

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

На правах рукописи

НУРАЛИЕВ Максим Сергеевич

**МОРФОЛОГИЯ, РАЗВИТИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКОВ И СОЦВЕТИЙ
В АЗИАТСКОЙ ГРУППЕ РОДА *SCHEFFLERA* S.L. (ARALIACEAE)**

03.02.01 – ботаника

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва
2012

Работа выполнена на кафедре высших растений биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук
Д.Д. Соколов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор **И.И. Шамров**
кандидат биологических наук,
доцент **Е.Ю. Ембатурова**

Ведущая организация: Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина
Российской Академии Наук (Москва)

Защита состоится **7 декабря 2012 г.** в 15 часов 30 минут на заседании
диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном
университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва,
Ленинские горы 1, стр. 12, МГУ, Биологический факультет, ауд. 389;
тел./факс (495) 939-18-27.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического
факультета Московского государственного университета имени М.В.
Ломоносова

Автореферат разослан «26» октября 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



М.А. Гусаковская

Актуальность темы. Семейство Araliaceae, относимое к порядку Apiales (Cronquist, 1981; APG III, 2009; Takhtajan, 2009), - одна из групп высших двудольных растений, рассмотрение которой важно для понимания общих закономерностей эволюции и регуляции морфогенеза цветка покрытосеменных растений. За время изучения семейства Araliaceae взгляды на исходное для него (и для близкородственного семейства Apiaceae) строение цветка менялись с одного полярного представления на противоположное (Harms, 1898; Li, 1942; Eyde, Tseng, 1971; Грушвицкий, Скворцова, 1973; Cronquist, 1981; Tseng, Hoo, 1982), параллельно пересматривалось и внутреннее таксономическое подразделение семейства. Причиной этого является необычно высокое варьирование числа органов в цветке, сравнимое по размаху с таковым в базальных группах покрытосеменных (Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971). К настоящему моменту установилось представление о вторичном возникновении полимерных цветков в пределах Araliaceae (Eyde, Tseng, 1971; Plunkett et al., 2005), однако вопрос о конкретных сценариях эволюционных преобразований и о числе переходов от одного плана строения цветка к другому остается открытым. Азиатская группа видов рода *Schefflera* является одной из наиболее разнообразных по строению цветка в пределах семейства. Кроме того, современные исследования, включая молекулярно-филогенетические (Plunkett et al., 2004, 2005; Frodin et al., 2010), показали несостоятельность традиционных систем рода *Schefflera* (например, Harms, 1898; Vigui r, 1906, 1909, 1923; Hoo, Tseng, 1965; Shang, 1984; Грушвицкий и др., 1985), что делает актуальным уточнение родственных связей между видами рода, выделение монофилетических групп и их морфологическое описание. Особым вопросом, напрямую связанным со строением цветка, являются особенности репродуктивной биологии представителей Araliaceae, которые изучены к настоящему моменту лишь у отдельных видов (Schlessman et al., 1990; Pei et al., 2011). Принимая во внимание вариабельность многих признаков строения цветка в семействе, можно ожидать также высокое разнообразие экологических связей и механизмов опыления, тем более что большинство видов семейства встречаются исключительно в тропиках (Frodin, Govaerts, 2004).

Цели и задачи исследования. Цель работ - анализ корреляций между общим планом строения цветка, характером его морфогенеза и васкулатуры, выявление направлений эволюционных преобразований цветков и соцветий в азиатской группе видов рода *Schefflera* s.l., включая *Tupidanthus calyptratus*, а также поиск таксономически значимых для этой группы морфологических признаков. Поскольку полимерные цветки встречаются в нескольких группах аралиевых, для сравнения были привлечены два представителя из других групп семейства. Были поставлены следующие задачи: изучение разнообразия внешнего строения цветка рассматриваемых видов, включая их мерность, тип симметрии и особенности морфогенеза; реконструкция васкулярной системы цветка и сопоставление ее плана строения с общей архитектурой цветка; анализ строения и ритмики развития синфлоресценций;

выдвижение гипотез о типах репродуктивной биологии изученных видов на основе доступных структурных особенностей; проведение молекулярно-филогенетического анализа, включающего исследованные анатомо-морфологическими методами виды; выявление на основании оригинальных и литературных данных особенностей структуры и морфогенеза цветка, позволяющих делать выводы об эволюционной близости/удаленности друг от друга исследуемых видов, а также позволяющих составить морфологические характеристики монофилетических групп в пределах азиатских видов рода *Schefflera* s.l.

Научная новизна. Впервые получены детальные сведения об анатомическом строении (включая проводящую систему) и ходе морфогенеза цветков представителей группы азиатских видов рода *Schefflera*. Выявлено необычно высокое для группы такого ранга разнообразие васкулатуры цветка; показано, что значительная вариация васкулатуры наблюдается даже среди представителей с одинаковым общим планом строения цветка. Впервые показана полная утрата индивидуальности лепестков и чашелистиков в полимерных цветках *Tupidanthus calyptratus* и родственных видов. Обоснованы представления о многократной эволюционной утрате иннервации семязачатков вентральными пучками плодолистиков в порядке *Apiales*.

Существенно расширены сведения о соотношении числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках видов этой группы, что наряду с данными по другим признакам позволило выдвинуть гипотезу о переходе от энтомофилии к хироптерофилии в одной из линий эволюции группы.

Впервые включены в молекулярно-филогенетический анализ семь видов группы, в том числе обладающие важными для понимания морфологической эволюции в группе признаками строения цветка. На основании изучения комплекса морфологических признаков и данных молекулярной филогенетики подтверждена искусственность всех имеющихся на данный момент систем изученной группы видов.

Показано, что подавляющее большинство морфологических признаков цветков и соцветий и некоторых признаков вегетативных органов обладают высоким уровнем гомоплазии, и потому по отдельности они не могут быть использованы для разбиения группы на монофилетические подгруппы. Впервые предложена гипотеза о происхождении видов изученной группы с элементарным соцветием – кистью от предковых форм с зонтиком, что является редким направлением эволюции для покрытосеменных в целом.

Теоретическая и практическая ценность работы. Поскольку разнообразие строения цветка в семействе *Araliaceae*, и в частности в изученной группе видов, сопоставимо с разнообразием плана строения цветка высших двудольных в целом, полученные сведения о возможных эволюционных преобразованиях цветка азиатских видов рода *Schefflera* могут быть полезны при изучении эволюции цветка в других таксонах. Различные эволюционные преобразования цветка в семействе *Araliaceae*, а также некоторые обнаруженные тератологические формы обнаруживают

сходство с ключевыми особенностями фенотипического проявления мутантов по генам флорального морфогенеза, известных для *Arabidopsis*. Это делает данное семейство потенциальной моделью для проверки закономерностей регуляции флорального морфогенеза, показанных на классическом объекте молекулярной генетики.

Результаты нашего изучения *Tupidanthus calyptratus* и других представителей семейства используются в ряде исследований обобщающего и сравнительного характера (например, Jabbour et al., 2008; Prenner, 2011; Prenner et al., 2008, 2009, 2011; Rudall, 2010; Endress, 2010, 2011, Wanntorp et al., 2011; Endress, Matthews, 2012). Сравнение с нашими данными оказалось важным для морфологической интерпретации репродуктивных структур в порядке Pandanales, в том числе инвертированных цветков *Lacandonia* (Rudall, 2008).

Данные по изученным нами структурным признакам будут важны для составления морфологических характеристик монофилетических групп, выделение которых в качестве таксонов ожидается при ревизии полифилетического рода *Schefflera*.

Многие азиатские виды рода *Schefflera* (например, *S. actinophylla*, *S. arboricola*, *S. heptaphylla*) и *Tupidanthus calyptratus* являются декоративными, вследствие чего полученные нами сведения относительно репродуктивной биологии этих видов являются потенциально ценными для развития методик культивирования этих растений. Результаты наших исследований биологии представителей рода *Schefflera*, проведенных в их естественных местообитаниях в Северном Вьетнаме, представляют интерес в связи с быстрым сведением лесов в данном регионе; они могут быть полезны при разработке стратегий восстановления лесов на нарушенных территориях.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на XI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2007» (Москва, 2007), на 6 и 7 Международных симпозиумах по порядку Apiales (Москва, 2008; Сидней, 2011), на Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» в рамках Съезда Русского Ботанического Общества (Петрозаводск, 2008), на VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (Москва, 2009), на XII Московском совещании по филогении растений, посвящённом 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана (Москва, 2010), на 3 и 4 конференциях Европейского общества по эволюционной биологии развития (Париж, 2010; Лиссабон, 2012), на 2-м симпозиуме по флоре Камбоджи, Лаоса и Вьетнама (Ханой, 2010), на XVIII Международном Ботаническом Конгрессе (Мельбурн, 2011), на Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной памяти профессора А.П. Меликяна (Москва, 2011), на международном симпозиуме "Восточноазиатская флора и ее роль в формировании мировой растительности" (Владивосток, 2012). Диссертация

апробирована на заседании кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова 25 мая 2012 г.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 461 работу, в т.ч. 368 на иностранных языках. Общий объем диссертации – 450 страниц (основной текст – 308 страниц, приложение – 142 страницы). Диссертация включает 123 рисунка.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ, из них 5 – статьи на русском и английском языках в рецензируемых журналах, в журналах, рекомендованных ВАК – 4.

Содержание работы

Глава 1. Обзор литературы

Глава начинается с обзора основных систем покрытосеменных растений и положения, занимаемого в них семейством *Araliaceae*. За ним следует раздел, посвященный истории изучения рода *Schefflera* с момента его описания до современных представлений о его полифилии и о монофилии группы азиатских видов; обсуждается и сравнивается принимаемый различными авторами объем рода, его морфологическая характеристика и внутреннее таксономическое подразделение. Затем приводится обзор наиболее важных имеющихся в литературе сведений относительно морфологии, васкулярной анатомии и морфогенеза цветка *Araliaceae*; проводится сравнение существовавших взглядов на эволюцию признаков цветка в семействе. Отдельно размещены все обнаруженные нами описания васкулярной системы цветка представителей порядка *Apiales*; по этим описаниям построены единообразные наглядные трехмерные реконструкции; сделаны первичные обобщения о разнообразии и эволюции васкулатуры цветка в этой группе, установлены недостаточно изученные таксоны, потенциально важные для понимания эволюции цветка в семействе, что определяет выбор объектов данного исследования. Следующий раздел содержит анализ теоретических основ и практики использования васкулатуры цветка для решения вопросов сравнительной морфологии, систематики и филогенетики покрытосеменных растений; в нем обсуждаются различные взгляды на границы применимости признаков васкулатуры, приводятся соответствующие примеры; проводится сопоставление традиционных взглядов на строение и развитие проводящих пучков и результатов современных физиологических и молекулярных исследований. В конце главы перечисляются все изученные в работе виды, дается краткая информация об их морфологии, жизненной форме, географическом распространении и *locus classicus*.

Глава 2. Материал и методика

Основным методом работы был сравнительно-морфологический. Для изучения выбрали ряд видов из азиатской группы рода *Schefflera*, наиболее полно отражающий разнообразие строения цветка в этой группе. Всего исследовано 19 видов семейства *Araliaceae*. Морфология и васкулатура

цветка изучены у 11 видов, флоральный морфогенез – у 14 видов, строение побеговых систем и синфлоресценций – у 9 видов, соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков – у 5 видов. В число выбранных видов входят *Schefflera subintegra*, *Tupidanthus calyptratus* и другие виды с полимерными цветками, являющиеся ключевыми в решении вопросов об эволюции группы и не подвергавшиеся детальному изучению до появления данной работы. Кроме того, были дополнительно изучены виды *Osmoxylon insidiator* и *Polyscias waialealae*, обладающие полимерными цветками и относящиеся к другим группам родства в пределах семейства; эти виды являются важными для сравнения с видами рода *Schefflera*.

Анатомическое строение цветков и соцветий изучали на постоянных препаратах серий продольных и поперечных микротомных срезов с использованием светового микроскопа. Развивающиеся соцветия и цветки изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа. Также были изучены коллекции гербариев MW, LE и HN, а также K (K – по фотографиям). Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветке оценивали путем прямого подсчета пыльцы в одной из тек пыльника цветка. Анализ строения побеговых систем и синфлоресценций производили на живом материале на месте произрастания растений либо в камеральных условиях непосредственно после сбора, поскольку крупные размеры структур затрудняют их хранение и транспортировку в пригодном для такого изучения виде. Нами было предпринято наблюдение за живыми растениями в естественной среде обитания в северном Вьетнаме в ходе экспедиций Российско-Вьетнамского Тропического Центра, в южном Лаосе и северном, северо-восточном и южном Таиланде, а также за растениями, культивируемыми в Сиднейском ботаническом саду.

В ходе молекулярно-филогенетического исследования, проведенного по стандартной методике на базе лаборатории геносистематики высших растений НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ имени М.В. Ломоносова, получены последовательности ДНК 28 образцов, относящихся к 11 видам. Остальные последовательности, используемые при построении молекулярно-филогенетического дерева, взяты из базы данных GenBank. Всего в анализ включено 58 образцов, относящихся к 30 видам.

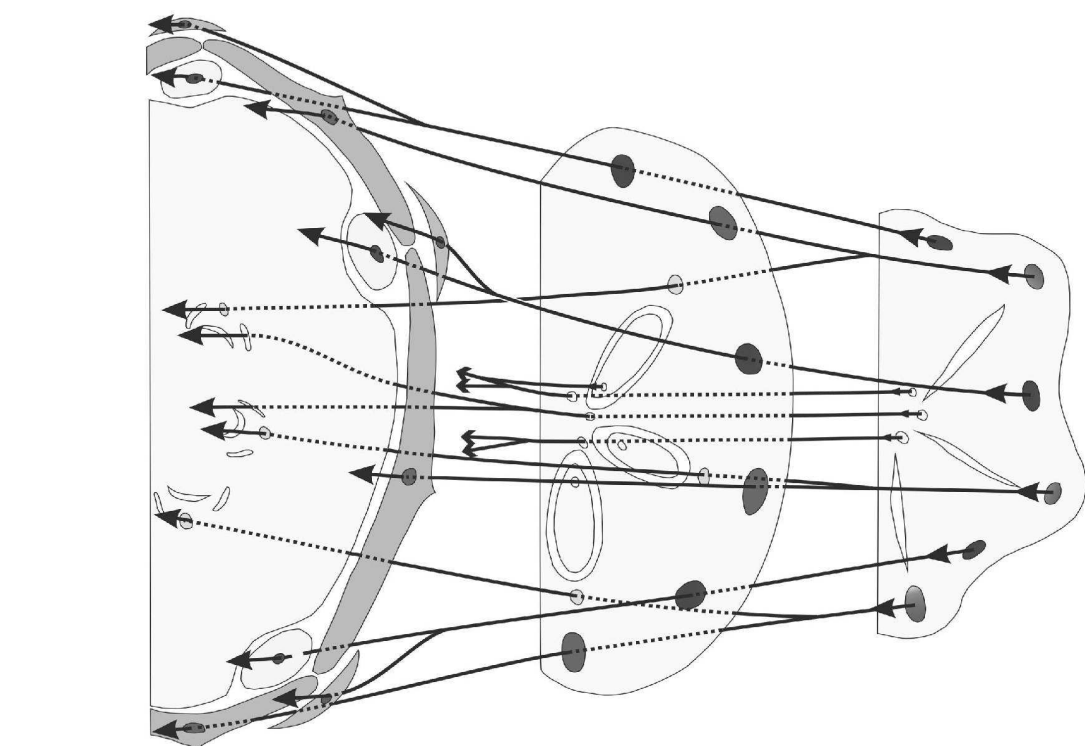
Глава 3. Результаты

Молекулярно-филогенетическое исследование. Полученные нами данные поддерживают монофилетичность Asian *Schefflera* Clade и ее разбиение на две субклады (Plunkett et al., 2005). В Субкладу 2 входит традиционно выделяемый в отдельный род *Tupidanthus calyptratus*. Сестринской к нему группой является клада, включающая два морфологически сходных между собой вида, из которых нами анатомически и в отношении морфогенеза цветка был изучен вид *S. subintegra*.

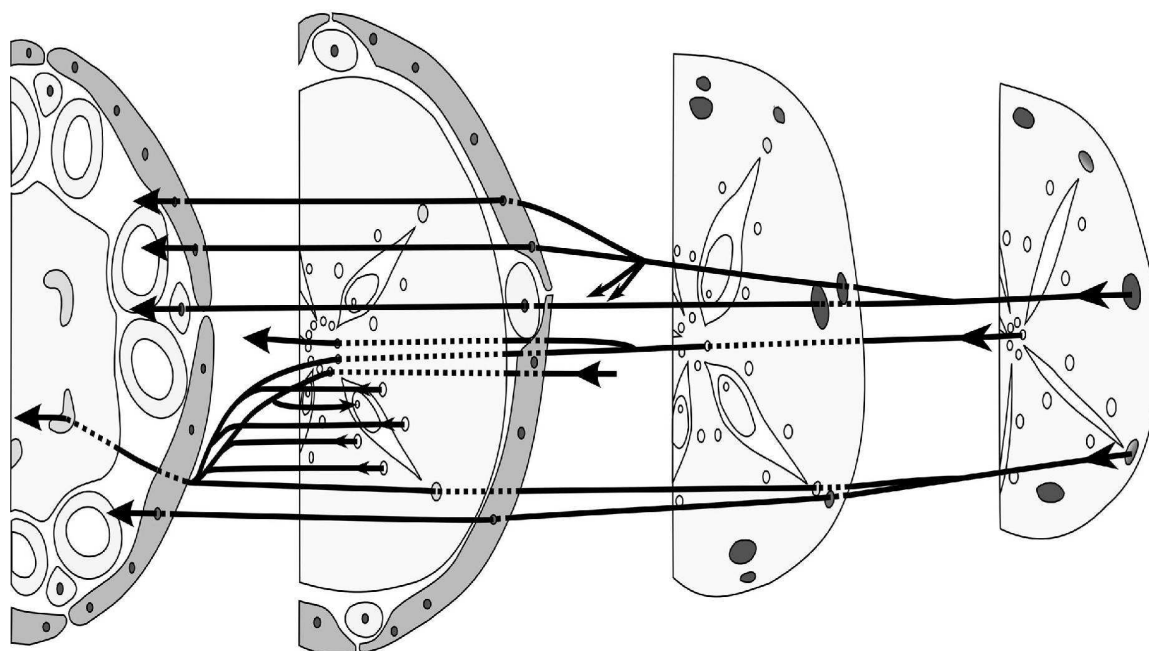
Общий план строения цветка. У всех изученных видов цветки четырехкруговой, гинецей ценокарпный, с полунижней завязью. Остальные признаки являются переменными. Большая часть видов (*S. delavayi*, *S. membranifolia*, *S. hypoleucoides*, *S. incisa*, *S. leucantha*, *S. venulosa*,

S. arboricola, *S. bractescens*) имеет полностью пентамерные радиальносимметричные цветки со сростнолистной чашечкой и венчиком без конгенитального срастания между лепестками. *S. heptaphylla* и *S. brevipedicellata* отличаются от перечисленных выше видов слабо полимерным гинецеем (соответственно из 6-9 и 10-15 плодолистиков), симметрия которого в симпликатной зоне часто отклоняется от радиальной. Цветки *S. actinophylla* 12-мерные, за исключением чашечки, которая представлена только очень короткой трубкой без свободных долей, что не позволяет установить число чашелистиков; цветок обычно бисимметричный из-за двурядного расположения вентральных частей плодолистиков в симпликатной зоне гинецея и сходного расположения лепестков при их смыкании в бутоне. Цветки *S. subintegra* полимерные (мерность андроцея и гинецея колеблется от $A_{19}G_{15}$ до $A_{39}G_{33}$), чашечка представлена только очень короткой трубкой, венчик формирует калиптру, опадающую как единое целое при распускании цветка. Калиптра представляет собой трубку венчика, не имеет заметных свободных долей лепестков, и установить мерность венчика, как и чашечки, не удастся. Цветок строго бисимметричный, поскольку плодолистики располагаются (при взгляде сверху и на поперечных срезах) вдоль линии как в симпликатной, так и в синасцидиатной зонах; вдоль той же плоскости располагается линия постгенитального замыкания калиптры. Цветок *Tupidanthus calyptratus* по многим признакам похож на цветок *S. subintegra*; он отличается существенно более высокой мерностью (число тычинок и плодолистиков варьирует от нескольких десятков до 200), кроме того, линия, вдоль которой располагаются плодолистики, у этого вида ветвится (что можно также описать как складчатость цветоноса), и в зависимости от характера ее ветвления цветок формально можно описать как би-, моно- или асимметричный. Фертильный цветок *Osmoxylon insidiator* (который не относится к Asian *Schefflera* Clade) по плану строения также напоминает *S. subintegra*; он слегка отличается мерностью ($A_{13}G_{15}$ - $A_{26}G_{25}$), а трубка венчика не замыкается в калиптру. Цветок *Polyscias waialealae* полисимметричный, тетрациклический, чашечка представлена мощной трубкой без четко выраженных свободных долей, венчик из 6-7 свободных лепестков, тычинок 28-46, плодолистиков 5-7.

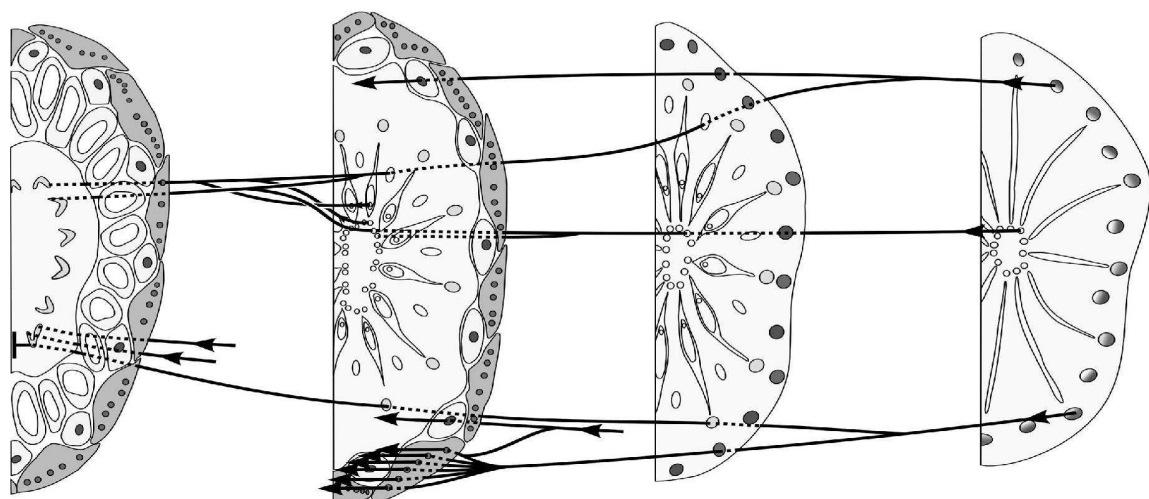
Васкулатура цветка (рис. 1). Вascularная система цветка всех изученных видов со строго пентамерными цветками укладывается в единый принципиальный план. Из цветоножки в цветок входят два основных круга пучков. Внутренний круг состоит из пяти гетерокарпеллятных вентральных пучков плодолистиков, которые выше разделяются на парные пучки, дают ответвления в семязачатки и сливаются с дорзальными пучками. Внешний круг состоит из десяти пучков. Пять из них, лежащие на радиусах гнезд завязи, ветвятся на дорзальные пучки плодолистиков и медианные пучки лепестков. Остальные пять, лежащие между гнездами, становятся пучками тычинок. В пределах данной схемы нами выявлено следующее разнообразие. У *S. delavayi* каждый чашелистик иннервирован одним пучком, который в стенке завязи объединен с пучком тычинки. У *S. hypoleucoides* имеется



Schefflera delavayi



Schefflera incisa



Schefflera actinophylla

Рисунок 1. Трехмерные реконструкции васкулатуры цветков азиатских видов рода *Schefflera*.

дополнительный круг пучков - парные латеральные пучки плодолистиков, которые появляются в цветке независимо и в верхней части сливаются с вентральными и дорзальными пучками; медианный пучок лепестка ветвится выше входа в лепесток из цветоложа с образованием четырех латеральных пучков. У *S. incisa* имеются два круга латеральных пучков плодолистиков; каждый лепесток имеет по четыре латеральных пучка, которые входят в него независимо от медианного и в стенке завязи объединены попарно с двумя соседними пучками тычинок. У *S. venulosa* в лепестке имеются входящие в него независимо два латеральных пучка, причем у обоеполых цветков они берут начало от кольцевого анастомоза, соединяющего пучки тычинок и медианные пучки лепестков, а у функционально женского они появляются при бифуркации пучков, располагающихся на месте пучков андроеца, но не заходящих в стаминодии. Кроме того, у обоеполых цветков вентральные пучки короткие и слепо обрываются, а семязачатки иннервируются от латеральных пучков плодолистиков.

Остальные виды, имеющие более или менее выраженную полимерию в цветке, обладают следующими особенностями (помимо связанного с полимерией кратно увеличенного числа пучков). У *S. heptaphylla* число вентральных и дорзальных пучков плодолистиков меньше, чем число плодолистиков (которое у этого вида не равно числу элементов других кругов). У *S. actinophylla* вентральные пучки объединены гомокарпеллярно; в гинецее имеется один круг парных латеральных пучков, которые на большем протяжении слиты гетерокарпеллярно, а в цветок входят объединенными с пучками тычинок. У *S. subintegra* васкулярная система цветка имеет высокую степень неупорядоченности. Чашечка не васкуляризована. В калиптру входит круг равномерно расположенных мелких пучков, число которых в несколько раз превышает число тычинок. В каждую тычиночную нить входит три пучка. В гинецее имеются гомокарпеллярные вентральные, непарные латеральные и одиночные дорзальные пучки. В стенке завязи пучки тычинок и венчика хаотично объединены друг с другом. У *Tupidanthus calyptratus* васкулатура цветка напоминает таковую *S. subintegra*, но еще более неупорядочена и содержит много анастомозов. Пучки с трудом поддаются разделению на круги. Вентральные пучки плодолистиков чаще занимают положение гетерокарпеллярных, но нередко объединяются в более сложные группы. Дорзальные пучки обычно бифуркируют. У фертильного цветка *Osmoxylon insidiator* чашечка не васкуляризована. Венчик иннервируется одним кругом пучков, которые по числу в два раза превосходят число тычинок, при этом мелкие пучки (расположенные на радиусах тычинок) чередуются с более крупными, что позволяет предположить изомерию венчика и андроеца. В стенке завязи пучки венчика и тычинок довольно хаотично объединены друг с другом. У *Polyscias waialealae* массивная трубка чашечки иннервирована примерно 20-ю равномерно расположенными пучками. Каждый лепесток имеет по пять пучков, которые входят в него независимо. Пучки чашечки, лепестков и многочисленных тычинок в стенке завязи объединены в единый круг пучков.

Флоральный морфогенез. У всех изученных видов заложение элементов цветка происходит строго акропетально. Заложение чашелистиков часто происходит асинхронно, без устойчивого порядка, в каждом из остальных кругов элементы появляются одновременно. У видов с выраженными свободными долями чашелистиков они появляются раньше трубки чашечки, т.е. имеет место позднее конгенитальное срастание чашелистиков. В гинецее первой появляется синасцидиатная зона, что выглядит как отдельные ямки, соответствующие гнездам завязи, позднее над ней вырастает симпликатная зона, в которой затем происходит постгенитальное срастание вентральных краев плодолистиков.

Развитие калиптровидного венчика у *S. subintegra* и *Tupidanthus calyptratus* начинается с появления на цветоложе непрерывного кольцевого примордия, и отдельные примордии лепестков не выявляются ни на этой, ни на последующих стадиях морфогенеза, т.е. имеет место полное конгенитальное срастание лепестков. Развивающаяся из кольцевого примордия трубка венчика заворачивается вовнутрь вследствие более интенсивного роста ее абаксиальной поверхности, и ее морфологически дистальный край оказывается прижатым к гинецею. Позже происходит постгенитальное срастание примыкающих друг к другу абаксиальных поверхностей трубки; сверху область срастания замыкается при помощи многоклеточных булавовидных волосков.

У видов со слабо полимерным гинецеем (6-15 плодолистиков – *S. heptaphylla*, *S. brevipedicellata*, *S. actinophylla*) цветок на ранних стадиях морфогенеза имеет радиальносимметричное строение, и при появлении синасцидиатной зоны гинецея плодолистники располагаются радиально. При развитии симпликатной зоны радиальная симметрия цветка нарушается из-за того, что вентральные края плодолистиков при их постгенитальном срастании не встречаются в центре цветка, а обнаруживают тенденцию расположиться вдоль плоскости. У *S. subintegra* и *Tupidanthus calyptratus*, имеющих высокополимерный гинецей, с самого начала развития цветок имеет нерадиальное строение (чаще всего бисимметричное): форма цветоложа овальная, и гнезда завязи в синасцидиатной зоне появляются расположенными вдоль линии; изменения типа симметрии цветка в морфогенезе в этом случае не происходит.

Строение побеговых систем и синфлоресценций. Все изученные виды рода *Schefflera* имеют побеговые системы, которые описываются архитектурными моделями Leewenberg и Chamberlain (Halle et al., 1978), т.е. являются одноствольными поликарпиками с симподиальным нарастанием, при котором под терминальным соцветием образуется один либо несколько равнозначных побегов замещения.

У большинства видов терминальное соцветие начинает функционировать до или одновременно с началом роста побегов замещения. В отличие от них, у *S. brevipedicellata*, *S. subintegra* и *Tupidanthus calyptratus* за время развития соцветия успевают сформироваться побеги нескольких

последующих порядков, и ко времени цветения соцветие смещается в псевдолатеральное положение.

По строению синфлоресценций изученные нами виды четко разбиваются на две группы. Синфлоресценции видов первой группы (*S. macrophylla*, *S. membranifolia*, *S. fantsipanensis*, *S. hypoleucoides*) представляют собой метелку из элементарных соцветий, которая характеризуется наличием терминальных элементарных соцветий и включает цветки на осях от 2-го до 4-го порядков. Виды второй группы (*S. brevipedicellata*, *S. leucantha*, *S. pauciflora*, *S. subintegra*, *T. calyptratus*) обладают синфлоресценциями – сложными кистями из элементарных соцветий, которые не несут терминальных элементарных соцветий и цветки которых расположены только на осях 4-го порядка. Элементарные соцветия у видов первой группы представлены зонтиками и кистями, у второй – только зонтиками. У тех из видов первой группы, элементарные соцветия которых представлены зонтиками (*S. macrophylla*, *S. membranifolia*, *S. hypoleucoides*), оси некоторых «зонтиков» несут от одного до четырех одиночных цветков, отделенных от собственно зонтика удлинненными междоузлиями. Наши морфологические данные и данные по ритмике распускания цветков говорят о том, что эти одиночные цветки не являются редуцированными одноцветковыми зонтиками следующего порядка ветвления.

Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков. Виды с пентамерными цветками (*S. hypoleucoides* и *S. leucantha*), а также *S. actinophylla*, обладающий 12-мерным цветком, имеют сходные отношения числа пыльцевых зерен и семязачатков, не превышающие 14500. У *S. subintegra*, мерность андроеца и гинецея которого варьирует у изученных цветков от $A_{26}G_{19}$ до $A_{35}G_{24}$, соотношение является наиболее высоким из пяти изученных видов (более 45000). У *T. calyptratus*, цветки которого имеют наибольшую мерность (в данной части исследования от $A_{72}G_{76}$ до $A_{103}G_{97}$), соотношение является промежуточным между видами с пента- и олигомерными цветками и *S. subintegra*.

Глава 4. Обсуждение результатов

Изучение васкулатуры цветка показало ее высокое разнообразие в такой группе близко родственных видов, как Asian *Schefflera* Clade. Наиболее варьируемыми являются иннервация венчика и система вентральных пучков гинецея. Поскольку васкулярная система представляет собой структурно и функционально непрерывную сеть, ее затруднительно подразделять на отдельные признаки, что ограничивает возможности ее использования в филогенетическом анализе и при морфологическом описании клад. Однако рассмотрение васкулярной системы как единого целого позволяет выявить интересные закономерности ее организации и развития. (1) В расположении проводящих пучков в цветоложе и стенке нижней завязи выявляется тенденция к их объединению, причем объединяются в подавляющем большинстве случаев пучки, расположенные на одном радиусе, вне зависимости от типа органов, которые они иннервируют. (2) Увеличение мерности цветка или его отдельных кругов ведет к увеличению числа пучков

и их неупорядоченному расположению. Неупорядоченность расположения пучков и наличие многочисленных анастомозов могут быть связаны с очень небольшими угловыми расстояниями между соседними элементами в полимерных кругах. Кроме того, непрерывная васкулярная сеть в венчике *S. subintegra* и *T. calyptratus*, вероятно, развивается в результате отсутствия сайтов разметки отдельных лепестков, которые могли бы выступить как организующие центры для более упорядоченного расположения крупных пучков в калиптре. (3) Иннервация элементов цветка коррелирует с их размерами, что проявляется в наличии пучков чашечки у видов с крупными чашелистиками, числе пучков тычинок и лепестков, наличии и числе латеральных пучков плодолистиков.

Для семейства *Araliaceae* характерна радиальная симметрия цветка; отклонения от нее в данном семействе происходят при необходимости расположить большое число элементов в одном круге и не связаны напрямую с взаимодействием цветка с опылителем. При расположении плодолистиков необходимым условием является контакт вентральных краев для формирования внутреннего компитума, при расположении лепестков - их смыкание в бутоне. По нашим данным, при наличии менее 15 плодолистиков в полимерном гинецее их расположение в один круг на цветоложе не затруднено, но осложнения возникают при постгенитальном срастании вентральных краев, поэтому отклонения от радиальной симметрии у таких цветков возникают на поздних стадиях развития и у дефинитивных цветков заметны только в симпликатной зоне гинецея. При более высокой мерности гинецея правильное круговое расположение примордиев плодолистиков на цветоложе оказывается невозможным в рамках его доступного диаметра, и их компактизация достигается путем расположения в два ряда вдоль плоскости, а при особо высокой мерности - вдоль фигуры более сложной формы. Двурядное расположение (точнее, расположение в виде вытянутого эллипса) многочисленных элементов самого внутреннего круга цветка встречается достаточно часто у покрытосеменных и, видимо, является эффективным способом экономии пространства на цветоложе.

Необычно высокая для группы *Asteridae* вариабельность плана строения и васкулатуры цветка, выявленная в семействе *Araliaceae*, сравнивается в данном разделе с таковой у группы *Magnoliidae*, для которой такая вариабельность объясняется базальным положением в филогении покрытосеменных, что согласуется с критерием морфологического разнообразия (Мамкаев, 1966, 1968, 1979). При сопоставимом размахе изменчивости отдельных признаков в обеих группах семейство *Araliaceae* отличается от группы *Magnoliidae* тем, что признаки в большей мере скоррелированы друг с другом и встречаются лишь в определенных сочетаниях, т.е. строение цветка у *Araliaceae* описывается менее заполненным пространством логических возможностей. Отсутствие отклонений от ценокарпного моноциклического гинецея у *Araliaceae* связано с высокой синорганизацией его частей, в частности - с формированием внутреннего компитума. Принципиальных различий в васкулатуре тычинок и

плодолистиков у представителей семейства Araliaceae и подкласса Magnoliaceae не обнаружено; все выявленные варианты васкуляризации этих органов объясняются общей морфологией цветков и особенностями их морфогенеза.

Разнообразие ритмики развития побегов и соцветий у азиатских видов рода *Schefflera*, а именно наличие терминальных и псевдолатеральных соцветий, является существенным как с морфологической, так и с экологической точки зрения. Эти важные особенности не учитываются в общепринятой классификации архитектурных моделей тропических деревьев (Halle et al., 1978), хотя, очевидно, имеют к ним прямое отношение. Исходным для Asian *Schefflera* Clade типом синфлоресценции, вероятнее всего, следует считать метелку из зонтиков. По нашим данным, в эволюции группы дважды имела место редукция терминальных зонтиков, что привело к появлению двойной кисти из зонтиков. Также в пределах одной из субклад Asian *Schefflera* Clade метелка из зонтиков сменилась метелкой из кистей, что могло произойти вследствие замещения каждого зонтика отдельным цветком (с редукцией терминального зонтика), либо путем удлинения оси зонтика.

Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков у всех изученных видов достаточно высокое, чтобы предполагать для них ксеногамию (Cruden, 1977, 2000). Сопоставление морфологии цветков и соцветий и жизненной формы *S. hypoleucoides* и *S. leucantha* с детально изученным видом *S. heptaphylla* (Pei et al., 2011) показывает, что для них наиболее вероятна энтомофилия. *S. actinophylla* опыляется нектароядными птицами и, возможно, рукокрылыми (Brown, Hopkins, 1995; Franklin, 2003). К настоящему моменту нет прямых наблюдений процесса опыления цветков у *S. subintegra* и *T. calyptratus*, однако D. Frodin предположил, что высокое число тычинок и плодолистиков в цветке *T. calyptratus* связано с хироптерофилией и хироптеро- или орнитохорией (см. Philipson, 1979). Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в целом не скоррелировано с типом переносчика пыльцы (Cruden, 2000). Хотя цветки *S. subintegra* и *T. calyptratus* выделяют нектар, не исключено, что летучие мыши, их предполагаемые опылители, также питаются пыльцой или целыми фрагментами крупных сочных цветков, что, как известно, ведет к повышению соотношения числа пыльцевых зерен и семязачатков. Поскольку летучие мыши посещают только вынесенные за пределы листвы соцветия, наличие псевдолатеральных соцветий у этих видов можно рассматривать как одно из проявлений хироптерофильного синдрома. Кроме того, популяции *S. subintegra* и *T. calyptratus*, в отличие от остальных видов Asian *Schefflera* Clade, имеют низкую плотность и растянутые сроки цветения, что соответствует характеристикам летучих мышей, известных как надежные опылители, способные преодолевать большие расстояния. С другой стороны, увеличение продуктивности пыльников, также как и увеличение числа тычинок в цветке, может быть связано с низким числом цветков в соцветиях этих видов. Тогда эти особенности являются способами достижения необходимой общей пыльцевой продуктивности и не связаны напрямую с

типом переносчика пыльцы. Такая гипотеза объясняет также более высокое содержание пыльцы в пыльниках *S. subintegra*, чем у *T. calyptratus*, поскольку у первого вида мерность андроеца заметно ниже.

Сестринское положение клады, включающей *S. subintegra*, и *T. calyptratus* на нашем молекулярно-филогенетическом дереве хорошо согласуется с особенностями морфологии, васкулярной анатомии и морфогенеза цветка и строения и положения синфлоресценций. Это позволяет очертить комплекс синапоморфий клады (*S. subintegra* + *S. angkae*) + *T. calyptratus*, некоторые из которых, однако, не являются уникальными в пределах Asian *Schefflera* Clade. Так, полимерные цветки в эволюции группы Asian *Schefflera* Clade возникали как минимум три раза: в кладах (*S. subintegra* + *S. angkae*) + *T. calyptratus*, *S. actinophylla* и *S. heptaphylla* + *S. brevipedicellata*. Псевдолатеральные соцветия появились как минимум дважды – в кладах (*S. subintegra* + *S. angkae*) + *T. calyptratus* и *S. brevipedicellata*. Уникальными признаками группы родства *T. calyptratus* являются калиптровидный венчик и наличие более одного пучка в тычинке. Вероятно, именно одновременное возникновение всех этих признаков у данной группы привело к появлению у ее видов особой экологии опыления и распространения семян.

Многие монофилетические группы в пределах Asian *Schefflera* Clade могут быть морфологически охарактеризованы при помощи следующих признаков: наличие септированной полости в сердцевине стебля, тип листа, наличие стилодиев, наличие терминальных элементарных соцветий и наличие брактеол. Использование этих признаков будет актуально при создании естественной системы группы.

Выводы

1. Общая организация васкулярной системы цветка Araliaceae не меняется при небольших изменениях плана строения цветка; в сильно полимерных цветках васкулатура становится в той или иной степени неупорядоченной. Эта неупорядоченность отражает не эволюционную архаичность представителей семейства с полимерными цветками, а высокую степень синорганизации в цветке, выражающуюся в обобществлении васкулатуры его элементов.

2. Данные по васкулатуре цветка Araliaceae, рассматриваемые в отрыве от прочих признаков, не могут быть использованы в целях систематики и филогенетики в силу их эволюционной лабильности и внутренней взаимосвязи всей системы. Рассмотрение васкулярной системы как единого целого позволяет сравнивать крупные таксоны, такие как семейства порядка Apiales, и выявлять общие для цветковых растений принципы формирования проводящей системы цветка.

3. В эволюции порядка Apiales неоднократно имел место перенос иннервации семязачатков с вентральных пучков плодолистиков на другие пучки гинецея.

4. Виды группы *Asian Schefflera Clade* распадаются на две немонофилетические группы, обладающие двумя принципиально разными вариантами строения синфлоресценций: в первом случае она несет терминальные элементарные соцветия и ее цветки расположены на осях разных порядков, и во втором – не несет терминальных элементарных соцветий и ее цветки расположены на осях одного порядка.

5. В пределах *Asian Schefflera Clade* синфлоресценции с элементарным соцветием – кистью, вероятно, произошли от синфлоресценций с зонтиками, что является редким направлением эволюции соцветий покрытосеменных растений.

6. Симметрия цветка *Araliaceae* напрямую зависит от числа его элементов, и в первую очередь – от мерности гинецея. Разные типы симметрии отражают не экологические адаптации, а закономерности морфогенеза цветка, характерные для этого семейства. При сравнительно небольшом увеличении числа элементов в круге радиальная симметрия теряется на поздних этапах морфогенеза, включающих постгенитальные срастания органов, а при сильных отклонениях гинецея от пентамерии цветков би-, моно- или асимметричный с самого начала развития. Эти данные указывают на меньшую «морфогенетическую точность» явлений постгенитального срастания по сравнению с явлениями конгенитального срастания.

7. При формировании трубки венчика у *Tupidanthus calyptratus* и *Schefflera subintegra* происходит полная потеря индивидуальности отдельных лепестков, что отражается как в ее развитии, так и в иннервации. Разметка такого венчика, вероятно, происходит в виде единого кольцевого сайта.

8. *Asian Schefflera Clade* содержит монофилетическую группу видов, включающую *T. calyptratus*, предположительно обладающую особым типом опыления и распространения семян и отличающуюся соответствующим набором признаков строения цветков и соцветий. При этом многие из этих признаков по отдельности не являются уникальными для данных видов в пределах *Asian Schefflera Clade* и семейства *Araliaceae*.

9. Следующие морфологические признаки позволяют охарактеризовать ряд монофилетических групп в пределах *Asian Schefflera Clade* и должны быть использованы при создании естественной системы этой группы: наличие септированной полости в сердцевине стебля, тип сложного листа, наличие стилодиев, наличие терминальных элементарных соцветий и наличие брактеол.

Список публикаций по теме диссертации

Статьи в рецензируемых журналах

1. Sokoloff D.D., Oskolski A.A., Remizowa M.V., Nuraliev M.S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (Araliaceae): an extreme case of polymery among asterids // Pl. Syst. Evol. 2007. Vol. 268. № 1-4. P. 209-234.

2. Нуралиев М.С., Безр А.С., Оскольский А.А. Васкулярная анатомия цветка *Tupidanthus calyptratus* и близких видов *Schefflera* в связи с происхождением полимерных цветков Araliaceae // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 625-642.
3. Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128, № 1-2. P. 247-268.
4. Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Oskolski A.A. Floral anatomy of Asian *Schefflera* (Araliaceae, Apiales): Comparing variation of flower groundplan and vascular patterns // Int. J. Plant Sci. 2011. Vol. 172, № 6. P. 735–762.
5. Нуралиев М.С. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках пяти азиатских представителей *Schefflera* s.l. (Araliaceae) с разным планом строения цветка и его возможное значение для репродуктивной биологии этих видов // Бюл. МОИП, отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 4. С. 48-55.

Тезисы докладов и публикации материалов конференций

6. Нуралиев М.С. Изучение васкулатуры цветков представителей семейства Araliaceae на примере *Schefflera venulosa* и *Schefflera delavayi* // Ломоносов – 2007: Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция «Биология»; тезисы докладов. М.: МАКС Пресс, 2007. С. 45-46.
7. Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Variation of flower groundplan in Araliaceae: evolutionary implications // Apiales-2008. 6th International Symposium on Apiales (Moscow, 2008, June 25th-27th). M.G. Pimenov, P.M. Tilney (Eds.) Moscow: KMK Sci. Press Ltd., 2008. P. 90-93.
8. Нуралиев М.С., Оскольский А.А. Строение и развитие цветка *Tupidanthus calyptratus* и близких к нему видов *Schefflera* и их значение для понимания путей происхождения полимерного цветка в семействе 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 научный центр РАН, 2008. С. 61-64.
9. Нуралиев М.С. Значение васкулярной анатомии цветка для систематики азиатской группы рода *Schefflera* s.l. (Araliaceae) // II Международная научно-практическая конференция «Молодые исследователи – ботанической науке 2009», 24, 25 сентября 2009 г.: [материалы]. Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2009. С. 65-69.
10. Нуралиев М.С. Сравнительный анализ побеговых систем некоторых представителей рода *Schefflera* s.l. (Araliaceae) Северного Вьетнама // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. Т. 2. – М.: МПГУ, 2009. С. 105-109.

11. Нуралиев М.С., Дегтярёва Г.В., Оскольский А.А. Таксономическая и филогенетическая значимость признаков строения цветка азиатских видов *Schefflera* s.l. (Araliaceae) // XII Московское совещание по филогении растений, посвящённое 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы (Москва, 2-7 февраля 2010 г.). М.: Т-во научных изданий КМК. 2010. С. 280-283.
12. Nuraliev M.S., Degtjareva G.V., Sokoloff D.D., Oskolski A.A., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M. Multiple origins of polymeric flowers in the Asian *Schefflera* Clade of Araliaceae (Apiales): evidence from *Scheffleropsis* // Euro Evo Devo Conference. Paris, 2010. P. 228-229.
13. Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D. Diversity and evolution of floral venation in Apiales, with emphasis on Araliaceae // XVIII International Botanical Congress – Abstracts. Melbourne, 2011. P. 349-350.
14. Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Oskolski A.A. Floral vascular anatomy of some Araliaceae with pentamerous and polymeric flowers // The 7th international Apiales symposium – Abstracts. Sydney, 2011. P. 20-22.
15. Нуралиев М.С., Соколов Д.Д., Оскольский А.А. Разнообразие васкулатуры цветка в порядке Apiales // Карпология и репродуктивная биология высших растений. Материалы всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной памяти профессора А.П. Меликяна (18-19 октября 2011 г., Москва). М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2011. С. 153-157.
16. Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D. Evolution of floral polymery in a derived angiosperm family, Araliaceae (Apiales) // Euro Evo Devo Conference. Paris, 2012. P. 133.
17. Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Degtjareva G.V. Phylogeny and systematics of Asian *Schefflera* species (Araliaceae): taxonomically useful morphological characteristics and their evolution // Abstracts of the symposium "The East Asian flora and its role in formation of the world's vegetation", Vladivostok, Russia, September 23-27, 2012. Vladivostok: BGI FEB RAS, 2012. P. 60.