

Grunow A. New species and varieties of *Diatomaceae* from the Caspian Sea. Translated with additional by F. Kitton // J. Roy. Microsc. Soc. 1879. Vol. 2. P. 677—691.

Peragallo H., Peragallo M. Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. Grez-sur-Loing, 1897—1908. 491 p.

Ross R., Cox E. I., Karajeva N. I. et al. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Beih. Nova Hedw. 1979. H. 64. P. 511—533.

Tempere J., Peragallo H. Diatomées du Monde Entier. Collection. 2 ed. Grez-sur-Loing, 1907—1915. 480 p.

Биологический научно-исследовательский
институт СПбГУ
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 XI 1994

SUMMARY

Four species of the genus *Hyalodiscus* were studied using scanning electron microscope. New data on the valve morphology supplement the diagnoses of these species.

УДК 581.924 : 582.632

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

Л. И. Лотова, А. К. Тимонин

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КОРЫ В СЕМЕЙСТВЕ *BETULACEAE* S. L.

L. I. LOTOVA, A. K. TIMONIN. ON TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF THE BARK ANATOMY IN THE FAMILY *BETULACEAE* S. L.

Исследовано строение коры у 13 видов из всех родов березовых, кроме *Ostryopsis*. Показано, что таксономическое значение имеет архитектура непроводящей зоны флоэмы, обусловленная особенностями стереома. В сем. *Betulaceae* выделены три варианта строения стереома: стереом, состоящий только из склереид, собранных в группы; стереом, состоящий из групп склереид и флоэмных волокон в радиальных рядах; стереом, состоящий из групп склереид и волокон в тангенциальных рядах. Первый вариант свойствен видам *Alnus* и *Betula*, второй и третий встречаются у видов остальных исследованных родов. Это согласуется с разделением березовых на 2 традиционных подсемейства — *Betuloideae* (*Betula*, *Alnus*) и *Coryloideae* (*Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*, ?*Ostryopsis*).

Из признаков флоэмы только особенности пластидного аппарата ситовидных трубок получили достаточно широкое признание в систематике покрытосеменных растений (Behnke, 1972; Behnke, Dahlgren, 1976; Cronquist, 1981, и др.). Анатомические признаки коры, в том числе вторичного луба, составляющего большую ее часть, в систематике растений используются мало. Вторичная флоэма достаточно богата признаками как в проводящей зоне, осуществляющей транспорт ассимилятов, так и в зоне непроводящей, в которой с возрастом происходят значительные и разнообразные изменения, имеющие таксономическую специфичность. Поэтому в ряде случаев они могут быть полезными для решения некоторых вопросов таксономии древесных растений (Roth, 1969a,b). В этом отношении заслуживает внимания сем. *Betulaceae* s. l., система которого нуждается в уточнении.

Сем. *Betulaceae* s. l. представляет собой естественную группу, состоящую из

6 родов, различающихся по многим деталям строения соцветий, цветкам, семяпочкам, древесине и др. Это неоднократно побуждало систематиков группировать их в более мелкие таксоны и придавать им разные ранги. Обычно комплекс родов *Betula* и *Alnus* противопоставляют комплексу из остальных 4 родов — *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Ostryopsis* (Baillon, 1877; Prantl, 1894; Ветштейн, 1912; Takhtajan, 1980, и др.), порой возводя оба комплекса в ранг самостоятельных семейств *Betulaceae* s. str. и *Corylaceae* (De Candolle, 1868; Regel, 1868; Hutchinson, 1926; Кузнецов, 1936; Буш, 1959, и др.). Реже 6 родов *Betulaceae* s. l. группируют в 3 таксона равных рангов. Так, Е. Abbé (1974) распределял роды по 3 трибам — *Betuleae* (*Alnus* и *Betula*), *Carpineae* (*Carpinus* и *Ostrya*), *Coryleae* (*Corylus* и *Ostryopsis*). Л. А. Куприянова (1962; Kuprianova, 1963) сближала род *Ostryopsis* с родами *Carpinus*, *Ostrya* и считала отличия этих 3 родов от *Corylus* достаточными для выделения их в самостоятельное сем. *Carpiniaceae* наряду с семействами *Betulaceae* s. str. и *Corylaceae* s. str. А. Л. Тахтаджян (1987) признал все 3 таксона в тех же составах, но понизил их ранг до подсемейства в составе единого сем. *Betulaceae*.

Материал и методика

Исследована кора закончивших сезонное развитие одно- и многолетних ветвей и стволов у 13 видов, собранных в природе и в ботанических садах и парках бывшего СССР (см. таблицу). Представлены все роды *Betulaceae* s. l., кроме *Ostryopsis*. У *Ostrya virginica* Willd. удалось исследовать кору только одно- и многолетних ветвей.

Материал фиксировали 70%-м спиртом и хранили в смеси спирта и глицерина. Исследование проводили на поперечных, продольных тангенциальных и радиальных срезах по обычной анатомической методике.

Результаты исследования

Кора однолетних стеблей.

Кора однолетних стеблей у всех исследованных видов имеет одинаковый план строения. Стебли голые или с простыми одноклеточными шиловидными волосками (рис. 1, А). У *Corylus* встречаются также железистые волоски. Под эпидермой расположена перидерма, формируемая закладывающимся в субэпидермальном слое феллогеном. Феллодерма чаще всего 1-слойная, феллема состоит из нескольких слоев клеток. Ее клетки либо уплощенные, слегка вытянутые в тангенциальном направлении, либо в поперечном сечении более или менее квадратные, как у видов *Corylus* (рис. 1, А). Нередко они заполнены бурым содержимым.

Наружная часть первичной коры, расположенная под перидермой, состоит из 3—6-слойной колленхимы, клетки которой сначала имеют уголкового утолщения стенок. Позднее утолщаются тангенциальные стенки и колленхима становится пластинчатой. Паренхима первичной коры состоит из клеток с утолщенными оболочками, некоторые клетки содержат друзы оксалата кальция.

На поперечных срезах стеблей под коровой паренхимой кольцом располагаются группы волокон первичной флоэмы, армирующие проводящие пучки. Они имеют толстые обычно слабо одревесневшие оболочки с многочисленными узкими порами. В закончивших сезонное развитие стеблях паренхимные клетки, расположенные между группами волокон, склерифицируются. С внутренней стороны к волокнам примыкают тонкостенные элементы первичной флоэмы — ситовидные трубки и клетки флоэмной паренхимы. Вторичная флоэма тонкая, лучи 1-рядные, чаще всего строго радиальные.

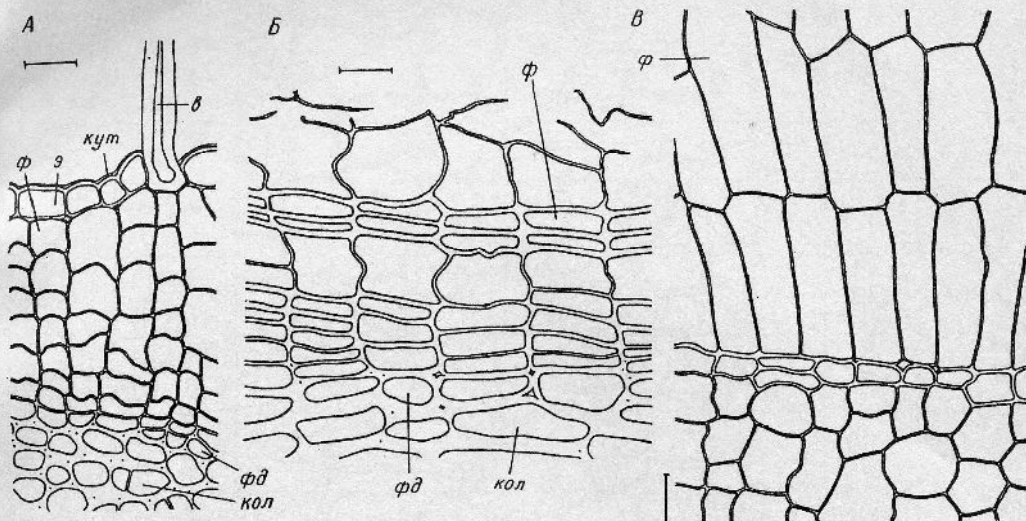


Рис. 1. Покровные ткани на стеблях разных видов рода *Corylus*.

А — на однолетнем стебле *C. colurna*, Б — на стволе *C. sieboldiana*, В — на стволе *C. colurna* в — волосок, кол — колленхима, кут — кутикула, ф — феллема, фд — феллодерма, э — эпидерма. Масштабная линейка: А — 0.03; Б — 0.01; В — 0.02 мм.

Кора многолетних ветвей.

Кора многолетних ветвей состоит из тех же тканей, но характеризуется более толстой феллемой, в которой у некоторых растений (*Betula*, *Corylus sieboldiana*) чередуются слои широко- и узкопросветных клеток. Колленхима сдавлена в радиальном направлении. Вокруг волокон первичной флоэмы усиливается склерификация паренхимы.

Вторичная флоэма состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками запасящей и кристаллоносной паренхимы. Отдельные группы паренхимных клеток склерифицируются. Клетки лучевой паренхимы в наружной части вторичной флоэмы растягиваются в тангенциальном направлении, что приводит к некоторому расширению лучей.

Стволовая кора.

Исследованные виды можно разделить на две группы: тонкокорые с вторичной флоэмой 2—2.5 мм толщ., толстокорые с вторичной флоэмой более 3 мм толщ. Тонкокорость обычно сочетается со слабой дилатацией флоэмы и тонкой коркой, которая у некоторых видов формируется только в основании ствола (*Betula*, *Alnus incana*, виды *Carpinus*). У толстокорых растений, как правило, развивается мощная чешуйчатая корка (*Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Ostrya carpinifolia*).

Толщина проводящей зоны вторичной флоэмы не коррелирует с общей толщиной этой ткани и составляет в среднем 0.3—0.4 мм. У большинства исследованных образцов коры зона проводящей флоэмы достаточно хорошо отграничена от располагающейся снаружи от нее непроводящей зоны. Исключение составляют образцы коры *Ostrya carpinifolia*, собранные на Боржомском плато, у которых граница между обеими зонами выражена нечетко.

Проводящая флоэма состоит из тонкостенных элементов, но у *Carpinus americana* в ней имеются одревесневшие волокна. Все элементы располагаются на поперечных срезах радиальными рядами.

Диаметр ситовидных трубок варьирует от 0.02 до 0.04 мм (см. таблицу), наиболее узкопросветные элементы характерны для *Carpinus orientalis* и видов

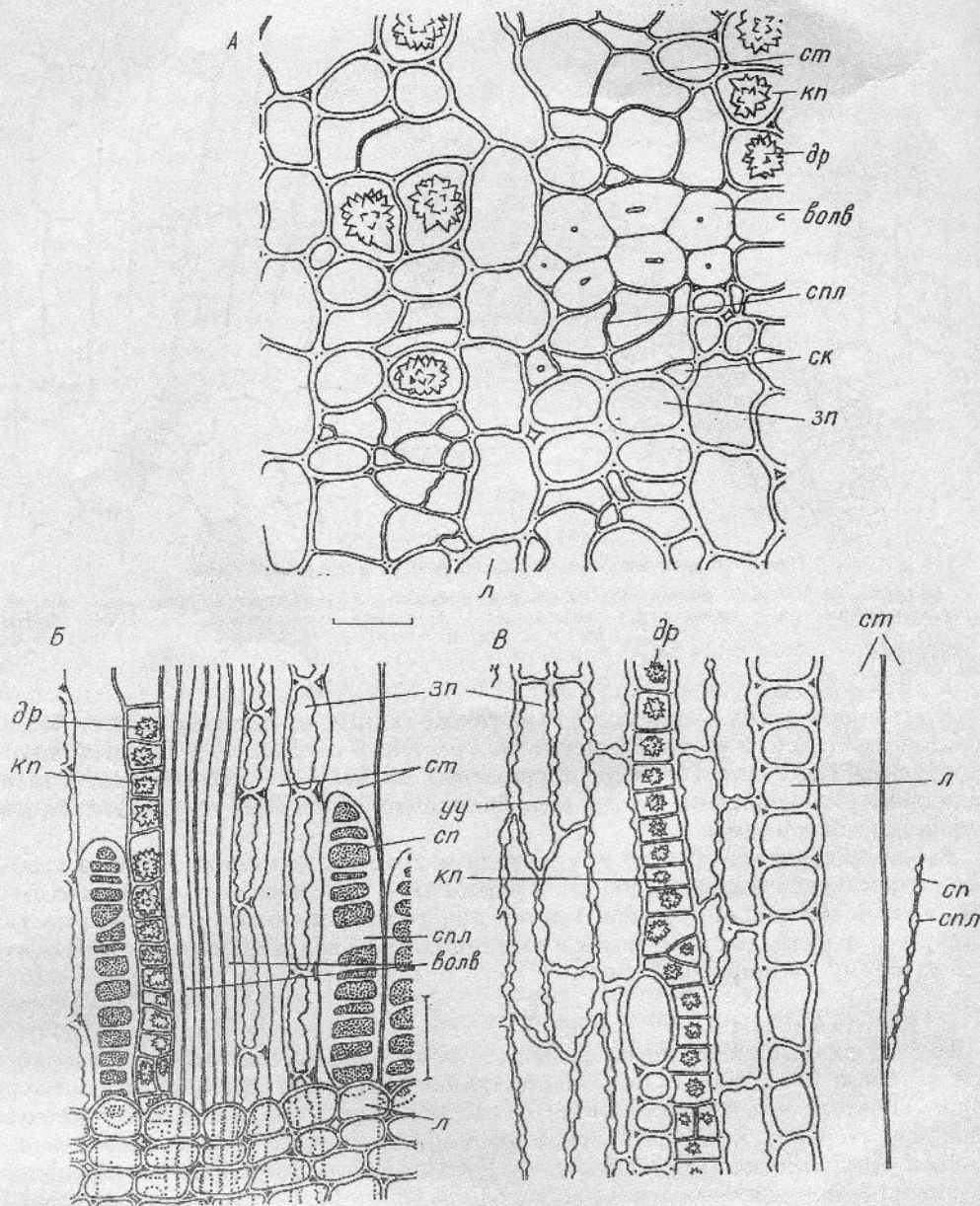


Рис. 2. Строение внутренней зоны вторичной флоэмы в стволах *Corylus colurna* (А, Б) и *C. sieboldiana* (В).

Срезы: А — поперечный, Б — радиальный, В — тангентальный. волв — волокно вторичной флоэмы, др — друза оксалата кальция, зп — запасочная паренхима, кп — кристаллоносная паренхима, л — луч, ск — сопровождающая клетка, сп — ситовидное поле, спл — ситовидная пластинка, ст — ситовидная трубка, уу — узелковые утолщения оболочки. Масштабная линейка: А — 0,02; Б, В — 0,05 мм.

Corylus. Наиболее короткие членики встречаются у *Carpinus caucasica* и *C. orientalis*, наиболее длинные — у *C. americana*, *Ostrya carpinifolia* и *Corylus avellana*. Корреляция между длиной члеников ситовидных трубок и их диаметром не выявлена. Ситовидные пластинки сложные (рис. 2, Б), число ситовидных полей значительно варьирует даже в пределах одного образца, в среднем их

Трещины паренхимы

Признаки сиговидных трубок

Названия таксонов	Место сбора	Толщина вторичной флоэммы, мм	размеры члеников		число и расположение сиговидных полей		запасляющая			кристаллоносная		одревесневшая		типы клеток, соотношения в одном узле
			длина, мм	диаметр, мм	число сиговидных полей на сиговидной пластинке	сиговидные поля на боковых стенках	стенки равномерно тонкие (А)	стенки равномерно толстые (Б)	стенки с угловыми выемками (В)	спружамый (Г)	с кристаллами (Д)	без кристаллов	с кристаллами	
Betuloideae														
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Московская обл.	2.0—2.9	0.40—0.60	0.02—0.03	10—12	-	+	-	-	+	-	-	-	А; Г
	Боржомское ущелье	3.0—4.1	0.45—0.55	0.03—0.04	7—11	-	+	-	-	+	-	-	-	А; Г
<i>A. incana</i> (L.) Moench	Московская обл.	2.8—3.2	0.10—0.15	0.01—0.03	6—9	-	-	+	-	+	+	-	+	Б; Г; Б+Г
<i>Betula nana</i> L.	Мурманская обл.	0.6—0.8	0.15—0.25	0.01—0.02	5—7	±	-	+	-	+	+	-	-	Б; Г; Б+Г
<i>B. pendula</i> Roth	Московская обл.	2.9—3.3	0.30—0.60	0.03—0.04	9—12	+	+	-	-	+	+	-	-	А; Г+Д
Carpinoideae														
<i>Carpinus americana</i> Michx. (C. caroliniana Walt.)	Батумский ботанический сад	2.0—2.5	0.55—0.60	0.03—0.04	10—16	+	+	+	-	-	-	+	+	А; Б
<i>C. betulus</i> L.	Львов	4.9—7.3	0.30—0.50	0.02—0.04	(8)10—12(23)	+	-	-	+	+	-	-	+	Б; В
<i>C. caucasica</i> Grossh.	Боржомское ущелье	1.3—1.5	0.25—0.35	0.03—0.04	(3)6—9(13)	-	+	-	-	-	-	-	-	А; А+Г
<i>C. orientalis</i> Mill.	То же	1.2—1.7	0.25—0.35	0.015—0.020	5—6(8)	-	+	-	-	+	+	-	-	А; А+Г
<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop.	Батумский ботанический сад	2.8—3.3	0.50—0.60	0.03—0.04	8—10	+	+	-	-	+	+	-	-	А; А+Г
	Боржомское ущелье	3.0—3.5	0.50—0.70	0.03—0.04	(6)9—13(16)	-	+	-	-	+	+	-	-	А; А+Г; А+Д
Coryloideae														
<i>Corylus avellana</i> L.	Московская обл.	0.7—1.1	0.50—0.70	0.015—0.020	(6)8—9(14)	-	-	-	-	+	+	-	-	Б; Г
	Боржоми	1.0—1.1	0.50—0.70	0.015—0.020	(6)8—9(14)	-	-	-	-	+	+	-	-	Б; Г
<i>C. colurna</i> L.	Боржомское ущелье	1.0—1.2	0.40—0.50	0.020—0.025	(6)7—9(16)	-	-	-	-	+	+	-	-	Б; Г
<i>C. steboliana</i> Blume	Батумский ботанический сад	0.9—1.0	0.40—0.45	0.020—0.025	7—13	-	-	-	-	+	+	-	-	Б; Г

Продолжение таблицы

Название таксонов	Место сбора	Специализированные элементы стереома			Лучи						Клетки феллемы		Кортекс			
		склеренды	расположение флоэмных волокон		узкие	широкие (веретенчатые)	агрегированные	гомологичные	несколько гетерогенные	гетерогенные	однородные	разнородные				
			в радиальных тяжах	в тангентальных тяжах										слоистость (число слоев)	отношение 1-рядных к 2-, 3-рядным лучам	
<i>Betuloideae</i>																
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Московская обл.	+	-	-	6-10	1:0	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
	Боржомское ущелье	+	-	-	7-19	1:0	Единичные	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>A. incana</i> (L.) Moench	Московская обл.	+	-	-	(3)8-10(20)	1:~0	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>Betula piana</i> L.	Мурманская обл.	+	-	-	5-14	1:1	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+
<i>B. pendula</i> Roth	Московская обл.	+	-	-	До 30	1:1	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Carpinoideae</i>																
<i>Carpinus americana</i> Michx. (C. corollinata Wall.)	Батумский ботанический сад	+	+	-	5-28	1:5	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>C. betulus</i> L.	Львов	+	+	-	18-25	1:1	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>C. caucasica</i> Griseb.	Боржомское ущелье	+	+	-	(2)8-12(27)	1:0	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>C. orientalis</i> Mill.	То же	+	+	-	2-12	1:0	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop.	Батумский ботанический сад	-	-	+	6-8	~0,7-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Боржомское ущелье	+	-	+	(2)5-8	1:0	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Coryloideae</i>																
<i>Corylus avellana</i> L.	Московская обл.	+	+	-	(3)8-10(25)	3:1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
	Боржоми	+	+	-	8-13	3:1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>C. sobrata</i> L.	Боржомское ущелье	+	-	+	(3)10-12(24)	1:1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>C. sieboldiana</i> Blume	Батумский ботанический сад	+	+	-	2-26	2:1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+

6—9. Минимальное число (3) отмечено у *Carpinus caucasica*, максимальное (23) — у *C. betulus*. Число ситовидных полей не коррелирует ни с длиной членков, ни с их диаметром. Простые ситовидные пластинки, которые L. MacDaniels (1918) отмечал у *Ostrya virginiana*, нами не обнаружены. Каждый членок ситовидной трубки ассоциирован с одним тяжом (рис. 2, А) из нескольких сопровождающих клеток.

Тяжевая паренхима в проводящей зоне флоэмы однородная. В весенней части прироста ее тяжи немногочисленны и располагаются диффузно, в летней — их гораздо больше и они составляют довольно четко выраженные тангенциальные слои, у видов с флоэмными волокнами отделяющие массивы ситовидных трубок от будущих волокон.

Лучи в проводящей зоне строго радиальные, паренхимные, у большей части видов гомоцеллюлярные из лежащих клеток или неясно гетероцеллюлярные (*Ostrya carpinifolia*, *Betula nana*, виды *Corylus*) (рис. 2, Б), с квадратными в радиальной проекции краевыми клетками. У одних видов лучи только 1-рядные, разной слойности, у других они сочетаются с 2—3-рядными, но последних, как правило, меньше (см. таблицу). У видов *Carpinus* и некоторых растений *Ostrya carpinifolia* из Боржомского ущелья наряду с узкими встречаются широкие вретеновидные лучи. Единичные широкие лучи отмечены также в некоторых образцах коры *Alnus glutinosa* из Боржомского ущелья и *Betula pendula*.

В непроводящей зоне вторичной флоэмы у большей части видов ситовидные трубки с сопровождающими клетками деформируются и постепенно отмирают. Лишь у *Ostrya carpinifolia* и *Corylus colurna* деформированные ситовидные трубки заметны во всей непроводящей зоне, кроме самой периферической ее части.

Большая часть клеток тяжелой паренхимы дифференцируется на запасящие и кристаллоносные. Кристаллоносные клетки обычно мертвые, находящиеся в однородных тяжах, более или менее кубические (рис. 2, Б, В), а расположенные в смешанных тяжах с запасящей паренхимой — удлиненные. В обоих случаях они имеют равномерно тонкие стенки и содержат по одной, реже по несколько друз оксалата кальция. У видов *Betula* и *Ostrya carpinifolia* наряду с клетками, содержащими друзы, развиты клетки с одиночными кристаллами. При том клетки с друзами обычно примыкают к лучам, а клетки с кристаллами — к элементам стереома.

Клетки запасящей паренхимы вытянуты в продольном направлении. У исследованных видов *Alnus*, *Betula*, *Ostrya*, *Carpinus caucasica* и *C. orientalis* они тонкостенные. У *Carpinus americana* встречаются и тонкостенные, и толстостенные клетки, располагающиеся в разных тяжах (см. таблицу). У *C. betulus* клетки тяжелой паренхимы двух типов — с равномерно толстыми стенками и с узелковыми утолщениями стенок. У видов *Corylus* все клетки запасящей паренхимы имеют узелковые утолщения (рис. 2, В). В тонкостенных запасящих клетках откладывается крахмал, а в стенках толстостенных клеток — гемицеллюлоза (Whitmore, 1963).

Тяжи флоэмной паренхимы состоят из клеток одного либо двух типов (см. таблицу). Клетки с узелковыми утолщениями стенок не сочетаются с клетками иного строения в одном тяже. Толсто- и тонкостенные клетки запасящей паренхимы в исследованном материале никогда не располагались в одном тяже, но могли сочетаться с кристаллоносными клетками, содержащими как друзы, так и одиночные кристаллы оксалата кальция. У *Betula pendula* оба типа кристаллоносных клеток были отмечены в одном тяже.

В непроводящей зоне флоэмы формируется стерсом, по строению которого исследованные виды составляют две группы: у *Betula* и *Alnus* развиты только склереиды (рис. 3, А), у остальных видов — склереиды и волокна (рис. 3, Б, В). Склереиды представлены каменистыми клетками, возникающими вследствие склерификации тяжелой паренхимы. У *Betula* и *Alnus* она диффузно-очагового (Лотова, 1987) типа, а у остальных исследованных видов — контактного (Ра-

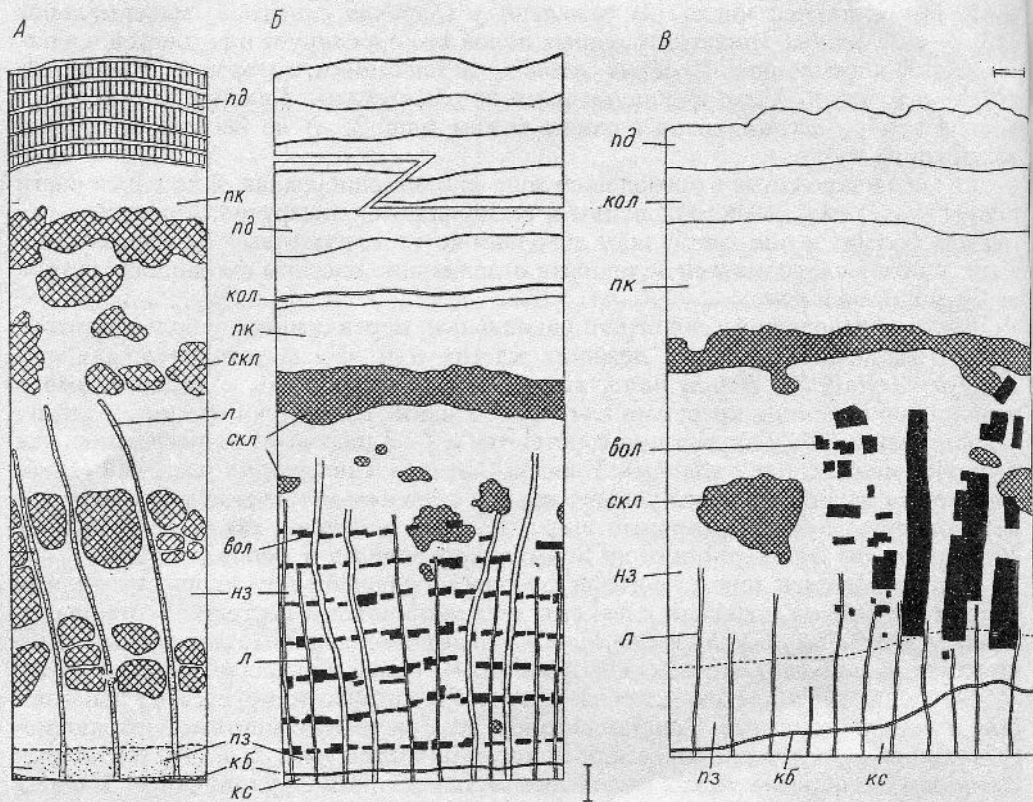


Рис. 3. Схемы строения стволовой коры на поперечных срезах у *Betula pendula* (А), *Corylus colurna* (Б) и *C. avellana* (В).

вол — волокна, кб — камбий, кол — колленхима, кс — ксилема, л — луч, нз — зона непроводящей флоэмы, пд — перидерма, пз — зона проводящей флоэмы, ПК — первичная кора, скл — склересиды. Масштабная линейка: А, Б — 0.01; В — 0.05 мм.

gameswaran, 1968) типа, т. е. возникающая в контакте с волокнами. У всех видов очень мощно склерифицируется паренхима на периферии вторичной флоэмы, где формируется сплошное кольцо одревесневших элементов.

Волокна собраны в тангенциальные (рис. 2, А; 3, В) или радиальные тяжи (см. таблицу), а у *Corylus sieboldiana* встречаются также одиночные волокна. У видов с радиальными тяжами волокон участки с волокнами чередуются с более обширными участками, не имеющими их (рис. 3, В); у видов с тангенциальными тяжами волокон участки без волокон очень малы.

В образовании стереома наряду со специализированными элементами участвуют одревесневшие тонкостенные клетки тяжелой паренхимы. Они окаймляют массивы волокон или склерейд, располагаются внутри массивов склерейд, а у *Carpinus betulus* и *C. americana* развиваются крупные участки одревесневшей тяжелой паренхимы, некоторые из них контактируют с массивами специализированных элементов стереома. Одревесневшие клетки, контактирующие с волокнами или склерейдами, нередко содержат по одному кристаллу оксалата кальция.

На степень развития и, по-видимому, на состав стереома влияют условия произрастания. Так, в образцах коры *Ostrya carpinifolia* из Боржомского ущелья отмечены и волокна, и склерейды, а в образцах коры этого же вида из Батумского ботанического сада склерейды не обнаружены. В образцах коры *Alnus*

glutinosa из Боржомского ущелья склерификация значительно слабее, чем в образцах коры этого же вида из Подмосквья.

Особенности строения стереома в большой степени определяют характер дилатации. У всех исследованных видов дилатация диффузная, но у видов без волокон и видов с волокнами, собранными в радиальные тяжи, она охватывает большую часть непроводящей зоны вторичной флоэмы, за исключением узких секторов, выполненных стереомом. У видов с волокнами в тангенциальных тяжах она ограничена небольшими участками, где массивы стереома прерываются. Такую дилатацию целесообразно называть локально-диффузной.

Лучи в непроводящей зоне вторичной флоэмы не дилатируют. У видов с диффузной дилатацией флоэмы они обычно отклоняются от радиального направления и практически теряются в пролиферирующей паренхиме примерно в середине непроводящей зоны. У видов с локально-диффузной дилатацией они остаются радиальными и заметны почти по всей толщине непроводящей зоны. Клетки лучевой паренхимы, контактирующие с элементами стереома, одревесневают и отмирают, у *Carpinus betulus* и *C. americana* в них часто появляется по одному ромбическому кристаллу оксалата кальция.

Снаружи от непроводящей зоны вторичной флоэмы у видов *Betula*, *Corylus*, *Carpinus americana* и *C. orientalis* сохраняется первичная кора и ствол покрыт перидермой, особенно мощной у *Corylus colurna*. У этих видов, кроме *Betula nana*, в основании старых стволов может формироваться чешуйчатая корка (у *B. nana* ее нет). У остальных видов первичная кора не сохраняется, и чешуйчатая корка хорошо развита.

Ткань, заключенная между перидермами, сохраняет строение, свойственное периферической части непроводящей зоны флоэмы. Однако паренхима нередко лигнифицируется.

У большей части исследованных видов перидермы различаются лишь по толщине феллемы; которая состоит из одинаковых, сильно уплощенных клеток с утолщенными суберинизированными стенками. У *Betula pendula* чередуются слои сильно и слабо уплощенных клеток, заполненных бетулином. У *B. nana* клетки феллемы однородные. Слоистость свойственна и феллеме *Corylus sieboldiana* (рис. 1, Б). Значительно слабее она выражена у *Carpinus caucasica* и *Ostrya carpinifolia* из Батумского ботанического сада. У этих видов среди сильно уплощенных клеток местами развиваются небольшие тангенциальные тяжи широкопросветных клеток.

Своеобразную феллему имеет *Corylus colurna*. В ней чередуются слои тонкостенных и более толстостенных клеток. Тонкостенные клетки имеют разные очертания — от широкопросветных, вытянутых в радиальном направлении, до более или менее изодиаметрических, примыкающих изнутри к толстостенным клеткам (рис. 1, В).

Обсуждение результатов

Всем представителям сем. *Betulaceae* s. l. свойственны такие общие черты строения коры, как наличие протофлоэмных волокон, склерификация флоэмной паренхимы, обилие линейных 1-рядных лучей, тенденция к их агрегации и образованию чешуйчатой корки. Это согласуется с мнением о достаточно близком родстве всех представителей *Betulaceae* s. l. (Prantl, 1894; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981). В то же время створовая вторичная кора у разных видов различается по гистологическому составу и общей архитектонике (см. таблицу).

В семействе выявлены виды с сохраняющейся на стволах первичной корой. Можно предположить, что у *Betula nana*, *Corylus avellana*, *C. colurna*, *C. sieboldiana*, *Carpinus americana* и *C. orientalis* это связано с их кустарниковым габитусом и более слабым вторичным утолщением, чем у деревьев, стволы которых не имеют первичной коры и покрыты коркой.

У всех исследованных видов имеется тенденция к ассоциации стереома с кристаллоносной паренхимой, причем оксалат кальция откладывается в ней в иной форме, чем в других участках вторичной флоэмы. Возможно, что развитие особых тяжей кристаллоносных клеток в контакте с элементами стереома каким-то образом связано с процессом склерификации (Holdheide, 1951).

Таксономические признаки вторичной коры начинают формироваться со 2—4-го года и вполне проявляются только в многолетних стволах. При анализе коры и выявлении черт специализации флоэмы наибольшее внимание уделяют ситовидным элементам. Судя по результатам проведенного исследования, для систематики имеют значение не столько признаки отдельных элементов флоэмы, сколько характер ее возрастных изменений, проявляющихся в дилатации и склерификации, и общая архитектура непроводящей зоны, определяемая главным образом особенностями стереома. У видов с более или менее четкими тангенциальными слоями стереома (*Ostrya carpinifolia*, *Corylus colurna*) граница между проводящей и непроводящей зонами вторичной флоэмы слабо выражена. По строению стереома можно выделить два структурных типа вторичной коры. Первый тип характеризуется стереомом, состоящим из склерид, группы которых располагаются более или менее диффузно и имеют разные размеры. Второй тип характеризуется наличием наряду со склероидами и волокон. В нем можно выделить два варианта групп волокон — с радиальной и тангенциальной ориентацией.

Первый тип свойствен только родам *Betula* и *Alnus* (см. также: Moeller, 1882; Holdheide, 1951; Лотова, 1984, 1988; Талалуева, 1985), что подтверждает целесообразность их выделения в особый таксон. Второй тип отмечен у всех остальных исследованных родов.

Подсем. *Carpinoideae* в трактовке Тахтаджяна (1987) по архитектонике вторичной коры оказалось неоднородным, так как роду *Carpinus* присуще расположение волокон радиальными группами (Moeller, 1882; Лотова, 1984, 1986), а роду *Ostrya* — тангенциальными.

В роде *Corylus*, выделяемом в монотипное подсемейство (Тахтаджян, 1987), *C. sieboldiana* по строению коры сходен с видами *Carpinus*, а *C. colurna* — с *Ostrya carpinifolia*. Следовательно, род *Corylus* по анатомическим признакам коры занимает промежуточное положение между родами *Carpinus* и *Ostrya*. Поэтому нам кажется целесообразным не отделять его от этих 2 родов, не включать в особое подсемейство и различать в пределах *Betulaceae* s. l. 2 таксона, возможно, в ранге подсемейства — *Betuloideae* и *Coryloideae*.

Таким образом, анатомические признаки вторичной коры целесообразно использовать для уточнения некоторых спорных вопросов систематики и включать в характеристику таксонов.

Работа выполнена в соответствии с государственной научной программой «Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буш Н. А. Систематика высших растений. 3-е изд. М., 1959. 536 с.
Вентштейн Р. Руководство по систематике растений. Т. 2. Ч. 2. Высшие растения. (Скрытосеменные). М., 1912. VI + 502 с.
Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л., 1936. 456 с.
Куприянова Л. А. Палинологические данные к систематике порядков *Fagales* и *Urticales* // I Междунар. палинологическая конф. (Таксон, США). Докл. сов. палинологов. Расширенные тезисы. М., 1962. С. 17—25.
Лотова Л. И. Анатомия коры некоторых представителей порядка *Fagales*. Деп. в ВНИИТИ АН СССР. М., 1984. № 2643-84. 23 с.
Лотова Л. И. Анатомия коры *Carpinus betulus* и ее таксономическое значение // Лесной журн. 1986. № 6. С. 8—13.

- Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М., 1987. 152 с.
- Лотова Л. И. Структурные особенности лубяных лучей хвойных и лиственных пород в сравнении с их древесинными лучами // Биол. науки. 1988. № 8. С. 61—68.
- Таладуева Л. В. Особенности анатомического строения коры стебля некоторых видов рода *Betula* (*Betulaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 4. С. 490—495.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Abbe E. C. Flowers and inflorescences of the «*Amentiferae*» // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 2. P. 159—261.
- Baillon H. Histoire des plantes. T. 6. Paris, 1877. 524 p.
- Behnke H.-D. Sieve-element plastids in relation to angiosperm systematics — an attempt towards a classification by ultrastructural analysis // Bot. Rev. 1972. Vol. 38. N 2. P. 155—197.
- Behnke H.-D., Dahlgren R. The distribution of characters within an angiosperm system. 2. Sieve-element plastids // Bot. Notiser. 1976. Vol. 129. N 3. P. 207—295.
- Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N. Y., 1981. XVIII + 1262 p.
- De Candolle Alph. Ordo CXCI. *Corylaceae* // A. P. De Candolle. Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1868. T. 16. Pt 2. P. 124—133.
- Holdheide W. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden // Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Bd 5. Teil 1. Frankfurt a. Main, 1951. 193 S.
- Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. London, 1926. XIV + 328 p.
- Kuprianova L. A. On a hitherto undescribed family belonging to the *Amentiferae* // Taxon. 1963. Vol. 12. N 1. P. 12—13.
- MacDaniels L. H. The histology of the phloem in certain woody angiosperms // Amer. J. Bot. 1918. Vol. 5. N 7. P. 347—376.
- Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Jena, 1882. 446 S.
- Parameswaran N. Strukturbesonderheiten von Sklereiden in sekundären Phloem der Bäume // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1968. Bd 81. H. 6. S. 199—202.
- Prantl K. *Betulaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. H. 1. S. 38—46.
- Regel E. Ordo CXCV. *Betulaceae* // A. P. De Candolle. Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1868. T. 16. Pt 2. P. 161—189.
- Roth I. Estructura anatómica de la corteza de algunas especies arbóreas venezolanas de *Lecythidaceae* // Acta Bot. Venez. 1969a. T. 4. N 1-4. P. 89—117.
- Roth I. Estructura anatómica de la corteza de algunas especies broóreas de *Bignoniaceae* // Acta Bot. Venez. 1969b. T. 4. N 1-4. P. 157—174.
- Takhtajan A. L. Outline of the classification of the flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 225—359.
- Whitmore T. C. Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut // New Phytol. 1963. Vol. 62. N 2. P. 161—169.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Получено 14 VI 1994

SUMMARY

Bark anatomy has been investigated in 13 betulaceous species of all genera except *Ostryopsis*. Architectonics of the non-conducting phloem determined by the stereom pattern is considered to be of a taxonomic significance. Three patterns of stereom are recognized in *Betulaceae* s. l.: 1) stereom consists of only clustered sclereids; 2) stereom consists of both clustered sclereids and phloem fibers aggregated in radial rows; 3) stereom consists of both clustered sclereids and phloem fibers aggregated in tangential rows. The first pattern characterizes *Alnus* and *Betula* species. The second and the third are scattered among other species investigated. This is in accordance with the division of the betulaceous plants into two traditional subfamilies — *Betuloideae* (*Betula*, *Alnus*) and *Coryloideae* (*Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*, ?*Ostryopsis*).