

УДК 581.844

Н.В. Шкуратова**АНАТОМИЯ КОРЫ СТЕБЛЯ ТОПОЛЕВИДНЫХ ИВ**

В статье рассматриваются результаты сравнительно-анатомического изучения коры *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey. и *Salix urbaniana* Seemen., на таксономическую самостоятельность которых нет единой точки зрения. Методика работы общепринятая в анатомии растений. Выявлен комплекс анатомических признаков коры, свидетельствующий в пользу видовой самостоятельности *Salix urbaniana* Seemen.

Введение

Тополевидные ивы – высокие деревья, размножающиеся только семенным путем. Кора старых стволов с грубыми продольными трещинами. Цветоносные и вегетативные почки внешне одинаковые, ланцетные, уплощенные; почечная чешуя с несросшимися краями. Черешки с железками; листья широкие, зрелые, снизу с заметно выдающимися боковыми жилками. Сережки на длинных ножках, снабженные нормально развитыми листьями, поникающие. Прицветные чешуи крупные, бледные, в основании более-менее сросшиеся с тычинками или с ножкой завязи, у женских цветков после цветения опадающие. Нектарников большей частью два. Тычинок пять – десять, их нити голые или слабо опушенные. Завязь на ножке, столбик удлинённый, расщеплённый, рыльца разделены на две линейные острые доли. После цветения ветви столбика обламываются [1, с.103].

Тополевидным ивам разные авторы придают ранг секции (*section Urbanianae* (Seemen.) Schneid., *genus Salix*) [1, с.103], подрода (*subgenus Toisusu* (Kim.) Tolm.) [2, с. 58] и даже рода (*genus Toisusu* Kimura) [3].

А.К. Скворцов считает правильным в семействе *Salicaceae* принимать всего три рода – *Populus*, *Chosenia* и *Salix* – и не признает выделение из последнего рода группы тополевидных ив – *Toisusu*. Все отличия *Toisusu* от *Salix*, по мнению А.К. Скворцова, сводятся к поникшим сережкам и опадающим столбикам. На основании этих же признаков, а также наличия естественных гибридов с *Chosenia* А. Kimura сближает *Toisusu* и *Chosenia* и относит их к трибе *Chosenieae*, в отличие от трибы *Salicineae* [1, с. 34].

Имея опыт изучения анатомии коры стеблей значительного числа представителей семейства *Salicaceae* [4], провели сравнительный анализ анатомии коры стеблей *Salix cardiophylla* и *Salix urbaniana* с целью выявления диагностических признаков.

Объекты и методика исследования

Были отобраны представители рода *Salix* L. подрода *Salix*, на таксономический ранг которых нет единой точки зрения: *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey. и *Salix urbaniana* Seemen.

С точки зрения А.К. Скворцова, секция *section Urbanianae* (Seemen.) Schneid. подрода *Salix* монотипна и вид *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey. представлен двумя формами – *ssp. Cardiophylla* и *ssp. Urbaniana*. Отличие *ssp. Urbaniana* сводится к опушению молодых листьев и реже – коробочек [1, с. 103–104].

А.И. Толмачев рассматривает указанные ивы как самостоятельные виды – *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey. и *Salix urbaniana* Seemen., отмечая также различия в форме прилистников, в основании листа, длине сережки [2, с. 72–73].

В.А. Недолужко, поддерживая А. Kimura, считает возможным выделять названные ивы в монотипный род *genus Toisusu*, представленный двумя подвидами – *ssp. Toisusu cardiophylla* Kimura и *ssp. Toisusu urbaniana* Kimura [3].

Дальневосточный дендролог Н.В. Усенко отмечает различия в ареалах спорных видов: *Salix urbaniana* растет на Южном Сахалине и Курилах (Кунашир) группами и одиночно по берегам горных рек; *Salix cardiophylla* распространена в северных районах Приморского края, в Хабаровском крае, на Сахалине и в Амурской области, где растет на галечниковых и каменистых отложениях горных рек, преимущественно в их верхнем течении [5, с. 63–64].

Материал для исследования предоставлен сотрудниками Сахалинского ботанического сада ДВО РАН и собран на территории острова Сахалин (Россия): *Salix urbaniana* – в южной части о-ва Сахалин, в предгорье Сусунайского хребта, *Salix cardiophylla* – в северной части о-ва Сахалин. Образцы коры были отобраны из пяти точек по высоте стебля (одно-, дву-, трехлетних стеблей, верхней и нижней части стволиков), от трех особей каждой из названных выше ив.

На санном микротоме с замораживающим столиком нами были изготовлены поперечные и продольные срезы толщиной 10–25 мкм. Срезы окрашивали 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 обрабатывали карбол-ксилолом и ксилолом, после чего помещали в канадский бальзам. Таким образом, методика изготовления постоянных препаратов была общепринятой в анатомии растений [6].

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

Результаты исследования

Однолетний стебель исследованных ив покрыт однослойной эпидермой, под которой последовательно располагаются колленхима, паренхима первичной коры, кольцо первичных механических элементов, первичная и вторичная флоэмы. Ширина коры однолетнего стебля составляет у *Salix cardiophylla* 630–760 мкм, у *Salix urbaniana* – 900–1000 мкм.

Эпидерма исследованных ив однослойная, сложена квадратно-прямоугольными на поперечном срезе клетками с сильно утолщенными наружной периклиальной и антиклиальными стенками – толщина стенок более радиуса клетки. Полость клеток варьирует от куполообразной до треугольной. Радиальные и тангентальные размеры составляют 20–30 мкм. Слой кутикулы мощный, вдвое толще внешней стенки. Трихомы отсутствуют.

Колленхима представлена 3–5 слоями клеток, несколько уплощенными, по сравнению с клетками первичной коры. Сложение плотное. Стенки равномерно утолщены. Тангентальный размер клеток колленхимы варьирует в пределах 24–44 мкм, на продольных срезах размер клеток не отличается от размера клеток первичной коры. По оси стебля клетки вытянуты до 40 мкм.

Ширина пояса **паренхимы первичной коры** у *Salix cardiophylla* варьирует от 160 до 200 мкм, а у *Salix urbaniana* – вдвое больше и составляет 300–500 мкм. Ткань сложена овальными клетками, размеры которых в поперечном сечении варьируют от 20 до 50 мкм. Клетки паренхимы первичной коры крупнее клеток колленхимы, их оболочки равномерно утолщены. Сложение рыхлое, развиты схизогенные межклетники, их сеть хорошо заметна на продольных и поперечных срезах.

Следует отметить, что у *Salix urbaniana* мощно развиты танидоносные клетки, на которые приходится более 50% объема паренхимы первичной коры. Танидоносные клетки образуют сплошной пояс в периферической части и прерывистые полосы во внутренних слоях паренхимы первичной коры. Не выделяются эти клетки ни по вели-

чине, ни по содержанию у *Salix cardiophylla*. В клетках первичной коры присутствует оксалат кальция: у *Salix cardiophylla* он представлен только друзами, у *Salix urbaniana* встречаются как крупные друзы, так и ромбоидные монокристаллы.

Первичные механические волокна образуют прерывистое кольцо. Группы волокон у *Salix urbaniana* вытянуты в тангентальном направлении до 500 мкм. Округлые, в радиусе до 100 мкм, они только впоследствии становятся овальными. Расстояния между группами волокон обычно равны тангентальному размеру групп или больше. Склереиды между группами не образуются. Кристаллы около волокон не отмечены у *Salix cardiophylla*, тогда как у *Salix urbaniana* с внешней и внутренней стороны группы волокон сопровождает кристаллоносная обкладка, содержащая монокристаллы.

Первичная флоэма в конце первого вегетационного периода сильно видоизменяется, ситовидные элементы облитерируют, паренхима дилатирует, и ее нельзя четко отграничить от прилегающих волокон. В паренхиме многочисленны танидоносные клетки и друзы.

Вторичная флоэма исследованных видов включает в свой состав ситовидные элементы, аксиальную и горизонтальную паренхиму и флоэмные волокна.

Ширина флоэмы в однолетнем стебле достигает 140–180 мкм. Поперечные сечения члеников ситовидных трубок овальные, многоугольные и квадратные. Радиальные размеры ситовидных трубок исследованных ив составляют 17–20 мкм, тангентальные – 25–30 мкм. Длина члеников ситовидных трубок варьирует в пределах 90–180 мкм у *Salix cardiophylla* и достигает 200–400 мкм у *Salix urbaniana*. Ситовидные пластинки сложные.

Из-за разнообразия форм поперечного сечения ситовидные трубки и аксиальная паренхима образует нечеткие радиальные ряды. В составе флоэмы преобладают ситовидные трубки. В части клеток аксиальной паренхимы присутствуют друзы оксалата кальция, а в клетках, прилегающих к волокнам, – друзы и монокристаллы.

Флоэмные лучи *Salix cardiophylla* однорядные, во флоэме *Salix urbaniana* также присутствуют однорядные лучи, но некоторые лучи имеют двурядные участки. Количество слоев клеток в составе лучей может достигать 50, причем преобладают 1–5-слойные лучи. Число лучей на 1 мм² тангентального среза у *Salix cardiophylla* варьирует от 64 до 84 штук, у *Salix urbaniana* – от 52 до 64 штук. Структурно лучи *Salix cardiophylla* гетерогенные, что является типичным для представителей рода *Salix*. Лучи *Salix urbaniana* гомогенные, что сближает ее с тополями [4, с. 88]. На границе с паренхимой первичной коры лучи дилатируют и сливаются с паренхимой первичной флоэмы.

Механические элементы во вторичной флоэме однолетнего стебля *Salix cardiophylla* образуют два прерывистых слоя волокон, у *Salix urbaniana* – волокна расположены в виде одной рыхлой полосы. Ширина групп волокон в радиальном направлении колеблется от 15 до 40 мкм. Около групп волокон располагается кристаллоносная обкладка, содержащая монокристаллы в форме кубов, призм, октаэдров.

Кора многолетних стеблей включает перидерму, колленхиму, паренхиму первичной коры, первичную и вторичную флоэму, т.е. отличается от коры однолетнего стебля отмиранием эпидермы, наличием перидермы и увеличением флоэмы.

У исследованных ив на второй год субэпидермально формируется перидерма. Феллоген однослойный. Феллодерма хорошо выражена у *Salix urbaniana*, ее клетки овальные на поперечном срезе, по размерам поперечных сечений в радиальном направлении равны клеткам феллогена. У *Salix cardiophylla* феллодерма трудноотличима от колленхимы.

Феллема гетерогенная. У *Salix cardiophylla* и *Salix urbaniana* в год формирования откладывается до 4–5 слоев тонкостенной пробки, которая сильно деформируется, вплоть до полной потери просвета, и один слой недеформированных клеток, прилега-

ющий к феллогену. Этот слой – типичный феллоид, так как сложен куполообразными в поперечном сечении клетками с сильно утолщенной внешней периклиальной и радиальными стенками, тонкая внутренняя периклиальная стенка этих клеток не лигнифицирована.

Кора стволов состоит из корки и флоэмы.

Наружная перидерма в ствольной части регулярно нарастает, и ее структура повторяет феллему двулетнего стебля. В силу шелушивания и деформации большой мощности пробка не достигает: ширина наружной перидермы у *Salix cardiophylla* составляет 50–70 мкм, а у *Salix urbaniana* вдвое большая – 100–130 мкм.

Повторные перидермы, вызывающие формирование корки, закладываются на расстоянии друг от друга от 100 до 600 мкм. Мощность повторных перидерм достигает 150–200 мкм. У *Salix cardiophylla* и *Salix urbaniana* феллема повторных перидерм гомогенная, тонкостенная. Радиальный размер ее клеток варьирует в пределах 20–50 мкм, тангентальный размер составляет 20–44 мкм. Периферические клетки уплощаются, причем очень значительно у *Salix cardiophylla*: радиальный размер их в 2–3 раза меньше радиального размера клеток внутренних слоев.

Только у *Salix urbaniana* наблюдается склерификация части клеток колленхимы, и в ствольной части эти клетки превращаются в брахисклереиды. В составе корки исследованных ив около волокон сохраняются монокристаллы. До момента формирования ритидома наружная часть коры, сложенная колленхимой и паренхимой первичной коры, является дилатационной.

Вторичная флоэма ствольной части имеет типичный состав (ситовидные элементы, аксиальная и горизонтальная паренхима, флоэмные волокна), но степень развития каждого компонента и их соотношение в молодых стеблях и ствольной части различны.

В связи с накоплением флоэмы, процессами дилатации и облитерации, образованием ритидома флоэма четко дифференцируется на проводящую и непроводящую зоны. У *Salix urbaniana* до момента образования ритидома дилатационная зона хорошо выражена, но после отторжения части флоэмы в состав ритидома процесс дилатации «не успевает» за процессом коркообразования. У *Salix cardiophylla* в нижней части ствола выражены все зоны.

Ширина проводящей флоэмы в ствольной части достигает 300–400 мкм. Параметры проводящих элементов варьируют в значительных пределах: радиальный размер ситовидных трубок 36–39 мкм у *Salix urbaniana*, 23–28 мкм у *Salix cardiophylla*, тангентальный размер проводящих элементов также возрос. Наклонные поперечные стенки длинные, ситовидные пластинки сложные с широкоовальными и неправильно-прямоугольными ситовидными полями.

Параллельными полосы волокон остаются только у *Salix urbaniana*. У *Salix cardiophylla* полосы волокон сливаются, разветвляются, и четкой картины в их расположении нет. Ширина полос составляет 50–90 мкм, причем расстояния между ними варьируют от 50 до 200 мкм. Волокна сопровождаются монокристаллами оксалата кальция. У *Salix urbaniana* кристаллический песок около волокон обнаруживается и в ритидоме.

Доля горизонтальной паренхимы в ствольной части значительно изменяется по сравнению с однолетним стеблем. Общее число лучей на 1 мм² тангентального среза уменьшается до 30–40 штук. При этом объем горизонтальной паренхимы не становится меньшим. В ствольной части резко снижается количество 1–5-слойных лучей и почти в два раза увеличивается количество лучей с числом слоев 10 и более.

В периферической части коры ствола лучи дилатируют. Особенно сильная дилатация отмечается у *Salix cardiophylla*, у которой некоторые лучи в периферической части расширяются в виде воронки. На тангентальном срезе клетки лучей округлые или

овальные, у *Salix cardiophylla* клетки на этом срезе округлые и уплощенные. У *Salix urbaniana* в периферической части непроводящей флоэмы в силу облитерации ситовидных элементов слои аксиальной паренхимы сближаются и образуют полосы, чередующиеся с полосами волокон. Для флоэмы *Salix cardiophylla* характерно преобладание аксиальной паренхимы, во флоэме ствольной части *Salix urbaniana* количество аксиальной паренхимы приблизительно равно числу ситовидных трубок. Аксиальная паренхима диффузная, друзы в ней малочисленные.

Обсуждение результатов и заключение

Исследованные ивы характеризуются общностью структуры коры и ее компонентов как однолетних и многолетних стеблей, так и ствольной части. Однако при всей чрезвычайной схожести сравнительный анализ позволил выделить ряд качественных признаков, подчеркивающих специфику анатомии коры *Salix urbaniana*: склерификация клеток колленхимы в ствольной части; гетерогенность паренхимы первичной коры; танидоносные идиобласты больше ассимиляционных клеток в паренхиме первичной коры; локализация идиобластов в периферической части паренхимы первичной коры; кристаллы в виде друз и монокристаллов в паренхиме первичной коры; двухсторонний характер кристаллоносной обкладки у групп первичных волокон; овальная форма поперечного сечения групп первичных механических волокон; гомогенные флоэмные лучи; один слой волокон во флоэме однолетнего стебля; равное соотношение количества аксиальной паренхимы и ситовидных трубок в ствольной части; параллельные полосы волокон в непроводящей флоэме ствола (таблица).

Таблица – Диагностические признаки коры *Salix cardiophylla* и *Salix urbaniana* *

Ткань, признак	<i>Salix cardiophylla</i>	<i>Salix urbaniana</i>
Колленхима		
1. Склерификация клеток колленхимы в ствольной части	—	+
Паренхима первичной коры		
1. Гомогенная	+	—
2. Гетерогенная	—	+
3. Танидоносные идиобласты больше ассимиляционных клеток	—	+
4. Идиобласты расположены более или менее диффузно	+	—
5. Идиобласты локализованы в периферической части	—	+
6. Кристаллы в виде друз	+	+
7. Кристаллы в виде монокристаллов	—	+
Кольцо первичных механических волокон		
1. Кристаллоносная обкладка расположена с внешней и внутренней стороны групп волокон	—	+
2. Форма поперечного сечения групп первичных механических волокон овальная	—	+
3. Форма поперечного сечения групп первичных механических волокон округлая	+	—

Вторичная флоэма		
1. Лучи гетерогенные	+	–
2. Лучи гомогенные	–	+
3. Лучи только однорядные	+	–
4. Лучи с двурядными участками	–	+
5. Во флоэме однолетнего стебля группы волокон образуют один прерывистый слой	–	+
6. Во флоэме однолетнего стебля группы волокон образуют два прерывистых слоя	+	–
7. Во флоэме стволовой части выражена дилатационная зона	+	–
8. В стволовой части преобладает аксиальная паренхима	+	–
9. В стволовой части количество аксиальной паренхимы приблизительно равно количеству ситовидных трубок	–	+
10. Полосы волокон в непроводящей флоэме параллельные	–	+
11. Полосы волокон в непроводящей флоэме сливающиеся, извилистые	+	–

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

Таким образом, *Salix urbaniana* характеризуется рядом специфических признаков как в структуре коры однолетнего стебля, так и спецификой возрастных изменений в коре стволовой части. С учетом вышесказанного, выявленные признаки анатомии коры стебля, наряду с морфологическими признаками, пространственным разобщением ареалов двух ив, выступают в пользу рассмотрения *Salix urbaniana* как самостоятельного, отличного от *Salix cardiophylla* вида. 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. Толмачев А. И. Деревья, кустарники и деревянистые лианы острова Сахалина. Краткий определитель / А.И. Толмачев. – М. – Ленинград : Изд-во Академии наук СССР, 1956. – 172 с.
3. Недолужко, В.А. Конспект Ивовых *Salicaceae* Советского Дальнего Востока / В.А. Недолужко // Хорология и таксономия растений Советского Дальнего Востока /АН СССР, ДВО, Ботан. сад. – Владивосток, 1990. – С. 83–100.
4. Еремин, В.М. Сравнительная анатомия коры ивовых: моногр. / В.М. Еремин, Н.В. Шкуратова. – Брест : Изд-во БрГУ, 2007. – 196 с.
5. 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.
6. Прозина, М. Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М. : Высшая школа, 1960. – 206 с.

***N.V. Shkuratova* Anatomy of Bark of Steam of Poplars-like Willows**

The data of comparative-anatomical study of structure of bark of *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey. and *Salix urbaniana* Seemen. are represented in this article. The question of species independents of two willows is controversial. 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 urbaniana* Seemen. as independent species are shown.