

Ольга Александровна Попова,
доктор биологических наук, профессор,
Забайкальский государственный университет
(672039, Россия, г. Чита, ул. Александро-Заводская, 30)
e-mail: olga.popova-54@yandex.ru

Строение узла некоторых видов родов *Salsola* L. и *Anabasis* L. (*Chenopodiaceae*) и значение этого признака для систематики

Схема эволюционного развития рода *Salsola* L. и *Anabasis* L. (*Chenopodiaceae*), предложенная В. П. Бочанцевым, построенная на морфологических, географо-морфологических данных, по всей вероятности, отражает действительный ход эволюционного развития родов *Salsola* и *Anabasis*. Использование анатомического метода (нодальная анатомия) даёт дополнительный материал для систематики видов родов *Salsola* и *Anabasis*. Все изученные виды родов *Salsola* (секция *Caroxylon* – *S. nitraria* Pall., *S. orientalis* S.G. Gmel.; секция *Coccosalsola* – *S. foliosa* (L.) Sckrad; секция *Arbuscula* – *S. arbuscula* Pall.; секция *Salsola* – *S. paulseni* Litv.) и *Anabasis* (секция *Brachylepis* – *A. salsa* (C.A.M.) Benth; секция *Euanabasis* – *A. aphylla* L.) имеют однолакунный слитно-однопучковый тип узла, хорошо отличаются друг от друга по протяжённости листовых следов. Если проанализировать линию эволюции рода *Salsola*, то можно заметить, что эволюция шла по пути уменьшения протяжённости листовых следов: секция *Caroxylon* (*S. orientalis*) – пять междоузлий → секция *Arbuscula* (*S. arbuscula*) – четыре междоузлия → секция *Salsola* (*S. paulseni*) – два междоузлия. В рассмотренной схеме секция *Caroxylon* действительно является исходной для других секций рода *Salsola*.

Виды рода *Anabasis* являются более совершенными по сравнению с видами рода *Salsola*. Листовой след у видов этого рода идёт чистым одно междоузлие и образуется при слиянии семи пучков. Наряду с совершенными признаками в строении узлов видов рода *Anabasis* встречаются примитивные черты (листовые пучки не сразу сливаются, а идут самостоятельно целое междоузлие).

Ключевые слова: *Salsola*, *Anabasis*, *Chenopodiaceae*, анатомия узла, сравнительная анатомия.

Olga Aleksandrovna Popova,
Doctor of Biology, Professor,
Transbaikal State University
(30 Aleksandro-Zavodskaya St., Chita, Russia, 672039)
e-mail: olga.popova-54@yandex.ru

Node Structure of Some Species of the Genera *Salsola* L. and *Anabasis* L. (*Chenopodiaceae*) and Significance of this Characteristic for Systematics

The scheme of evolutionary development of the genus *Salsola* L. and *Anabasis* L. (*Chenopodiaceae*) based on morphological, geographic-morphological data introduced by V. P. Bochantsev most probably reflects the actual process of evolutionary development of the genera *Salsola* and *Anabasis*. Use of anatomical method (node anatomy) gives additional data for systematics of species of the genera *Salsola* and *Anabasis*. All studied species of the genera *Salsola* (section *Caroxylon* – *S. nitraria* Pall., *S. orientalis* S.G. Gmel.; section *Coccosalsola* – *S. foliosa* (L.) Sckrad; section *Arbuscula* – *S. arbuscula* Pall.; section *Salsola* – *S. paulseni* Litv.) and *Anabasis* (section *Brachylepis* – *A. salsa* (C.A.M.) Benth; section *Euanabasis* – *A. aphylla* L.) have unilacunar solid-fascicular node type and differ from each other in length of the leaf traces. When evolution of the genus *Salsola* is analyzed, one can notice that the evolution shows the decrease in length of the leaf traces: section *Caroxylon* (*S. orientalis*) has five internodes → section *Arbuscula* (*S. arbuscula*) has four internodes → section *Salsola* (*S. paulseni*) has two internodes. In the scheme studied, section *Caroxylon* is the basic one for other sections of the genus *Salsola*.

The species of the genus *Anabasis* are more absolute as compared with the species of the genus *Salsola*. The leaf trace of this genus species has one internode and is formed by merging of seven fascicles. Along with the absolute characteristics in the node structure of the genus *Anabasis* species, there are also some primitive characteristics (leaf fascicles don't immediately merge but form an independent internode).

Keywords: *Salsola*, *Anabasis*, *Chenopodiaceae*, node anatomy, comparative anatomy.

Роды *Salsola* L. и *Anabasis* L. относятся к порядку *Centrospermae*, семейству *Chenopodiaceae*, подсемейству *Spirolobeae* C.A.M., колену *Salsoleae* C.A.M.

Род *Salsola* представлен однолетними растениями, полукустарничками, кустарничками и деревьями с узкими листьями. Во Флоре СССР, изданной в 1936 году, род *Salsola* обрабатывал М. М. Ильин [11]. Род *Salsola* насчитывает около 120 видов, которые относятся к 10 секциям:

- секция *Kali* (Adans) Ulbrich
- секция *Physurus* Iljin
- секция *Brachyhylla* Iljin
- секция *Heterotricha* Iljin
- секция *Anchophyllum* Iljin
- секция *Sphragidantus* Iljin
- секция *Caroxylon* (Thunb) Iljin
- секция *Aleurantus* Iljin
- секция *Belantera* Iljin
- секция *Coccosalsola* Fenzl

В 1969 году этот род обрабатывал В. П. Бочанцев [4]. В роде *Salsola* он выделил 114 видов, которые отнёс к 7 секциям:

- секция *Caroxylon* (Thunb) Iljin
- секция *Belantera* Iljin
- секция *Coccosalsola* Fenzl
- секция *Malpigipila* Botsch
- секция *Cardiandra* Aellen
- секция *Arbuscula* Ulbrich
- секция *Salsola* Kali

Выделенные секции В. П. Бочанцев на основании морфологических и географо-морфологических данных представил в виде схемы происхождения и эволюционного развития видов рода *Salsola* (рис. 1).

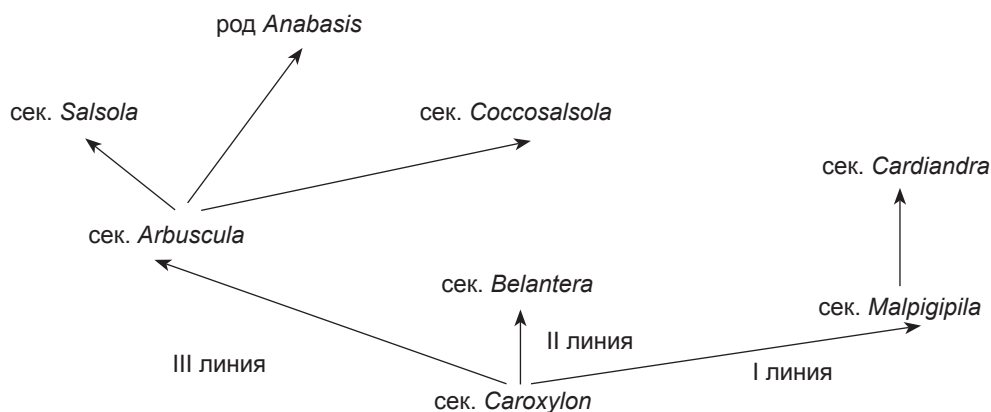


Рис. 1. Схема эволюционного развития рода *Salsola*

Эта схема свидетельствует о том, что из семи секций рода *Salsola* исходной является секция *Caroxylon*, от которой дальнейшее развитие видов рода *Salsola* шло по трём линиям эволюционного развития. Кроме того, из предложенной схемы видно, что род *Anabasis* L. В. П. Бочанцев выводит из секции *Arbuscula* рода *Salsola*. По морфологическим признакам и палеонтологическим данным род *Anabasis* В. П. Бочанцев [4] считает более совершенным по сравнению с родом *Salsola*.

Род *Anabasis* представлен растениями с членистыми стеблями и супротивными, мало-заметными или совсем неразвитыми листьями, большей частью полукустарничками или многолетними травянистыми растениями. Этот род во Флоре СССР обрабатывал М. М. Ильин [11]. Род включает около 30 видов, относящихся к 4 секциям:

Секция *Setifera* Ulbrich

Секция *Adenophora* Ijlin

Секция *Brachylepis* (C.A.M.) Vge.

Секция *Euanabasis* Vge.

Литературные данные, касающиеся анатомического строения вегетативных органов видов родов *Salsola* и *Anabasis*, немногочисленны. Изучением рода *Salsola* занимались Ф. Р. Халилова [16] – изучала анатомическое строение надземных органов *S. paulseni*; А. А. Бутник [5] – исследовала строение зародышей семян маревых; Р. Н. Нигманова [14] – изучала морфолого-анатомическое строение прицветных листочков и прицветничков у *S. orientalis*; У. Н. Жанова – исследовала строение листьев *S. richteri* и *S. Paletzkiana* и показала, что для этих видов характерен аномоцитный и парацитный тип устьичного аппарата [6].

Изучением анатомического строения видов рода *Anabasis* занимались Э. Ф. Келлер [12], который изучал расположение устьиц и их число на эпидермисе листьев. Анатомическое строение листа изучали Б. С. Закржевский, Е. П. Коровин [9]; П. В. Зарипов [10], Ш. С. Мусоева [13]. Они отмечали, что эпидерма у видов рода *Anabasis* состоит из двух слоёв, покрытых кутикулой. А. Л. Тахтаджян [15] отмечал, что для семейства *Chenopodiaceae* характерен аномоцитный и парацитный тип устьичного аппарата. Таким образом, работы по изучению анатомического строения вегетативных органов немногочисленны и не связаны с систематикой этого семейства.

Материал и методы исследования. Фиксированный материал, используемый для изучения анатомического строения узлов, был получен на кафедре ботаники РГПУ им. А. И. Герцена. Для исследования были взяты пять видов рода *Salsola* (деление на секции взято по В. П. Бочанцеву [4]), которые относятся к 4 секциям: секция *Caroxylon* – *S. nitraria* Pall., *S. orientalis* S. G. Gmel.; секция *Coccosalsola* – *S. foliosa* (L.) Sckrad; секция *Arbuscula* – *S. arbuscula* Pall.; секция *Salsola* – *S. paulseni* Litv. Из рода *Anabasis* было изучено два вида, которые относятся к 2 секциям (по М. М. Ильину [11]): секция *Brachylepis* – *A. salsa* (C.A.M.) Benth; секция *Euanabasis* – *A. aphylla* L.

У всех семи видов рода *Salsola* и *Anabasis* в 3–5-кратных повторностях исследовалось строение узлов. При изучении узлов использовалась методика, предложенная Грави [1; 2]. При этом делались от руки серии последовательных срезов через весь стебель, включая узлы и междоузлия. Последовательность разрезов проводилась сверху вниз, т. е. по ходу пучков из листа в стебель. Совокупность пучков, спускающихся из листа в стебель, Грави предложил называть листовым следом. Листовой след составляется листовыми пучками и в зависимости от числа листовых пучков, входящих в него может быть 1-, 2-, 3- и многопучковым. При изучении узлов отмечается количество лакун, в которые направляются листовые следы. В зависимости от разных сочетаний установлено несколько типов узлов: однолакунный, трёхлакунный, многолакунный, т. е. в основу классификации было положено число лакун. По мнению Н. А. Анели [3], эволюция шла по линии сокращения количества лакун и количества пучков в каждой лакуне. Многолакунные многопучковые узлы являются наиболее примитивными, как считает А. Л. Тахтаджян [15]. С. В. Завалишиной были выявлены такие важные для решения вопросов систематики и филогении растений признаки, как протяжённость листового следа в стебле и образование сложных пучков [7; 8]. Быстрое присоединение пучков листового следа к стели стебля приводит к тесному контакту проводящих тканей стебля и листа, что улучшает снабжение органа водой и питательными веществами. Растения, в узлах которых быстро наступает контакт тканей стебля, листа и пазушных почек, являются биологически более продвинутыми.

Результаты и их обсуждение. Проведённые нами исследования показали, что у всех исследованных нами видов рода *Salsola* и *Anabasis* узел однолакунный слитно-однопучковый (рис. 2).

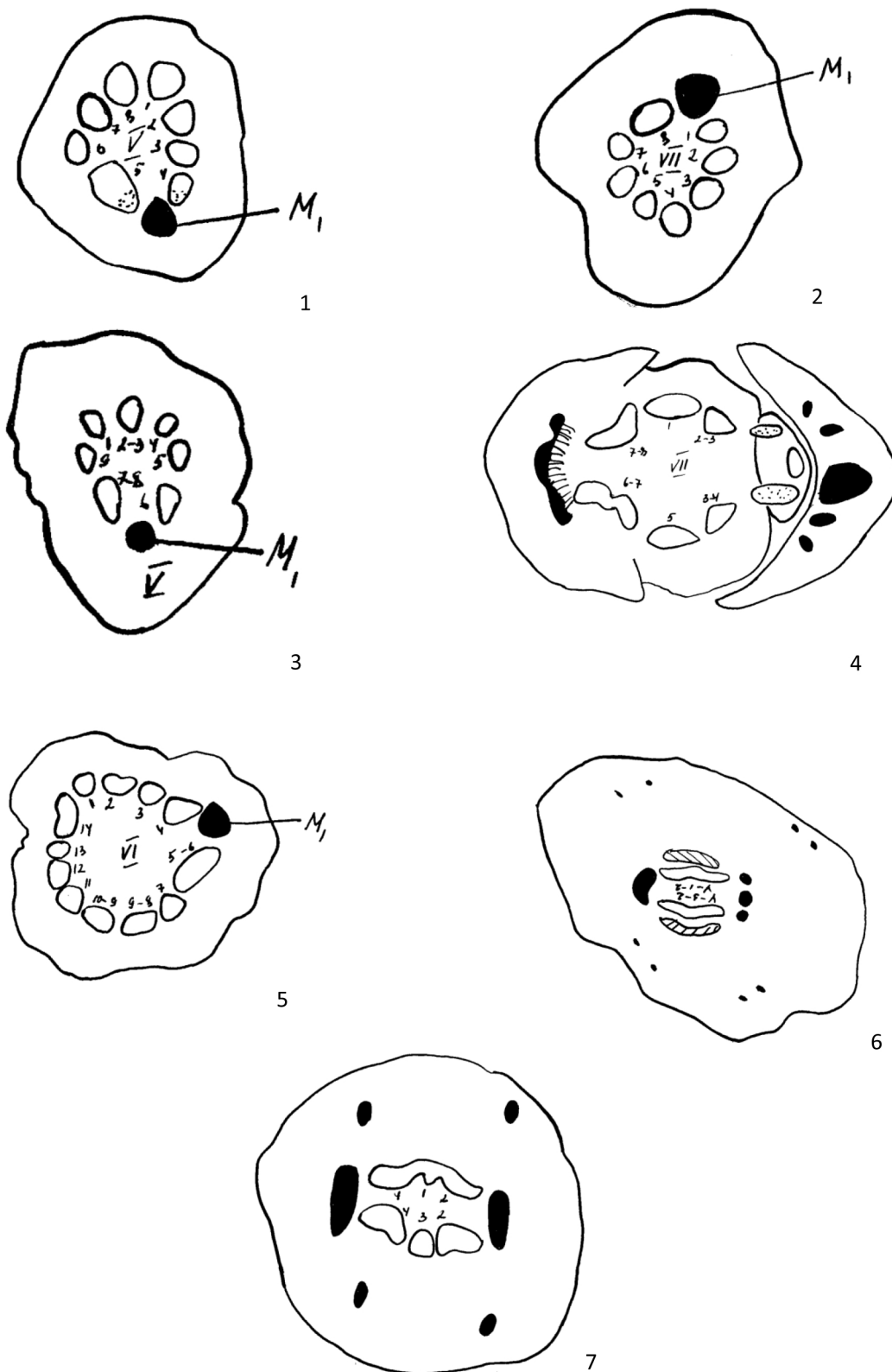


Рис. 2. Строение узлов видов родов *Salsola* и *Anabasis*:
 1 – *S.nitraria*; 2 – *S.orientalis*; 3 – *S.arbuscula*; 4 – *S.paulseni*; 5 – *S.foliosa*;
 6 – *A.salsa*; 7 – *A.aphylla*
 M₁ – листовая след; цифрами 1, 2, 3 ... – обозначены проводящие пучки стебля

Включение пучков листового следа и их протяжённость неодинакова у различных видов рода *Salsola*. Это подтверждает секционное деление рода, предложенное В. П. Бочанцевым [4].

секция *Caroxylon* – *S. nitraria* – три междоузлия

секция *Caroxylon* – *S. orientalis* – пять междоузлий

секция *Arbuscula* – *S. arbuscula* – четыре междоузлия

секция *Salsola* – *S. paulseni* – два междоузлия

секция *Coccosalsola* – *S. foliosa* – шесть междоузлий.

Виды рода *Anabasis* относятся к разным секциям, но имеют одинаковую протяжённость листовых следов. Листовой след идёт чистым одно междоузлие и образуется при слиянии семи пучков. Но это слияние происходит не сразу. В узле сливаются три пучка и только перед следующим узлом к этому крупному пучку присоединяются ещё четыре листовых пучка.

Виды рода *Anabasis* являются более совершенными по сравнению с видами рода *Salsola*. У них присоединение листовых пучков к стели стебля происходит быстрее (Завалишина, 1966). Это согласуется со взглядами Бочанцева (1969). Но вместе с тем обращает на себя внимание тот факт, что у видов рода *Anabasis*, наряду с совершенными признаками, встречаются и примитивные черты (то, что листовые пучки не сразу сливаются, а идут самостоятельно целое междоузлие) (Завалишина, 1966).

В рассмотренной схеме В. П. Бочанцева (рис. 1) секция *Caroxylon* является исходной для других секций рода *Salsola*. Это может быть действительно так, потому что у *S. orientalis* листовая след идёт пять междоузлий. Правда, к этой секции относится *S. nitraria*, у которой листовая след идёт три междоузлия, но мы исходим из предположения, что виды, отнесённые к этой секции, находятся на разных уровнях эволюционного развития.

Если рассматривать третью линию эволюции рода *Salsola*, предложенную В. П. Бочанцевым, то можно заметить, что эволюция шла по пути уменьшения протяжённости листовых следов: секция *Caroxylon* – (*S. orientalis*) – пять междоузлий → секция *Arbuscula* – (*S. arbuscula*) – четыре междоузлия → секция *Salsola* – (*S. Paulseni*) – два междоузлия.

Вместе с тем, если исходить из данных, полученных в результате анатомических исследований, можно заметить, что по эволюционной схеме В. П. Бочанцева от секции *Arbuscula* (протяжённость листовых следов 4 междоузлия) образуются виды секции *Coccosalsola* (протяжённость листовых следов шесть междоузлий). Но утверждать, правильно это или нет, мы не можем, т. к. из секции *Coccosalsola* изучен только один вид.

Таким образом, из вышесказанного видно, что виды различных секций рода *Salsola* хорошо отличаются по протяжённости листовых следов. Дальнейшее изучение строения узлов видов рода *Salsola* может дать окончательный ответ, верна ли схема эволюционного развития рода *Salsola*, предложенная В. П. Бочанцевым [4].

Список литературы

1. Александров В. Г. Грави. Теория листовых следов. Реферат // Бот. журн. 1938. Т. 23. № 2. С. 183–185.
2. Александров В. Г., Абесадзе К. Ю. Об образовании листовой щели в центральном цилиндре стебля двудольных растений // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 5. С. 85–108.
3. Анели А. Н. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с.
4. Бочанцев В. П. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 989–1001.
5. Бутник А. А. Строение зародышей маревых // Узб. бот. журн. 1969. № 4. С. 36–39.
6. Жанова У. Н. Строение листьев черкезов (*S. richteri* Kar., *S. paletzkiana* Litv.) // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (маревые, гвоздичные, бобовые). Ташкент: Наука. 1979. С. 55–62.
7. Завалишина С. Ф. О строении узлов у некоторых травянистых двудольных и однодольных растений // Учёные записки ЛГПИ. 1966. Т. 310. С. 167–194.
8. Завалишина С. Ф. Строение узлов и анатомические особенности некоторых видов семейства *Aristolochiaceae* // Учёные записки ЛГПИ. 1966. Т. 310. С. 263–272.
9. Закржевский Б. С., Коровин Е. П. Экологические особенности главных растений Бетнак-дала // Тр. САГУ, Серия VIII-в, ботаника. 1935. Вып. 23. С. 74–79.
10. Зарипов П. В. Бюргунники юго-восточного (Каракалпатского) Устюрта: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1969. 17 с.

11. Ильин М. М. Маревые – *Chenopodiaceae* Less // Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Наука, 1936. С. 1–354.
12. Келлер Э. Ф. Строение кожицы у различных видов *Anabasis* L. в связи с условиями жизненной обстановки // Двадцать пять лет научно-педагогической и общественной деятельности Б. А. Келлера. Воронеж: Коммуна. 1961. С. 63–71.
13. Мусаева Ш. С. Сравнительно-анатомическое изучение годичных побегов некоторых видов рода *Anabasis* L. семейства *Chenopodiaceae* // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Наука. 1979. С. 63–67.
14. Нигманова Р. Н. Морфолого-анатомическое строение прицветных листьев двух экотипов *S. orientalis* S.G. Gmel. в различных экологических условиях // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Наука. 1979. С. 37–44.
15. Тахтаджян А. Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука. 1966. 611 с.
16. Халилова Ф. Р. Анатомические исследования наземных органов некоторых суккулентных и галофитных видов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1969. 17 с.

References

1. Aleksandrov V. G. Gravi. Teoriya listovykh sledov. Referat. // Bot. zhurn. 1938. T. 23. № 2. S. 183–185.
2. Aleksandrov V. G., Abesadze K. Yu. Ob obrazovanii listovoi shcheli v tsentral'nom tselindre steblya dvudol'nykh rastenii // Bot. zhurn. 1936. T. 21. № 5. S. 85–108.
3. Aneli A. N. Anatomiya provodyashchei sistemy pobega i sistematika rastenii: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Tbilisi, 1962. 40 s.
4. Bochantsev V. P. Rod *Salsola* L., kratkaya istoriya ego razvitiya i rasseleniya // Bot. zhurn. 1969. T. 54. № 7. S. 989–1001.
5. Butnik A. A. Stroenie zarodyshei marevykh // Uzb. bot. zhurn. 1969. № 4. S. 36–39.
6. Zhanova U. N. Stroenie list'ev cherkezov (*S. richteri* Kar., *S. paletziana* Lit.) // Biologicheskie i strukturnye osobennosti poleznykh rastenii Uzbekistana (marevye, gvovzdichnye, bobovye). Tashkent: Nauka. 1979. S. 55–62.
7. Zavalishina S. F. O stroenii uzlov u nekotorykh travyanistykh dvudol'nykh i odnodol'nykh rastenii // Uchenye zapiski LGPI. 1966. T. 310. S. 167–194.
8. Zavalishina S. F. Stroenie uzlov i anatomicheskie osobennosti nekotorykh vidov semeistva Aristolochiaceae // Uchenye zapiski LGPI. 1966. T. 310. S. 263–272.
9. Zakrzhevskii B. S., Korovin E. P. Ekologicheskie osobennosti glavneishikh rastenii Betnakdala // Tr. SAGu, Seriya VIII-v, botanika. 1935. Vyp. 23. S. 74–79.
10. Zaripov P. V. Biyurgunniki yugo-vostochnogo (Karakalpatskogo) Ustyurta: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Tashkent, 1969. 17 s.
11. Il'in M. M. Marevye – *Chenopodiaceae* Less // Flora SSSR. T. 6. М.; Л.: Наука, 1936. С. 1–354.
12. Keller E. F. Stroenie kozhitsu u razlichnykh vidov *Anabasis* L. v svyazi s usloviyami zhiznennoi obstanovki // Dvadtsat' pyat' let nauchno-pedagogicheskoi i obshchestvennoi deyatel'nosti B. A. Kellera. Voronezh: Kommuna. 1961. S. 63–71.
13. Musaeva Sh. S. Sravnitel'no-anatomicheskoe izuchenie godichnykh pobegov nekotorykh vidov roda *Anabasis* L. semeistva *Chenopodiaceae* // Biologicheskie i strukturnye osobennosti poleznykh rastenii Uzbekistana. Tashkent: Nauka. 1979. S. 63–67.
14. Nigmanova R. N. Morfologo-anatomicheskoe stroenie pritsvetnykh list'ev dvukh ekoform *S. orientalis* S.G. Gmel. v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh // Biologicheskie i strukturnye osobennosti poleznykh rastenii Uzbekistana. Tashkent: Nauka. 1979. S. 37–44.
15. Takhtadzhyan A. L. Sistematika i filogeniya tsvetkovykh rastenii. М.; Л.: Наука. 1966. 611 с.
16. Khalilova F. R. Anatomicheskie issledovaniya nazemnykh organov nekotorykh sukkulentnykh i galofitnykh vidov: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Baku, 1969. 17 s.

Статья поступила в редакцию 18.12.2014