

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., Caprifoliaceae 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 *Apiineae* Plunkett & Lowry порядка *Apiales* 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 *Apiaceae*.
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. *Apiaceae*). 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 Apiales. 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 Apiales (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 Apiales (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 объём 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 (Solereeder, 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. Трокенбродт (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; Оскольский, 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, Ноо, 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 (Solereeder, 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. Koch, *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 horridus* (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.& Schtdl.) 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 (*Delarbrea 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. Окрашивание 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 «волоконovidная 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 *Delarobia 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*, *Arthropodium balansae*, *Brassaiopsis grushvitzkii*, *Delarobia 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*; древовидные у *Brassaiopsiss 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 *Delarbreia*).

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., *Delarbreia*, *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 достигает 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*.

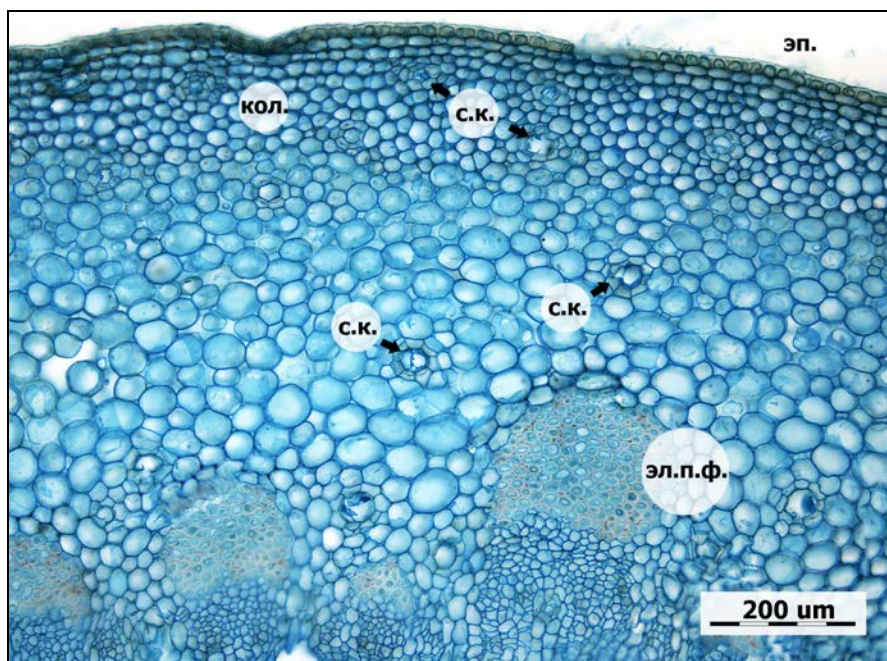


Рис. 1. Поперечный срез первичной коры *Schefflera elliptica*. Паренхима первичной коры с вертикальными секреторными каналами, без идобластов; элементы первичной флоэмы в крупных группах. ЭП. – эпидерма; КОЛ. – колленхима; С.К. – вертикальные секреторные каналы; Эл.П.Ф. – элементы первичной флоэмы.

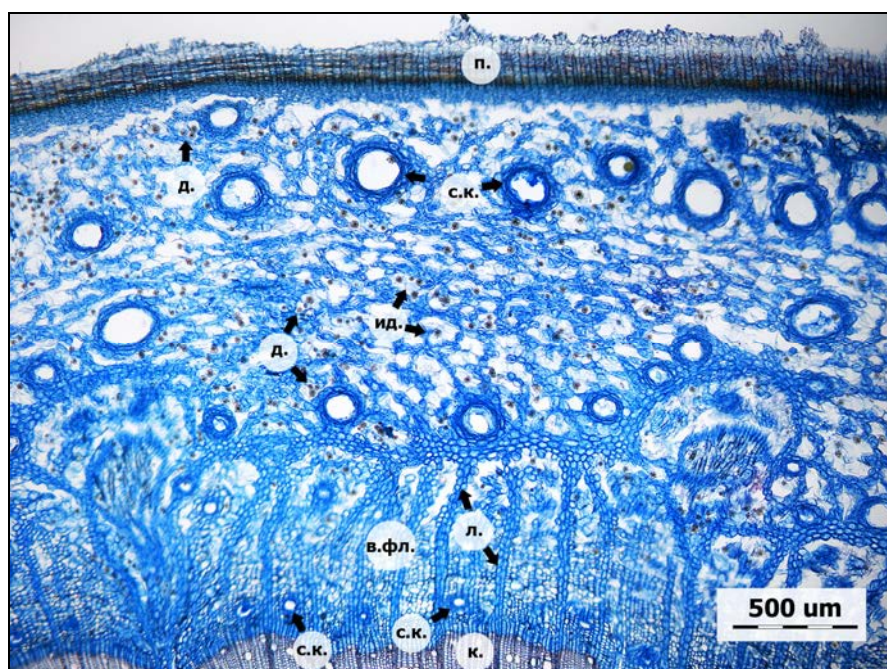


Рис. 2. Поперечный срез стебля *Oplonanax horridus*. Паренхима первичной коры с вертикальными секреторными каналами и идиобластами. Группы элементов первичной флоэмы отсутствуют. П. – перидерма; С.К. – секреторные каналы; Д. – друзы; И.Д. – идиобласты; Л. – лучи; В.ФЛ. – вторичная флоэма; К. – ксилема.

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. macrosiadea*, *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. mauluulu*, *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 схизогенного 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*, *Delarbreia*, *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*. Склерейды в составе феллодермы обнаружены у видов *Delarbreia*, *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 периклиально, 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 склерейды (*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 насчитывают лишь по 2-10 элементов; у *Delarbreia 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., *Brassaiopsis*, *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 тяжах 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 лежащих 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 (Apiaceae) 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 (Apiaceae) 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 склереид 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 *Delarbrea*), 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 веретеновидных 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 Mackinlayoideae, для видов из умеренной зоны характерно наличие идиобластов в первичной коре; кроме того, у них не обнаружено склерификации тканей кортекса, кристаллоносных клеток и склереид 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.

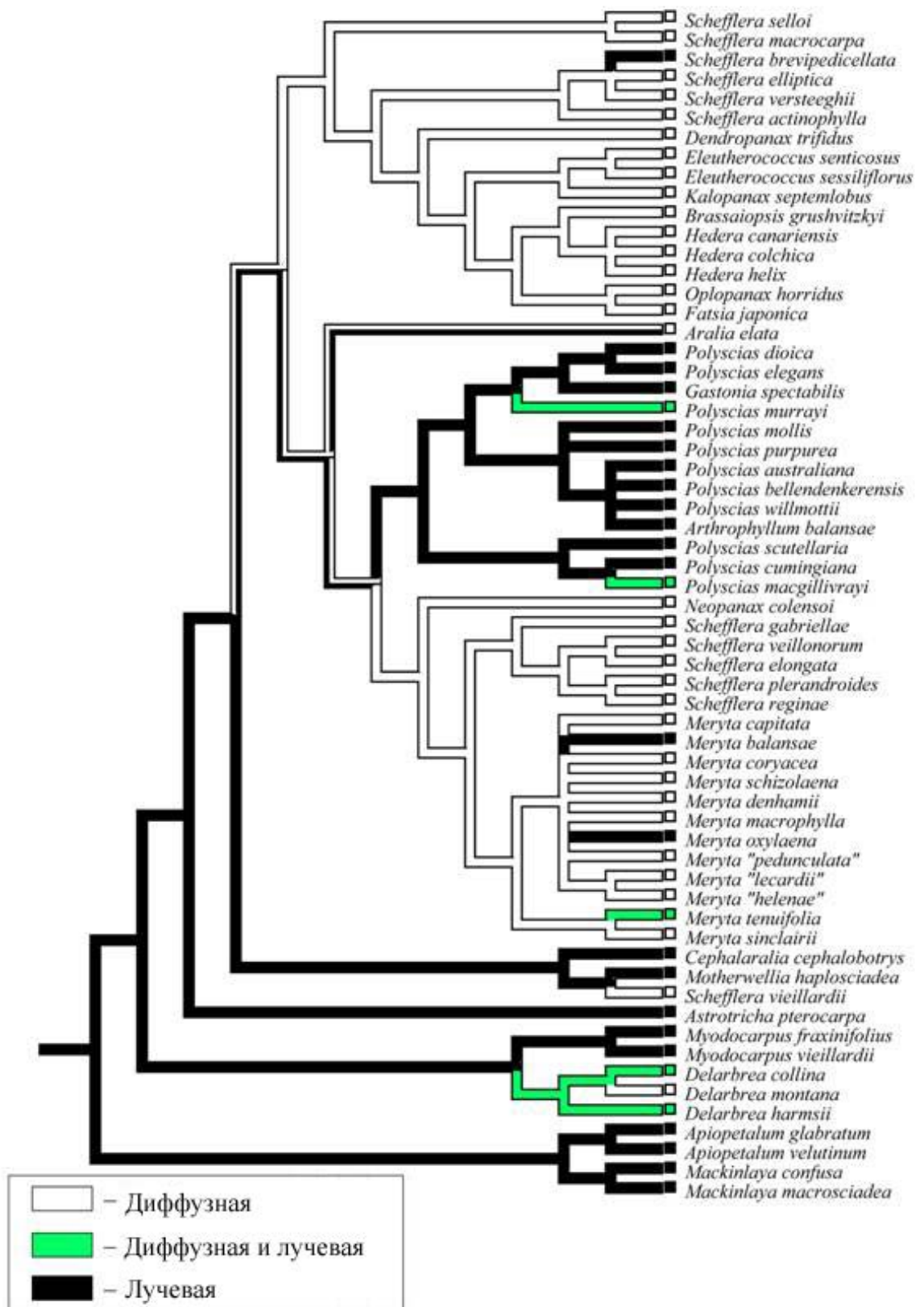


Рис. 3. Схема эволюции типов дилатации вторичной флоэмы Araliaceae, Myodocarpaceae и Mackinlayoideae (Apiaceae).

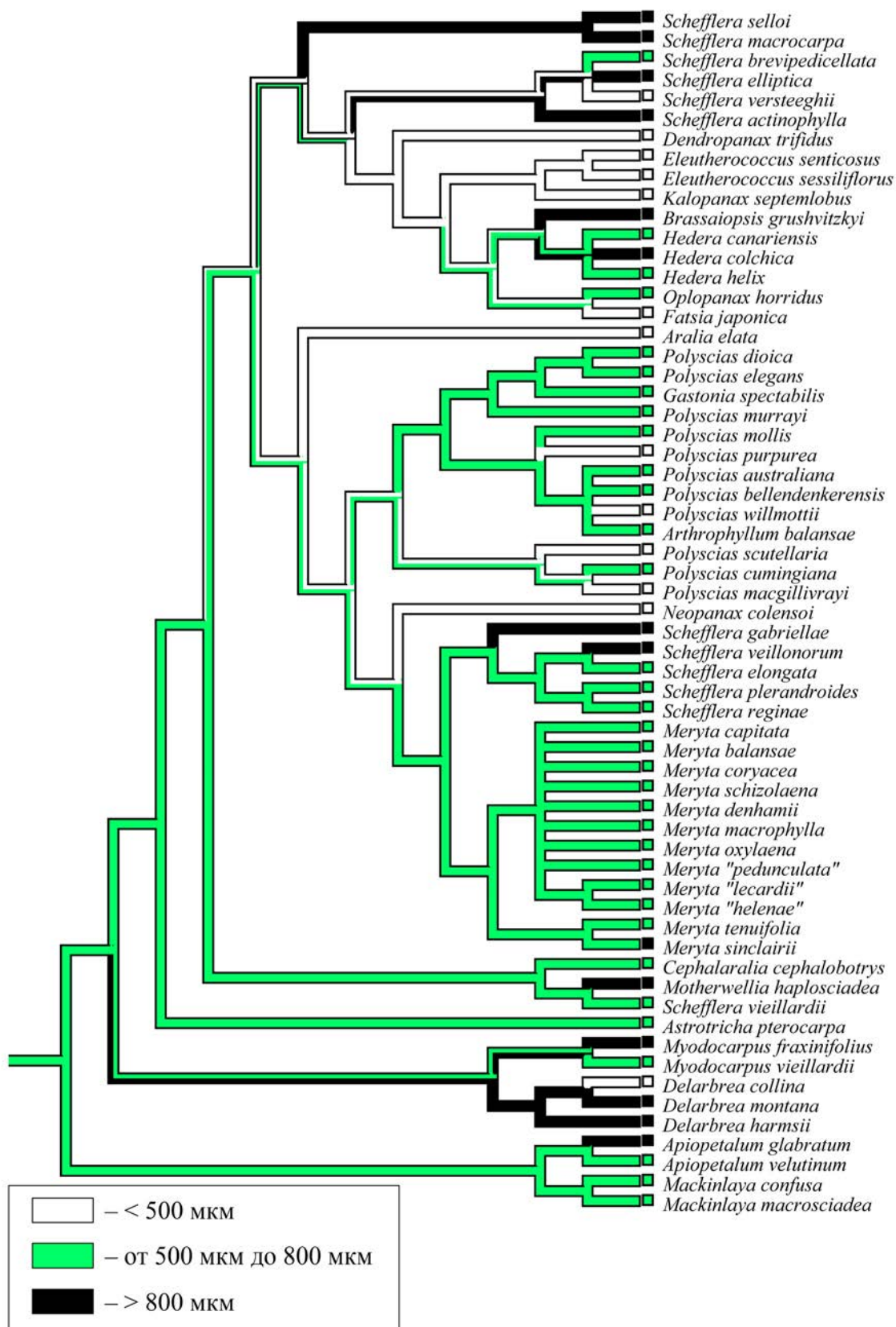


Рис. 4. Схема эволюции средней длины ситовидных трубок во вторичной флоэме Araliaceae, Myodocarpaceae и Mackinlayoideae (Apiaceae).

ВЫВОДЫ

1. Для всех представителей семейства Araliaceae Myodocarpaceae и подсемейства Maskinlayoideae семейства Apiaceae 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 Araliaceae, Myodocarpaceae и Apiaceae.

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

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

4. В ходе эволюции Araliaceae 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 Araliaceae 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 идиобластов в первичной коре; у них не встречаются склерификация тканей кортекса, кристаллоносные клетки и склереиды 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* (Araliales) // 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: KMK, 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.