

На правах рукописи



КОТИНА Екатерина Леонидовна

**СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОРЫ  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. ARALIACEAE DURANDE  
И БЛИЗКИХ ТАКСОНОВ**

03.00.05 – «Ботаника»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Санкт-Петербург

2008

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук  
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук  
**Алексей Асафьевич Оскольский**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
**Яковлев Геннадий Павлович**  
кандидат биологических наук  
**Яковлева Ольга Васильевна**

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 21 января 2009 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Учреждении Российской академии наук Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 346-47-06, факс (812) 346-36-43

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан « 13 » декабря 2008 г

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук



О. Ю. Сизоненко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Кора древесных растений представляет собой сложный комплекс тканей, выполняющих ряд важных биологических функций. Несмотря на длительную историю изучения, восходящую к работам первых микроскопистов Р. Гука (Hooke, 1665), Н. Грю (Grew, 1682) и М. Мальпиги (Malpighi, 1687), анатомия коры остаётся одной из наименее разработанных областей структурной ботаники. Хотя строение, развитие и физиология коры некоторых древесных растений изучены достаточно подробно, её структурное разнообразие в пределах естественных таксонов до сих пор исследовано явно недостаточно.

Слабая изученность коры связана с методическими и концептуальными трудностями, обусловленными её динамизмом. В коре постоянно идут процессы обновления и отмирания, и для её полноценного описания необходим тщательный учет возрастных изменений, требующий особых подходов при сборе материала и его обработке. Серьезные проблемы возникают и при интерпретации структурного разнообразия коры в таксономическом, эволюционном и экологическом аспектах. Положение осложняется запутанностью и нестабильностью терминологии, используемой разными авторами при её описании.

Для решения перечисленных проблем существенное значение имеют работы по сравнительно-анатомическому изучению коры в рамках крупных таксонов. За последнюю четверть века подобные исследования были выполнены для некоторых семейств двудольных, таких как Annonaceae Juss., Carifoliaceae Juss., Ericaceae Juss., Lauraceae Juss., Oleaceae Hoffmanns. & Link, Rosaceae Juss., Salicaceae Mirb. и ряд других, (Junikka, 2005; Нилова, 2001; Бойко, 1996; Richter, 1981; Ветлугина, 2000; Лотова, Тимонин, 2005, Еремин, Шкуратова, 2007; и др.). Как показывает опыт этих авторов, кора может служить важным источником признаков для систематики. Число крупных таксонов, разнообразие коры которых известно с большей или меньшей полнотой, остаётся, однако, явно недостаточным для эволюционных и экологических обобщений. Особенно слабо изучено строение коры тропических и субтропических таксонов.

В этой связи актуальной задачей представляется сравнительно-анатомическое изучение коры представителей семейства Araliaceae Durand и близких к нему таксонов (сем. Myodocarpaceae Doweld и подсем. Mackinlayoideae Plunkett & Lowry семейства Apiaceae Lindl.). Эта группа растений, насчитывающая 45 родов и около 1400 видов (Frodin, Govaerts, 2003; Lowry et al., 2004) распространена преимущественно в тропических и субтропических регионах. Для Araliaceae и близких таксонов характерно чрезвычайное разнообразие вегетативных и генеративных органов, что делает эту группу удобным объектом для изучения путей эволюции и экологической обусловленности структуры растений (в том числе – коры).

Сравнительно-анатомическое исследование коры Araliaceae и близких таксонов может также дать важную информацию для решения проблем их

систематики и филогенетики. За последние 15 лет прежние представления о филогении этой группы были во многом пересмотрены благодаря широкому распространению молекулярных методов (Wen et al. 2001; Plunkett et al., 2004, 2005; Lowry et al., 2004; Plunkett & Lowry, 2008; Fiaschi et al., 2008; Wen, 2008, и др.). В настоящее время актуальной задачей стало критическое переосмысление результатов молекулярно-филогенетических исследований аралиевых и близких таксонов с точки зрения сравнительной анатомии и морфологии, в том числе – анатомии коры.

**Цель работы** – изучить строение и анатомические особенности коры представителей семейства Araliaceae и близких таксонов для выяснения путей структурной эволюции этого комплекса тканей и решения проблем систематики и филогенетики подпорядка Ariales Plunkett & Lowry порядка Ariales Nakai. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Описать анатомическое строение коры у представителей основных филогенетических групп в составе семейства Araliaceae, семейства Myodocarpaceae и подсемейства Mackinlayoideae семейства Ariales.
2. Разработать единую схему описания коры для изученных нами видов.
3. Оценить значимость признаков коры для систематики и филогении семейства Araliaceae и близких таксонов.
4. Выявить пути структурной эволюции коры в разных филогенетических линиях Araliaceae и близких групп растений.
5. Проанализировать экологические закономерности структурного разнообразия коры.

**Научная новизна.** Настоящая работа представляет собой первое обобщение данных по анатомии коры представителей всех основных филогенетических групп в составе сем. Araliaceae, сем. Myodocarpaceae и подсем. Mackinlayoideae (сем. Ariales). В ней впервые приводятся подробные анатомические описания первичной коры, перидермы и вторичной флоэмы для 46 видов Araliaceae, 5 видов Myodocarpaceae и 4 видов Mackinlayoideae. На основе полученных данных выявлены как общие признаки строения коры исследованных таксонов, так и характерные особенности Myodocarpaceae и Mackinlayoideae, которые подтверждают обособленное положение и монофилию этих групп. Впервые показано, что шипы на поверхности стебля в разных группах Araliaceae имеют различную морфологическую природу: они представляют собой либо производные первичной коры, либо – перидермы. У представителей Araliaceae впервые описаны схизогенные секреторные вместилища в феллеме. Выявлены пути структурной эволюции коры Araliaceae и близких таксонов. Впервые на репрезентативном материале сопоставлен ряд характеристик вторичной флоэмы и древесины (длина ситовидных трубок и члеников сосудов, тип ситовидных пластинок и перфорационных пластинок, строение лубяных и древесинных лучей, а так же наличие радиальных секреторных каналов); показана значительная автономность процессов формирования и структурной эволюции тканей по разные стороны камбия.

Впервые выявлены особенности строения коры древесных растений, распространённых в различных климатических зонах.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные результаты дополняют имеющиеся знания о строении коры, формировании и эволюции этого комплекса тканей; они могут быть использованы для систематики Araliaceae и других семейств, входящих в порядок Ariales. Материалы работы будут полезны при чтении лекций, проведении практических занятий в различных учебных учреждениях и подготовке учебной и специальной литературы. Выделенные диагностические признаки коры, можно применять для идентификации растительного материала при проведении биологических экспертиз. Данные анатомии коры изученных видов представляют интерес для фармакологического производства и медицины, поскольку многие из представителей сем. Araliaceae содержат ценные биологически активные соединения.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены на VIII молодежной конференции ботаников (Санкт - Петербург, 17-21 мая 2004 г), конференции «Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы» (Москва, 26 – 30 января 2004 г), Международном симпозиуме по древесине (Монпелье, Франция, 24 – 29 октября 2004 г), XVII Международном Ботаническом конгрессе (Вена, Австрия, 17-23 июля 2005 г.), V Международном симпозиуме по Ariales (Вена, Австрия, 25-26 июля 2005 г.), I (IX) Международной конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 21-26 мая, 2006 г), Международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике» (Владивосток, 18-21 сентября, 2007 г), VI Международном симпозиуме по Ariales (Москва, 25 – 27 июня 2008 г), XII съезде Русского Ботанического Общества (Петрозаводск, 22 – 27 сентября 2008 г).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 2 статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК.

**Структура и объём работы.** Диссертация включает «Введение», 5 глав, «Выводы», «Список литературы» и «Приложения». Объём работы составляют 125 страниц машинописного текста. Список использованной литературы содержит 183 источника, в том числе 134 на иностранных языках. Приложение включает 30 фототаблиц и 4 таблицы. Общий объем работы составляет 195 страниц.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Кора двудольных древесных растений как объект анатомических исследований

В настоящей главе дан краткий обзор истории и современного состояния анатомии коры двудольных. Основы анатомии коры (как и других тканей растений) были заложены Р. Гуком (Hooke, 1665), М. Мальпиги (Malpighi, 1687) и Н. Грю (Grew, 1682). Значительное продвижение в этой области знаний произошло лишь в XIX веке, когда были выполнены важные работы по структуре перидермы (Sanio, 1860; Hohnel, 1877; Douliot, 1889; Weiss, 1890 и др.) и луба (Harting, 1837; Nägeli, 1858; Lecomte, 1889). Одной из первых сводок по систематической анатомии коры была монография Мёллера (Moeller, 1882); в дальнейшем важнейшими сводками стали работы Золередера (Solereder, 1899), а позднее Меткафа и Чока (Metcalfе, Chalk, 1950).

Несмотря на солидную историю изучения анатомии коры, в этой области ботаники до сих пор не сложилось устойчивой терминологии. Некоторыми исследователями были сделаны критические обзоры терминов (Раскатов, 1965; Trockenbrodt, 1990; Lev-Yadun, 1991; Junikka, 1994), однако, далеко не все авторы учитывают их рекомендации в своих работах. Серьёзные разногласия вызывает и трактовка самого термина «кора». Так, в сводках Metcalfе и Chalk (1950, 1979) этот термин вообще не употребляется; вместо него речь идёт о составных компонентах коры, таких как «пробка», «колленхима», «флоэма» и т.д. Трокенбротт (Trockenbrodt, 1990) рекомендует называть корой комплекс тканей, находящихся снаружи от камбия, и избегать употребления этого слова по отношению к первичным тканям стебля (т.е. вместо «первичная кора» говорить «кортекс»). Сходной точки зрения придерживается и П.Б. Раскатов (1965), но он признаёт применимость термина «первичная кора» по отношению к «тканям промеристематического происхождения». Точка зрения Раскатова отвечает традициям, сложившимся в русскоязычной ботанической терминологии, и представляется нам наиболее приемлемой.

Наряду с нестабильностью терминологии, серьёзной проблемой для сравнительной анатомии коры остаётся разрозненность данных. Большинство исследователей сосредотачивают своё внимание лишь на отдельных компонентах коры (Шамбетов, 1958; Esau 1939, 1950, 1969; Chattaway, 1955; Esau, Cheadle, 1961; Zahur, 1959; 1960; Pereira, 2007; и др.). Лишь сравнительно недавно появились работы, в которых разнообразие коры рассматривается в рамках целых семейств (Бойко, 1996; Ветлугина, 2000; Нилова, 2001; Лотова, Тимонин, 2005; Еремин, Шкуратова, 2007; Richter, 1981; Junikka, 2007 и др.).

На исследования по эволюции признаков коры сильное влияние оказали работы И.Бейли и его последователей (Яценко-Хмелевский, 1954; Frost, 1930; Bailey, 1944 и др.); в них был сформулирован «кодекс» эволюционной специализации признаков древесины. Некоторые авторы (Esau 1950; Esau, Cheadle, 1961; Zahur, 1959; Лотова, 1989) применили подобный подход к признакам коры, и прежде всего – вторичной флоэмы. В частности, этими

исследователями было постулировано, что ситовидные трубки эволюционируют в том же направлении, что и членики сосудов древесины: их длина уменьшается, а сложные ситовидные пластинки сменяются на простые. Это представление не подтвердилось, по крайней мере, для семейства Rosaceae: картина семофилеза признаков коры (включая тип ситовидных пластинок) в этом крупном таксоне оказалась сложной и неоднозначной (Лотова, Тимонин, 2005). По-видимому, те ряды трансформации признаков, которые лежат в основании «кодексов» специализации, отражают лишь общие статистические тенденции в эволюции двудольных, не всегда реализующиеся в конкретных филогенетических линиях.

## Глава 2. Общая характеристика сем. Araliaceae и близких таксонов

В главе приводится общая характеристика семейств Araliaceae, Myodocarpaceae и подсемейства Mackinlayoideae семейства Apiaceae, то есть таксонов, входивших в состав Araliaceae в традиционном широком его понимании. На основе литературных данных рассматривается состав, распространение, сведения по морфологии и анатомии этой группы растений (Грушвицкий, Скворцова, 1973; Грушвицкий, 1981; Кузнецова, 1981; Осольский, 1994; Oskolski, 1996, 2001; Philipson, 1970, 1979, Frodin, Govaerts, 2003; Sokoloff et al., 2007; и др.), приводится история её изучения, обзор систем (Bentham, Hooker, 1867; Seemann, 1868; Harms, 1898, Viguier 1910-1913; Hutchinson, 1967; Tseng, Нoo, 1982; Грушвицкий и др., 1985) и данных молекулярной филогенетики (Wen et al., 2001; Chandler, Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004; Lowry et al. 2004). Обсуждается последняя система порядка Apiales (Plunkett et al., 2004), которая используется и в настоящей работе. В этой системе предложена узкая трактовка Araliaceae: роды *Delarbrea* Vieill. и *Myodocarpus* Brongn. & Gris выделены в самостоятельное семейство Myodocarpaceae, а *Apiopetalum* Baill. и *Mackinlaya* F. Muell. переведены в семейство Apiaceae в ранге подсемейства Mackinlayoideae. Завершает главу обзор литературы по анатомии коры Araliaceae и близких таксонов (Solereder, 1899; Metcalfe, Chalk, 1950; Viguier, 1906; Kano, 1937; Zahur, 1959; Roth, 1981; Furuno, 1990; Kolalite et al., 2003), из которого видно, что строение коры представителей большинства их представителей остаётся неизученным, а имеющиеся данные разрознены и нуждаются в обобщении.

## Глава 3. Материал и методика исследования

Материалом для работы послужили 67 образцов коры 52 видов из 21 рода, относящихся к семейству Araliaceae (*Aralia elata* (Miq.) Seem., *Arthrophyllum "mackeei"*, *Astrotricha pterocarpa* Benth., *Brassaiopsis grushvitzkyi* Wen, Lowry & H. Nguen, *Cephalalaria cephalobotrys* (F.Muell.) Harms, *Dendropanax trifidus* (Thunb.) Makino ex Hara, *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. & Maxim.) Maxim., *E. sessiliflorus* (Rupr. & Maxim.) S.Y.Hu, *Fatsia japonica* (Thunb.) Decne. & Planch., *Gastonia spectabilis* (Harms) Philipson, *Hedera*

*canariensis* Willd., *H. colchica* (K. Koch) K. Köch, *H. helix* L., *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz, *Meryta balansae* Baill., *M. capitata* Christoph., *M. coriacea* Baill., *M. denhamii* Seem., *M. "heleneae"*, *M. "lecardii"*, *M. macrophylla* (W. Rich ex A.Gray) Seem., *M. oxylaena* Baill., *M. "pedunculata"*, *M. schizolaena* Baill., *M. sinclairii* (Hook.f.) Seem., *M. tenuifolia* A.C.Sm., *Motherwellia haplosciadea* F.Muell., *Neopanax colensoi* (Hook. f.) Allan, *Oplopanax horridum* (Sm.) Miq., *Polyscias australiana* (F.Muell.) Philipson, *P. bellendenkeriensis* (F.M. Bayley) Philipson, *P. cumingiana* (C. Presl) Fern., *P. dioica* (Vieill. ex Pancher & Sebert) Harms, *P. elegans* (C. Moore & F. Muell.) Harms, *P. macgillivrayi* (Benth.) Harms, *P. mollis* (Benth.) Harms, *P. murrayi* (F.Muell.) Harms, *P. purpurea* K.T. White, *P. scutellaria* (Burm. f.) Fosberg, *P. willmottii* (F. Muell.) Philipson, *Schefflera actinophylla* (Endl.) Harms, *S. brevipedicellata* Harms, *S. elliptica* (Blume) Harms, *S. elongata* Baill., *S. gabriellae* Baill., *S. macrocarpa* (Cham. & Schltdl.) Frodin, *S. plerandroides* (R. Vig.) Frodin, *S. reginae* (Linden ex W.Richards) Frodin, *S. selloi* (Marchal) Frodin & Fiaschi, *S. versteeghii* Harms, *S. "veillonorum"*), 5 видов из 2 родов семейства Myodocarpaceae (*Delarbraea collina* Vieill., *D. harmsii* R.Vig., *D. montana* R.Vig., *Myodocarpus fraxinifolius* Brongn. & Gris, *M. vieillardii* Brongn. & Gris), а также 4 видов из 2 родов подсемейства Mackinlayoideae семейства Apiaceae (*Apiopetalum glabratum* Baill., *A. velutinum* Baill., *Mackinlaya confusa* Hemsl., *M. macrosciadea* (F.Muell.) F.Muell.).

Образцы коры, исследованные в настоящей работе, были собраны П. П. Лоури (P.P. Lowry II), Г.М. Планкетом (G.M. Plunkett) и А.А. Оскольским в Новой Каледонии и в Квинсленде (Австралия), П. Лоури в Юннане (Китай), Е. С. Чавчавадзе на о. Сахалин, Ф. Тронше (F. Tronchet) на о. Самоа, П. Фиаски (P. Fiaschi) в 2006 г. в Бразилии, А.Б. Шипуновым в 2001 г. в дендрарии «Южные культуры» в г. Адлер, а также автором в 2004-2006 г. в Субтропическом Ботаническом саду «Белые ночи» г. Сочи и в парке БИН РАН в г. Санкт-Петербурге. Большинство образцов сопровождаются гербарными экземплярами, находящимися в Гербарии Ботанического института им В.Л. Комарова в Санкт-Петербурге (LE), а также – в ряде других гербариев (P, NOU, MO, QRS).

Фрагменты стеблей с корой брались возле верхушек побегов, в зоне образования молодой перидермы и на многолетних участках, покрытых полностью сформированной перидермой, фиксировались в СФУ, затем перекладывались в 70% этанол. Поперечные, тангентальные и радиальные срезы толщиной 20-40 мкм были изготовлены с помощью замораживающего микротомы. Окрасивание срезов крезил-виолетом или сафранином с водным синим и изготовление постоянных препаратов производилось по стандартным методикам (Барыкина и др., 2000). Все измерения мы производили непосредственно на препаратах с помощью калиброванного окуляр-микрометра.

Выбирая терминологию для описания строения коры, мы ориентировались на рекомендации Раскатова (1965), Trockenbrodt (1990) и Лотовой (1998), однако внесли ряд уточнений. Термины «первичная кора» и «кортекс», а также «вторичная флоэма» и «луб», употребляются нами как

синонимы. Вместо «волокон первичной флоэмы» мы говорим об «элементах первичной флоэмы». Поскольку в состав групп этих элементов, наблюдаемых в кортексе, могут входить как волокна, так и склереиды и паренхимные клетки. Кроме того, для обозначения склерифицированных веретеновидных клеток осевой паренхимы вторичной флоэмы мы используем термин «волоконная склереида».

Пути структурной эволюции коры Araliaceae и близких таксонов выявлялись методом картирования признаков (character mapping) на филогенетическом древе, построенном методами молекулярной филогенетики. В качестве исходного было взято филогенетическое дерево этой группы из работы G.M. Plunkett с соавторами (2004; Fig. 4), полученное байесовским методом на основании комбинированной матрицы данных по ядерным (ITS) и пластидным (*trnL-trnF*) маркерам. Дерево, которое мы используем в нашей работе (примеры приведены на рис. 3 и 4), получено удалением из исходного дерева тех видов, которые не представлены в нашем материале, и добавления недостающих видов, изученных нами. Положение добавляемых видов на древе определялось по результатам более подробного молекулярно-филогенетического анализа отдельных таксонов (Plunkett, Lowry, Vu, 2004; Tronchet et al., 2005), а при отсутствии таких данных – на основе морфологического сходства с видами, уже представленными в древе. В последнем случае последовательность точек ветвления дерева нами не задавалась: добавляемые виды встраивались в одну «гребёнку» с уже имеющимися. Построение дерева и картирование признаков на нём осуществлялось в пакете Mesquite 2.0 (Maddison, Maddison, 2007); при этом ход эволюции признаков рассчитывался по наиболее экономному сценарию (maximum parsimony model).

#### Глава 4. Анатомическое строение коры

В главе приводится подробное описание структурного разнообразия коры для каждого из исследованных родов. В заключительной части главы дается общая характеристика анатомического строения коры Araliaceae, Myodocarpaceae и Mackinlayoideae (Apiaceae), которую мы приводим ниже.

**Эпидерма** однослойная. У большинства изученных видов клетки эпидермы овальные или округлые в поперечном сечении, однако, у *Delarbrea harmsii*, *Dendropanax trifidus*, *Myodocarpus vieillardii*, *Polyscias elegans*, *P. murrayi*, *Schefflera macrocarpa*, *S. plerandroides*, *S. reginae* они имеют куполовидную форму. Эпидермальные клетки обычно тонкостенные, иногда толстостенные (*Fatsia japonica*) или с утолщенными наружными стенками (*Apiopetalum glabratum*, *Arthrophillum balansae*, *Brassaiopsis grushvitzkii*, *Delarbrea montana*, *Meryta denhamii*, *Polyscias bellendenkeriensis*, *P. purpurea*, *Schefflera plerandroides* и *S. reginae*). На поверхности молодых стеблей некоторых Araliaceae и у видов рода *Apiopetalum* из Apiaceae обнаружены **трихомы** различных типов (простые многоклеточные у *Apiopetalum glabratum*, *A. velutinum*, *Eleutherococcus sessiliflorum*, *Mackinlaya confusa*, *M. macrosciadea*,

*Polyscias australiana*, *P. elegans* и *Schefflera macrocarpa*; чешуевидные у *Apiopetalum glabratum* и *Hedera colchica*; звездчатые у *Astrotricha pterocarpa*, *Hedera helix*, *Polyscias australiana* и *Schefflera versteeghii*; древесные у *Brassaiopsis grushvitzki*).

**Первичная кора** состоит из колленхимы и паренхимы; у всех изученных видов в ней присутствуют аксиальные секреторные каналы. Кортикальная колленхима уголково-пластинчатая, иногда уголковая (у *Schefflera brevipedicellata*, *S. elongata*, *S. plerandroides*, *S. reginae*, *S. vieillardii*) или кольцевая (*Apiopetalum*, *Arthrophyllum* и *Delarbrea*).

У большинства видов паренхима первичной коры имеет однородную структуру: она сложена изодиаметрическими или слегка радиально сплюснутыми клетками с тонкими или утолщенными стенками, между которыми находятся узкие схизогенные межклетники (Рис. 1). Такое строение кортикальной паренхимы обнаружено нами у тропических и субтропических видов, а также у *Neopanax colensoi* из Новой Зеландии, т.е. умеренной зоны Южного полушария. У представителей же родов *Aralia* L., *Dendropanax* Decne. & Planch., *Eleutherococcus* Maxim., *Fatsia* Decne. & Planch., *Kalopanax* Miq., и *Oplopanax* (Torr. & Gray) Miq., распространенных в умеренной зоне Северного полушария, среди основной массы клеток кортикальной паренхимы встречаются крупные идиобласты с очень тонкими стенками, нередко содержащие друзы (Рис. 2). При этом на месте смятых идиобластов остаются крупные схизогенные (а у *Oplopanax horridus* и *Fatsia japonica* также и рексигенные) межклетники.

Вертикальные секреторные каналы первичной коры имеют схизогенное происхождение. Они выстланы одним слоем из 4-6 (8) эпителиальных клеток. У всех изученных видов каналы присутствуют в кортикальной паренхиме, и окружены обкладками из 1-2, редко 3 (у *Fatsia japonica*) клеток. Тангентальный диаметр секреторных каналов паренхимы большинства изученных видов варьирует от 20 до 80 мкм. Узкие каналы, всего 8-20 (редко 30) мкм в диаметре, характерны для *Cephalalaria cephalobotrys*, *Meryta "heleneae"*, *M. "lecardii"* и *Schefflera viellardii*. Широкие каналы, от 100 до 150 мкм в диаметре, встречаются у *Arthrophyllum* Blume, *Dendropanax*, *Fatsia*, *Myodocarpus*, *Meryta capitata*, *M. denhamii*, *Polyscias bellendenkerensis*, *P. murrayi*, *Schefflera elongate*, *S. plerandroides*, *S. reginae*, *S. versteeghii*. Каналы исключительно большого диаметра (до 260 мкм) характерны для *Oplopanax horridus* и *Polyscias dioica*.

Секреторные каналы в составе кортикальной колленхимы не имеют обкладок и встречаются только у *Arthrophyllum*, *Brassaiopsis* Decne. & Planch., *Delarbrea*, *Fatsia*, а также некоторых видов *Meryta* J.R. Frost. & G. Frost., *Polyscias* J.R. Frost. & G. Frost. и *Schefflera* J.R. Frost. & G. Frost.. Их тангентальный диаметр варьирует от 20 до 50 мкм, иногда доходит до 70 мкм (*Meryta sinclairii* и *Schefflera elongate*) или 80 мкм (*Fatsia japonica*). Узкие секреторные каналы (10 – 20 мкм) колленхимы свойственны для *Meryta "heleneae"*, *Schefflera actinophylla* и *S. vieillardii*.

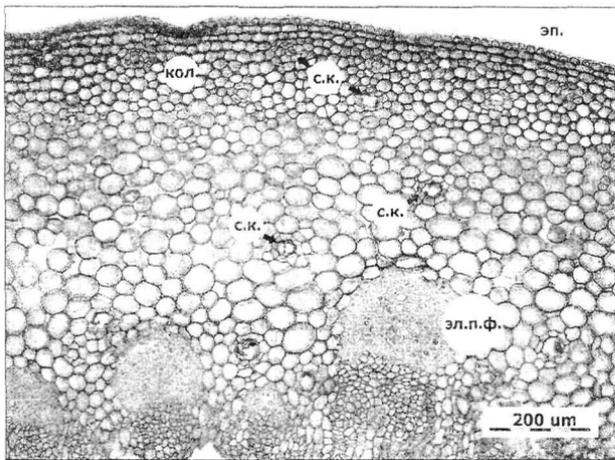


Рис. 1. Поперечный срез первичной коры *Schefflera elliptica*. Паренхима первичной коры с вертикальными секреторными каналами, без илобластов; элементы первичной флоэмы в крупных группах. ЭП. – эпидерма; КОЛ. – колленхима; С.К. – вертикальные секреторные каналы; ЭЛ.П.Ф. – элементы первичной флоэмы.

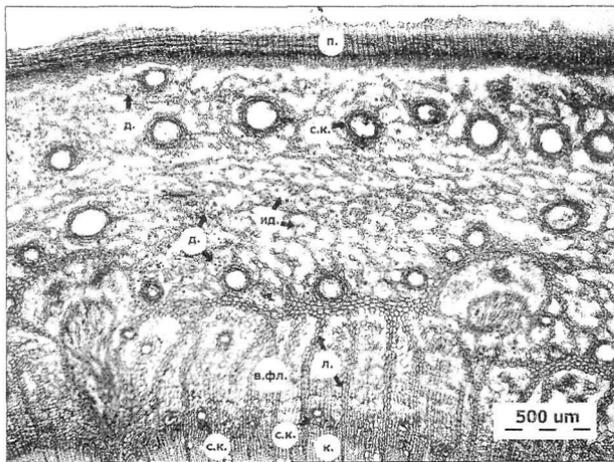


Рис. 2. Поперечный срез стебля *Oplomanax horridus*. Паренхима первичной коры с вертикальными секреторными каналами и идиобластами. Группы элементов первичной флоэмы отсутствуют. П. – перидерма; С.К. – секреторные каналы; Д. – друзы; И.Д. – идиобласты; Л. – лучи; В.ФЛ. – вторичная флоэма; К. – ксилема.

У всех исследованных видов, кроме *Schefflera elliptica* и *S. macrocarpa*, в клетках паренхимы первичной коры обнаружены друзы оксалата кальция. В клетках кортикальной колленхимы друзы найдены у 26 видов Araliaceae, 3 видов Myodocarpaceae и 2 видов Mackinlaya из Mackinlayoideae.

Призматические кристаллы отмечены в клетках кортикальной паренхимы у 27 тропических и субтропических видов. В кортикальной колленхиме они встречаются только у 7 видов (*M. confusa*, *M. macrosciadea*, *Myodocarpus fraxinifolius*, *M. vieillardii*, *Meryta denhamii*, *M. "pedunculata"* и *Schefflera elongata*). Кроме того, в клетках кортекса у *Apiopetalum* присутствует кристаллический песок.

По мере увеличения периметра стебля, клетки кортикальной паренхимы растягиваются в тангентальном направлении, некоторые из них делятся антиклинально, образуя тяжи из 2-5 клеток; межклеточные пространства при этом увеличиваются. У изученных представителей Myodocarpaceae, Mackinlayoideae (Ariaceae) и большинства тропических Araliaceae в старых участках первичной коры наблюдается склерификация клеток паренхимы (кроме *Astrotricha pterocarpa*, *Gastonia spectabilis*, *Meryta balansae*, *M. schizolaena*, *M. sinclairii*, *Polyscias cumingiana*, *P. macgillivrayi*, *P. mollis*, *P. murrayi*, *P. purpurea*, *P. scutellaria*, *Schefflera actinophylla*, *S. plerandroides*, *S. reginae*, *S. versteeghii*). Склерификация клеток колленхимы встречается реже. Она характерна для *Mackinlaya*, *Myodocarpus*, *Delarbrea*, *Arthrophyllum "mackeei"* и 8 видов *Meryta*, *Polyscias bellendenkeriensis* и 8 видов *Schefflera*. У видов Araliaceae, распространённых в умеренной зоне, склереиды в кортексе не обнаружены.

**Перидерма** у большинства исследованных видов закладывается субэпидермально, у *Oplopanax horridus* и *Polyscias dioica* - кортикально. Феллема образована радиально-уплощёнными, реже изодиаметрическими, клетками. У большинства изученных видов в клетках феллемы наблюдается склерификация стенок. Утолщаться и склерифицироваться может только внутренняя тангентальная стенка (*Arthrophyllum*, *Delarbrea*, *Eleutherococcus sessiliflorus*, *Schefflera elliptica*), внутренняя и наружная тангентальные стенки (*Apiopetalum*, *Mackinlaya*), радиальные и одна из тангентальных стенок (U-образные утолщения у *Dendropanax*, *Fatsia*, *Hedera*, *Myodocarpus*, *Neopanax Allan*, *Polyscias australiana*, *P. bellendenkeriensis*, *P. macgillivrayi*, *P. purpurea*, *Schefflera macrocarpa*, *S. selloi*, *S. versteeghii*, *S. vieillardii*; П-образные утолщения у *D. harmsii* и *D. montana*) или же все стенки равномерно (*Brassaiopsis*, *Meryta capitata*, *M. denhamii*, *M. mauuluu*, *M. oxylaena*, *M. "pedunculata"*, *M. schizolaena*, *Polyscias mollis*, *P. murrayi*, *Schefflera brevipedicellata*, *S. elongata*, *S. gabriellae*, *S. "veillonorum"*). Исключение составляют *Aralia*, *Astrotricha*, *Cephalalaria*, *Eleutherococcus senticosus*, *Gastonia* Comm. ex Lam., *Kalopanax*, *Motherwellia* F. Muell., *Oplopanax*, некоторые виды *Meryta*, *Polyscias* и *Schefflera*, клетки перидермы которых остаются тонкостенными. В феллеме *Schefflera selloi* обнаружены секреторные вместилища предположительно склизогенного происхождения.

Феллодерма образована 1-5 слоями тангентально-уплощенных клеток с тонкими стенками (до 7-8 слоёв клеток у *Apiopetalum glabratum*, *Eleutherococcus senticosus*, *Mackinlaya confusa*, *Meryta macrophylla*, *M. oxylaena*, *M. "pedunculata"*, *M. schizolaena*, *M. sinclairii*, *M. tenuifolia*, *Neopanax colensoi*, *Polyscias purpurea*, *Schefflera elongata*, *S. selloi*, *S. "veillonorum"*, *S. vieillardii*; до 10 слоёв у *Polyscias willmottii* и *Schefflera plerandroides*). Призматические кристаллы в феллодерме обнаружены у *Apiopetalum glabratum*, *Delarbrea*, *Mackinlaya*, *Meryta* (кроме *M. "heleneae"*, *M. "lecardii"*, *M. oxylaena*), *Myodocarpus*, *Neopanax colensoi*, *Polyscias* (кроме *P. dioica*, *P. elegans*, *P. mollis*, *P. murrayi*, *P. willmottii*), *Schefflera* (кроме *S. brevipedicellata*, *S. macrocarpa*, *S. selloi*, *S. vieillardii*). Друзы найдены у *Meryta balansae*, *M. capitata*, *M. coriacea*, *M. "lecardii"*, *M. oxylaena*, *M. "pedunculata"*, *M. schizolaena*, *Schefflera vieillardii*. Кристаллический песок накапливается только у видов *Apiopetalum*. Склериды в составе феллодермы обнаружены у видов *Delarbrea*, *Meryta* (кроме *M. coriacea*, *M. "heleneae"*), *Myodocarpus*, *Neopanax*, *Polyscias* (кроме *P. cumingiana*, *P. dioica*, *P. elegans*, *P. mollis*, *P. murrayi*, *P. scutellaria*), и *Schefflera* (кроме *S. vieillardii*).

На поверхности стеблей некоторых аралиевых имеются шипы, представляющие собой производные первичной коры (*Polyscias mollis*) или перидермы (*Aralia*, *Eleutherococcus*, *Oplopanax*, *Kalopanax*). Кортикальные и перидермальные шипы имеют, однако, сходное анатомическое строение: они состоят из клеток, сильно вытянутых в радиальном направлении. Некоторые из этих клеток содержат тонкие септы и/или делятся периклинально, образуя тяжи из 2-5 (до 7 *Eleutherococcus senticosus*) клеток. Клетки, расположенные в наружных частях шипа, имеют лигнифицированные стенки. В шипах *Kalopanax* встречаются тонкостенные клетки, содержащие друзы.

Элементы первичной флоэмы обнаружены у всех изученных видов, кроме *Neopanax colensoi*, *Oplopanax horridus* (рис. 2) и *Polyscias scutellaria*. У большинства видов они представлены волокнами, среди которых иногда встречаются склериды (*Apiopetalum*, *Dendropanax trifidus*, *Mackinlaya confusa*, *Motherwellia haplosciadea*) или тонкостенные паренхимные клетки, содержащие друзы (*Kalopanax septemlobus*) или кристаллический песок (*Apiopetalum*). У *Fatsia*, *Mackinlaya*, *Meryta balansae*, *M. denhamii*, *M. schizolaena*, *M. sinclairii*, *M. tenuifolia*, *Polyscias macgillivrayi*, *P. willmottii* и *Schefflera elongata* эти группы насыщаютывают лишь по 2-10 элементов; у *Delarbrea montana*, *Meryta macrophylla*, и *Motherwellia haplosciadea* значительно более крупные группы соприкасаются между собой, сливаясь в непрерывное кольцо.

Рисунок вторичной флоэмы на поперечном срезе определяется расположением вертикальных секреторных каналов с их паренхимными обкладками среди ситовидных трубок, клеток-спутников и осевой паренхимы. Секреторные каналы у одних видов располагаются как одиночно, так и короткими по 2-6 тангентальными группами у других видов они собраны в более длинные, до 10-20 каналов в ряду, тангентальные группы. Последний случай наиболее распространен среди изученных видов, а первый характерен для *Astrotricha* DC., *Brassaiaopsis*, *Cephalalaria* Harms, *Dendropanax*,

*Eleutherococcus*, *Mackinlaya*, *Meryta coriacea*, *M. denhamii*, *Motherwellia*, *Oplopanax*, *Schefflera brevipedicellata*, *S. elliptica*, *S. versteegii* и *S. "veillonorum"*.

Средняя длина члеников ситовидных трубок варьирует от 418 до 1037 мкм. Ситовидные пластинки сложные с (4-) 6-15 (25) ситовидными полями (до 30 у *Motherwellia*, *Hedera colchica*, *Schefflera actinophylla*, *S. "veillonorum"*, *S. macrocarpa*), расположенными на вертикальных или скошенных концевых стенках. Диаметр ситовидных трубок (15) 20-30 мкм (до 40 мкм у *Apiopetalum*, *Hedera colchica*, *Schefflera actinophylla*). Осевая паренхима, сопровождающая ситовидные трубки, веретеновидная или в тязях по 2-7 клеток.

Переход к непроводящей вторичной флоэме постепенный. Ситовидные трубки и клетки-спутники в непроводящей вторичной флоэме сминаются, а клетки осевой паренхимы склерифицируются (кроме *Aralia*, *Eleutherococcus sessiliflorus*, *Fatsia*, *Neopanax*, *Oplopanax*, *Meryta sinclairii*, *M. tenuifolia*, *Polyscias cumingiana*, *P. macgillivrayi*, *P. purpurea*, *P. scutellaria*, *Schefflera elongata*, *S. plerandroides*, *S. reginae*) или становятся кристаллоносными. У *Cephalalaria* и *Schefflera selloi* склерификация скудная. В клетках осевой паренхимы вторичной флоэмы появляются друзы (*Brassaiopsis*, *Cephalalaria*, *Delarbrea*, *Meryta denhamii*, *M. "lecardii"*, *M. oxylaena*, *M. sinclairii*, *Neopanax*, *Polyscias elegans*, *Schefflera actinophylla*, *S. elliptica*, *S. elongata*, *S. reginae*, *S. versteegii*, *S. vieillardii*), призматические кристаллы (*Apiopetalum*, *Astrotricha*, *Cephalalaria*, *Delarbrea*, *Mackinlaya*, *Meryta denhamii*, *Myodocarpus*, *Schefflera elliptica*, *S. elongata*), кристаллический песок (*Apiopetalum*) или стилоиды (*Delarbrea harmsii* и *Myodocarpus vieillardii*).

Вертикальные секреторные каналы в проводящей вторичной флоэме выстланы одним слоем из 4-6 (8) эпителиальных клеток и окружены 1-3-слойными обкладками из тяжелой осевой паренхимы. Тяжи паренхимы из обкладок секреторных каналов состоят, как правило, из 2-7 (8) клеток (до 12 у *Myodocarpus fraxinifolius*, *Polyscias australiana*, до 14 у *Schefflera brevipedicellata*, *S. elliptica*, *S. macrocarpa* и *S. "veillonorum"*). Диаметр просветов секреторных каналов варьирует у разных видов.

Лубяные лучи одно- и многорядные. Многорядные лучи на тангентальном срезе у большинства изученных видов невысокие и имеют веретеновидную форму, но у *Arthrophyllum*, *Astrotricha*, *Fatsia*, *Gastonia*, *Hedera helix*, *Meryta denhamii*, *Motherwellia*, *Polyscias australiana*, *P. dioica*, *P. macgillivrayi*, *P. murrayi*, *Schefflera brevipedicellata*, *S. elliptica*, *S. versteegii*, *S. vieillardii* их высота может превышать 1 мм. Многорядные лучи обычно состоят только из лежачих и небольшого числа квадратных клеток (*Myodocarpus*, *Delarbrea*), или же в их состав входят также стоячие клетки, образующие 1-3 (*Aralia*, *Brassaiopsis*, *Delarbrea*, *Meryta denhamii*, *M. "helenae"*, *M. sinclairii*, *M. tenuifolia*, *Motherwellia*, *Myodocarpus*, *Polyscias australiana*, *P. cumingiana*, *P. dioica*, *P. murrayi*, *P. purpurea*, *P. scutellaria*, *P. wilmotti*, *Schefflera reginae*) или 3-15 краевых рядов. Радиальные секреторные каналы встречаются в лубяных лучах у *Delarbrea*, *Mackinlaya confusa*, *Myodocarpus*, практически у всех *Meryta* (кроме *M. balansae*, *M. "helenae"*, *M. macrophylla*), *Polyscias* (кроме *P.*

*bellendenkeriensis*, *P. elegans*, *P. mollis*, *P. purpurea*) и у некоторых видов *Schefflera*.

У большинства представителей *Araliaceae* преобладает диффузная дилатация вторичной флоэмы, при которой клетки осевой паренхимы растягиваются в тангентальном направлении и некоторые из них делятся антиклинально. Лучевая дилатация, при которой растягиваются и делятся главным образом клетки лучевой паренхимы, характерна для *Myodocarpaceae*, для *Mackinlaya* из *Mackinlayoideae* (*Ariaceae*) и для представителей базальных клад *Araliaceae*, а также – кладе *Polyscias* s.lato. Встречается смешанный тип дилатации, при котором в равной степени происходит растяжение и деление клеток осевой и лучевой паренхимы (рис. 3). В клетках дилатированных лучей накапливаются друзы, реже – призматические кристаллы, а у *Apiopetalum* – кристаллический песок. У *Arthrophillum*, *Astrotricha*, *Cephalalaria*, *Delarbraea collina*, *D. montana*, *Gastonia*, *Hedera*, *Mackinlaya confusa*, *Meryta* (кроме *Meryta denhamii*, *M. "heleneae"* *M. sinclairii*, *M. tenuifolia*) клетки лучевой паренхимы склерифицируются.

#### **Глава 5. Структурное разнообразие коры *Araliaceae* и близких таксонов в контексте систематики, филогении и экологии.**

Все изученные нами представители *Araliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Mackinlayoideae* (*Ariaceae*) характеризуются наличием секреторных каналов в первичной коре и во вторичной флоэме (где они сопровождаются специализированными обкладками из осевой паренхимы), сложными ситовидными полями у проводящих элементов вторичной флоэмы, а также – отсутствием лубяных волокон. Сходство по этому набору признаков служит подтверждением тесного филогенетического родства между тремя таксонами. В то же самое время представители *Myodocarpaceae* отличаются от всех остальных исследованных видов строением флоэмных лучей, а также – наличием стилоидов в клетках осевой паренхимы луба. Обособленность *Mackinlayoideae* подтверждается своеобразным характером утолщений стенок клеток феллемы. Монофилия *Myodocarpaceae* и *Mackinlayoideae* подкрепляется и некоторыми другими признаками, в том числе типом кристаллов в осевой паренхиме луба и в клетках лучей, наличием склерейд в составе первичной флоэмы. Эти признаки, однако, отмечены и в некоторых группах *Araliaceae*. Вместе с тем эти три таксона различаются по строению коры менее отчетливо, чем по признакам древесины (Oskolski, Lowry, Richter, 1997; Oskolski, Lowry, 2000).

Полученные нами данные подтверждают гипотезу о полифилии *Schefflera* (Plunkett et al., 2005) – крупнейшего рода *Araliaceae*. Основные монофилетические группы, выделенные в его составе методами молекулярной филогенетики, достаточно надёжно различаются между собой и по таким признакам коры, как тип кристаллов в клетках кортикальной паренхимы и колленхимы, а также – наличие обкладок у лубяных лучей. Этот результат

хорошо согласуется и с данными по анатомии древесины *Schefflera* (Oskolski, 1995; Oskolski, Lowry, 2001).

Монофилия *Polyscias* s.lato - другой крупной группы аралиевых (и, соответственно, парафилия рода *Polyscias*, поскольку в эту группу входят также *Arthrophyllum*, *Gastonia* и ряд других родов) подкрепляется таким признаком, как лучевой тип дилатации (рис. 3). Следует отметить, что две базальные субклады этой монофилетической группы («*Arthrophyllum* group» и субклада, соответствующая типовой секции рода *Polyscias* (Plunkett, Lowry, Burke, 2001; Plunkett, Lowry, Vu, 2004)) четко обособлены по наличию секреторных каналов в кортикальной колленхиме и призматических кристаллов в клетках первичной коры.

В пределах *Araliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Mackinlayoideae* наблюдается отчетливая эволюционная тенденция к переходу от лучевой к диффузной дилатации вторичной флоэмы (рис. 3), а так же к утрате призматических кристаллов в клетках осевой и лучевой паренхимы луба. Большинство же анатомических признаков коры демонстрируют разнонаправленные эволюционные переходы между своими состояниями в различных линиях эволюции *Araliaceae* и близких таксонов. Синапоморфные состояния для отдельных монофилетических групп могут давать такие структурные особенности коры, как форма клеток эпидермы и утолщение их стенок, наличие секреторных каналов в колленхиме, наличие и тип кристаллов оксалата кальция в клетках первичной коры, феллодермы, первичной и вторичной флоэмы, наличие и характер утолщений клеток феллемы, наличие и обилие склерифицированных элементов во вторичной флоэме, клеточный состав лучей, выраженность лучевой дилатации. Некоторые же признаки (наличие и тип трихомов на поверхности молодых побегов, размер групп элементов первичной флоэмы и их состав, тип трансформации клеток осевой паренхимы, кортикальное или перидермальное происхождение шипов) не позволяют отследить филогенетические связи между таксонами, но могут оказаться полезными для диагностики отдельных родов и видов.

Разнонаправленность изменений в рамках исследуемой группы отмечена и для такого признака, как средняя длина ситовидных трубок вторичной флоэмы, который традиционно рассматривается как один из критериев эволюционной продвинутости (Esau, Cheadle, Gifford, 1953; Zahur, 1959; Evert, 1984; Лотова, 1989 и др.). Наибольшая длина ситовидных трубок отмечена у таксонов (*Brassaiopsis*, *Motherwellia*, *Hedera*, *Schefflera*, *Myodocarpus* и *Delarbraea*), которые занимают различное положение на молекулярном филогенетическом древе (рис. 4) и сильно обособлены друг от друга по признакам древесины и цветка (Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971; Oskolski 1995; Oskolski & Lowry, 2001; Nuraliev et al., 2008). Эти данные служат ещё одним свидетельством в пользу того, что укорачивание ситовидных трубок можно трактовать лишь как общую статистическую тенденцию эволюции двудольных, которая не исключает возможности разнонаправленных изменений данного признака в рамках более мелких монофилетических групп.

Для 34 видов мы имели возможность сравнить среднюю длину ситовидных трубок и члеников сосудов древесины у одних и тех же образцов (данные по членикам сосудов взяты из работ Oskolski & Lowry (2000, 2001) и Oskolski et al. (2007)). Вопреки ожиданиям, мы не обнаружили значимой корреляции ( $r = 0,244$ ) между этими величинами. У большинства видов (рис. 5) средняя длина члеников сосудов достоверно (при  $p < 0,05$ ) выше, чем средняя длина ситовидных трубок.

Вероятно, отмеченное нами укорачивание ситовидных трубок по сравнению с члениками сосудов (подчас значительное, достигающее 2,2 раз у *Meryta oxylaena*) обусловлено поперечными делениями клеток-предшественников, имеющими место при формировании вторичной флоэмы (Esau, 1939; Esau, Cheadle, Gifford, 1953; Zahur, 1959). Наши результаты служат косвенным свидетельством того, что при формировании ситовидных трубок такие деления происходят значительно чаще (особенно – у представителей рода *Meryta*), чем при образовании члеников сосудов. Таким образом, длина ситовидных трубок (в отличие от длины члеников сосудов) не может рассматриваться как надёжный индикатор длины веретенovidных камбиальных инициалей, а следовательно – и как один из критериев эволюционной продвинутости.

Для всех исследованных видов характерны сложные ситовидные пластинки, в то время как перфорационные пластинки члеников сосудов в их древесине могут быть как простыми, так и лестничными (Metcalfе, Chalk, 1950; Rodriguez, 1956; Оскольский, 1994; Oskolski, Lowry, 2000, 2001; Oskolski et al., 2007). Кроме того, далеко не все виды имеют сходное строение лубяных и древесинных лучей; в частности, присутствие радиальных каналов во вторичной флоэме не всегда сопряжено с их наличием во вторичной ксилеме. Наши результаты указывают на то, что процессы формирования и эволюции клеточных элементов и комплексов тканей по разные стороны камбия протекают в значительной мере независимо друг от друга.

Анализ изученного материала позволяет выявить отчетливые экологические тенденции в эволюции коры исследованных таксонов, распространенных в различных климатических зонах. В отличие от тропических и субтропических представителей Araliaceae, Myodocarpaceae и Maskinlayoideae, для видов из умеренной зоны характерно наличие идиобластов в первичной коре; кроме того, у них не обнаружено склерификации тканей кортекса, кристаллоносных клеток и склерид в составе феллодермы, призматических кристаллов в клетках кортекса и вторичной флоэмы, радиальных секреторных каналов. Наши данные свидетельствуют о том, что условия обитания оказываются не менее значимым фактором, определяющим структурное разнообразие коры, чем филогенетические связи между членами таксона. Причины наблюдаемых экологических тенденций в разнообразии коры остаются неясными и нуждаются в дополнительных исследованиях.

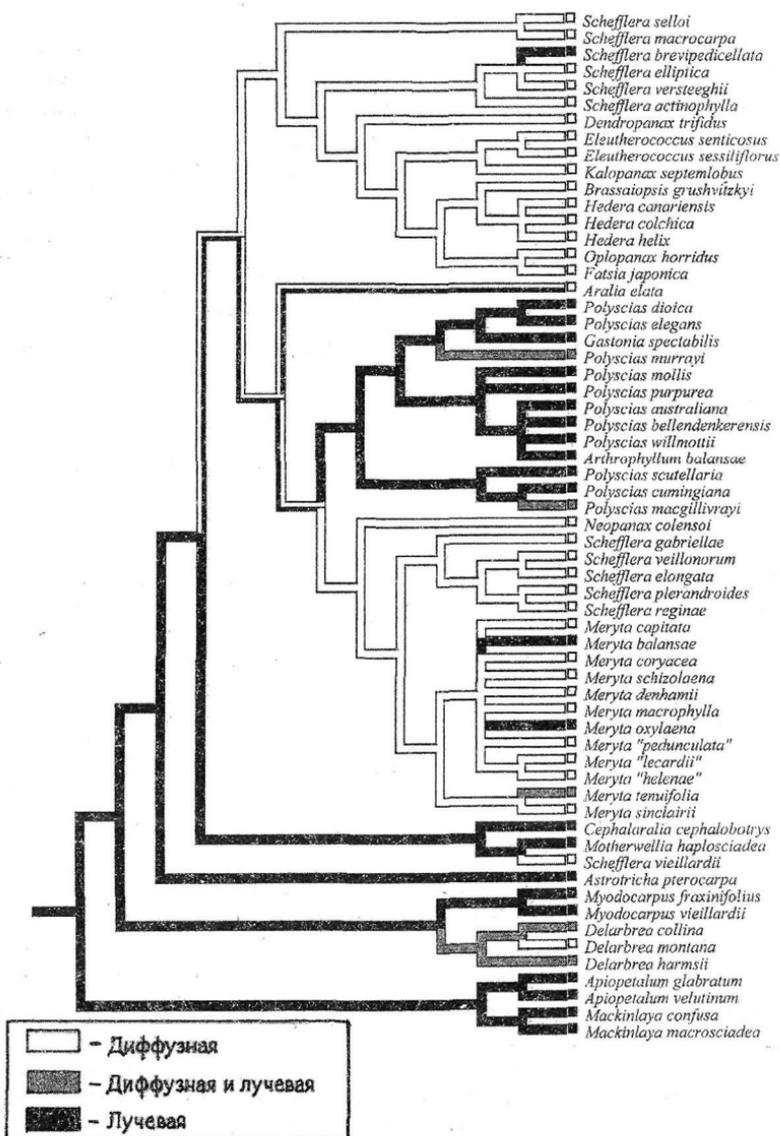


Рис. 3. Схема эволюции типов дилатации вторичной флоэмы Araliaceae, Myodocarpaceae и Mackinlayoideae (Ariaceae).

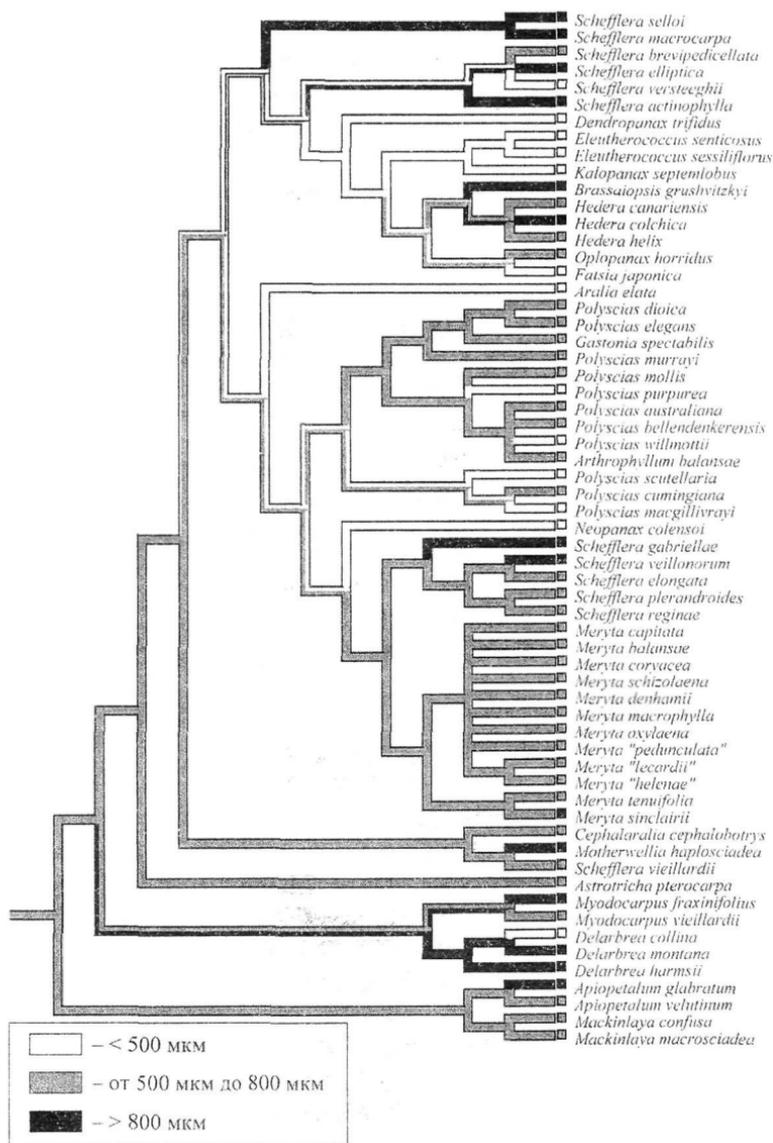


Рис. 4. Схема эволюции средней длины ситовидных трубок во вторичной флоэме Araliaceae, Myodocarpaceae и Mackinlayoideae (Apiaceae).

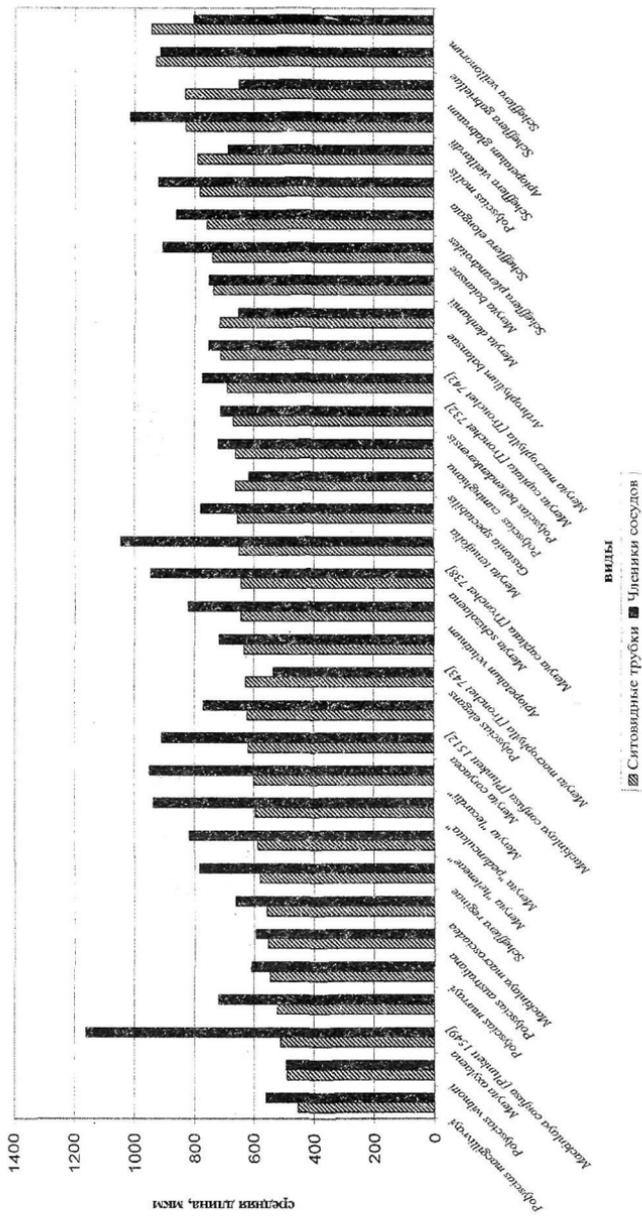


Рис. 5. Соотношение средней длины ситовидных трубок и члеников сосудов в некоторых исследованных образцах (табл.3). Данные о длине члеников сосудов взяты из работ Oskolski, Lowry (2000, 2001) и Oskolski et al. (2007).

## ВЫВОДЫ

1. Для всех представителей семейства *Agaliaceae* *Myodocarpaceae* и подсемейства *Maskinlayoideae* семейства *Ariaceae* характерно присутствие секреторных каналов в первичной коре и во вторичной флоэме, наличие двух типов осевой паренхимы (сопровождающей проводящие элементы и образующей обкладки секреторных каналов) в составе вторичной флоэмы, отсутствие лубяных волокон. Сходство по этим признакам подтверждает тесное родство между *Agaliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Ariaceae*.

2. Обособленное положение сем. *Myodocarpaceae* в порядке *Ariales* подтверждается клеточным составом лубяных лучей, а также наличием стилоидов в клетках осевой паренхимы вторичной флоэмы. Представители подсемейства *Maskinlayeae* (*Ariaceae*) отличаются от других исследованных таксонов характером утолщения стенок клеток феллемы.

3. Полученные данные о структурном разнообразии коры *Agaliaceae* подтверждают гипотезы о полифилии *Schefflera* (Plunkett et al., 2005) и парафилии *Polyscias* (Plunkett, Lowry, Vc, 2004) - двух крупнейших родов этого семейства.

4. В ходе эволюции *Agaliaceae* наблюдаются тенденции к утрате призматических кристаллов в клетках осевой и лучевой паренхимы вторичной флоэмы, а также к переходу от лучевой к диффузной дилатации вторичной флоэмы. Большинство же анатомических признаков коры, включая среднюю длину ситовидных трубок вторичной флоэмы, демонстрируют разнонаправленные переходы между своими состояниями в различных линиях эволюции исследованных таксонов.

5. У одних и тех же экземпляров растений признаки структурных элементов луба слабо сопряжены с соответствующими признаками элементов древесины. Ситовидные трубки у изученных нами объектов короче, чем членики сосудов, что, вероятно, отражает повышенную частоту поперечных делений их клеток-предшественников во вторичной флоэме по сравнению с вторичной ксилемой. Процессы формирования и эволюции комплексов тканей по разные стороны камбия протекают в значительной мере независимо друг от друга.

6. Такие признаки коры, как форма клеток эпидермы и характер утолщения их стенок, наличие секреторных каналов в кортикальной колленхиме, наличие и тип кристаллов оксалата кальция в клетках первичной коры, феллодермы, первичной и вторичной флоэмы, наличие и характер утолщений клеток феллемы, наличие и обилие склерифицированных элементов во вторичной флоэме, клеточный состав лучей, выраженность лучевой дилатации представляют интерес для анализа филогенетических связей в пределах *Agaliaceae* и близких групп. Полезными для систематики и диагностики на уровне родов и групп видов могут оказаться наличие и тип трихомов на поверхности молодых побегов, размер групп элементов первичной флоэмы и их состав, тип трансформации клеток осевой паренхимы, кортикальное или перидермальное происхождение шипов.

7. В отличие от тропических и субтропических представителей *Araliaceae* и близких семейств, для видов, произрастающих в умеренной зоне, характерно наличие иднобластов в первичной коре; у них не встречаются склерификация тканей кортекса, кристаллоносные клетки и склерейды в составе феллодермы, призматические кристаллы в клетках кортекса и вторичной флоэмы, радиальные секреторные каналы.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Oskolski A.A., Kotina E.L.. Bark anatomy of *Myodocarpus* and *Delarobia* (*Araliaceae*) // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы. Тезисы докл. конференции, посвященной 200-летию кафедры высших растений МГУ (Москва, 26-30 января 2004 г.). М.: КМК, 2004. С. 55-56.

2. Котина Е.Л. Анатомическое строение коры *Meryta denhamii* Seem. (*Araliaceae*) // Материалы VIII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (17-21 мая 2004). СПб., 2004. С. 109-110

3. Kotina E.L., Oskolski A.A. Bark anatomy of New Caledonian *Meryta* (*Araliaceae*) // International Symposium on Wood Sciences. Proceedings. October 24-29, 2004. Montpellier, 2004. P. 34-35.

4. Kotina E.L., Oskolski A.A.. Bark anatomy of *Meryta* (*Araliaceae*) // XVII Int. Botanical Congress – Abstracts. Vienna, 2005. P. 303 (abstr. P0399).

5. Котина Е.Л. Особенности анатомического строения коры *Apiopetalum* и *Mackinlaya* (*Araliaceae*) // Материалы I (IX) Международной Конференции Молодых Ботаников в Санкт-Петербурге (21-26 мая 2006). СПб., 2006. С.161.

6. Котина Е.Л., Оскольский А.А. Анатомия коры представителей родов *Apiopetalum* и *Mackinlaya* (*Apiales*) // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 10. С. 1490-1499.

7. Котина Е.Л. Анатомическое строение коры представителей рода *Polyscias* (*Araliaceae*) // Биоморфологические исследования в современной ботанике: материалы международной конференции (Владивосток, 18-21 сентября, 2007). Владивосток, 2007. С. 251- 254.

8. Oskolski A.A., Kotina E.L., Fomichev I.V., Tronchet F., Lowry P.P. II. Systematic implications of wood and bark anatomy in the Pacific island genus *Meryta* (*Araliaceae*) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2007. Vol. 153. P. 363-379.

9. Kotina E. L. Survey of the bark anatomy of *Araliaceae* and some related taxa // M.G. Pimenov & P.M. Tilney (eds.). *Apiales – 2008*. Proceedings of the 6th International Symposium on *Apiales*. Moscow: КМК, 2008 P. 58 – 62.

10. Котина Е. Л. Анатомическое строение коры представителей семейства *Araliaceae* // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.). Часть 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск: Карельский центр РАН, 2008. С. 47 - 50.

Подписано в печать 19.11.2008. Формат 60x84/16  
Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ЗАО «КопиСервис».  
Печать ризографическая. Заказ № 1/1119.  
П. л. 1.25. Уч.-изд. л. 1.25. Тираж 100 экз.

---

ЗАО «КопиСервис»  
Адрес: 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 3.  
тел.: (812) 327 5098