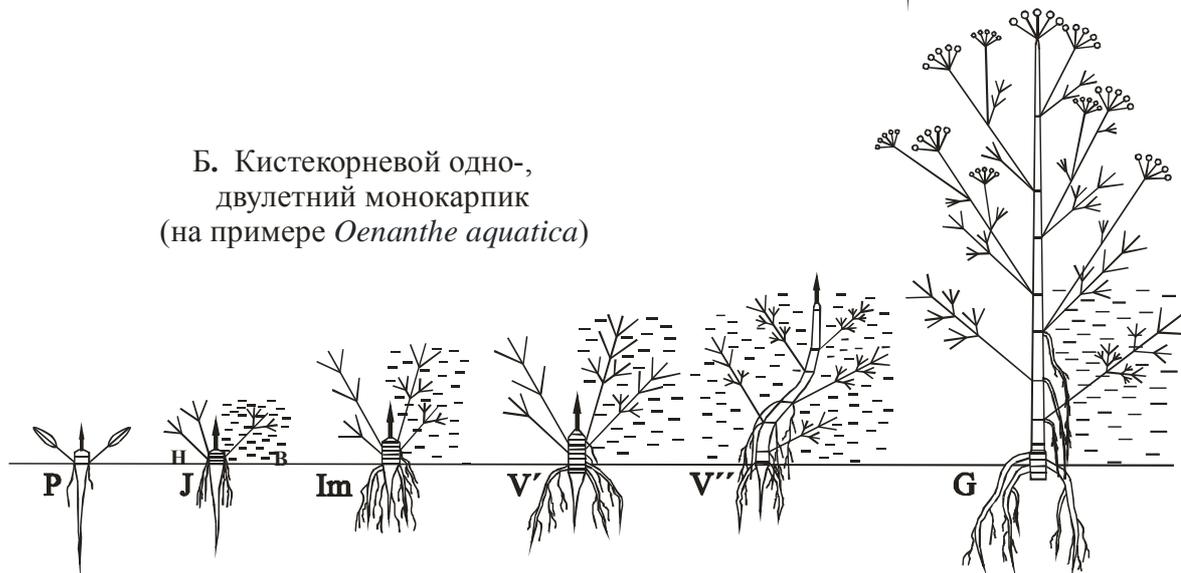


Рис. 1. Становление биоморф в онтогенезе (схемы).
Im'Im'', V'V'' – дивариантность формирования имматурных и виргинильных особей

А. Кистекорневой корнеотпрысковый поликарпик
(на примере *Sium latifolium*)



Б. Кистекорневой одно-,
двухлетний монокарпик
(на примере *Oenanthe aquatica*)



В. Стеблеклубневой
стержне-придаточнокорневой
малолетний монокарпик
(на примере *Chaerophyllum prescottii*)

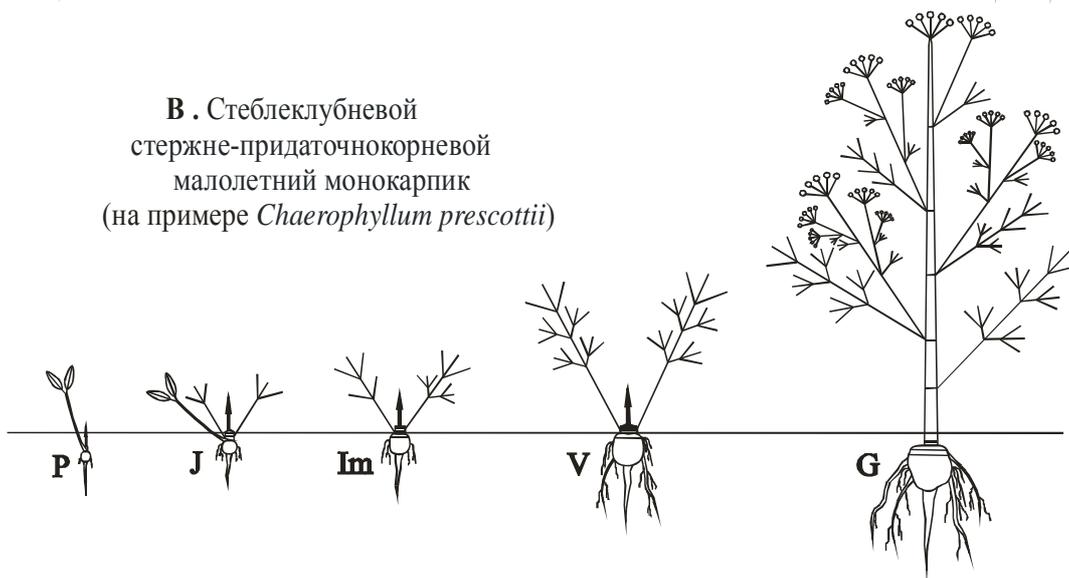


Рис. 2. Становление биоморф в онтогенезе (схемы).

V'V'' – дивариантность формирования виргинильных особей;
н, в – развитие растений в наземных (н) и водных (в) условиях.

ходит образование клубня, на котором вскоре развиваются придаточные корни. У прибрежно-водных *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, а также у *Ostericum palustre*, *S. sisaroides*, *Chaerophyllum aromaticum* на гипокотиле близ корневой шейки и в семядольном узле закладываются придаточные корни, корневая система становится аллогоморизной. Остальные виды сохраняют аллоризию.

В ювенильном возрастном состоянии развивается розеточный моноподиальный главный побег, реже он может быть полурозеточным или удлинённым (некоторые особи *Oenanthe aquatica* и *Sium sisaroides*). Лабильность в архитектонике главного побега связана у *Oenanthe aquatica* с развитием растения в воздушно-водной среде. Ювенильным формам большинства видов, кроме *Ligusticum scoticum*, *Ostericum palustre* и *Sium sisaroides*, присуща гетерофиллия, но степень выраженности ее у разных представителей неодинакова. Весьма пластична структура листьев у *Oenanthe aquatica* и *Sium latifolium*, образующих водную и наземную экоформы. При развитии под водой наблюдается усиление рассеченности пластинки, изменение формы конечных сегментов, вплоть до узколинейной. У видов, листья которых формируются в воздушной среде, возрастные и ярусные изменения касаются незначительного увеличения степени расчлененности пластинки и их общих размеров. Особенности строения первых и последующих ювенильных листьев обычно видоспецифичны, что позволяет распознавать растения уже на ранних этапах онтогенеза. У особей *Cicuta virosa* в ювенильном возрастном состоянии начинается формирование укороченного вертикального корневища сложной морфологической природы, включающего гипокотиль и утолщенные междоузлия розеточного главного побега, у корнеотпрыскового *Sium latifolium* происходит заложение первых придаточных почек на гипокотиле, главном и боковых корнях. В корневой системе прибрежно-водных *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, а также *S. sisaroides* доминирующее значение приобретают придаточные корни; главный корень останавливается в росте, снижается интенсивность его ветвления; для остальных видов характерно дальнейшее активное развитие главного корня.

В имматурном возрастном состоянии у большинства видов главный побег остается розеточным. Для некоторых особей *Sium sisaroides* отмечено формирование удлинённого лежащего главного побега и его базитонное ветвление, при этом из пазушной почки семядоли развивается розеточный побег, смещающий первый в боковое положение. Наиболее заметные возрастные изменения претерпевают листья, по составу и степени расчлененности они приближаются к дефинитивным, отличаясь от последних меньшим числом пар боковых листочков и размерами. В частности, для имматурных растений *Sium sisaroides* характерна резкая смена простых листьев с цельной листовой пластинкой тройчатосложными. Вследствие втягивания в почву базальных метамеров годичных приростов главного побега начинается формирование вертикального корневища у *Cenolophium denudatum*, *Conioselinum tataricum*, *Thyselium palustre*, *Chaerophyllum aromaticum*.

Во взрослом вегетативном состоянии у многих исследованных видов происходит стабилизация основных признаков жизненных форм. Пазушные почки нижних листьев прибрежно-водных *Berula erecta* и отдельных особей *Oenanthe aquatica* дают начало боковым столоновидным, укореняющимся в узлах побегам. Продолжается увеличение размеров и ветвление эпигеогенного корневища у *Ostericum palustre*, *Cicuta virosa*, *Cenolophium nudatum*, *Conioselinum tataricum*, *Ligusticum scoticum*, *Thyselium palustre*, *Chaerophyllum aromaticum*. Для прибрежно-водного *Sium latifolium* характерно интенсивное заложение на придаточных корнях многочисленных почек, дающих начало корневым отпрыскам, которые быстро укореняются и, отделяясь от материнского растения, обеспечивают интенсивное вегетативное размножение. Корневые отпрыски, имеющие вторичную стержнекорневую систему, легко могут быть приняты за особи семенного происхождения, что ведет к неверному описанию жизненной формы *Sium latifolium* во многих определителях, флористических и биоморфологических сводках.

Онтогенетические преобразования претерпевает структура и тип возобновления олиственного побега. В частности, розеточный моноподиальный главный побег *Conioselinum tataricum* сменяется полурозеточным симподиальным, а некоторым особям *Sium sisaroides* свойственно отмирание главного побега (который имеет неполный цикл развития) и его замещение боковым розеточным. Листья взрослых вегетативных растений у всех изученных видов принимают форму дефинитивных.

Представляет интерес весенний ритм развития ассимилирующего аппарата виргинильных особей геофитов *Ch. bulbosum* и *Ch. prescottii*, розеточные листья которых отмирают к середине июня, что при наличии запасающих клубней, указывает на приспособленность растений к ксерофильным условиям местообитания с засушливым летним периодом. Специфика развития фотофильного побега отмечена также у *Conioselinum tataricum*. Особям, произрастающим под пологом леса, свойственно засыхание верхушечных метамеров побега уже к середине июня; у экземпляров, обитающих на открытом морском побережье, эта особенность встречается при затенении густым травостоем. По мнению Л.В. Волковой (2001), такое явление служит признаком, сближающим *C. tataricum* с группой лесных эфемероидов, и выступает в качестве важной адаптации к ценотическому стрессу (сильное затенение), позволяющей растению сохраниться в фитоценозе.

Многим видам присущ диморфизм придаточных корней: наличие толстых скелетных и тонких поглощающих, а некоторым представителям – триморфизм, когда наряду с двумя вышеуказанными формируются подводные фотосинтезирующие корни (прибрежно-водные виды) или корни вегетативного размножения (*Sium latifolium*). Для особей *Sium sisaroides* характерно преобразование придаточных корней в корневые шишки, что во многом определяет типичную для вида биоморфу.

Длительность виргинильного периода у яровых однолетников составляет 2–2,5 месяца, у особей тех же видов, но развивающихся по озимому или

двулетнему циклу – 1 год; для многолетнего монокарпика и большинства поликарпиков он продолжается от 1 до 3 лет.

Генеративный период. Переход к репродукции у большинства многолетников наблюдается на 2–4 году жизни. Первый цветonoсный побег полурозеточный, реже удлинeнный (*Sium sisaroidеum*); развитие монокарпических побегов последующих порядков происходит, как правило, в течение двух лет за счет раскрытия базальных почек возобновления, имеющихсЯ на корневище или пазушных почек розеточных листьев ежегодно отмирающего цветonoсного побега. В генеративном периоде более отчетливо выражены ярусная изменчивость листьев, диморфизм и контрактильность корней, заметно повышается интенсивность вегетативного размножения.

Видам с широкой экологической амплитудой в зависимости от конкретных условий местообитания присуща в той или иной степени выраженная структурная изменчивость как побеговой, так и корневой систем. Это в наибольшей степени касается *Cenolophium denudatum*, произрастающего на песчаных пойменных лугах и побережье Белого моря, а также водных и наземных экоформ земноводных растений (*Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*). К концу генеративного периода корневища и корни у многих видов (в основном обитателей прибрежных лугов) подвергаются частичной партикуляции, которую в данном случае можно рассматривать как начало старения особей.

Длительность генеративного периода составляет: у однолетников 1,5–2 месяца, малолетних монокарпиков от 3–4 месяцев до 2–3 лет, многолетних поликарпиков не меньше 7 лет, а у вегетативно-подвижных она может достигать десятков лет.

Итак, изучение онтоморфогенеза у 14 восточноевропейских зонтичных дало возможность определить критерии основных возрастных состояний, длительность прохождения отдельных этапов развития, выявить ряд общих черт строения и вместе с тем показать раннюю детерминацию отдельных признаков биоморф. Так, становление основных особенностей подземной сферы часто происходит уже на ранних этапах онтогенеза: у гипокотильно клубнеобразующих жизненных форм – в фазу проростка, короткорневищных и корнеотпрысковых – в середине виргинильного периода развития. Структура надземных побегов, типичная для конкретных биоморф (как правило, полурозеточные побеги), формируется с переходом растений к репродукции, лишь у *Conioselinum* – во взрослом вегетативном состоянии.

Особенности анатомического строения. Анализ микроструктуры разновозрастных особей, прежде всего листьев, позволил установить у исследованных зонтичных 4 экологических типа: световые гетерофильные гелофиты (*Oenanthe aquatica* (рис.3А, Б), *Sium latifolium*); световые мезофиты (*Chaerophyllum aromaticum* (рис. 3В), *Ch. bulbosum*, *Ch. prescottii*, *Conioselinum tataricum*, *Torilis japonica*), теневые гигрофиты (*Berula erecta*, *Cicuta virosa*, *Ostericum palustre*, *Sium sisaroidеum*, *Thyselium palustre* (рис. 3Д)), а также световые галогигрофиты (*Ligusticum scoticum* (рис. 3Г)). Гетерофиллия на анатомическом уровне обусловлена водными или воздушными условиями развития листьев. Пластинки подводных листьев в отличие от воздушных

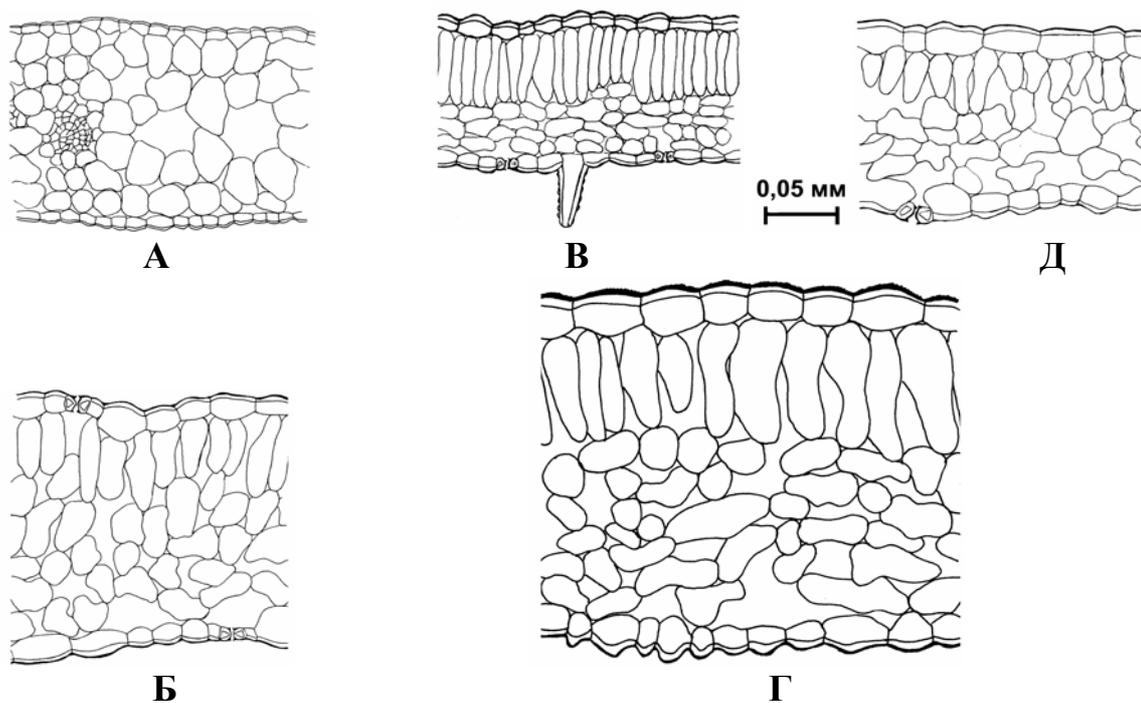


Рис. 3. Анатомическое строение листьев у представителей разных экологических типов.

А, Б – световые гетерофилльные гелофиты: подводный (**А**) и надводный (**Б**) листья *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.; **В** – световые мезофиты: *Chaerophyllum aromaticum* L.; **Г** – световые галогигрофиты: *Ligusticum scoticum* L.; **Д** – теневые гигрофиты: *Thyselium palustre* (L.) Raf.

характеризуются гомогенным мезофиллом, крупными воздухоносными полостями (*Oenanthe aquatica*), небольшим числом часто неполных (флоэмных) проводящих пучков. У световых мезофитов имеется отчетливо выраженная складчатая кутикула и волоски, относительно плотно расположенные небольших размеров клетки мезофилла, сильно вытянутые палисады. Для теневых гигрофитов типичны конусовидные палисады и крупные межклетники. Особый тип галогигрофитов, представленный прибрежно-морским *Ligusticum scoticum*, характеризуется развитием относительно толстой листовой пластинки с мощным слоем кутикулы, большим количеством межклетников, интенсивным отложением лучепреломляющих веществ. Становление экологических типов в онтогенезе особи происходит постепенно. У большинства световых мезофитов семядоли с типичной световой структурой сменяются теневыми ювенильными листьями и далее вновь световыми дефинитивными. У теневых гигрофитов характерная структура листа устанавливается уже у всходов. Признаки галоморфной организации также рано проявляются в онтогенезе, уже у семядолей и первых ювенильных листьев. Вместе с тем у ряда видов с широкой экологической амплитудой анатомия листа весьма пластична и может существенно изменяться в соответствии с условиями увлажнения и инсоляции конкретного биотопа.

Например, листовые пластинки *Cicuta virosa* могут иметь как теневую (на лесном болоте), так и световую (на открытых прибрежных участках и мелководье) структуру. Различия в анатомическом строении листовой пластинки у особей разного возраста одного и того же вида касаются и расположения устьиц: у *Chaerophyllum aromaticum*, *Thyselium palustre* семядоли амфистоматические, а дефинитивные листья гипостоматические, у *Ostericum palustre* семядоли и ювенильные листья гипостоматические, дефинитивные листья – амфистоматические, у остальных видов характерный тип устьичного аппарата сохраняется на протяжении всего онтогенеза (гипостоматический – *Conioselinum tataricum*, *Ligusticum scoticum*, амфистоматический – *Cenolophium denudatum*, *Cicuta virosa*, *Ch. bulbosum*, *Ch. prescottii*, *Sium sisaroides*).

Анатомическая структура черешков листьев, как и листовых пластинок, также может претерпевать с возрастом растения наряду с количественными важными качественными изменениями: переход от бифациальных к унифациальным черешкам (*Oenanthe aquatica*), образование в них центральных проводящих пучков (*Cenolophium denudatum*, *Ostericum palustre*, виды рода *Chaerophyllum*). Несмотря на онтогенетические изменения ряда признаков, анатомическое строение черешков не только взрослых, но и ювенильных растений имеет важное диагностическое значение. Часто в черешках первого – третьего ювенильного листа уже проявляются видовые особенности (топография и характер основных тканей, расположение секреторных канальцев). С другой стороны, некоторые признаки (наличие центральной воздухоносной полости, форма проводящих пучков) указываемые в литературе (Кикнадзе, 1962; Зонтичные Средней России, 1997) как систематически значимые, являются недостаточно стабильными, изменяясь в зависимости от возраста листа и экологических условий его развития.

Анатомии семядольного узла придается в систематике семейства зонтичных иногда не менее существенное значение, чем структуре черешков. Исследование показало, что большинству видов свойствен трехлакунный трехпучковый семядольный узел, *Chaerophyllum bulbosum* – однолакунный однопучковый, что расходится с данными В. Нассиуса (1956), которая относит его к трехлакунному трехпучковому, *Ch. prescottii* – трехлакунный узел (двух семядолей) с тремя следами, при этом один из них возникает путем слияния двух латеральных пучков разных супротивно расположенных семядолей. Нодальная анатомия особого типа, присущая *Ch. bulbosum* и *Ch. prescottii*, видимо, коррелирует с развитием у них семядольной трубки, которая у первого вида имеет на своем протяжении неодинаковое строение. В месте эндархного отхождения придаточных корней основная паренхима стенки трубки пронизана двумя монархными проводящими пучками, имеющими корневое строение и окруженными снаружи перициклом и эндодермой. Выше строение семядольной трубки соответствует надземным ассимилирующим органам; основная паренхима пронизана двумя коллатеральными проводящими пучками, которые в области перехода трубки в свободные черешки ветвятся, образуя каждый по два краевых пучка.

Микроскопическое исследование осевых надземных и подземных органов показало значительное сходство и константность их анатомического строения, характерного в целом для всего семейства зонтичных. Отмеченная вариабельность в строении стеблей и корней является главным образом результатом адаптации растений к специфическим условиям обитания. Несмотря на общность строения междоузлий надземного цветоносного побега, можно выделить отдельные признаки, имеющие определенное диагностическое значение. К ним относятся: характер опушения и строение волосков (короткие шиловидные на подставках, со струйчатой поверхностью – *Ostericum palustre*, или покрытые округлыми редко расположенными протуберанцами – *Torilis japonica*; длинные одно-, трехклеточные изогнутые на подставках, покрытые на поверхности округлыми или продолговатыми протуберанцами – виды рода *Chaerophyllum*), а также расположение проводящих пучков. В частности, у *Sium latifolium* самые крупные пучки, находящиеся в области ребер, и ближайšie к ним более мелкие в совокупности формируют многолучевую звезду; у остальных видов пучки размещаются по кольцу; *Cenolophium denudatum* присуще наличие дополнительных медуллярных пучков, часто переходных от коллатеральных к амфивазальным. В качестве диагностических признаков выступают одревеснение клеточных оболочек элементов первичной флоэмы (*Cenolophium denudatum*), первичной ксилемы и обкладок проводящих пучков (*Cenolophium denudatum*, *Conioselinum tataricum*, *Ligusticum scoticum*, *Thyselium palustre* и представители рода *Chaerophyllum*); развитие аэренхимы у гелофитов (*Berula erecta*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*). Таксономическое значение имеют число и характер расположения сосудов в крупных проводящих пучках, определяющие форму последних, секреторных канальцев, а также наличие дополнительных проводящих элементов в межпучковой зоне. Размеры центральной воздухоносной полости, которая образуется у большинства изученных видов, являются в значительной мере вариабельным признаком. Степень одревеснения клеточных оболочек колленхимы, элементов межпучковой зоны и ксилемных волокон скорее зависят от условий развития, характера жизненной формы, возраста растений, поэтому не могут рассматриваться в качестве систематически значимых. Онтогенетические изменения в анатомическом строении стебля связаны с увеличением числа метамеров побега, их длины, а также степенью развития составляющих их элементов. В частности, у *Cenolophium denudatum* в процессе онтогенеза эвстела сменяется атактостелой.

Метаморфизированные органы побегового происхождения (корневища, столоны, клубни) характеризуются некоторыми особенностями строения. Так, однолетние корневища у большинства изученных видов, сохраняющие сходную структуру с нижними междоузлиями надземного побега, отличаются от них наличием мощной пробки, нередко сплошным строением центрального цилиндра, большим объемом механических элементов и отложением значительного количества крахмала в паренхиме флоэмы и сердцевины. Плавающие в воде столоны (формирующиеся у земноводного *Berula erecta*) снаружи имеют эпидерму, узкая первичная кора представлена аэренхимой,

центральный цилиндр включает от 9 до 11 проводящих пучков с относительно слабой камбиальной деятельностью, в некоторых пучках присутствует только флоэма. Подводное положение столонов обуславливает слабую лигнификацию клеточных оболочек ксилемы и склеренхимы, развитие воздухоносной полости в сердцевине. Клубни *Chaerophyllum bulbosum*, *Ch. prescottii* снаружи покрыты пробкой перциклического происхождения; близ основания надземного побега центральный цилиндр их характеризуется пучковым, почти сплошным строением; большую часть клубня занимает крахмалоносная паренхима вторичной флоэмы и лучей.

Главный корень диархный. У кистекорневых растений он рано отмирает в связи с чем претерпевает лишь незначительное вторичное утолщение. У зонтичных с долго живущим главным корнем (стержнекорневые и стержне-кистекорневые биоморфы) активно функционирующий в нем камбий сохраняется в течение почти всего онтогенеза особи.

Наибольшим разнообразием анатомического строения отличаются придаточные корни, что связано с их функциональной дифференциацией. Многолетние скелетные корни имеют мощное вторичное утолщение, эфемерные поглощающие сохраняют первичное строение, часто содержат эндомикоризу. Интерес представляет структура корней *Conioselinum tataricum*, образующих на поверхности многочисленные выступы из каллусовидной ткани, служащие местом формирования эфемерных придаточных корней. Они возникают в результате локального одностороннего (напротив вторичной ксилемы, реже первичной) активного деления клеток феллогена. Проводящая система вновь развивающихся питающих корней связана с таковой главного корня за счет коротких члеников сосудов, сходных по строению с трахеальными элементами гидроцитной системы, возникающих, в частности, при дифференциации в каллусе придаточных почек (Барыкина, Чурикова, 2005). Придаточные корни *Sium sisaroides*, преобразованные в корневые шишки, характеризуются обильно развитой крахмалоносной лучевой паренхимой. Своеобразные придаточные корни «подводного» типа образуются на узлах погруженных в воду побегов земноводных видов (*Berula erecta*, *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*). Экзодерма и подстилающие слои их основной ткани содержат хлорофиллоносные, фотосинтетически активные клетки; остальная часть широкой первичной коры пронизана крупными, вытянутыми в радиальном направлении схизогенными полостями.

Таким образом, результаты проведенного макро- и микроскопического анализа надземных и подземных органов разновозрастных особей позволили установить основные направления экологической адаптации растений, а также выявить ряд особенностей, которые можно рекомендовать для идентификации отдельных видов. При распознавании растений на ранних этапах онтогенеза большое значение имеют впервые привлеченные нами признаки строения семядолей, семядольной трубки, ювенильных листьев и корней, которые легли в основу составленного определительного ключа.

Строение листьев зонтичных. При изучении онтоморфогенеза растений особое внимание было уделено уточнению состава листьев зонтичных, так как

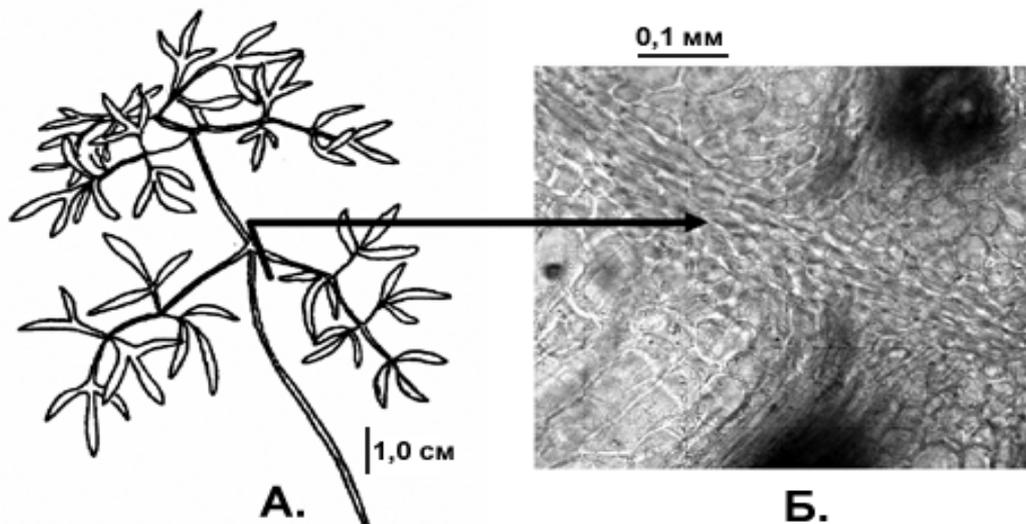


Рис. 4. Отделительный слой в сложных листьях зонтичных.
 А – листовая пластинка, Б – поперечный срез места сочленения бокового листочка с рахисом (на примере *Cenolophium denudatum*).

до сих пор этот вопрос остается дискуссионным. Одни исследователи (Troll, 1934; Eberwein, 1995; Наумов, 2003 и др.) считают сильно расчлененные листья представителей подсемейства *Apioideae* сложными, учитывая при этом исключительно морфологическое строение органа, другие (Лескова, 1960; Зонтичные Средней России, 1996 и др.) рассматривают их в качестве простых рассеченных, существует и третья точка зрения (Нухимовский, 1997), согласно которой такие листья следует называть полусложными.

Детальное изучение заложения и развития листьев у восточноевропейских видов показало, что ранние фазы морфогенеза простых рассеченных и сложных листьев протекают более или менее одинаково. Для установления их истинной структуры важное значение имеет анатомический критерий (Эзау, 1980), а именно наличие отделительного слоя в сочленении боковых элементов с осью листа. В ходе исследования было установлено, что у дефинитивных листьев имеется хорошо выраженный отделительный слой, формирующийся во внепочечную фазу развития и представленный несколькими слоями паренхимных клеток с набухшими клеточными оболочками (рис. 4). В онтогенезе особи он появляется либо уже у первых ювенильных листьев, либо на более поздних этапах развития растений. Полученные результаты служат веским аргументом, подтверждающим сложный состав листьев у представителей подсемейства *Apioideae*, обладающих в разной степени расчлененными пластинками.

Морфолого-анатомическая диагностика критических таксонов внутри родов *Chaerophyllum* L. и *Sium* L. *Chaerophyllum bulbosum* L. и *Ch. prescottii* DC. весьма сходны по внешнему облику и местообитанию, поэтому их

таксономический статус до сих пор вызывает разногласия: одни авторы рассматривают их на уровне подвидов (*Ch. bulbosum* subsp. *bulbosum* и subsp. *prescottii*. (DC.) Numan. соответственно), другие – самостоятельных видов. Результаты тщательного сравнительного морфолого-анатомического исследования растений позволили подтвердить наличие отмеченных в литературе структурных различий между таксонами и дополнить их рядом новых биоморфологических признаков (это размеры зародышей, строение семядольной трубки, семядольного узла, черешков нижних стеблевых листьев, волосков), которые свидетельствуют о видовой самостоятельности *Ch. bulbosum* и *Ch. prescottii*.

Впервые привлеченные в качестве диагностических признаков структурные особенности побеговой и корневой систем разновозрастных особей, а также характер жизненных форм *S. latifolium* и *S. sisaroides* обосновывают правомерность включения этих видов в разные секции рода: *Eusium* Engl. и *Sisarum* (Mill.) DC. соответственно.

Выводы

1. Восточноевропейские представители зонтичных характеризуются значительным разнообразием жизненных форм. У 14 исследованных видов выделено 9 биоморф, составляющих два типа: травянистые поликарпики (короткокорневищные стержне-придаточнокорневые или придаточнокорневые, корнеотпрысковые, столонообразующие) и монокарпические травы (стеблеклубневые и стержнекорневые малолетники; однолетники и двулетники). У большинства видов монокарпические побеги дициклические полурозеточные.

2. Характер жизненных форм на протяжении ареала у одних видов довольно стабилен, у других – заметно меняется. Отмеченная лабильность отдельных признаков биоморф у особей одного вида носит адаптивный характер.

3. На ранних этапах онтогенеза у изученных зонтичных выявлена высокая степень биоморфологического сходства: гипокотиллярное, реже котиледонарное прорастание, наличие у ювенильных особей главного корня, розеточность надземного побега, формирование (у большинства многолетников) эпигеогенного корневища.

4. Становление основных особенностей подземной сферы, характерных для конкретной жизненной формы, происходит уже в виргинильном периоде развития, наиболее рано у клубнеобразующих биоморф. Типичная структура надземных побегов формируется при переходе растений к репродукции.

5. *Sium latifolium*, *Oenanthe aquatica*, тесно связанным как с воздушной, так и с водной средой обитания, а также гигрофиту *Sium sisaroides* присуща высокая пластичность структуры основных вегетативных органов. У *S. sisaroides* она выражается в разной архитектонике побега, у *S. latifolium*, *Oenanthe aquatica* – в наличии гетерофиллии, образовании плагиотропных или ортотропных побегов, а также развитии мономорфных или ди-, триморфных придаточных корней.

6. Результаты изучения заложения, развития и анатомического строения листьев у восточноевропейских зонтичных свидетельствуют об их сложном составе, который может проявляться уже у ювенильных особей.

7. Экологическая адаптация исследованных видов шла по 4 направлениям: световые гетерофилльные гелофиты, световые мезофиты, теневые гигрофиты и световые галогигрофиты.

8. Онтогенетические изменения микроструктуры преимущественно количественные и затрагивают отдельные признаки, не влияя на общее строение органа. Лишь в отдельных случаях возрастные преобразования весьма существенны: качественно меняются структура черешка, тип стелы стебля, экологический тип листа (бифациальные черешки сменяются унифациальными, эвстела – атактостелой, теневая структура листа – световой).

9. Полученный фактический материал значительно расширяет арсенал признаков высокой диагностической значимости, которые могут служить подтверждением видового статуса критических таксонов, в частности, *Chaerophyllum bulbosum* L. и *Ch. prescottii* DC., и их положения в системе зонтичных. Особенности структуры ювенильных и дефинитивных листьев, побегов и корней, а также характер жизненных форм *Sium latifolium* L. и *S. sisaroides* DC. показывают правомерность включения их в разные секции рода (соответственно *Eusium* Engl. и *Sisarum* (Mill.) DC.).

Список публикаций по теме диссертации

1. Петрова С.Е. Онтоморфогенез и анатомия *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (*Apiaceae*) // Тез. докл. XI междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004» (12–15 апреля 2004 г.). М., 2004. С. 125.
2. Петрова С.Е. Морфолого-биологическое изучение некоторых представителей рода *Pimpinella* L. (*Apiaceae*) в онтогенезе // Тез. докл. XII междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2005» (12–15 апреля 2005 г.). М., 2005. С. 175.
3. Петрова С.Е. Особенности ранних фаз онтогенеза некоторых прибрежно-водных зонтичных (*Umbelliferae*) // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Мат. междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г.). Казань, 2006. Ч. 1. С. 92–93.
4. Петрова С.Е. Морфолого-биологическое изучение подземных органов некоторых представителей сем. зонтичных (*Umbelliferae*) Средней России // Мат. I (IX) междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21–26 мая 2006). СПб., 2006. С. 182.
5. Петрова С.Е. Морфологическое изучение подземных органов некоторых представителей семейства зонтичных (*Umbelliferae*) Средней России // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 7. С. 986 – 996.
6. Петрова С.Е. Особенности становления жизненной формы *Cenolophium denudatum* в зависимости от условий произрастания // Матеріали читань, присвячених 300-річчю з дня народження К.Ліннея (Луганськ, 21–25 травня 2007 р.). Луганськ, 2007. С. 56 – 58.

7. Петрова С.Е. Микроструктурный анализ *Chaerophyllum bulbosum* и *Chaerophyllum prescottii* (*Umbelliferae*) в связи с их систематикой // Мат. конф. по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. С. 201 – 203.
8. Петрова С.Е. Жизненные формы зонтичных (*Umbelliferae*), внесенных в Красную книгу Московской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Мат. III Всероссийской науч. конф. 27 января – 1 февраля 2008 г. Йошкар-Ола; Пушино, 2008. С. 83 – 84.
9. Петрова С.Е. Морфолого-анатомический анализ листьев некоторых восточноевропейских зонтичных // Научные и методологические проблемы биологических ресурсов. Мат. междунар. конф., посвящ. 100-летию П.Л. Львова (Махачкала, 23–24 октября 2008 г.). Махачкала, 2008. (в печати)
10. Petrova S.E. A morphological and anatomical study of *Chaerophyllum bulbosum* L. and *Ch. prescottii* DC. // The programme and proceedings of the 6th International Symposium on Apiaceae (Moscow, 2008, June 25th–27th). Moscow, 2008. P. 106–108.
11. Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Сравнительный биоморфологический анализ двух видов рода *Sium* L. (*Apiaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 12. С. 1836–1847.
12. Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Онтогенетическое преобразование микроструктуры вегетативных органов некоторых гигрофильных видов зонтичных (*Umbelliferae*) // Вторые чтения, посвященные памяти Ефремова Степана Ивановича. Региональная конференция Сб. статей. Орел: Картуш, 2006. С. 146–149.
13. Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Онтогенез Тиселиума болотного, или горчичника болотного, (*Thyselium palustre*, или *Peucedanum palustre*) // Онтогенетический атлас растений: Научное издание. Т.5. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. С. 197 – 202.
14. Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Жизненные формы некоторых восточноевропейских зонтичных // Тр. XII съезда РБО (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Петрозаводск, 2008. (в печати)
15. Petrova S.E., Barykina R.P. Biomorphological adaptations of the amphibious plants of the *Apiaceae* family // XVII International Botanical Congress. Abstracts (Vienna, Austria. 17–23 July 2005). Vienna, 2005. P. 308.
16. Барыкина Р.П., Петрова С.Е. Сравнительный биоморфологический анализ прибрежно-водных видов рода *Sium* (*Apiaceae*) // Тр. VII междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2004. С. 26 – 27.
17. Барыкина Р.П., Петрова С.Е. К вопросу о составе листьев в семействе зонтичных (*Umbelliferae*) // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Мат. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике» (Владивосток, 18 – 21 сентября 2007 г.). Владивосток, 2007. С. 33 – 35.

18. Захарова Е.А., Петрова С.Е. Морфолого-анатомический анализ *Carum comarovii* Karjag. и *Pimpinella anthriscoides* Boiss. (*Umbelliferae*) в связи с их систематикой // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Мат. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике» (Владивосток, 18 – 21 сентября 2007 г.). Владивосток, 2007. С. 188 – 190.