

УДК 581.8 - 582.89

## АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ PENNANTIACEAE И GRISELINIACEAE (APIALES)

М. В. Нилова, А. А. Оскольский

Исследовано анатомическое строение первичной коры, вторичной флоэмы и перидермы представителей родов *Griselinia* (сем. Griseliniaceae) и *Pennantia* (сем. Pennantiaceae), т.е. двух монофилетических групп, рано отошедших от основания крупной клады, объединяющей семейства Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae и Pittosporaceae (подпорядок Apiineae порядка Apiales). Наиболее существенные различия между родами касаются типа кристаллов и локализации кристаллоносных клеток в коре. Клетки с призматическими кристаллами в первичной коре *Pennantia* расположены только между группами волокон первичной флоэмы; подобное их распределение впервые отмечено для Apiales. В коре изученных таксонов отсутствуют секреторные каналы или вместилища; вместе с тем в клетках кортикальной паренхимы *Pennantia* отмечены многочисленные липидные капли, что можно предположительно рассматривать как начальный этап становления секреторной системы, свойственной всем представителям Apiineae.

**Ключевые слова:** *Griselinia*, Griseliniaceae, *Pennantia*, Pennantiaceae, Apiales, анатомия коры, вторичная флоэма, перидерма.

Согласно современным представлениям (Plunkett et al., 2004; APGIII, 2009), в основе которых лежат данные молекулярной филогенетики, порядок Apiales состоит из семи семейств. Его ядро составляют два крупных семейства Araliaceae и Apiaceae, к которым примыкают Myodocarpaceae и Pittosporaceae. Два рода миодокарповых (*Myodocarpus* и *Delarobia*) традиционно рассматривались в составе Araliaceae и лишь недавно были обособлены в самостоятельное семейство (Доуэлд, 2001; Plunkett et al., 2004). Сближение Pittosporaceae с Araliaceae и Apiaceae (напр., van Tieghem, 1884; Dahlgren, 1980; Takhtajan, 1997) разделялось далеко не всеми ботаниками: некоторые авторы (напр. Cronquist, 1981) относили это семейство к порядку Rosales. Первая точка зрения, однако, была надежно подтверждена данными молекулярной филогенетики (Plunkett et al., 2004).

В системе порядка Apiales, предложенной G.M. Plunkett с соавт., Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae и Pittosporaceae объединены в отдельный подпорядок Apiineae. Практически единственным надежным синапоморфным признаком этой группы, подтверждающим близость четырех семейств друг к другу, служит наличие схизогенных секреторных каналов (Plunkett et al., 2004). Эти своеобразные структуры, весьма необычные для большинства групп двудольных (Metcalfе, Chalk, 1950; Roth, 1981), присутствуют в первичной коре и, как правило, во вторичной флоэме

у всех изученных представителей Apiineae (Котина, Оскольский, 2007; Viguier, 1906; Lemesle, 1926; Kolalite et al., 2003; Kotina, Oskolski, 2010; Nilova, Oskolski, 2010; Oskolski, van Wyk, 2010; Oskolski et al., 2010). Заметим, что Pittosporaceae впервые были сближены с Araliaceae и Apiaceae ван Тигемом (van Tieghem, 1884) именно по наличию секреторных каналов в первичной коре корня. Таким образом, признаки коры (прежде всего сопряженные с секреторными структурами, но не только они) оказываются чрезвычайно значимыми для систематики порядка Apiales.

Помимо четырех семейств, объединяемых в подпорядок Apiineae, в состав Apiales входит семейство Toricelliaceae, включающее роды *Toricellia*, *Melanophylla* и *Aralidium*, а также монотипные семейства Pennantiaceae и Griseliniaceae (Plunkett et al., 2004). Систематическое положение и филогенетические связи этих таксонов были и остаются предметом дискуссий. Так, род *Pennantia* долгое время включался в состав Icacinaceae, и лишь использование методов молекулярной филогенетики позволило установить его родство с Apiales и обосновать выделение в самостоятельное семейство Pennantiaceae (Kårehed, 2001, 2003). Роды *Griselinia*, *Toricellia*, *Melanophylla* и *Aralidium* также рассматривались как представители монотипных (иногда олиготипных) семейств, сближавшихся разными ав-

торами с Escaloniaceae s. lato, Coranceae s. lato или Araliaceae (Philipson, 1967; Philipson, Stone, 1980; Тахтаджян, 1987; и др.). Включение *Melanophylla* и *Aralidium* в состав Toricelliaceae (Plunkett et al., 2004) основывается главным образом на результатах молекулярно-филогенетического анализа. Эти результаты свидетельствуют также о том, что Pennantiaceae, Griselinaceae и Toricelliaceae представляют собой три обособленные монофилетические группы, дивергировавшие от основания крупной клады, соответствующей подпорядку Apiineae (Plunkett et al., 2004; APGIII, 2009; Stevens, 2001–2011).

В отличие от представителей подпорядка Apiineae, секреторные каналы в коре Pennantiaceae, Griselinaceae и Toricelliaceae неизвестны (Metcalfе, Chalk, 1950; Philipson, 1967; Philipson, Stone, 1980). Следует отметить, что относительно подробное описание строения молодого стебля имеется пока только для *Aralidium* (Philipson, Stone, 1980); сведения по строению коры *Pennantia*, *Griselinia*, *Toricellia* и *Melanophylla* скудны и фрагментарны (Sertorius, 1893; Faure, 1924; Metcalfе, Chalk, 1950; Zahur, 1959). Вместе с тем анатомические исследования коры представителей этих таксонов интересны не только для решения вопросов систематики Apiales; они могли бы пролить свет на пути эволюции секреторной системы в вегетативных органах Apiineae. Настоящая работа посвящена изучению структуры коры *Pennantia* (Pennantiaceae) и *Griselinia* (Griselinaceae).

### Материалы и методы

Нами изучена анатомия коры однолетних стеблей и многолетних ветвей *Pennantia corymbosa* J.R. Forst., G.Forst. и *Pennantia baylisiana* xendlicheri (Pennantiaceae) и *Griselinia littoralis* Raoul (Griselinaceae). Материал по *Pennantia* был собран А. Гончар в ботаническом саду г. Данедин в Новой Зеландии (Dunedin Botanic Gardens, образцы DBG acc20040600, DBG acc19850315 (оба *Pennantia corymbosa*), DBG acc19901613 (*Pennantia baylisiana* xendlicheri)), по *Griselinia* – А.А.Оскольским в оранжереях Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН. Поперечные, продольные радиальные и тангентальные срезы толщиной 15–30 мкм были сделаны на микротоме или лезвием от руки и окрашены 1%-м водным раствором сафранина и 1%-м раствором светлого зеленого в пикриновой кислоте. Наличие липидов выявляли спиртовым раствором судана IV (Барыкина и др., 2000). Высушенные с помощью реофильной сушилки образцы были изучены в Лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В. Ломоносова с приме-

нением сканирующего электронного микроскопа JSM после напыления сплава золота и палладия.

## Результаты

### *Pennantia corymbosa*

Однолетние стебли покрыты многочисленными простыми одноклеточными волосками (рис. 1,1). Первичная кора сложена из 6–10 слоев изодиаметрических или вытянутых в тангентальном направлении клеток паренхимы с немногочисленными небольшими межклетниками.

Первичная флоэма представлена волокнами (толщиной в 1–3 клетки), собранными в группы и вытянутыми в тангентальном направлении. Волокна первичной флоэмы мелкие, округло-угловатые, с сильно утолщенными одревесневшими стенками. В однолетних стеблях некоторые паренхимные клетки, расположенные между группами волокон первичной флоэмы, склерифицируются. В многолетних стеблях паренхимные клетки, примыкающие к группам волокон первичной флоэмы и расположенные между ними, заполнены разноразмерными кристаллами оксалата кальция (ромбоздрическими или неправильной формы) (рис. 1,2).

Феллоген субэпидермального происхождения, закладывается очень рано. В однолетних стеблях заметна 2–4-слойная феллема из тонкостенных пустых или заполненных бурым содержимым крупных клеток и 1-слойная феллодерма.

В многолетних ветвях феллема 5–8-слойная, ее клетки тонкостенные, в большинстве пустые, иногда с бурым содержимым, прямоугольные или уплощенные, феллодерма тонкостенная 1–2-слойная.

В многолетних ветвях сохраняется первичная кора, дилатация происходит, главным образом, за счет растяжения клеток в тангентальном направлении, в меньшей степени за счет деления. Слабо дилатируют лучи.

Вторичная флоэма состоит только из тонкостенных элементов – ситовидных трубок, сопровождающих клеток, тяжелой и лучевой паренхимы. Ситовидные пластинки сложные с ситовидными полями (8–15).

Большая часть паренхимных клеток и лучевой, и осевой паренхимы заполнена липидными каплями (рис. 1,3). Лучи гетерогенные, состоят из квадратных и стоячих клеток. Лучи 1–5-рядные, 10–40-слойные. Иногда концы крупных лучей разделены всего 2–3 тяжами клеток, что делает их несколько сходными с агрегатными лучами (рис. 1,4). Призматических кристаллов или друз во вторичной флоэме нет.

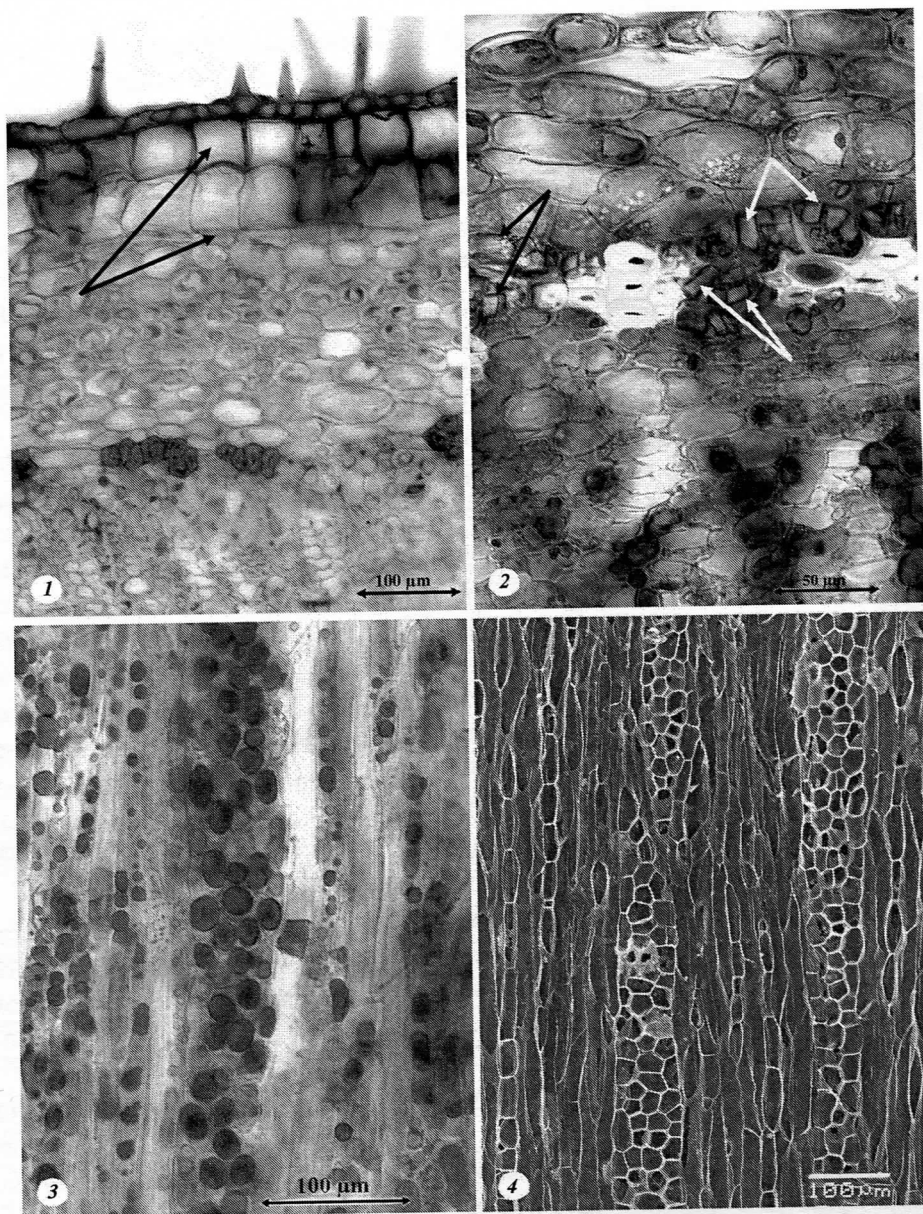


Рис. 1. *Pennantia corymbosa*: 1, 2 – Поперечные срезы; 3, 4 – Тангентальные срезы; 1 – однолетний стебель (стрелкой указано заложение феллогена); 2 – кристаллы (стрелки) вблизи групп волокон первичной флоэмы; 3 – липидные капли в паренхимных клетках; 4 – одно- и многорядные лучи; СЭМ

### *Pennantia baylisiana* × *endlicheri*

Строение, в основном, сходно с предыдущим видом.

Волоски единичные, простые, одноклеточные.

Толщина феллемы в многолетних ветвях доходит до 20 слоев, ее клетки сильно уплощены, в большинстве заполнены бурым содержимым. В паренхимных клетках вторичной флоэмы встречаются капли масла, но их намного меньше, чем у *Pennantia corymbosa*. Отдельные клетки лучевой паренхимы заполнены кристаллическим песком (рис. 2,1). В клетках тяжелой паренхимы изредка встречаются друзы и кристаллы неправильной формы.

### *Griselinia littoralis*

Молодые стебли не опушены. Первичная кора сложена 12–20-слойной паренхимой. В паренхимных клетках часто встречаются крупные друзы оксалата кальция.

Волокна первичной флоэмы собраны в группы по 3–6 клеток в толщину, вытянутые в тангентальном направлении (рис. 2,2). Волокна мелкие, угловатой формы, с сильно утолщенными хорошо одревесневшими стенками. В однолетних стеблях некоторые паренхимные клетки, расположенные между группами волокон первичной флоэмы, склерифицируются так же, как у *Pennantia*.

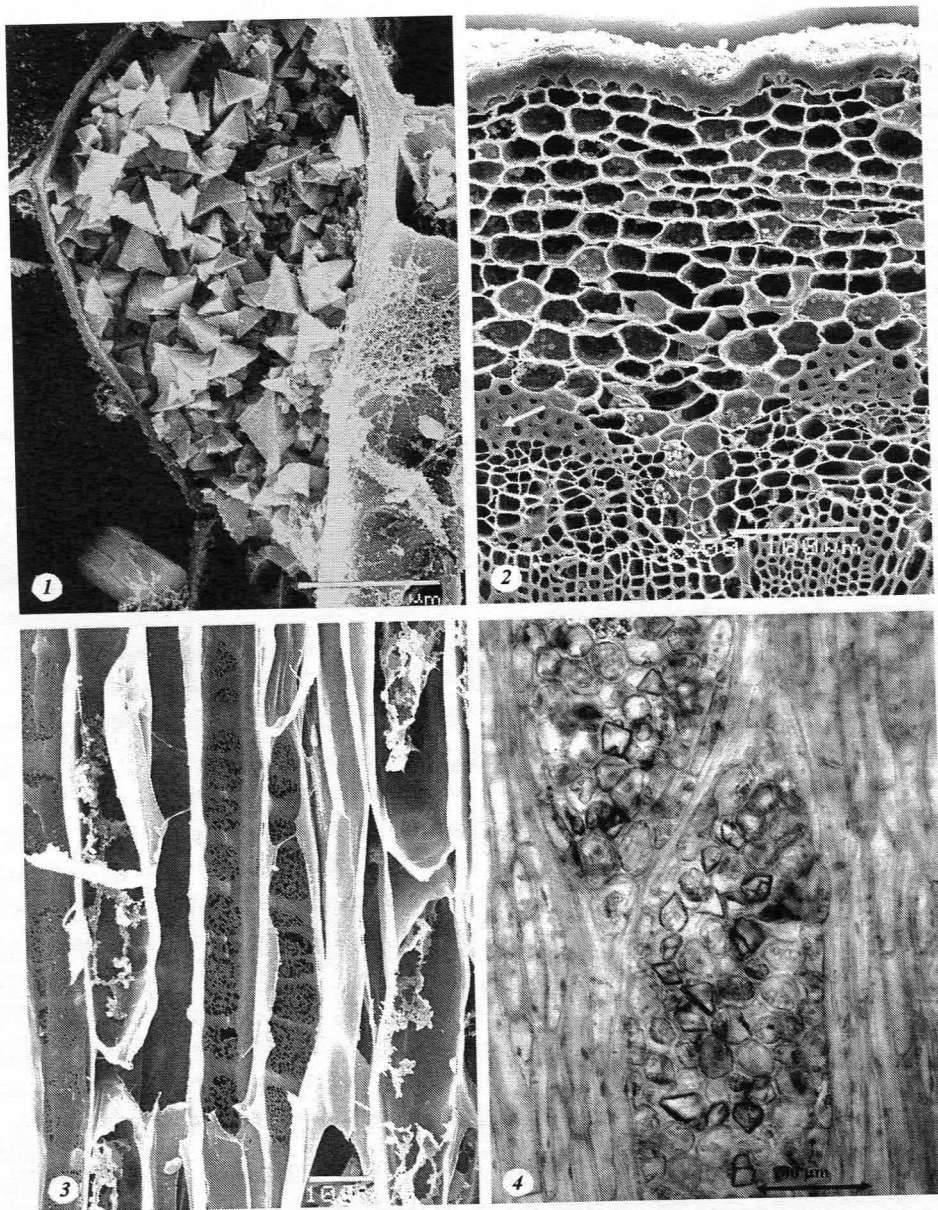


Рис. 2. 1 – *Pennantia baylisiana* × *endlicheri*. Кристаллический песок в клетке луча (СЭМ); 2–4 – *Griselinia littoralis*: 2 – однолетний стебель, стрелками указаны группы волокон первичной флоэмы (поперечный срез, СЭМ); 3 – ситовидные пластинки (радиальный срез, СЭМ); 4 – кристаллы в клетках лучей (тангентальный срез)

Феллоген закладывается субэпидермально. Перидерма в однолетних стеблях состоит из 3–8 слоев пустых тонкостенных (часто неправильной формы) клеток феллемы и 1–2-слойной феллодермы.

В многолетних ветвях сохраняется первичная кора, дилатация происходит, главным образом, за счет растяжения клеток в тангентальном направлении, в меньшей степени за счет деления. Среди тонкостенных клеток паренхимы встречаются немногочисленные одиночные или в группах (по 2–8) изодиаметрические склереиды с сильно утолщенными и сильно одревесневшими стенками. Лучи в наружных частях флоэмы слабо дилатируют.

Вторичная флоэма состоит только из тонкостенных элементов – ситовидные трубки, сопровождающие клетки, тяжевая и лучевая паренхима (рис. 2,3). Ситовидные трубки многочисленные, ситовидные пластинки сложные (8–18 ситовидных полей).

Осевая паренхима представлена тяжами из 2–8 клеток. Лучи 2–8-рядные, высотой от 6 до 40 клеток. Лучи гетерогенные из квадратных (даже скорее округло-квадратных) и стоячих клеток. Как и у *Pennantia*, некоторые крупные лучи сближены. Большинство клеток осевой и (особенно) лучевой паренхимы содержат кристаллы оксалата кальция призматической или неправильной формы, а также друзы (рис. 2,4).

## Обсуждение

*Griselinia* и *Pennantia* весьма сходны между собой по строению коры; наиболее существенные различия между ними касаются типа кристаллов и их локализации в первичной коре и вторичной флоэме. Следует отметить, что тип кристаллов оказывается значимым признаком для систематики и филогенетики также и других семейств, относящихся к порядку Apiales (Kotina, Oskolski, 2010; Nilova, Oskolski, 2010; Oskolski, van Wyk, 2010; Oskolski et al., 2010). У *Griselinia*, подобно большинству Araliaceae, Apiaceae и Myodocarpaceae, в клетках первичной коры и осевой паренхимы луба часто встречаются друзы, в то время как в клетках лучей преобладают призматические кристаллы (Kotina, Oskolski, 2010; Oskolski, van Wyk, 2010; Oskolski et al., 2010). В отличие от них у *Pennantia* в первичной коре представлены лишь клетки с призматическими кристаллами, расположенные только между группами волокон первичной флоэмы. Кристаллы этого типа отмечены также в кортикальной паренхиме большинства Pittosporaceae (Nilova, Oskolski, 2010), однако своеобразная локализация кристаллоносных клеток, наблюдаемая у *Pennantia*, уникальна для Apiales. Кроме того, у *P. baylisiana* × *endlicheri* в клетках лучей встречается кристаллический песок; этот признак очень характерен также для *Aralidium* (Philipson, Stone, 1980) и отмечен также у *Apiopetalum* и *Centella*, представителей подсемейства Mackinlayoideae в составе Apiaceae (Котина, Оскольский, 2007; Oskolski, van Wyk, 2010). Таким образом, у изученных видов *Pennantia* мы находим своеобразное сочетание признаков, относящихся к распределению кристаллоносных клеток и типам кристаллов, что может рассматриваться, вероятно, как диагностическая особенность для семейства Pennantiaceae.

Наши данные подтверждают свидетельства других авторов (Metcalfе, Chalk, 1950; Philipson, 1967) об отсутствии секреторных каналов и вместилищ в коре *Pennantia* и *Griselinia*, отчетливо отличающихся по этому признаку от представителей подотряда Apiineae. Вместе с тем большой интерес представляет наличие обильных липидных капель в клетках кортикальной паренхимы *Pennantia*, особенно у *P. corymbosa*. Этот признак, весьма необычный для клеток первичной коры, указывает на интенсивный синтез и накопление в них липидов. Поскольку цитологические механизмы этих процессов во многом сходны у клеток разных типов, продуцирующих и секретирующих липофильные субстанции (Васильев, 1977; Fahn, 1988; Platt, Thomson, 1992), можно предположить, что клетки кортикальной паренхимы *Pennantia* демонстрируют начальный этап становления секреторной системы, характерной для представителей Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae и Pittosporaceae. Для проверки этой гипотезы необходимо уточнить химическую природу наблюдаемых липидных капель (окраска суданом недостаточно специфична для того, чтобы различить масла, терпены и другие группы липидов), исследовать ультраструктуру клеток кортикальной паренхимы *Pennantia* на разных стадиях их формирования и сопоставить полученные результаты с данными по секреторным клеткам у других представителей Apiales (Васильев, 1977; Kolalite et al., 2003). К сожалению, имеющийся в нашем распоряжении материал по этим труднодоступным растениям пока не позволяет нам провести это исследование.

Авторы искренне признательны Анне Гончар и д-ру Дженис Лорд, куратору Регионального гербария Отаго, Новая Зеландия (Dr. Janice Lord, Curator, Otago Regional Herbarium) за их любезную помощь в получении образцов коры *Pennantia*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 09-04-00618а) и Министерства образования и науки РФ (госконтракт № 16.518.11.7071).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 128 с.
- Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.
- Доуэльд А.Б. *Prosyllabus tracheophytorum*. Опыт системы сосудистых растений (Tracheophyta). М., 2001. 110 с.
- Котина Е.Л., Оскольский А.А. Анатомия коры *Apiopetalum* и *Mackinlaya* (Apiales) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1490–1499.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linnean Soc. 2009. Vol. 161. N. 2. P. 105–121.
- Dahlgren R.M.T. A revised system of classification of angiosperms // Bot. J. Linnean Soc. 1980. Vol. 80. P. 91–124.
- Fahn A. Secretory tissues in vascular plants // New Phytol. 1988. Vol. 108. P. 229–257
- Faure A. Étude organographique, anatomique et pharmacologique de la famille des Cornacées (groupe des Cornales.). Thesis. Lille, 1924. P. 221 p.
- Kolalite M.R., Oskolski A.A., Richter H.G., Schmitt U. Bark

- anatomy and intercellular canals in the stem of *Delarobia paradoxa* (Araliaceae) // IAWA J. 2003. Vol. 24. P. 139–154.
- Kotina E., Oskolski A.A. Survey of the bark anatomy of Araliaceae and selected related taxa // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128, N 3–4. P. 455–490.
- Kårehed J. Multiple origin of the tropical forest tree family Icaciaceae // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88, N 12. P. 2259–2274.
- Kårehed J. The family Pennantiaceae and its relationships to Apiales // Bot. J. Linnean Soc. 2003. Vol. 141, N 1. P. 1–24.
- Lemesle R. Contribution à l'étude structurale des ombellifères xérophiles // Ann. Sci. Nat. Botanique. 1926. Sér. 10. P. 1–138.
- Metcalf C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 2. Oxford, 1950. P. 750–1500.
- Nilova M., Oskolski A.A. Comparative bark anatomy of *Bursaria*, *Hymenosporum* and *Pittosporum* (Pittosporaceae) // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128, N 3–4. P. 491–500.
- Oskolski A.A., Rossouw A.S., van Wyk B.-E. Wood and bark anatomy of *Steganotaenia* and *Polemanniopsis* (tribe Steganotaenieae, Apiaceae) with notes on phylogenetic implications // Bot. J. Linnean Soc. 2010. Vol. 163, N 1. P. 55–69.
- Oskolski A.A., van Wyk B.-E. Wood and bark anatomy of *Centella*: scalariform perforation plates support an affinity with the subfamily Mackinlayoideae (Apiaceae) // Plant Syst. Evol. 2010. Vol. 289, N. 3–4. P. 127–135.
- Philipson W.R. *Griselinia* Forst. fil.: anomaly or link // New Zealand. J. Bot. 1967. Vol. 5. P.134–165.
- Philipson W.R., Stone B.C. The systematic position of *Aralidium* Miq. - A multidisciplinary study. 1. Introduction and floral and general anatomy // Taxon. 1980. Vol. 29. P. 391–403.
- Platt K.A., Thomson W.W. Idioblast oil cells of avocado: distribution, isolation, ultrastructure, histochemistry and biochemistry // Int. J. Plant Sci. 1992. Vol. 153, N 3. P. 301–310.
- Plunkett G.M., Chandler G.T., Lowry P.P., Pinney S.M., Sprenkle T.S. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // South African J. Bot. 2004. Vol. 70, N 3. P. 371–381.
- Roth I. Structural patterns of tropical barks. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1981. 609 S.
- Sertorius A. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Cornaceae // Bull. herb. Boiss. 1893. Vol. 1. S. 469–639
- Stevens P.F. Angiosperm Phylogeny Website (2001-2011). Version 9, June 2008 <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (электронный ресурс).
- Takhtajan A.L. Diversity and Classification of Flowering Plants. N.Y., 1997. 643 p.
- Van Tieghem M.P. 1884: Sur la structure et les affinités des Pittisporées // Bull. Soc. Bot. France. 1884. Vol. 31. P. 383–385.
- Viguié R. Recherches botaniques sur la classification des Araliacées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1906. Sér. 9, Vol. 4. P. 1–210.
- Zahur M.S. Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families // Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 1959. Vol. 358. P. 1–160.

Поступила в редакцию 12.06.11

## COMPARATIVE BARK ANATOMY OF THE FAMILIES PENNANTIACEAE AND GRISELINIACEAE (APIALES)

M.V.Nilova, A.A.Oskolski

Anatomical structure of cortex, secondary phloem and periderm in *Griselinia* (Griselinaceae) и *Pennantia* (Pennantiaceae) has been examined. The genera under study belong to two basal lineages which were early diverged from the large clade comprising Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae, Pittosporaceae (Apiineae, Apiales). These genera are distinctive from each other by the type and localization of crystaliferous cells in their barks. In the cortex of *Pennantia*, the cells containing prismatic crystals are localized between the groups of primary phloem fibres; this condition was not recorded elsewhere in Apiales. No secretory calans and cavities were found in bark of the taxa under study. The cortical parenchyma cells in *Pennantia* contain, however, numerous lipidic droplets that is suggested as an initial stage of evolution of the secretory system in bark that is shared by all Apiineae members.

**Key words:** *Griselinia*, Griselinaceae, *Pennantia*, Pennantiaceae, Apiales, bark anatomy, secondary phloem, periderm.

**Сведения об авторах:** Нилова Майя Владимировна – науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (nilova\_maja@mail.ru); Оскольский Алексей Асафьевич – вед. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, докт. биол. наук (aoskolski@gmail.com).