

УДК 581.824

АНАТОМИЯ КОРЫ ВИДОВ РОДА *VIBURNUM* L.

Л. И. Лотова, М. В. Нилова

Существенные различия, выявленные между родами сем. *Caprifoliaceae*, в том числе по особенностям васкулярной анатомии цветка (Wilkinson, 1948, 1949; Fukuoka, 1972), результатам серологических (Gibbs, 1954; Hillebrand, Fairbrothers, 1969, 1970a, b), цитологических (Egolf, 1962), карпологических (Артюшенко, 1951) и других исследований, определили целесообразность разделения этого семейства на три: *Caprifoliaceae s. st.*, включающее 13 родов, и монотипные *Viburnaceae* и *Sambucaceae* (Тахтаджян, 1987).

Таксономические построения основаны главным образом на тщательном морфологическом анализе репродуктивных и вегетативных органов. Анатомии последних обычно не уделяют должного внимания, хотя в ряде случаев признаки микроструктуры растений достаточно информативны. Одним из таких признаков, особенно полезных для дендрологии, служит анатомия коры (Мерклин, 1957; Moeller, 1882; Лотова, 1988) — гетерогенного комплекса тканей, находящегося снаружи от камбия и состоящего из первичной коры и вторичной флоэмы.

А. Л. Тахтаджян (1987), признавая сходство между родами *Viburnum* и *Sambucus*, отмечает и некоторые присущие им особенности строения коровой части стебля: наличие толстостенных перидиклических волокон у *Sambucus* и чечевичек у *Viburnum*, отличающих этот род от представителей *Caprifoliaceae s. st.*, но не от *Sambucus*.

Столь немногочисленные данные по анатомии коры этих родов объясняются ее очень слабой изученностью. Краткие анатомические описания их коры приведены J. Moeller (1882), особенности отдельных ее элементов отмечены А. де Бари (1877), М. Н. Douliot (1889), L. Linsbauer (1896), Н. Solereder (1899), L. H. McDaniels (1918), В. И. Палладиным (1924), А. J. Eames, L. H. McDaniels (1925), С. R. Metcalfe, L. Chalk (1950), Y. Waiset, N. Lipschitz (1975), а признаки, имеющие диагностическое значение, — Л. И. Лотовой (1987).

Данная статья — первая из предполагаемой серии работ по анатомии коры представителей сем. *Caprifoliaceae s. l.* В ней представлены результаты исследования коры видов рода *Viburnum*. Цель работы состояла в изучении общих закономерностей строения и развития коры и выяснении возможности использования ее анатомических признаков для систематики.

Материал и методика

Род *Viburnum*, многие представители которого используются как декоративные кустарники и популярны в народной медицине (Качалов, 1970; Булыгин, 1991), делат на 9 секций, границы между которыми не очень четкие (Wilkinson, 1948; Egolf, 1962). Мы исследовали кору 23 видов из 8 секций (таблица).

Некоторые особенности строения коры изученных видов рода *Viburnum*

Вид	Место сбора	Элементы стереома	Однолетний стебель			Многолетний стебель		
			клетки пробки			типы отложений оксалата кальция	пробка	
			вытянуты	уплощены	наличие дубильных веществ		наличие дубильных веществ	одревеснение клеточных стенок
<i>Секция Viburnum</i>								
<i>V. burejaeticum</i> Rgl. et Herd.	НБС, МГУ	в. пфл, скл. вт. фл.	+	-	-	-	-	-
<i>V. carlesii</i> Hemsl.	Сочи	в. пфл, скл. вт. фл.	+	-	+	-	+	+
<i>V. lantata</i> L.	АИЛыЛх, МГУ, Сочи	" "	+	-	-	друзы	-	-
<i>V. rhytidophyllum</i> Hemsl.	НБС	в. пфл	+	-	-	друзы	-	-
<i>V. utile</i> Hemsl.	" "	" "	-	+	+	-	+	-
<i>Секция Lentago</i>								
<i>V. lentago</i> L.	ГБС	в. пфл	-	+	+	-	+	-
<i>V. prunifolium</i> L.	" "	" "	-	+	-	друзы	+	-
<i>Секция Megalotinus</i>								
<i>V. cylindricum</i> Hamilt.	Сочи	в. пфл	-	+	+	-	+	-
<i>Секция Odontotinus</i>								
<i>V. dentatum</i> L.	ГБС	в. пфл	-	+	+	-	+	-
<i>V. japonicum</i> (Thunb.) Spreng.	НБС	" "	-	+	+	-	+	-
<i>V. molle</i> Michx.	МГУ	" "	-	+	-	друзы	+	-
<i>V. recognitum</i> Fern.	ГБС	" "	-	+	+	-	+	-
<i>V. wrightii</i> Mig.	" "	" "	-	+	+	-	+	-
<i>Секция Opulus</i>								
<i>V. opulus</i> L.	АИЛыЛх, МГУ	в. пфл, скл. вт. фл.	+	-	-	друзы	-	-
<i>V. sargentii</i> Koehne	ГБС, МГУ	в. пфл	+	-	-	друзы	-	-
<i>V. trilobum</i> Marsh.	" "	в. пфл, скл. вт. фл.	+	-	-	-	-	-
<i>Секция Pseudotinus</i>								
<i>V. furcatum</i> Blume	Сочи	в. пфл, в. вт. фл.	-	+	+	-	+	-
<i>Секция Thycosma</i>								
<i>V. suspensum</i> Lindl.	НБС	в. пфл, скл. пфл, скл. вт. фл.	-	+	+	друзы, ромбические кристаллы	+	-
<i>Секция Tinus</i>								
<i>V. cinnamomifolium</i> Rehd.	Сочи	в. пфл, скл. вт. фл.	-	+	+	ромбические кристаллы	+	-
<i>V. davidii</i> Franch.	" "	" "	-	+	+	друзы	+	+
<i>V. harryanum</i> Rehd.	НБС	" "	-	+	+	-	+	+
<i>V. propinquum</i> Hemsl.	Сочи	" "	-	+	+	-	+	+
<i>V. tinus</i> L.	НБС	" "	+	-	-	друзы, ромбические кристаллы	+	-

Примечание. в. — волокна, скл. — склеренды, пфл — протофлоэма, вт. фл. — вторичная флоэма.

Однолетние побеги и кусочки коры многолетних ветвей разного возраста собирали в Главном ботаническом саду РАН (ГБС), Ботаническом саду Московского университета (МГУ), дендрарии "Белые ночи" (Сочи), Никитском ботаническом саду (НБС), дендросаду Архангельского института леса и лесохимии (АИЛиЛх).

Материал фиксировали в 70°-м спирте. Анатомические исследования проводили на поперечных и продольных срезах по обычной методике (Прозина, 1960). Одревесневшие элементы выявляли с помощью флороглюциновой реакции, наличие крахмала — раствором йода в водном растворе йодида калия, а жировые включения — спиртовым раствором судана III. Измерения проводили окулярным микрометром, визированным по объективной линейке. Рисунки делали с помощью рисовального аппарата.

Результаты исследования

Не закончившие рост однолетние стебли в поперечном сечении округлые или более-менее ребристые (рис. 1, А). У большинства видов стебли голые, все представители секции *Viburnum*, а также *Viburnum suspensum* и *V. harryanum* опушены звездчатыми волосками (рис. 1, Д), у *V. tinus* встречаются простые волоски. Клетки эпидермы со слегка утолщенными наружными тангентальными стенками, иногда они заполнены коричневатым содержимым.

Под эпидермой расположена первичная кора, состоящая из уголкового или уголково-пластинчатой колленхимы и паренхимы, обычно с хорошо развитыми межклетниками. Клетки колленхимы и паренхимы крупнее

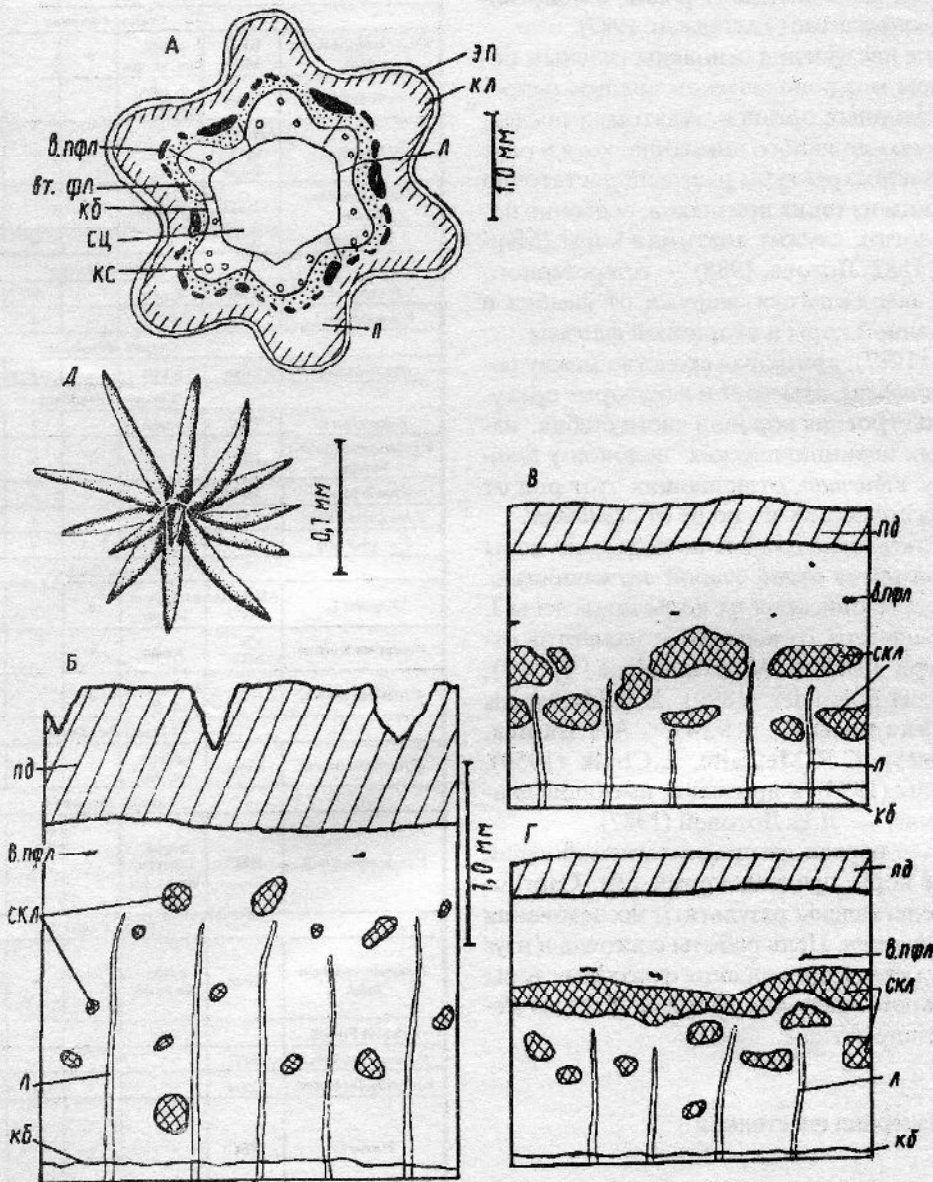


Рис. 1. Строение однолетних стеблей (А) и коры многолетних ветвей (Б—Г) видов рода *Viburnum*: А, Б — *V. opulus*, В — *V. harryanum*, Г — *V. suspensum*; Д — звездчатый волосок *V. lantana*; в.фл — волокна протофлоэмы, кл — колленхима, кб — камбий, кс — ксилема, л — луч, п — паренхима, пд — перидерма, скл — склериды, сц — сердцевина, фл — флоэма, эп — эпидерма

клеток эпидермы. Паренхимные клетки нередко крахмалоносные. У ряда видов — *V.sargentii*, *V.prunifolium*, *V.molle*, *V.cylindricum*, *V.tinus*, *V.rhytidophyllum*, *V.burejaeticum* (НБС) и *V.lantana* (Сочи, МГУ) — некоторые клетки содержат друзы оксалата кальция. Крахмалоносное влагалище выражено у *V.trilobum*, *V.burejaeticum* (МГУ) и *V.lantana* (МГУ).

С возрастом первичная кора разрастается в тангентальном направлении, ее клетки уплощаются и часто заполняются дубильными веществами.

К первичной коре примыкают группы волокон протофлоэмы.

Вторичная флоэма мелкоклеточная, состоящая из тонкостенных элементов: ситовидных трубок с сопровождающими клетками, тяжевой и лучевой паренхимы. Членики ситовидных трубок имеют сложные ситовидные пластинки с 4—5 ситовидными полями.

В многолетних ветвях тяжевая паренхима запасочная и у некоторых видов кристаллоносная. Оксалат кальция откладывается в виде друз или ромбоздрических кристаллов (таблица) с размерами граней до 0,02 мм. У всех видов много клеток с жировыми каплями.

Лучи однорядные, иногда в середине двурядные, высотой 5—16 клеток. Все лучи гетероцеллюлярные, состоящие из стоячих и квадратных клеток.

По строению стереома коры многолетних ветвей (Лотова, 1991) исследованные виды можно подразделить на 4 группы: 1) с волокнами только в протофлоэме (*V.cylindricum*, *V.dentatum*, *V.japonicum*, *V.lentago*, *V.molle*, *V.prunifolium*, *V.rhytidophyllum*, *V.sargentii*, *V.utile*, *V.wrightii*, *V.recognitum*); 2) с волокнами в протофлоэме и во вторичной флоэме (*V.furcatum*); 3) с волокнами в протофлоэме и склереидами во вторичной флоэме (*V.opulus*, *V.trilobum*, *V.carlesii*, *V.lantana*, *V.burejaeticum*, *V.cinnamomifolium*, *V.propinquum*, *V.davidii*, *V.harryanum* и *V.tinus*) и 4) с волокнами и склереидами, составляющими сплошное 2—3-слойное кольцо в протофлоэме, и склереидами во вторичной флоэме (рис. 1, Г) (*V.suspensum*). По степени развития стереома и его топографии разные виды, относящиеся к третьей группе, существенно различаются. У большинства видов склереиды собраны по 2—8 в группы, диффузно расположенные во вторичной флоэме (рис. 1, Б) (*V.opulus*, *V.trilobum*, *V.burejaeticum*, *V.lantana*, *V.carlesii*). У *V.harryanum*, *V.davidii*, *V.propinquum*, *V.cinnamomifolium* и *V.tinus* крупные группы склереид, насчитывающие до 30 клеток, вытянуты в тангентальном направлении, иногда сомкнуты (рис. 1, В).

У всех исследованных видов феллоген закладывается один раз. Он вычленяется из клеток эпидермы (рис. 2, А).

Чечевички появляются на однолетних стеблях до начала развития поверхностной перидермы. Феллоген чечевички закладывается в паренхиме первичной коры под устьищем.

У *V.opulus*, *V.trilobum*, *V.sargentii*, *V.lantana*, *V.burejaeticum* и *V.rhytidophyllum* клетки пробки в одно-двухлетних стеблях широкопросветные, тонкостенные, пустые, вытянутые в радиальном направлении (у *V.sargentii* радиальные стенки клеток в 2,5—3 раза длиннее тангентальных (рис. 2, Б)). У *V.lantana*, *V.burejaeticum* и *V.rhytidophyllum* клетки пробки имеют извилистые радиаль-

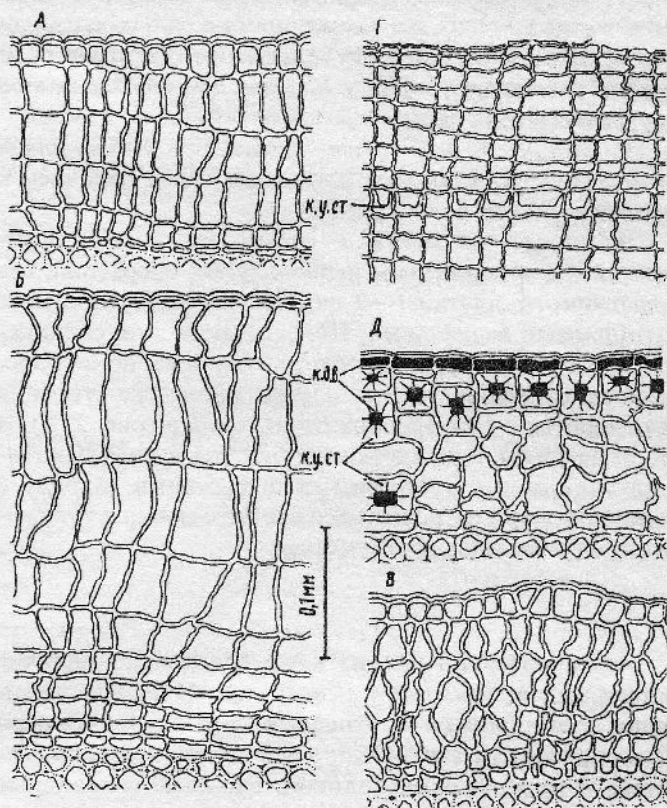


Рис. 2. Особенности строения перидермы. А — В, Д — перидерма в однолетних стеблях: *V. opulus* (А), *V. sargentii* (Б), *V. rhytidophyllum* (В), *V. carlesii* (Д); Г — перидерма многолетней ветви *V. opulus*; к.д.в. — клетки, заполненные дубильными веществами, к.ц.ст. — клетки с утолщенными стенками

ные стенки, часто клетки смещены одна относительно другой, что нарушает правильность их расположения радиальными рядами (рис. 2, В).

В многолетних ветвях клетки уплощаются, но по-прежнему остаются тонкостенными, только у *V. opulus* внутренние тангентальные стенки некоторых клеток утолщаются (рис. 2, Г); ровные радиальные стенки становятся извилистыми, некоторые клетки заполняются дубильными веществами.

В отличие от вышеперечисленных видов клетки пробки в однолетних стеблях *V. molle* и *V. prunifolium* всегда уплощенные, тонкостенные; в многолетних ветвях клетки 1—2 внутренних слоев сильно сплюснуты и заполнены дубильными веществами, остальные слои пробки пустые.

В однолетних стеблях *V. utile* и *V. lentago* все клетки тонкостенные и уплощенные, 2—3 средних слоя клеток пробки заполнены дубильными веществами. В многолетних ветвях внутренние 2—3 слоя клеток пробки более-менее квадратные, без содержимого, остальные слои состоят из сплюснутых клеток с дубильными веществами.

У *V. japonicum*, *V. wrightii*, *V. dentatum*, *V. recognitum*, *V. cinnamomifolium*, *V. cylindricum*, *V. suspensum* и *V. furcatum* уже в первый год жизни стебля клетки пробки заполняются дубильными веществами и деформируются. Иногда клетки 1—2 наружных (*V. dentatum*) или наружного и внутреннего (*V. wrightii*) слоев сохраняют более-

менее квадратные очертания и не имеют содержимого. В многолетних ветвях все клетки пробки сильно сплюснуты, их полости заполнены дубильными веществами, слои трудно различимы, лишь у *V. japonicum* клетки самого внутреннего слоя иногда пустые.

V. carlesii, *V. propinquum*, *V. davidii* и *V. harrayanum* отличаются от остальных изученных видов наличием в пробке одревесневших клеток.

В однолетних стеблях *V. carlesii* клетки 2—3 внутренних слоев перидермы неправильных очертаний, без содержимого, клетки 1—2 наружных слоев заполнены дубильными веществами. Некоторые из них сплюснуты, остальные имеют сильно утолщенные, но не одревесневшие стенки, иногда клетки такого же строения встречаются во внутренних слоях пробки (рис. 2, Д). В многолетних ветвях клетки пробки уплощены, некоторые заполнены дубильными веществами, наряду с тонкостенными встречаются и клетки с сильно утолщенными одревесневшими стенками.

Анатомический анализ коры показывает наличие общих черт ее строения у разных видов *Viburnum*. Наиболее стабильными признаками, характеризующими весь род, следует считать строение первичной коры, наличие в протофлоэме волокон, сложные ситовидные пластинки ситовидных трубок, отложение жира в тяжелой паренхиме.

Наиболее вариабельны особенности строения стереома и пробки. Эти анатомические признаки достаточно хорошо характеризуют отдельные секции. У видов секции *Timus* стереом состоит из волокон протофлоэмы и склерид во вторичной флоэме, у всех представителей секций *Odontotinus* и *Lentago* имеются только волокна протофлоэмы. Наиболее гетерогенны по строению стереома секции *Opulus* и *Viburnum*, в которых одни виды имеют только волокна протофлоэмы, а другие — воло-

У *V. davidii* и *V. harrayanum* в однолетних стеблях между 1—2 слоями уплощенных, заполненных дубильными веществами клеток, некоторые из которых имеют одревесневшие стенки, расположен один слой пустых широкопросветных клеток.

У *V. propinquum* в однолетних стеблях клетки самого внутреннего слоя пробки квадратные, тонкостенные, без содержимого, снаружи расположен слой утолщенными одревесневшими стенками. Клетки следующего слоя деформированы и заполнены дубильными веществами. Клетки 1—3 наружных слоев без содержимого, многие имеют одревесневшие стенки.

В многолетних ветвях у *V. davidii*, *V. harrayanum* и *V. propinquum* клетки пробки заполнены дубильными веществами, лишь у *V. harrayanum* встречаются слои пустых клеток. Некоторые клетки пробки имеют одревесневшие стенки.

У *V. tinus* в многолетних ветвях клетки пробки сплюснуты, большинство из них содержит дубильные вещества. Число слоев трудно различимо.

на протофлоэмы и склериды. Все представители секции *Opulus* характеризуются практически одинаковым строением пробки. У них, а также у некоторых видов секции *Viburnum* в однолетних стеблях выявлены клетки, вытянутые в радиальном направлении. Представители всех других секций имеют в той или иной степени уплощенные клетки. В многолетних ветвях у всех видов секции *Opulus* и большинства видов секции *Viburnum* клетки пробки широкопросветные, у видов секций *Timus*, *Megalotinus*, *Thyrsoisma*, *Pseudotinus*, *Odontotinus* (за исключением *M. molle*) и отчасти *Lentago* они содержат дубильные вещества. У большинства исследованных представителей секции *Timus* стенки клеток пробки одревесневают.

Таким образом, результаты наших исследований подтверждают возможность использования анатомических признаков коры при разработке системы рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- А р т ю ш е н к о З.Т. Развитие цветка и плода жимолостных // Труды Бот. ин-та АН СССР. 1951. Сер. 7. Т. 2.
- Б а р и А. де. Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрачных и папоротникообразных растений. СПб., 1877.
- Б у л ы г и н Н.Е. Дендрология. 2-е изд. Л., 1991.
- К а ч а л о в А.А. Деревья и кустарники. Справочник/ Под ред. А.М. Колесникова. М., 1970.
- Л о т о в а Л.И. Диагностика лиственных древесных пород по микроструктуре коры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. вып. 1.
- Л о т о в а Л.И. Анатомия коры как таксономический признак растений // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII делег. съезда ВБО. Алма-Ата, 1988.
- Л о т о в а Л.И. Стереом коры древесных растений // Образование и строение древесной ткани. Рига, 1991.
- М е р к л и н К.Е. Анатомия коры и древесины стебля разных лесных деревьев и кустарников России. СПб., 1857.
- П а л л а д и н В.И. Анатомия растений. М.; Петроград, 1924.
- П р о з и н а М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960.
- Т а х т а д ж а н А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987.
- Д о u l i o t М.Н. Recherches sur le periderme // An. Sci. Nat. Bot. 1889. Vol. 10.
- Е a m e s А. J., М c D a n i e l s L. H. An introduction to plant anatomy. N.Y.; London, 1925.
- Е g o l f D. R. A cytological study of the genus *Viburnum* J. Arnold Arb. 1962. Vol. 3, № 2.
- Ф у к у о к а N. Taxonomic study of the Caprifoliaceae Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Biol. 1972. Vol. 6, № 1.
- Г и б б с R. D. Comparative chemistry and phylogeny of flowering plants // Trans. Roy. Soc. Canada III. Biol. Sci. Sect. 1954. Vol. 48.
- Н и л л е б р а н d G. R., F a i r b r o t h e r s D. E. A serologic investigation of intragenetic relationships in *Viburnum* (Caprifoliaceae) // Bul. Tor. Bot. Club. 1969. Vol. 96, № 5.
- Н и л л е б р а н d G. R., F a i r b r o t h e r s D. E. Phytoserologic systematic survey of the Caprifoliaceae // Brittonia. 1970a. Vol. 22, № 1.
- Н и л л е б р а н d G. R., F a i r b r o t h e r s D. E. Serologic investigation of the systematic position of the Caprifoliaceae. 1. Co-

respondence with selected Rubiaceae and Cornaceae // Amer.J.Bot.1970b.Vol.57, № 7

Linsbauer L. Beitrage zur vergleichenden Anatomie der Caprifoliaceen // Verh.Zool-Bot.Ges.Wein.1896.Vol.45.

McDaniels L.H. The histology of the phloem in certain woody angiosperms // Amer.J.Bot.1918. Vol.5, № 7.

Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Vol.2.Oxford, 1950.

Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882.

Solleder H. Systematische anatomie der Dicotyledone. Stuttgart, 1899.

Wailset Y., Liphshitz N. Sites of phellogen initiation // Bot.Gaz.1975. Vol.136, № 2.

Wilkinson A.M. Floral anatomy and morphology of some species of the genus *Viburnum* of the Caprifoliaceae // Amer.J.Bot.1948. Vol.35, № 5.

Wilkinson A.M. Floral anatomy and morphology of *Triosteum* and of the Caprifoliaceae in general // Ibid. 1949. Vol.36, № 6.

Биологический ф-т МГУ

Поступила в редакцию
18.03.96

THE BARK ANATOMY OF *VIBURNUM* L. SPECIES

L.I.Lotova, M.V.Nilova

Summary

The bark anatomy of 23 *Viburnum* species from eight sections was studied. The primary bark of all the species consists of collenchyma and parenchyma, the protophloem is represented by fibers. Sieve plates are complex. The secondary phloem consists of only thin-walled elements or also contains sclereids or fibers. The cork cells vary in outline, wall thickness, presence of cell contents. All the species have the phellogen, which arises from the epidermis.