

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

УДК 581.41:582.893
doi: 10.17581/bbgi1810

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЕВИЩ *PIMPINELLA ANTHRISCOIDES* BOISS. В СВЯЗИ С БИОМОРФОЛОГИЕЙ И СИСТЕМАТИКОЙ РОДОВ *PIMPINELLA* И *AEGOPODIUM* (UMBELLIFERAE)

© С.Е. Петрова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва.

Аннотация: Проанализирована жизненная форма и особенности развития корневищ у *Pimpinella anthriscoides*. Вид охарактеризован как гипогегенно плагитропно среднекорневищный придаточнокорневой многолетний травянистый поликарпик. Выявлено, что строение подземной сферы *P. anthriscoides* отчасти более близко к таковому у представителей рода *Aegopodium*, но не *Pimpinella*. Показано, что биоморфологические признаки, несмотря на их экологическую, а не систематическую значимость, могут являться сигналом к пересмотру таксономического статуса растения. При этом на основании анатомо-морфологической структуры корневищ *P. anthriscoides* нужно рассматривать как уникальный самостоятельный таксон, либо включать его в род *Aegopodium*.

Ключевые слова: *Pimpinella anthriscoides*, *Aegopodium*, гипогегенное корневище, жизненная форма.

Введение

Pimpinella anthriscoides Boiss. (бедронец купыревидный) – корневищное многолетнее травянистое растение, распространено в Южном Закавказье, Малой Азии, Армении и Иране (Шишкин, 1950), где произрастает на лесных опушках на высоте 1500–1800 м. Вид несколько раз переносили в другие роды зонтичных или же выделяли в самостоятельный таксон (Khaşeriri et al., 2010; Fereidounfar et al., 2016). В настоящее время в соответствии с молекулярными данными вид помещен в род *Aegopodium* и соответственно имеет другое номенклатурное название. В данной работе мы однако решили сохранить принадлежность растения к роду *Pimpinella*, для того чтобы избежать путаницы. Сам род *Pimpinella*, насчитывающий около 180–200 видов (Pimenov, Leonov, 1993; Флора, 2004), является одним из наиболее крупных и в то же время одним из самых запутанных в отношении систематики. В ближайшее время можно ожидать номенклатурных изменений и других его представителей. В свете крупных перестроек, основанных

на молекулярных данных, всегда следует искать также разнообразные признаки морфолого-анатомического строения, которые доказывали бы правильность новых таксономических описаний. В данной работе наше внимание было сфокусировано на особенностях жизненной формы, в первую очередь на морфолого-анатомической структуре подземных органов *P. anthriscoides* в связи с новым таксономическим статусом вида.

Материал и методика

Разновозрастные особи *Pimpinella anthriscoides* были изучены на участке систематики ботанического сада МГУ. Растения были выращены из мерикарпиев, собранных сотрудниками ботанического сада М.Г. Пименовым, Е.В. Ключковым и Т.А. Остроумовой в Армении в июне 1977 г., после интродукции растения не пересаживали, и они возобновлялись только самосевом. На том же участке систематики зонтичных вид анализировали в сравнении с другими представителями родов *Pimpinella* и *Aegopodium*, произрастающими как интродуценты в культуре; также были просмотрены гербарные экземпляры *P. anthriscoides* и других видов, хранящиеся в гербарии МГУ (MW). При изучении жизненной формы растения наибольшее внимание было уделено формированию и структуре корневищ. Биоморфологическая характеристика составлена по аналогии с описаниями, разработанными для зонтичных Средней России (Петрова, 2016). Анатомические срезы подземных органов делали лезвием от руки, затем проводили реакции с йодом (на наличие крахмала) и с флороглюцином+соляной кислотой (на одревеснение).

Результаты и их обсуждение

По характеру жизненной формы *P. anthriscoides* можно отнести к явнополицентрическим, гипогегенно плагитропно среднекорневищным придаточнокорневым многолетним травянистым поликарпикам.

Изучение строения особей на разных этапах развития выявило своеобразный тип образования подземных органов. У взрослых растений *P. anthriscoides* в подземной сфере имеются плагиотропные несколько утолщенные, разветвленные корневища, несущие видоизмененные чешуевидные листья и многочисленные придаточные корни (см рис. 1). Как показывает анализ молодых растений, образование таких корневищ происходит за счет подземных почек, возникающих на гипокотиле, то есть гипогеогенно уже в самом начале онтогенеза особи (рис. 1: А–В). Главный корень быстро отмирает. Почки обычно довольно толстые и на ранних этапах реализации формируют клубневидное основание (рис. 1: А). Боковые подземные побеги разрастаются горизонтально и формируют в узлах новые почки. Терминальная почка главного побега после образования годичных надземных фотосинтезирующих листьев, по-видимому (судя по некоторым выкопанным экземплярам), затем также может менять направление роста и заглубляться в субстрат (рис. 1: Б). Пазушные почки, образующиеся в основании нормально развитых листьев, прорывают влагалища и тоже приобретают подземное плагиотропное положение. Моноподиальный рост завершается образованием терминального надземного генеративного побега (рис. 1: Г). При рассмотрении подземных горизонтальных корневищ (рис. 1: Г) не просто однозначно отнести их к типу укороченных или удлиненных, метамеры их как бы имеют промежуточную длину, скорее подземные органы здесь сходны, пользуясь термином Нухимовского (1997), с таковыми среднекорневищной формы.

Ряд функциональных особенностей подземных органов проявляется в их анатомическом строении. Корневище снаружи покрыто пяти-, семислойной пробкой, под которой имеются несколько слоев паренхимы первичной коры и крупные секреторные вместилища. Проводящая система состоит из мелких открытых коллатеральных пучков, разделенных очень широкими паренхимными лучами. Большую часть пучка занимает флоэма, по толщине в 3–4 раза превосходящая ксилему. Она состоит из ситовидных трубок, клеток спутниц, но преимущественно из запасующей крахмал паренхимы; по всей зоне флоэмы разбросаны секреторные каналы. Ксилема включает небольшое число мелких сосудов и паренхиму. Сердцевина и лучевая паренхима также содержат большое количество крахмала.

Придаточные корни, расположенные на корневище, ди-, триархные. В зоне проведения покрыты пробкой. Вторичная флоэма, содержащая наряду с проводящими элементами крахмалоносную па-

ренхиму и периферические секреторные каналы, лишь незначительно превышает по объему вторичную ксилему. Более толстые придаточные корни имеют приблизительно равное соотношение вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. Последняя состоит из нескольких проксимальных мелких сосудов и 5–6 рядов дистальных крупнопросветных сосудов, между которыми располагаются широкие участки сильно одревесневших клеток.

Наши результаты показали, что неоднозначное понимание таксономического статуса *P. anthriscoides* в определенной степени согласуется с особенностями жизненной формы растения – гипогеогенно плагиотропно среднекорневищного поликарпика. Главная биоморфологическая особенность *P. anthriscoides* связана с особым строением корневищ.

Если сравнивать структуру подземных побегов у *P. anthriscoides* с тем, что в типе наблюдается у многолетних бедренцев, то можно обнаружить значительные различия. Так, в целом, для последних наиболее характерна эпигеогенно короткокорневищная (=каудексная, по Нухимовский, 1997) биоморфологическая модель: стрелковидно-корневая (типовой вид *P. saxifraga* и др.) или придаточно-стержнекорневая (*P. rhodanta* и др.). При такой модели ветви корневища (=каудекса) представляют собой втянутые в почву укороченные прошлогодние приросты монокарпических побегов, они могут быть сильно укороченными или более или менее вытянутыми, иногда вынужденно удлиненными при засыпании наносами, ортотропными или гемиплагиотропными. Подобная жизненная форма вообще очень характерна для многолетних поликарпических зонтичных. Таким образом, жизненная форма *P. anthriscoides* контрастирует с биоморфологическим образом рода *Pimpinella*.

При сравнении жизненной формы *P. anthriscoides* с другими представителями семейства зонтичных также обнаруживается оригинальность корневищ этого вида. Отчасти сходное строение подземных побегов встречается, например, при собственно короткокорневищном придаточнокорневом типе биоморфы, например, у лесных зонтичных, но и в данном случае, несмотря на то, что такие корневища, также как и у *P. anthriscoides*, бывают плагиотропными, в большинстве случаев это исходно эпигеогенные, а не гипогеогенные органы.

Среди всех представителей семейства наиболее интересно сравнить жизненную форму *P. anthriscoides* с таковой у ближайших родственных *Pimpinella* таксонов. Это в первую очередь род *Aegopodium*, и именно в нем мы находим растения, имеющие истинные плагиотропные гипогеогенные корневища.

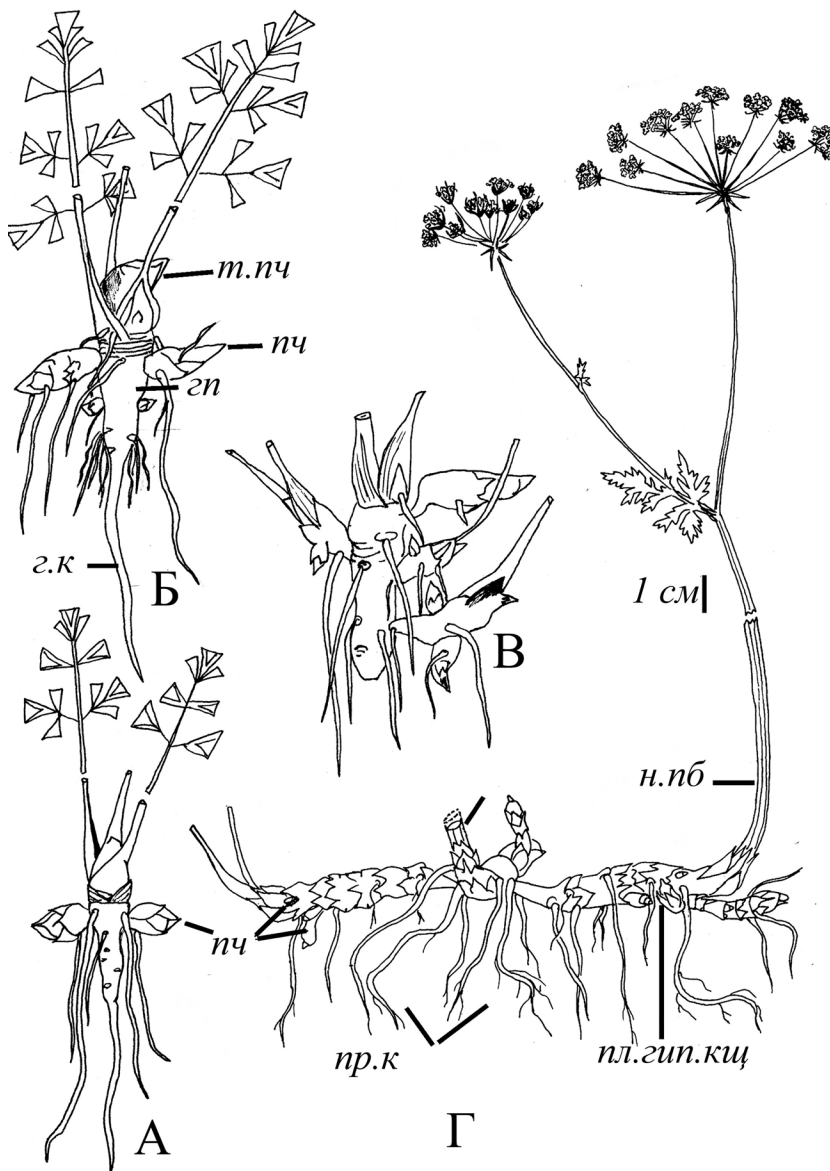


Рис.1. Корневища *Pimpinella anthriscoides* на разных стадиях развития у разновозрастных особей. А, Б – молодые растения с почками на гипокотиле, реализующимися в подземные плагиотропные корневища, В – взрослое вегетативное растение с ветвящимися молодыми гипогенными корневищами, Г – генеративное растение с развитыми ветвящимися плагиотропными гипогенными корневищами. Условные обозначения: г.к. – главный корень, гп – гипокотиль, н.пб – надземный цветоносный побег, пл.гип.кщ – плагиотропное гипогенное корневище, пр.к – придаточный корень, пч – почка, т.пч – терминальная почка.

При этом виды *Aegopodium* относятся к длиннокорневищной модели жизненной формы, корневища здесь, в отличие от *P. anthriscoides*, значительно более тонкие и длинные, их главная функция – захват территории и расселение дочерних партикул. У *P. anthriscoides* корневища толстые, богатые (как показывает анализ анатомической структуры) крахмалом, и с более короткими междоузлиями, их основное назначение – запас питательных веществ.

Таким образом, характерное для *P. anthriscoides* строение подземной сферы является как бы промежуточным типом, по характеру формирования отчасти более близким к таковому у представителей рода *Aegopodium*. Не апеллируя к другим структурным признакам *P. anthriscoides*, сближающим вид с представителями рода *Aegopodium*, можно говорить, что особенности биоморфологии, несмотря на их экологическую, а не систематическую значимость, уже могут являться сигналом к пересмотру таксономического статуса растения. При этом *P. anthriscoides* либо нужно рассматривать как уникальный самостоятельный таксон, либо включать его в род *Aegopodium*. Действительно, последние молекулярные данные показали, что вид ближе к роду *Aegopodium*, куда он и был перенесен рядом ученых как *Aegopodium tribracteolatum* Schmalh. (Zakharova et al., 2012; Fereidounfar et al., 2016).

Благодарности

Работа выполнена по теме «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития», номер ЦИТИС: АААА- А16-116021660045-2.

Литература

- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т.1: Теория организации биоморф. – М.: Недра, 1997. – 629 с.
- Петрова С.Е. Зонтичные (Umbelliferae) Средней России: биоморфологический анализ. – М.: МАКС Пресс, 2016. – 280 с.
- Флора Восточной Европы. Т. 11. – М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. – 356 с.

Шишкин Б.К. Зонтичные – сем. Umbelliferae Juss. // Флора СССР. – М.; Л. 1950. – Т. 16. – 468 с.

Fereidounfar S., Ghahremaninejad F., Khajehpiri M. Phylogeny of the Southwest Asian *Pimpinella* and related genera based on nuclear and plastid sequences // Genet. Mol. Res. 2016. – Vol.15. – № 4. – P. 1–17.

Khajehpiri M., Ghahremaninejad F., Mozaffarian V. Fruit anatomy of the genus *Pimpinella* L. (Apiaceae) in Iran. // Flora. 2010. – Vol. 205. – P. 344–356.

Pimenov M.G., Leonov M.V. The genera of the Umbelliferae. – Kew: Royal Bot. Garden, U.K.; Moscow: Garden of Moscow University, Russia, 1993. – 156 p.

Zakharova E.A., Degtjareva G.V., Pimenov M.G. Redefined generic limits of *Carum* (Umbelliferae, Apioidae) and new systematic placement of some its taxa // Willdenowia. 2012. – Vol. 42. – № 2. – P. 149–168

**MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL
STRUCTURE OF THE RHIZOMES OF
PIMPINELLA ANTHRISCOIDES BOISS. IN
CONNECTION WITH BIOMORPHOLOGY AND
SYSTEMATICS OF GENERA *PIMPINELLA* AND
AEGOPODIUM (UMBELLIFERAE)**

S.E. Petrova

Lomonosov Moscow State University, Moscow

The life form and the development of rhizomes in *Pimpinella anthriscoides* are analyzed. The species is characterized as perennial herbaceous polycarpic with hypogeogenous plagiotropic medium-length rhizomes and adventitious roots. It was revealed that the structure of the underground shoots of *P. anthriscoides* is somewhat closer to that of representatives of the genus *Aegopodium*, rather than *Pimpinella*. It is shown that biomorphological features, despite their ecological, rather than systematic significance, may be a signal to revise the taxonomic status of the plant. At the same time, on the basis of the anatomo-morphological structure of the rhizomes of *P. anthriscoides*, either one must be regarded as a unique independent taxon or include it in the genus *Aegopodium*.

Key words: *Pimpinella anthriscoides*, *Aegopodium*, hypogeogenous rhizomes, life form.

Il. 1. Bibl. 8.