

Микроморфология плодов зонтичных (Umbelliferae) Сибири и особенности морфологического разнообразия этого семейства

Fruit micromorphology in the Umbelliferae in Siberia and patterns of morphological diversity in the family

Остроумова Т. А.

Ostroumova T. A.

Ботанический сад Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия.
E-mail: ostro_t_a@mail.ru

Botanical Garden, Lomonosov Moscow State University, Russia

Реферат. Изучена микроморфология плодов 98 видов дикорастущих, заносных и основных культурных зонтичных Сибири, описаны простые волоски (размер, форма, рельеф клеточной стенки, пучковые волоски), многоклеточные бугорки и шипы, клетки экзокарпа (взаимное расположение, форма, размеры, характер границ между клетками, наружные стенки, тонкий рельеф поверхности), устьица (наличие, положение на поверхности плода, кутикула на прилегающих к устьицам клетках), характер воска (эпикуткулярных выделений). Показано значение микроморфологии для определения видов и систематики. Отмечено широкое распространение параллельной изменчивости в семействе.

Ключевые слова. Микроморфология, параллельные ряды изменчивости, плод, систематика, Apiaceae.

Summary. Fruit micromorphology of all 98 native, adventive, and cultivated species of the Umbelliferae of Siberia was studied. We described simple hairs (size, shape, fine relief of cell wall, and tufted hairs), multicellular spines and glochidia, cell arrangement, cell form, fine relief (cuticular foldings), epicuticular wax, and stomata. We discuss the diversity of micromorphological characters and their value for species identification and taxonomy. We state numerous examples of parallel variability of morphological traits in different subdivisions of the family.

Key words. Apiaceae, fruit, micromorphology, series in variation, taxonomy.

Введение. В поисках признаков, полезных для систематики, мы изучили микроморфологию плодов всех видов семейства зонтичных России. Анализ признаков видов российского Дальнего Востока был недавно опубликован (Ostroumova, 2018). Изучение плодов на большом увеличении иногда позволяет выявить признаки, которые в дальнейшем удается распознать с помощью стереомикроскопа при увеличении в 20–40 раз. Например, виды *Torilis* Adans. различаются по форме верхушек глохидиев (прямые или якоревидные), а крупные выпуклые клетки экзокарпа, характерные для некоторых родов семейства, создают блестящую зернистую поверхность. Для установления родства пищевого и лекарственного растения Индии *Seseli diffusum* (Roxb. ex Sm.) Santapau et Wagh важную роль сыграли особые Т-образные волоски на плодах (Pimenov et al., 2019). Данные по микроморфологии становятся важным элементом при описании новых видов, (Wang et al., 2013; Duran et al., 2015; Yildiri, Duman, 2017).

Материал и методы. Мы изучили 98 видов флоры Сибири, включая заносные и наиболее популярные культурные растения. Микроскульптуру поверхности мерикарпиев изучали с помощью СЭМ JEOL-35, Tesla BS-300 и CamScan S-2 (напряжение 15–20 kV, рабочее расстояние 50–56 мм). Сухие плоды наклеивали на алюминиевые столики и напыляли смесью золота и палладия, золотом или платиной (толщина слоя около 25 нм) с помощью устройства для напыления Eiko IB-3. Один и тот же участок плода снимали при разных увеличениях, что позволяет описать разные детали поверхности.

Определенную сложность при описании микроскульптуры вносят большой диапазон увеличений, получаемых с помощью СЭМ, и сходство скульптурных элементов, видимых при разных увеличениях. В этом отношении мы считаем очень полезным подход W. Barthlott (1981), который выделил три структурных уровня исследования поверхности ботанических объектов; форму клеток (первичная скульптура), тонкий рельеф клеточной стенки (вторичная скульптура) и эпикутикулярные выделения (третичная скульптура). На основании работ Barthlott и других авторов мы предложили словарь для описания микроморфологии плодов зонтичных (Остроумова и др., 2010; Ostroumova et al., 2011).

У плодов сибирских зонтичных мы отмечаем несколько групп признаков. Характер опушения – наличие, размеры, форму одноклеточных волосков, толщину их стенок, тонкий рельеф поверхности, наличие у них многоклеточных оснований, пучковые волоски. Многоклеточные выросты – бугорки, шипы, форму апикальной части шипа, характер его поверхности. Когда на поверхности плода были видны границы клеток – расположение клеток, их очертания, размеры, форму границ – антиклинальных стенок, форму наружных периклинальных стенок, скульптуру кутикулы. Для описания клеток мы выбирали участки поверхности, где можно было хорошо различить не менее 20 клеток. Если таких участков не было, мы считали, что границы клеток на этом плоде неразличимы. Отмечаем наличие, положение устьиц и рельеф кутикулы на эпидермальных клетках рядом с устьицами. Эпикутикулярные выделения – «воск» присутствуют на многих плодах, иногда они маскируют поверхность клеточных стенок; воск имеет разный химический состав, иногда его можно удалить органическими растворителями, в других случаях он очень стойкий.

Результаты. СЭМ позволяет различать разные формы волосков и толщину их стенок (на сколах). Встречаются тонкостенные (до 1 μm) лентовидные волоски, нередко смятые и извилистые; обычно они имеют гладкую поверхность или продольные складки, напоминающие струйчатый рельеф. Более жесткие игольчатые волоски с толщиной стенок около 3 μm обычно имеют бугорчатую или морщинистую поверхность, в сечении они округлые или слегка сплюснутые. Мы уже отмечаем на дальневосточном материале, что на плодах *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Ledeb. и *Sesel condensatum* (L.) Rchb. f. имеется весь спектр волосков от мелких острых шипиков до обычных волосков 50–100 μm длиной. Такая же картина и на плодах *Seseli ledebourii* G. Don (рис. 1А) и *Stenocoelium athamantoides* (M. Bieb.) Ledeb., распространенных в Сибири. Пучковые волоски встречаются на плодах последнего вида и *Seseli buchtormense* (Spreng.) W. D. J. Koch (рис. 1Б). Волоски на «подставках» встречаются в родах *Anthriscus* Pers., *Heracleum* L., *Stenocoelium* Ledeb., *Torilis*.

Некоторые зонтичные имеют явные признаки зоохории – шипы, заканчивающиеся крючком или подобием якоря. Крючковидные шипы характерны для рода *Caucalis* L. и многих видов *Sanicula* L., якоревидные глохидии развиваются на плодах *Daucus* L., *Turgenia* Hoffm., а в других регионах – у *Astrodaucus* Drude, *Torilis*, *Glochiditheca* Fenzl. Плоды *Turgenia* особенно мощно «вооружены» – глохидии несут не только якоречки на конце, но также покрыты по всей поверхности острыми мелкими шипиками, обращенными вниз.

Эпидермальные клетки располагаются в случайном порядке или рядами (рис. 1В), в ложбинках они чаще всего изодиаметрические, а на ребрах – удлиненные. Границы клеток (антиклинальные стенки) вдавленные или приподнятые. Поверхность наружной периклинальной стенки бывает вогнутая, плоская, выпуклая, куполообразная, иногда несет выросты – острые, полушаровидные, смятые. Рельеф кутикулы чаще всего струйчатый или морщинистый, изредка гладкий, на острых выростах узлово-струйчатый.

Крупные клетки (35 и более μm) наружной эпидермы (экзокарпа) с жесткими оболочками, сохраняющие свою форму при созревании плода, встречаются у зонтичных нечасто и обычно характеризуют все виды какого-либо рода. В Сибири это *Aulacospermum* Ledeb. (рис. 1Г), *Ostericum* Hoffm., *Pleurospermum* Hoffm., *Tilingia* Regel. Паренхима мезокарпа у этих таксонов частично разрушается, под эпидермой образуются полости. В световой стереомикроскоп поверхность таких плодов выглядит как зернистая, что позволяет определять виды без электронного микроскопа.

Устьица на зрелых плодах заметны не всегда и в небольшом количестве (1–3 на mm^2), они располагаются на плоскости экзокарпа или на бугорках (рис. 1Г), кутикула вокруг устьичной щели бывает

обычная для этого участка плода или гладкая, в редких случаях наблюдаются радиально расходящиеся кутикулярные складки (рис. 1Д).

Эпикутикулярные выделения («воск») бывают гладким и шероховатым, могут содержать комочки, пластинки. Особенно заметны пластинки диаметром 1–2 μm , расположенные перпендикулярно поверхности. Они характерны для рода *Vupleurum* L. (Рис. 1Е), но встречаются также в родах *Aegopodium* L., *Angelica* L., *Ferula* L., *Pimpinella* L., *Sanicula*, *Trinia* Hoffm.

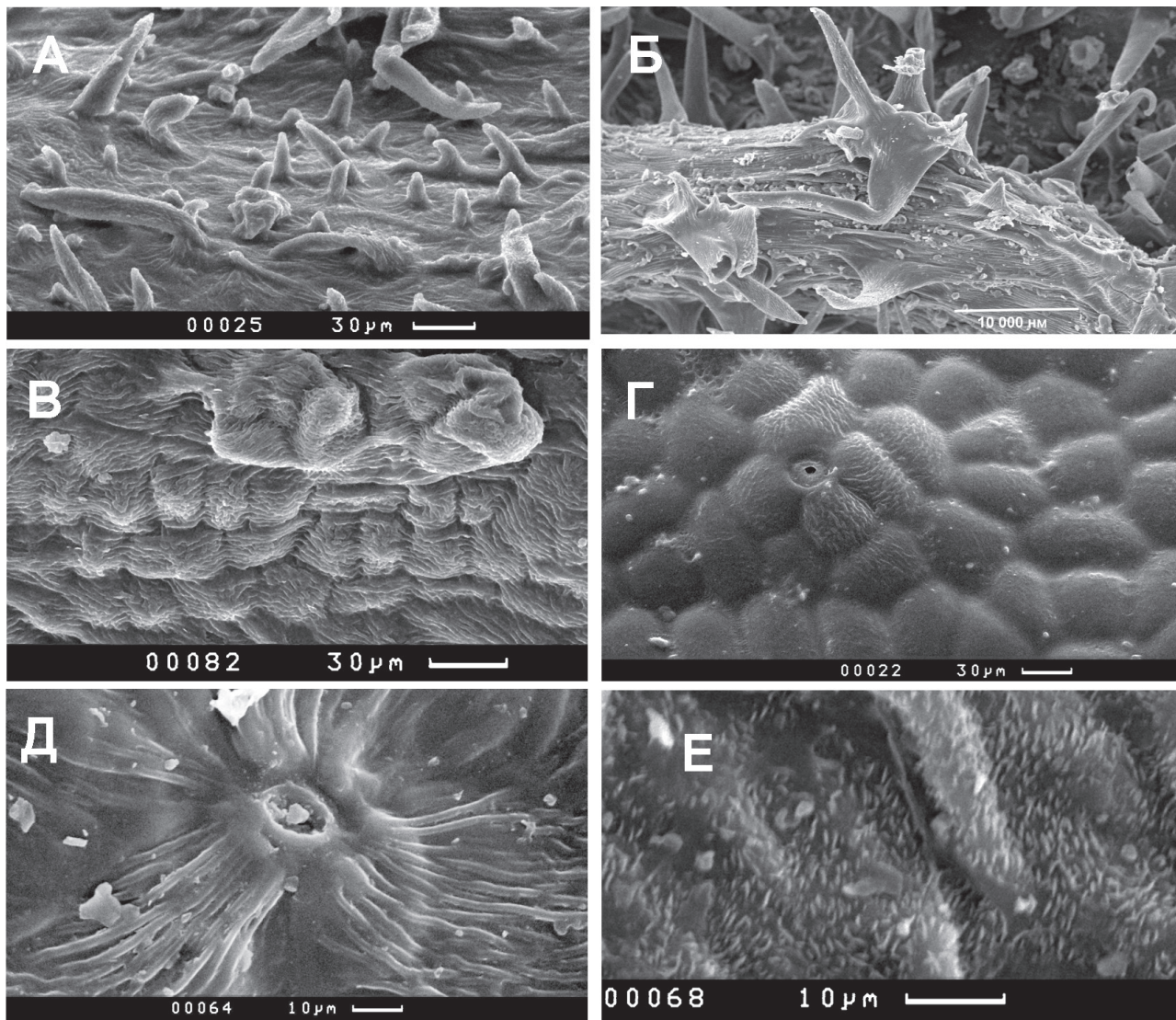


Рис. 1. Микроморфология плодов Umbelliferae флоры Сибири: А – *Seseli ledebourii*, волоски разного размера; Б – *Seseli buchtormense*, пучковые волоски; В – *Saposhnikovia divaricata*, многоклеточный бугорок и клетки экзокарпа, расположенные рядами; Г – *Aulacospermum anomalum*, крупные выпуклые клетки экзокарпа и бугорок с устьицем; Д – *Haloselinum falcaria*, радиально расходящиеся кутикулярные складки вокруг устьища; Е – *Vupleurum scorzonrifolium*, мелкие пластинки воска.

Обсуждение. Как и другие группы признаков, микроморфология не всегда дает интересные для таксономии признаки. Например, голая поверхность с неразличимыми границами клеток, да еще покрытая слоем воска, несет мало информации. Чтобы найти признаки, полезные для различения видов и выяснения их отношений, необходимо изучать и сравнивать большое количество материала.

СЭМ позволяет различать разные формы волосков и толщину их стенок (на сколах). Мы уже отмечали, что на плодах *Pachypleurum alpinum*, *Phlojodicarpus villosus*, *Seseli condensatum*, *Seseli ledebourii*

rii и *Stenocoelium athamantoides* имеется весь спектр волосков от мелких острых шипиков до обычных волосков 50–100 мкм длиной. Вероятно, по мере роста плода на нем в разное время закладываются новые волоски.

Таксономическое значение могут иметь и признаки, выявляемые только при увеличении в 300–1000 раз. Например, при рассмотрении дальневосточных видов мы заметили, что у выделенного из *Peucedanum* L. s. l. рода *Kitagawia* Pimenov плоды или опушенные, или несут участки с морщинистой кутикулой, тогда как у видов типовой секции *Peucedanum* границы клеток неразличимы, а тонкий рельеф поверхности струйчатый. Морщинистая кутикула обычно развивается на выпуклых клетках, к моменту созревания плодов форма клеток может измениться, а кутикула сохраняет свой рисунок.

Сходные структуры нередко развиваются на плодах далеких в таксономическом отношении родов. Например, крючковидные шипы известны у *Caucalis* и *Orlaya* Hoffm. из трибы *Caucalideae*, у далекого от них *Bupleurum sintenisii* Asch. et Urb. ex Huter, и многих видов *Sanicula*, относящегося к другому подсемейству – *Saniculoideae*. Волоски на «подставках» известны в родах *Anthriscus*, *Heracleum*, *Laserpitium* L., *Myrrhys* Mill., *Pimpinella*, *Stenocoelium*, *Torilis*, относящихся к разным трибам семейства. Крупные клетки экзокарпа имеются у видов *Aulacospermum*, *Elaeosticta* Fenzl, *Halosciastrum* Koidz., *Ligusticum* L., *Ostericum*, *Pleurospermum*, *Taeniopetalum* Vis., которые никак нельзя считать родственными. Восковые пластинки найдены у далеких друг от друга родов *Bupleurum*, *Aegopodium*, *Angelica*, *Ferula*, *Pimpinella*, *Sanicula*, *Trinia*. Мы уже рассматривали (Ostroumova, 2019) распределение анатомических признаков в подсемействе *Apiioideae* по трибам системы O. Drude (1897–1898), основанной на морфологии, и по кладам молекулярного дерева (Downie et al., 2010). Был проведен анализ распределения типов устьиц, проводящей системы черешка, формы эндосперма, крупных реберных секреторных канальцев в плодах, мелких циклических канальцев. Во всех подразделениях наблюдаются параллельные ряды изменчивости нескольких признаков, которые лучше всего объясняются в рамках закона гомологических рядов Н. И. Вавилова (1922) и согласуются с идеей К. Кубицкого (Kubizki et al., 1991) о «молчащих» генах.

Разные состояния признаков разлиты по всему подсемейству, создается впечатление, что инструменты для их образования есть у многих видов, но реализуются в определенных условиях среды или в случайном порядке.

Задуматься над механизмами морфологического разнообразия меня заставила работа О. А. Рожанской (2016), доложенная на конференции в Барнауле. Среди соматклонов и их потомков, полученных из тканей одной особи *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., обнаружены особи с таксономическими признаками *O. viciifolia* Scop., *O. transcaucasica* Grossh. и *O. sibirica* Turcz. ex Bess., то есть генотип одного растения содержит механизмы для развития разных морфологических структур. Известны также наблюдения над культурами тканей растений, которые синтезировали низкомолекулярные соединения, отсутствующие у видов-доноров этих тканей (цит. по Kubizky, 1991).

Интересный пример из зоологии. Н. Н. Марфенин с соавторами (1995) изучил более 300000 медуз в колониях гидроидных полипов *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida). Отмечена значительная изменчивость – как явные уродства, так и формы, сходные во многих деталях с представителями других родов – *Hydrallmania*, *Abietinaria*, *Sertularia*. Н. Н. Марфенин считает, что эти структуры не были унаследованы от предков, но показывают возможности развития *D. pumila* (личное сообщение).

Потенциал развития признаков, отсутствующих в фенотипе некоторых видов муравьев рода *Pheidole*, доказан в публикации Rajakumar et al. (2012). В этом крупном роде каста рабочих муравьев дифференцирована на обычных рабочих и более крупных «солдат», а у некоторых видов еще и «суперсолдат», которые защищают гнезда от набегов. У *P. spadonia*, *P. morrissi* и *P. hyatti* «суперсолдаты» в норме отсутствуют, но были получены путем обработки личинок гормонами.

Каковы бы ни были механизмы возникновения морфологического разнообразия, широкое распространение параллелизма и мозаичное распределение признаков затрудняет изучение систематики семейства, особенно сложные проблемы встречаются при разграничении родов. Как отмечают Plunkett et al. (2019), применение морфологических и молекулярных методов пока не позволяет создать удовлетворительную систему семейства. Необходимо дальнейшее всестороннее изучение видов зонтичных.

Благодарность. Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 19-04-00370А. Исследования проводились на оборудовании ЦКП Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения в двух томах. – Л.: Наука, 1967. – Т. 1. – С. 7–61.
- Марфенин Н. Н., Маргулис Р. Я., Майер Е. М.** Морфологическая изменчивость у колониального гидроида *Dunatena pumila* и классификация обнаруженных морфотипов // Труды Зоологического института РАН, 1995. – Т. 261. – С. 71–89.
- Остроумова Т. А., Пименов М. Г., Украинская У. А.** Разнообразие микроморфологии волосков и эмергенцев на плодах зонтичных (Umbelliferae) и его таксономическое значение // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 9. – С. 1219–1231.
- Рожанская О. А., Шилова Т. В., Горшкова Е. М.** Изменчивость таксономических признаков в популяциях растений-регенерантов и генеративных потомств эспарцета песчаного (*Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XV междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во Алтайского гос. университета, 2016. – С. 321–324.
- Barthlott W.** Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nordic Journal of Botany, 1981. – Vol. 1, № 3. – P. 345–355.
- Downie S. R., Spalik K., Katz-Downie D. S., Reduron J.-P.** Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // Plant Diversity and Evolution, 2010. – Vol. 126, № 1–2. – P. 111–136.
- Drude O.** Umbelliferae. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. A. Engler, K. Prantl. – Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1897–1898. – В. 3. – Н. 8. – S. 63–250.
- Duran A., Behçet L., Öztürk M.** *Diplotaenia bingolensis* (Apiaceae), new species from east Anatolia, Turkey // Plant Systematics and Evolution, 2015. – V. 301. – P. 467–478. DOI: 10.1007/s00606-014-1086-9
- Kubitzki K., von Sengbusch P., Poppendieck H.** Parallelism, its evolutionary origin and systematic significance // Aliso, 1991. – Vol. 13, № 1. – P. 191–206.
- Ostroumova T. A.** Fruit micromorphology in the Umbelliferae of the Russian Far East // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation, 2018. – Vol. 7, № 1. – P. 41–49. DOI: 10.17581/bp.2018.07107
- Ostroumova T. A.** Anatomical characters of fruit and leaf in the family Umbelliferae, subfamily Apioideae, and their evolution // Plant anatomy: traditions and perspectives: Materials of the international Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. L. I. Lotova (September 16–22, Moscow). – Vol. 1. – Moscow, Maks-Press, 2019. – P. 203–207.
- Ostroumova T. A., Pimenov M. G., Ukrainskaya U. A.** Fruit micromorphology in the Umbelliferae and its taxonomical significance // XVIII International Botanical Congress (Melbourne, Australia, 23–30 July 2011). – Abstract book. – P. 562–563.
- Pimenov M., Degtjareva G., Ostroumova T., Samigullin T., Zakharova E.** What is *Seseli diffusum*? A comparative morphological and molecular appraisal of a critical species of the Umbelliferae // Plant Systematics and Evolution, 2019. – Vol. 305. – P. 49–59. DOI: 10.1007/s00606-018-1550-z
- Plunkett G. M., Pimenov M. G., Reduron J.-P., Kljuykov E. V., van Wyk B.-E., Ostroumova T. A., Henwood M. J., Tilney P. M., Spalik K., Watson M. F., Lee B.-Y., Pu F.-D., Webb C. J., Hart J. M., Mitchell A. D., Muckensturm B.** Apiaceae // Families and Genera of Vascular Plants. Eds. K. Kubitzky, J. W. Kadereit, V. Bittrich. – Cham: Springer International Publishing AG, 2019. – Vol. 15 – P. 9–206.
- Rajakumar R., Mauro D. S., Dijkstra M. B., Huang M. H., Wheeler D. E., Hiou-Tim F., Khila A., Cournoyea M., Abouheif E.** Ancestral developmental potential facilitates parallel evolution in ants // Science, 2012. – Vol. 335, № 6. – P. 79–82. DOI: 10.1126/science.1211451
- Wang Huan-chong, Zhou Xin-mao, Sun Hang, Wang Yue-hua.** *Acronema crassifolium* sp. nov. (Apiaceae), a distinct new species from Yunnan, southwest China // Phytotaxa, 2013. – Vol. 87, № 3. – P. 39–44. DOI: 10.11646/phytotaxa.87.3.1
- Yildiri H., Duman H.** *Peucedanum guvenianum* (Apiaceae), a new species from West Anatolia, Turkey // Turkish Journal of Botany, 2017. – Vol. 41. – P. 600–608. DOI: 10.3906/bot-1701-56