



ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ИЗУЧЕНИИ СЕМ. CHENOPODIACEAE (AMARANTHACEAE S.L.)

Осмонали Б.Б.

РГП на ПХВ «Институт ботаники и фитоинтродукции» КЛХЖМ МЭПР РК,

г. Алматы, Республика Казахстан

e-mail: be96ka_kz@mail.ru

Аннотация. Семейство Chenopodiaceae – одно из самых крупных и древних семейств аридных территорий земного шара. Оно занимает ведущее положение в спектре семейств пустынной флоры Казахстана. Семейство Chenopodiaceae очень сложная в систематическом отношении группа. Большинство его представителей - поздноцветущие и, соответственно, поздно плодоносящие суккуленты. Из-за внешнего однообразия идентификация представителей этого семейства представляет значительную трудность. Кроме того, они обладают значительным полиморфизмом и сильной возрастной изменчивостью. История систематики Маревых характеризуется многочисленными перегруппировками на уровне подсемейств. Павловым Н.В. были описаны несколько видов из семейства Chenopodiaceae: *Kochia tianschanica* Pavlov, *Suaeda balchaschensis* Pavlov, *Petrosimonia hirsutissima* (Bunge) Pjin ex Pavlov, *Suaeda drepanophylla* (Litv.) Korovin ex Pavlov. Но на данный момент кроме одного вида *Petrosimonia hirsutissima*, все остальные виды были переименованы или обледенены с теми или иными видами. До недавнего времени семейства Amaranthaceae Juss. и Chenopodiaceae Vent. рассматривались в качестве, хотя и близкородственных, но все же самостоятельных таксонов порядка Caryophyllales. Однако многочисленные исследования морфологии, анатомии и фитохимии представителей этих семейств выявили целый ряд общих для них признаков. Сейчас эти семейства объединены в одно – семейство Amaranthaceae s.l. Семейство Chenopodiaceae (Amaranthaceae s.l.) объединяет порядка 1500 видов, распространенных по всему миру и распределенных на несколько подсемейств. При этом, если для части родов их таксономический статус уже четко определен, то для других родов – их систематические границы пока нестабильны. Проводимые молекулярно-филогенетические исследования продолжают выявлять новые, порой неожиданные связи.

Семейство Chenopodiaceae – одно из самых крупных и древних семейств аридных территорий земного шара. Оно занимает ведущее положение в спектре семейств пустынной флоры Казахстана. Ряд представителей семейства, являясь доминантами и эдификаторами многих пустынных сообществ, играют важную роль в формировании растительного покрова (Freitag and Stichler, 2000, 2002; Voznesenskaya et al., 2017; Осмонали и др., 2021). Семейство Chenopodiaceae очень сложная в систематическом отношении группа. Большинство его представителей - поздноцветущие и, соответственно, поздно плодоносящие суккуленты. Из-за внешнего однообразия идентификация представителей этого семейства представляет значительную трудность. Кроме того, они обладают значительным полиморфизмом и сильной возрастной изменчивостью. Более того, семейство разнообразно по морфологическим характеристикам, анатомическим типам, а также способу фотосинтеза. Повышенный интерес систематиков к этой своеобразной группе связан с открытием двух анатомических типов фотосинтеза. Многие роды до сих пор остаются недостаточно изученными (Осмонали и др., 2021).

Описание первых видов и родов Chenopodiaceae было опубликовано в классических работах Карла Линнея «Species Plantarum» и «Generum Plantarum», где приводилось в целом более 40 видов из 10 родов. Первые сведения о маревых Средней Азии содержатся в работах П.С. Палласа, посетившего территорию, в настоящее время принадлежащую Казахстану, в 1770 г. (Пратов, 1987). Спустя столетия французский ботаник и естествоиспытатель Е.Р. Вентенат закрепил современное название семейства - Chenopodiaceae (от лат «cheno» - гусь, «rodium» - нога) (Пратов, 1987; Моренко, 2007).

История систематики Маревых характеризуется многочисленными перегруппировками на уровне подсемейств. Классификацию всего семейства Маревых на основе данных П.С. Палласа предложил К.А. Мейер, исследовавший северо-восточную окраину территории Казахстана. На основе карпологических признаков К.А. Мейер разделил семейство на две большие группы:

- subordo Spirolobeae с семенами без питательной ткани (перисперма) и спирально свернутым зародышем;
- subordo Cyclolobeae с «белковыми» семенами и периферическим (несвернутым) зародышем (Meyer, 1829a, 1829b; Сухоруков, 2015).

К.А. Мейеру принадлежит описание рода *Halimocnemis* С.А. Меу. Благодаря его совместным исследованиям с Ф.Е. Фишером количество видов Маревых ощутимо пополнилось (Сухоруков, 2015).

Немалый вклад в изучение Маревых в целом и, в частности, нашего региона, внес первый монограф этой группы – А. Моquin-Tandon (Моquin-Tandon, 1840, 1849; Сухоруков, 2015). С территории Средней Азии им было описано много новых родов и видов. Особой оригинальностью отличаются такие описанные им роды, как *Arthrocnemum* Moq., *Sevada* Moq. и *Halocharis* Moq. (Пратов, 1987).

Большое влияние на изучение Маревых Средней Азии оказал крупнейший знаток этого семейства А. Бунге (Bunge 1862, 1880; Сухоруков, 2015). Его многочисленные труды содержат богатейшую информацию не только о систематике, но и о географии и филогении представителей изучаемого семейства в целом. А. Бунге описал 18 видов и 8 родов Маревых Средней Азии.

Во «Flora Orientalis» Е. Boissier дал перечень всех известных к тому времени видов и родов Маревых, в частности привел их описание, синонимику и распространение видов в пределах Средней Азии (Пратов, 1987). В изучение Маревых Средней Азии важный вклад внес Д.И. Литвинов, описавший 16 новых видов, приведенных в «Списке растений Гербария русской флоры». Обращает на себя внимание его работа «О роде *Arthrophytum* Schrenk и о включении в него рода *Haloxylon* Bunge» (Пратов, 1987). Целый ряд среднеазиатских видов Маревых был описан М.Г. Поповым, В.П. Дробовым, К.З. Закировым и др. (Пратов, 1987). В работе «Conspectus Florae Turkestanicas» З.А. Минквиц для Средней Азии приводит 198 видов Маревых, относящихся к 42 родам (Akhani et al., 2007). Значительная работа по изучению Маревых проделана известным ботаником Е.П. Коровиным (Коровин, 1935; Сухоруков, 2015), который является автором рода *Iljinia* Korov. и 20 новых среднеазиатских видов. Совместно с Б.А. Мироновым им монографически обработан род *Arthrophytum* (Пратов, 1987). Важным этапом в изучении маревых явился выход в свет 6 тома «Флоры СССР» (1936), где обработка семейства выполнена М.М. Ильиным (Ильин, 1936) – знатоком этой группы растений. В ней для Средней Азии автором приводится 268 видов, принадлежащих 49 родам. Эта обработка содержит 11 новых для науки видов и 1 род – *Rhaphidophyton* Iljin. Непосредственно из Средней Азии им описано более 50 новых видов, 2 рода, ряд секций, подсекций, рядов. М.М. Ильиным (Ильин, 1936) выполнена монографическая обработка отдельных родов и секций (Ильин, 1929, 1936, 1937, 1946, 1947, 1952; Сухоруков, 2015).

Долгое время общепринятой была классификация Э. Ульбриха, согласно которой в рассматриваемом семействе выделялось 8 подсемейств: Polysnemoideae, Beioideae, Chenopodioideae, Corispermoidae, Salsoloidae, Sarcobatoideae, Suaedoideae и Salsoloidae (Ulbrich, 1934). Однако позднее некоторые подсемейства данного автора были закрыты (Williams and Ford-Lloyd, 1974; Kühn, 1993; Judd and Ferguson, 1999; Сухоруков, 2015).

Крупнейшим специалистом по Маревым является также В.П. Бочанцев, занимавшийся их изучением с 1937 г. Из Средней Азии он описал 32 новых вида и 2 рода (*Climacoptera* и *Physandra*). В.П. Бочанцеву принадлежит обработка семейства маревых во «Флоре Узбекистана» и монографическая обработка родов *Salsola* и *Halothamnus* Jaub. et Spach

(Бочанцев, 1969, 1976, 1981; Сухоруков, 2015). Кроме того, он сделал несколько новых комбинаций и ряд номенклатурных изменений (Пратов, 1987).

Павловым Н.В. были описаны несколько видов из семейства Chenopodiaceae: *Kochia tianschanica* Pavlov, *Suaeda balchaschensis* Pavlov, *Petrosimonia hirsutissima* (Bunge) Iljin ex Pavlov, *Suaeda drepanophylla* (Litv.) Korovin ex Pavlov. Но на данный момент кроме одного вида *Petrosimonia hirsutissima*, все остальные виды были переименованы или обледеены с теми или иными видами. *Kochia tianschanica* был переименован и назван как *Bassia tianschanica* (Pavlov) Freitag & G. Kadereit, а также этими авторами *Suaeda drepanophylla* был переименован как *Spirobassia hirsuta* (L.) Freitag & G. Kadereit, но они исходили от вида *Chenopodium hirsutum* L. который сейчас считается также синонимом данного вида, который был описан 1753 году Линнеем. А вид *Suaeda balchaschensis* был обледеен с видом *Suaeda kossinskyi* Iljin, как название вида исходила от первоисточника, который был ранее описан. Все представленные виды встречаются на территории Казахстана, *Petrosimonia hirsutissima* является эндемиком.

Общие сведения о видовом составе Маревых Средней Азии имеются и в региональных «Флорах». Во «Флоре Казахстана» ключ для определения маревых был составлен В.П. Голоскоковым и П.П. Поляковым (Голоскоков и Поляков, 1955, 1960).

Детальный систематический и ботанико-географический анализ семейства Маревых осуществлен У. Пратовым (1987). Также, им сделана работа по дитальному изучению рода *Climacoptera* Botsch. и др. (Пратов, 1970, 1976, 1986).

Отдельные сведения о систематике и географии Маревых Средней Азии имеются и в других работах, как советских, так и зарубежных ботаников (Крылов, 1930; Грубов, 1966; Пратов, 1987).

Большинство авторов, занимающихся вопросом определения места и времени происхождения семейства Chenopodiaceae, сходятся на том, что эта группа возникла в Средиземноморско-Центральноазиатском регионе, на территории Древнего Средиземноморья. На это указывал еще М.М. Ильин, датируя возникновение семейства верхним мелом, во времена существования единого континента Пангея. Он связывал этот процесс с аридизацией территорий и ксерофитизацией климата (Ильин, 1937). По мнению Muller J. основной дифференциации семейственного и родового уровней Chenopodiales, вероятно, достигли уже в палеоцене и эоцене (Моренко, 2007).

В последней трети XX столетия многие авторы, следуя Э. Ульбрихе, рассматривали семейство Chenopodiaceae в объеме 3–4 подсемейств, с дальнейшим делением на трибы (Пратов, 1987).

В XXI веке изучением Маревых занимаются: Фрайтак Х., Масякин А., Ахани Х., Ломоносова М.Н., Кадырайт Г., Сухоруков А.П. и др.

До недавнего времени семейства Amaranthaceae Juss. и Chenopodiaceae Vent. рассматривались в качестве, хотя и близкородственных, но все же самостоятельных таксонов порядка Caryophyllales (Behnke, 1976; Thorne, 1976; Carolin, 1983; Kuhn et al., 1993). Однако многочисленные исследования морфологии, анатомии и фитохимии представителей этих семейств выявили целый ряд общих для них признаков. Сейчас эти семейства объединены в одно – семейство Amaranthaceae s.l. (Judd et al., 1999; APG IV, 2016).

Семейство Chenopodiaceae (Amaranthaceae s.l.) объединяет порядка 1500 видов, распространенных по всему миру (Sukhorukov et al., 2018) и распределенных на несколько подсемейств. При этом, если для части родов их таксономический статус уже четко определен, то для других родов – их систематические границы пока нестабильны. Проводимые молекулярно-филогенетические исследования продолжают выявлять новые, порой неожиданные связи.

Данная работа была выполнена в рамках ПЦФ BR23591088 «Создание Кадастра растений Улытауской области как реализация задач Закона РК «О растительном мире»

Список литературы

- Behnke H-D 1976 Ultrastructure of sieve-element plastids in Caryophyllales (Centrospermae), evidence for the delimitation and classification of the order. *Plant Syst Evol* 126:31–54
- Bunge A. Enumeratio plantaginearum salsolacearumque centralasiaticarum // Тр. Петерб. Импер. Бот. сада. – 1880. Т. 6, № 2. – Р. 403–459.
- Bunge A. Anabasearum revisio // Изв. Импер. АН. сер. 7. – 1862. Т. 4, № 11. – Р. 1-102.
- Carolin RC 1983 The trichomes of the Chenopodiaceae and the Amaranthaceae. *Bot Jahrb Syst* 103:451–466.
- Freitag H., Stichler W. 2000 A remarkable new leaf type with unusual photosynthetic tissue in a central Asiatic genus of Chenopodiaceae. *Plant Biol* 2:154–160.
- Freitag H., Stichler W. 2002 *Bienertia cycloptera* Bunge ex Boiss., Chenopodiaceae, another C4 plant without Kranz tissues. *Plant Biol* 4:121–132.
- Fuentes-Bazan S, Mansion G, Borsch T (2012) Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62(1): 359–374. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.006>
- Fuentes-Bazan S, Uotila P, Borsch T (2012b) A novel phylogeny-based generic classification for *Chenopodium sensu lato*, and a tribal rearrangement of Chenopodioideae (Chenopodiaceae). *Willdenowia* 42(1): 5–24. <https://doi.org/10.3372/wi.42.42101>
- Judd W.S., Ferguson I.K. The genera of Chenopodiaceae in the southeastern United States // *Harvard Papers in Botany*. – 1999. Vol. 4. – Р. 365–416.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF 1999 *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer, Sunderland, Mass
- Kuhn U, V Bittrich, R Carolin, H Freitag, I.C Hedge, P Uotila, PG Wilson 1993 Chenopodiaceae. Pages 253–281 in K Kubitzki, ed.
- Kühn U. (with additions by V. Bittrich, R. Carolin, H. Freitag, I.C. Hedge, P. Uotila, P.G. Wilson). Chenopodiaceae // *The families and genera of vascular plants. Vol. 2: Flowering Plants, Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families* / ed.: K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. New York: Springer, – 1993. – P. 253–281.
- Kühn U. (with additions by V. Bittrich, R. Carolin, H. Freitag, I.C. Hedge, P. Uotila, P.G. Wilson). Chenopodiaceae // *The families and genera of vascular plants. Vol. 2: Flowering Plants, Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families* / ed.: K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. New York: Springer, – 1993. – P. 253–281.
- Meyer C.A. *Blitum + Chenopodium, Chenopodieae, Atripliceae* // Ledebour C.F., *Flora Altaica*. Vol. 1. Berolini, – 1829. – P. 11–14, 370–418.
- Meyer C.A. *Brachylepis* [Описание] // Ledebour C.F. *Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum, Floram Rossicam, imprimis Altaicam, illustrantes*. Londini etc., – 1829. – P. 12.
- Moquin-Tandon A. Salsolaceae [Chenopodiaceae] // Candolle A. de. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Vol. 13, pt. 2. Parisiis, – 1849. – P. 43–219.
- Moquin-Tandon A. *Chenopodearum monographica enumeratio*. Parisiis, – 1840. – 183 p.
- Sukhorukov A.P., Nilova M.V., Krinitsina A.A., Zaika M.A., Erst A.S., Shepherd K.A. Molecular phylogenetic data and seed coat anatomy resolve the generic position of some critical Chenopodioideae (Chenopodiaceae – Amaranthaceae) with reduced perianth segments // *PhytoKeys*. №109. – 2018. – P. 103-128.
- The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. — 2016. — Vol. 181, no. 1 (24 March). – P. 1–20. – doi:10.1111/boj.12385.
- Thorne RF 1976 A phylogenetic classification of the Angiospermae. *Evol Biol* 9:35–106

- Ulbrich E. Chenopodiaceae // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Bd. 16c / ed.: A. Engler, H. Harms. Leipzig, – 1934. – P. 379–584.
- Voznesenskaya E.V., Koteyeva N.K., Edwards G.E., Ocampo G. (2017). Unique photosynthetic phenotypes in *Portulaca* (Portulacaceae): C3–C4 intermediates and NAD-ME C4 species with Pilosoid-type Kranz anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 68(2), 225–239.
- Williams J.T., Ford-Lloyd B.V. The systematics of the Chenopodiaceae // *Taxon*. – 1974. Vol. 23, № 2–3. – P. 353–354.
- Zacharias E.H., Baldwin B.G. (2010) A molecular phylogeny of North American Atripliceae (Chenopodiaceae), with implications for floral and photosynthetic pathway evolution. *Systematic Botany* 35(4): 839–857. <https://doi.org/10.1600/036364410X539907>
- Akhani H., Ghasemkhani M. 2007 Diversity of photosynthetic organs in Chenopodiaceae from Golestan National Park (NE Iran) based on carbon isotope composition and anatomy of leaves and cotyledons. *Beih Nova Hedw* 131:265–277.
- Бочанцев В.П. Обзор видов секции *Coccossalsola* Fenzl рода *Salsola* L. // *Новости сист. высш. раст.* – 1976. Т. 13. – С. 74–102.
- Бочанцев В.П. Обзор рода *Halothamnus* Jaub. et Spach (Chenopodiaceae) // *Новости сист. высш. раст.* – 1981. Т. 18. – С. 146–176.
- Бочанцев В.П. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // *Бот. журн.* – 1969. Т. 54, № 7. – С. 989–1001.
- Голоскоков В.П. и Поляков П.П. Определитель растений семейства маревых Казахстана. Изд-во АН КазССР. – Алма-Ата, 1955. – 107 с.
- Грубов В.И. Растения Центральной Азии. Вып. 2. М., Л.: Изд-во АН СССР, – 1966. – 135 с.
- Ильин М.М. Chenopodiaceae // *Флора УРСР*. Т. 4 / под ред. М.И. Котова. Киев: Изд-во АН УРСР, 1952. – С. 260–400.
- Ильин М.М. К происхождению флоры пустынь Средней Азии // *Сов. Ботаника*, 1937. – Т. 6. – С. 95–109.
- Ильин М.М. Новые виды рода *Corispermum* L. // *Изв. Гл. бот. сада*, 1929. – Т. 28, вып. 5–6. – С. 637–654.
- Ильин М.М. Новые виды семейства Chenopodiaceae из Нахичеванской АССР // *Бот. материалы герб. Бот. ин-та АН СССР*, 1938. – Т. 7. – С. 203–218.
- Ильин М.М. Новые солянковые флоры СССР // *Тр. Бот. ин-та АН СССР*. Сер. I. – 1936 а. Вып. 3. – С. 157–165.
- Ильин М.М. Флоры литоралей и пустынь в их взаимосвязях // *Сов. Ботаника*, 1947. – Т. 15, вып. 5. – С. 249–267.
- Коровин Е.П. Очерки по истории развития растительности Средней Азии // *Бюл. Среднеазитск. гос. ун-та*, 1935. Вып. 20, № 4. – С. 183–218.
- Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Т. 4: Salicaceae–Amaranthaceae. Томск, 1930. – 979 с.
- Моренко М.Н. Семейство Chenopodiaceae Vent. (Маревые) Алтайской горной системы: Автореф. дис. на соиск. ст. канд-та биол. наук. – Томск, 2007. – 20 с.
- Осмонали Б.Б., Веселова П.В., Кудабаева Г.М. Современный видовой состав сем. Chenopodiaceae Vent. (Amaranthaceae Juss.) флоры пустынной части долины р. Сырдарья // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*, 2021. – Т. 20, № 1. – С. 336–340. DOI: 10.14258/pbssm.2021067
- Пратов У. *Anabasis ebracteolata* Korov. ex Botsch. и его положение в системе рода // *Узб. биол. журн.* 1976. № 3. – С. 45–50.
- Пратов У. Маревые (Chenopodiaceae Vent.) Средней Азии и Северной Африки (систематика, филогения и ботанико-географический анализ): Автореф. дис. на соиск. ст. доктора биол. наук. – Ленинград, 1987. – 48 с.
- Пратов У. Маревые (Chenopodiaceae) Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1970. 168 с.
- Пратов У. Род *Climacoptera* Botsch. (Систематика, география, филогения и вопросы охраны). Ташкент: ФАН, 1986. – 68 с.



Пратов У. Семейство Chenopodiaceae // Конспект флоры Средней Азии. Т. 3 / под ред. А.И. Введенского. Ташкент: Фан, 1972. – С. 29–137.

Сухоруков А.П. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей: Автореф. дис. на соиск. ст. доктора биол. наук. – Москва, 2015. – 47 с.