

УДК 581.844

Н.В. Шкуратова**О ВИДОВОМ СТАТУСЕ *SALIX HULTENII* B. FLORDER.
В СВЯЗИ С АНАТОМИЕЙ КОРЫ СТЕБЛЯ**

В статье рассматриваются результаты сравнительно-анатомического изучения коры *Salix caprea* L. и *Salix hultenii* B. Floder., на таксономическую самостоятельность которых нет единой точки зрения. Материал собран на территории Беларуси и России. Срезы и постоянные препараты изготовлены по общепринятой в анатомии растений методике. Выявлен комплекс анатомических признаков коры, свидетельствующий в пользу видовой самостоятельности *Salix hultenii* B. Floder.

Введение

Анатомические признаки в разном объеме давно используются для уточнения границ таксонов. Доказательством служат работы как ботаников XIX столетия, так и современных ученых, которые указывают на необходимость использования при решении таксономических вопросов диагностических признаков, полученных при исследовании структуры древесины, коры, листа, семян.

Применительно к семейству *Salicaceae* на значимость признаков листа для целей систематики неоднократно указывал А.К. Скворцов [1]. Д. Смалюкас демонстрировал возможность использования по отношению к роду *Salix* L. количества танидов в коре в качестве диагностического признака [2].

Изучение анатомии коры стеблей значительного числа представителей семейства *Salicaceae* позволило выявить ряд признаков видového ранга, комплекс которых позволяет проводить диагностику видов. К таким признакам относятся: наличие или отсутствие трихом, их тип и строение; характер распределения аксиальной паренхимы во вторичной флоэме; величина, форма и расположение групп волокон во вторичной флоэме; форма поперечного сечения групп волокон механического кольца; форма, величина и расположение танидоносных клеток в первичной коре; форма поперечного сечения эпидермальных клеток и характер утолщения их стенок; мощность повторных перидерм, расстояние между ними и характер отклонения последующих перидерм от предыдущих; тип кристаллов оксалата кальция в паренхимных клетках различных тканей [3].

Учитывая, что кора древесного стебля является сложным комплексом тканей, обладающим значительным набором диагностических признаков, с целью выявления диагностического комплекса анатомических признаков коры *Salix hultenii* B. Floder. мы провели сравнительный анализ строения коры стеблей *Salix caprea* L. и *Salix hultenii* B. Floder.

Объекты и методика исследования

Виды рода *Salix* L. распространены достаточно широко. Ивы произрастают в арктической зоне, умеренно холодных областях Европы и Азии, Северной Америке, в горах Китая, субтропической зоне Африки и Южной Америки, за исключением восточной части Бразилии и западной части Индонезии. При этом данные об объеме рода *Salix* L. на земном шаре противоречивы (от 300–350 видов до 526 видов) [1, 4].

Были отобраны два представителя рода *Salix* L. подрода *Vetrix*, на таксономический ранг которых нет единой точки зрения: *Salix caprea* L. и *Salix hultenii* B. Floder. А.К. Скворцовым самостоятельность *Salix hultenii* не признается [1]. Однако дендрологи Дальнего Востока и прилегающих островов России – Д.П. Воробьев, Н.В. Усенко – рассматривают *Salix hultenii* в качестве самостоятельного вида, очень сходного, но за-

меняющего *Salix caprea* на Сахалине, Курильских островах, Камчатке и Чукотке [5, с. 78; 6, с. 55].

Salix caprea – одно- или многоствольное дерево (до 10 м) с яйцевидно-овальной кроной, реже высокий кустарник. Побеги зеленые, желтые, коричневые, красные, часто двухцветные, при сильном опушении беловатые. Листовые пластинки яйцевидные, обратная яйцевидные, эллиптические или округлые, длиной 10–18 см при ширине 5–8 см, верхушка коротко заостренная с косым и загнутым кончиком, поверхность заметно морщинистая, сверху темно-зеленая, снизу – сероватая, с опушенной главной жилкой, край тупозубчатый или волнистый. Прилистники крупные.

Морфологическими особенностями вида *Salix hultenii*, очень сходного с *Salix caprea*, являются широкоовальные или продолговатоовальные листья длиной 5–8 см при ширине 4–6 см, имеющие слегка морщинистую, сверху – зеленую, снизу – войлочную-волосистую поверхность, голую главную жилку, цельный край и не имеющие прилистников [6, с. 55].

Материал собрали на территории Брестской области (Беларусь) и острова Сахалин (Россия). Образцы коры отобрали из пяти точек по высоте стебля (одно-, двух-, трехлетних стеблей, верхней и нижней части стволиков), от трех особей каждого из названных выше представителей. На санном микротоме с замораживающим столиком изготовили поперечные и продольные срезы толщиной 10–25 мкм. Срезы окрасили регрессивным способом, поместив в спиртовые растворы сафранина (1% спиртовой раствор) и нильского синего (насыщенный раствор), подвергали дегидратации в спиртах разной концентрации. На следующем этапе срезы обработали карбол-ксилолом и ксилолом, после чего поместили в канадский бальзам. Таким образом, методика приготовления постоянных препаратов была общепринятой в анатомии растений [7].

Анатомический анализ коры осуществляли на световых микроскопах Биолам Р-15, Микмед-5 и Л-212. Измерения структур производили с использованием винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15.

Результаты исследования

Для исследованных видов характерна общая схема строения коры однолетних и многолетних стеблей. Однолетний стебель покрыт однослойной эпидермой, под которой последовательно располагаются перидерма, колленхима, паренхима первичной коры, кольцо первичных механических элементов, первичная и вторичная флоэмы. Кора многолетних стеблей включает перидерму, колленхиму, паренхиму первичной коры, кольцо первичных механических элементов, вторичную флоэму. В нижней части стволов и стволиков кора содержит ритидом и вторичную флоэму.

Эпидерма однослойная, устьиц не содержит. У *Salix caprea* обнаруживаются остроконечные, прижатые к стеблю, тонкостенные, без содержимого трихомы. Внешняя периклиальная стенка эпидермальных клеток *Salix caprea* дуговидная и значительно утолщенная. Утолщение внешней периклиальной и антиклинальных стенок *Salix hultenii* равномерное. Радиальный размер поперечного сечения клеток *Salix caprea* больше тангентального, форма сечения куполообразная. В клетках эпидермы *Salix hultenii* преобладает тангентальный размер и они имеют более или менее прямоугольное поперечное сечение. Эпидерма отмирает уже в первый вегетационный сезон, причем в клетках *Salix caprea* после отмирания сохраняется бурое содержимое.

Перидерма у *Salix hultenii* формируется уже в первый год, у *Salix caprea* эта ткань образуется на 2–3-й год развития стебля. Заложение феллогена происходит субэпидермально. Феллодерма отсутствует, лишь иногда отграничивается от колленхимы на отдельных участках. В однолетних стеблях феллема гомогенная и состоит из клеток,

имеющих мощное утолщение внешней периклиальной и антиклинальных стенок. Полости клеток могут быть куполовидными, линзовидными. Наружные перидермы функционируют 10 лет и более, откладывая регулярно все новые слои пробки, сохраняя специфичную структуру, присущую феллеме однолетнего стебля. Однако растения не накапливают много пробки вследствие сшелушивания тонкими чешуйками и пластинками.

Ритидом у исследованных ив формируется локально, у самого комля. Повторные перидермы, в отличие от наружных, наоборот, содержат тонкостенную пробку. Повторные перидермы расположены почти параллельными, хотя и извилистыми полосами, соединяясь под острым углом.

Колленхима субэпидермальная, сложена 3–5 слоями клеток у *Salix caprea* и 5–6 слоями у *Salix hultenii*. Колленхима *Salix caprea* округлая, клетки ее имеют более или менее округлые или овальные очертания, оболочки утолщены равномерно, есть межклетники. У *Salix hultenii* пластинчато-уголковая колленхима, клетки которой сложены плотно, без межклетников, полости их овальные, а потому в углах утолщение более мощное. С возрастом клетки колленхимы несколько вытягиваются в тангентальном направлении, в них могут откладываться монокристаллы.

Паренхима первичной коры *Salix hultenii* имеет четко выраженный гетерогенный облик, что подчеркивается различной величиной клеток. У *Salix caprea* она морфологически более или менее однородная, но клетки неодинаковы по функциональному назначению (ассимиляционные и танидоносные).

Клетки паренхимы первичной коры имеют более или менее равномерное утолщение клеточных стенок. Причем в периферической части клетки мельче, чем во внутренней зоне, почти в два раза. Как для *Salix caprea*, так и для *Salix hultenii* характерно более или менее диффузное расположение танидоносных клеток во внутренней части коры. У *Salix hultenii* в клетках паренхимы первичной коры обнаруживаются только друзы оксалата кальция. У *Salix caprea* присутствуют и друзы, и кубические монокристаллы.

Функционирует паренхима первичной коры исследованных ив до момента формирования ритидома. С возрастом клетки разрастаются как в радиальном, так и в тангентальном направлениях, увеличивается доля кристаллоносных и танидоносных клеток, происходит разрыв отмерших клеток и в полостях локализуются друзы.

У *Salix hultenii* после образования первой повторной перидермы в паренхиме первичной коры образуются круговые структуры, сложенные пробкой, клетки которой расположены кольцами.

Кольцо механических элементов ив прерывистое гомогенное, то есть состоит только из волокон. В кольце чередуются округлые, овальные, шапковидные, вытянутые группы волокон, не имеющие кристаллоносной обкладки.

С возрастом расстояние между группами волокон увеличивается в связи с увеличением окружности, на которой они расположены, новообразования волокон не происходит.

Первичная флоэма в конце вегетационного сезона довольно сильно видоизмененная, сильно паренхиматизирована. У *Salix caprea* паренхима первичной флоэмы сложена клетками более или менее одинакового размера. Паренхима первичной флоэмы *Salix hultenii* гетерогенная – четко различаются клетки по величине: преобладают мелкие, но среди них располагаются более крупные, в 3–4 раза превышающие по площади поперечного среза первые. Танидоносные клетки в этой ткани характерны для *Salix caprea*. В клетках ткани обоих ив присутствует оксалат кальция.

Вторичная флоэма включает ситовидные трубки с клетками-спутницами, вертикальную и горизонтальную паренхиму, флоэмные лучи и вторичные волокна.

В однолетнем стебле *Salix hultenii* ситовидные трубки и клетки аксиальной паренхимы образуют четкие радиальные ряды, чередуясь в них (обычно через 2–3 ситовидные трубки располагается одна клетка паренхимы), таким образом во флоэме преобладают проводящие элементы. У *Salix caprea* радиальное расположение элементов не просматривается.

Поперечное сечение члеников ситовидных трубок самой различной формы – от округлого до прямоугольного, часто с извилистыми стенками. Тангентальный размер поперечного сечения ситовидных трубок больше радиального у *Salix hultenii* (20–30 мкм и 15–20 мкм соответственно), у *Salix caprea* преобладает радиальный размер.

Длина члеников менее 100 мкм у *Salix caprea* и 100–200 мкм у *Salix hultenii*. Поперечные стенки наклонные, их длина может достигать половины длины клетки. Ситовидные пластинки сложные, ситовидные поля – овальные.

Друзы в клетках однолетних стеблей отмечены у *Salix caprea*. Горизонтальная паренхима (флоэмные лучи) довольно обильна. Лучи гетерогенные, узкие, однорядные. Слоистость лучей варьирует в широких пределах от 1–3-х слоев до 40. Число лучей на 1 мм² составляет от 140–170 штук у *Salix caprea*, 52–64 штук у *Salix hultenii*. Во флоэме *Salix hultenii* лучей с числом слоев 1–5 более 50%, тогда как у *Salix caprea* их менее 50% от общего числа.

Уже в однолетнем возрасте формируются флоэмные волокна. Располагаются они на поперечном срезе группами различной формы: у *Salix caprea* группы округлые, овальные, вытянутые по окружности, у *Salix hultenii* – эллипсовидные, располагаются в шахматном порядке, образуя два «рыхлых» кольца. Ширина групп волокон по радиусу от 20 до 60 мкм. Группы волокон двух ив имеют кристаллоносную обкладку, содержащую кристаллы в виде октаэдров, призм, ромбоидов.

Дилатационной зоны во флоэме однолетнего стебля нет.

Гистологический состав проводящей флоэмы многолетних стеблей не отличается от состава этой ткани однолетнего стебля с той лишь разницей, что в нижней части стволов и стволиков сама ткань и ее элементы достигают дефинитивных параметров. Более широкую проводящую зону (до 400 мкм) имеет проводящая флоэма *Salix hultenii*, у *Salix caprea* ширина проводящей зоны варьирует от 100 до 300 мкм.

Ситовидные трубки по форме поперечного сечения повторяют в основном элементы однолетнего стебля, но становятся более округлыми. Радиальный размер члеников в многолетнем стебле у изученных ив увеличивается в 1,5–2 раза, а тангентальный размер не изменяется, длина члеников увеличилась в 2–3 раза. Ситовидные поля в составе сложных ситовидных пластинок широкоовальные.

Аксиальная паренхима более или менее диффузная, хорошо отличается наличием содержимого, часть клеток содержит друзы оксалата кальция.

Лучи гетерогенные, узкие, однорядные, с разным сочетанием слоев стоячих и лежащих клеток. Число лучей на 1 мм² тангентального среза в ствольной части уменьшается в 2–3 раза. Изменяется по мере продвижения по стеблю – резко возрастает – число лучей с числом слоев более 10.

Флоэмные волокна проводящей флоэмы расположены практически сплошными полосами, разделяемыми на отдельные участки флоэмными лучами. Около групп волокон развита кристаллоносная обкладка. Ширина полос колеблется от 20 до 80 мкм, между полосами расстояние составляет от 80 до 200 мкм. У *Salix hultenii* в годичном слое флоэмы формируются две полосы волокон на небольшом расстоянии друг от друга, которые в непроводящей флоэме сливаются, образуя между собой замкнутые пространства, заполненные тонкостенными элементами. Полосы волокон в многолетнем стебле *Salix caprea* параллельные, обычно в годичном слое одна полоса волокон.

Таблица – Сравнительная характеристика коры *Salix caprea* L. и *Salix hultenii* B. Floder.

Ткань, признак	<i>Salix caprea</i> L.	<i>Salix hultenii</i> B. Floder.
Эпидерма		
1. Содержит трихомы	+	–
2. Клетки с утолщенными внешней и радиальными стенками	–	+
3. Клетки с утолщенной внешней стенкой	+	–
4. Преобладает радиальный размер клеток	+	–
5. Преобладает тангентальный размер клеток	–	+
6. Форма поперечного сечения полости клеток прямоугольная	–	+
7. Форма поперечного сечения полости клеток куполообразная	+	–
Феллема		
1. Формируется в первый год развития стебля	–	+
Колленхима		
1. Количество слоев клеток	3–5	5–6
2. Тип колленхимы округлый	+	–
3. Тип колленхимы пластинчато-уголковый	–	+
Паренхима первичной коры		
1. Гомогенная	+	–
2. Гетерогенная	–	+
3. В клетках присутствуют друзы	+	+
4. В клетках присутствуют монокристаллы	+	–
Вторичная флоэма		
1. Радиальный размер ситовидных трубок больше тангентального	+	–
2. Тангентальный размер ситовидных трубок больше радиального	–	+
3. В годичном слое проводящей флоэмы формируется одна полоса волокон	+	–
4. Распределение элементов радиальными рядами	–	+
5. Распределение элементов диффузное	+	–
6. В годичном слое проводящей флоэмы формируются две полосы волокон	–	+
7. Полосы волокон в непроводящей флоэме параллельные	+	–
8. Полосы волокон в непроводящей флоэме сливающиеся	–	+

Примечание – В таблице наличие признака обозначено знаком "+", отсутствие знаком "–".

Наибольшая часть флоэмы многолетних стеблей представлена непроводящей зоной, для которой характерны дилатация аксиальной паренхимы и отчасти горизонтальной паренхимы, облитерация ситовидных трубок, более обильное содержание друз ок-

салата кальция по сравнению с проводящей зоной. У *Salix hultenii* дилатация и облитерация незначительны, а потому лучи почти не отклоняются от своего радиального направления. У *Salix caprea* уменьшение ширины годичного прироста более значительно и лучи становятся извилистыми.

Обсуждение результатов и заключение

Сравнительный анализ коры одно- и многолетних стеблей двух ив позволил обнаружить следующие особенности в строении коры *Salix hultenii* B. Floder. (таблица):

- 1) отсутствие трихом в эпидерме;
- 2) равномерное утолщение внешней периклиальной и антиклинальных оболочек эпидермальных клеток;
- 3) пластинчато-уголковый тип колленхимы;
- 4) гетерогенная паренхима первичной коры;
- 5) наличие только одного типа кристаллов (друзы) в клетках паренхимы первичной коры;
- 6) образование пробкой круговых структур в паренхиме первичной коры в составе ритидома;
- 7) гетерогенная паренхима первичной флоэмы;
- 8) радиальное распределение ситовидных трубок и аксиальной паренхимы во вторичной флоэме;
- 9) преобладание тангентального размера ситовидных трубок над радиальным.

Таким образом, анатомо-морфологический критерий наряду с географическим критерием свидетельствуют в пользу закрепления видового ранга *Salix hultenii* B. Floder. Полагаем, что полученные нами результаты будут полезны для исследователей систематики рода *Salix* L.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Скворцов, А.К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор / А.К. Скворцов. – М. : Наука, 1968. – 260 с.
2. Смалюскас, Д. Ивы (*Salix* L.) Литвы : таксономия, биология, фитоценология, биохимические особенности и ресурсы. Сводка габилитационной работы естественных наук (по монографии) / Д. Смалюскас ; Вильнюс. пед. ин-т. – Вильнюс, 1996. – 64 с.
3. Еремин, В.М. Сравнительная анатомия коры ивовых : монография / В.М. Еремин, Н.В. Шкуратова. – Брест : Изд-во БрГУ, 2007. – 196 с.
4. Fang-Zhen-Fu. Spreading and Origin of *Salix* genus / Fang-Zhen-Fu // Acta phytotaxon. Sin. – 1987. – Vol. 25, № 4. – P. 307–313.
5. Воробьев, Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока / Д.П. Воробьев. – Ленинград : Наука, Лен. отд-ние, 1968. – 275 с.
6. Усенко, Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока : справ. кн. / Н.В. Усенко. – 2-е изд., перераб. и доп. – Хабаровск : Кн. изд-во, 1984. – 270 с.
7. Прозина, М.Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М. : Высшая школа, 1960. – 206 с.

N.V. Shkuratova. About Species State of *Salix hultenii* B. Floder. at Connection of Anatomy Attributes of Bark

The data of comparative-anatomical study of structure of bark of *Salix caprea* L. and *Salix hultenii* B. Floder. are represented in this article. The question of species independents of two willows is controversial. The material is assembled in territory of Belarus and Russia. Methodic of study is traditional in anatomy of plants. The features of distinction in structure of bark of willows are revealed, the opportunities of diagnostic of *Salix hultenii* B. Floder. as independent species are shown.

Рукапіс паступіў у рэдкалегію 02.10.2012