

## Таксономическое положение видов подсекции *Vermiculatae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (Chenopodiaceae Juss.)

Федорова Т.А.<sup>1</sup>, Самигуллин Т.Х.<sup>2</sup>

1 – Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,  
Биологический факультет, кафедра высших растений

2 – Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,  
НИИ физико-химической биологии им.А.Н.Белозерского

Молекулярно-филогенетическое изучение видов подсекции *Vermiculatae* секции *Caroxylon* рода *Salsola* выявило строгую монофилию подсекции *Vermiculatae*, которая включает полудревесные и однолетние виды. Однолетние виды, рассматриваемые Н.Н. Цвелевым как самостоятельный род *Nitrosalsola*, группируются с полудревесными видами подсекции *Vermiculatae*, которые занимают в кладе базальное положение, и являются их производными. Родство однолетних и полудревесных видов также хорошо подтверждается наличием трихом одного типа. Виды близких секций *Cardiandra* и *Malpigipila* имеют другое опушение, состоящее из нескольких типов трихом. На основании этих данных предлагается рассматривать виды подсекции *Vermiculatae* секции *Caroxylon* рода *Salsola* в рамках рода *Nitrosalsola*.

**Ключевые слова:** род *Salsola*; секция *Caroxylon*; подсекция *Vermiculatae*; морфология; трихомы; молекулярная филогения; внутренний транскрибируемый спейсер (ITS); жизненные формы.

Род *Salsola* L. s. lat. формировался на засоленных литоралях Мезотетиса. До настоящего времени распространение многих видов связано с прибрежными галечниками, песчаными дюнами и глинистыми гаммадами. Виды, впоследствии шагнувшие в глубь континентов, территории которых освободились от вод эпиконтинентальных морей, так или иначе связаны с берегами и руслами рек, родников, соленых озер, засолениями или гипсоносными бассейнами, протягивавшимися от Иберии до Китая и возникшими в дождевой тени на склонах горных цепей вулканических поясов. Эти горные цепи окаймляли активные окраины океана Мезотетиса, располагавшегося в низких широтах между двумя крупными массивами суши (Евразией – на севере и Восточной Гондваной – на юге). Наиболее фронтальное положение занимал глубоководный желоб, который с внешней стороны примыкал к Понтийско-Закавказской энсиалической вулканической островной дуге. То обнажались, то затапливались области гемипелагических и карбонатно-глинистых отложений Тетиса. В тылу Понтийско-Закавказской вулканической дуги располагались возникшие еще в поздней юре Прото-Черноморский и Южно-Каспийский окраинноморские бассейны (Чумаков и др., 1995). Огромные территории молодых литоралей, возникавшие в результате трансгрессий Прото-Черноморского и Южно-Каспийского бассейнов, быстро заселялись маревыми. Последующее освоение этих территорий человеком обусловило пристальное внимание к видам этого рода как кормовым, пищевым, техническим (красильным, эфиромасличным, дубильным и др.) и повлекло оценку запасов их ресурсов. В годы Великой Отечественной войны во время эвакуации в Ашхабад кафедры физиологии растений МГУ в 1942 году Д.А. Сабинин организовал экспериментальную работу, которая представляла большой практический

интерес для народного хозяйства – поиск растительного сырья, содержащего органические кислоты и азотистые соединения у солянок. В результате были обнаружены виды солянок – солянка малоллистная (*Salsola subaphylla* C.A.Mey.), солянка прозрачная (*S. pellucid* Litv.), солянка почечконосная (*S. gemmascens* Pallas), шерстистая (*S. tomentosa* (Moq.) Spach) и древовидная (боялыч) (*S. arbuscula* Pallas) – с высоким содержанием лимонной кислоты и налажено ее кустарное производство в Туркмении (Сабинин и др., 1942). Также было отмечено содержание инсектицидных веществ в сарсазане (*Halocnemum strobilaceum* Pallas) М.В.). «По непосредственному указанию Д.А. Сабинина сотрудница Памирской биологической станции Таджикского филиала АН СССР Анастасия Петровна Стешенко, интересовавшаяся морфологией диких памирских растений, начала наблюдение за ростом побегов ряда видов – индикаторов памирской флоры. Большое внимание к вопросам возраста побегов и целых растений, которое проявила в последующие годы Анастасия Петровна, возникло в период ее встреч на Памире с Дмитрием Анатольевичем и, по-видимому, индуцировано им» (Семихатова, 1979). Позже ее дочь, Е.В. Вознесенская, стала активно изучать анатомию листьев, типы хлоренхимы солянок и ее развитие в связи с С3 и С4 типами фотосинтеза, что позволило открыть одноклеточный С4 тип фотосинтеза у *Bienertia cycloptera* (Voznesenskaya et al., 2002; Edwards et al., 2004). Тип фотосинтеза пока установлен только у четырех видов подсекции *Vermiculatae* Botsch. – *Salsola incanescens* C.A.Mey., *S. laricina* Pallas, *S. orientalis* S.G. Gmel., *S. vermiculata* L. (Akhani et al., 1997), и все виды относятся к растениям с С4 типом фотосинтеза. Одному из авторов статьи довелось работать с Е.В. Вознесенской и G. Edwards по изучению филогении видов семейства Cleomaceae в связи с происхождением в нем С4 типа фотосинтеза (Feodorova et al., 2010). Одновременно был определен тип фотосинтеза у ряда солянок подсекции *Vermiculatae* Botsch. (неопубликованные данные), поэтому важность установления систематического положения видов этой группы так важна сегодня.

В.П. Бочанцев (1975) описал подсекцию *Vermiculatae* в рамках секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola*. В нее он включил многолетние виды – полукустарники и кустарники, которые Е.О. Ulbrich (1934) рассматривал в объеме секции *Ericoides* Ulbrich рода *Salsola*, а также однолетние виды, которые Е.О. Ulbrich относил к секции *Nitraria* Ulbrich, всего 38 видов. Н.Н. Цвелев (1993) описал род *Nitrosalsola* Tzvel. и перенес туда только однолетние виды подсекции *Vermiculatae*. Позже Н.Н. Цвелев (1996) восстановил род *Caroxylon* с секциями *Caroxylon* (куда он включил многолетние виды подсекции *Vermiculatae*), *Belanthera* Iljin (Ильин, 1936) (с *Salsola orientalis* S.G. Gmel.) и *Malpigipila* Botsch. (Бочанцев, 1969) рода *Salsola*. На основании данных молекулярной филогении (Akhani et al., 2007) виды подсекции *Vermiculatae* были объединены с видами подсекций *Caroxylon* (Бочанцев, 1974), *Tetragonae* (Ulbrich) Botsch. (Бочанцев, 1972) секции *Caroxylon* рода *Salsola*, а также секций *Belanthera*, *Cardiandra* Aellen (1967) и *Malpigipila* в рамках рода *Caroxylon sensu latissimo*. Часть видов секции *Belanthera* с типовым видом *Kaviria tomentosa* (Moq.) Akhani были перенесены в новый род *Kaviria* Akhani & E.H. Roalson (Akhani et al., 2007). Однако отношения между этими группами видов, многие из которых образовали хорошо поддержанные монофилетические клады, не были удовлетворительно разрешены.

Таким образом, мы имеем несколько точек зрения на таксономическое положение видов подсекции *Vermiculatae*:

- 1) виды секций *Nitraria* и *Ericoides* рода *Salsola*
- 2) виды подсекции *Vermiculatae* секции *Caroxylon* рода *Salsola*
- 3) виды родов *Nitrosalsola* и *Caroxylon*
- 4) виды рода *Caroxylon sensu latissimo*

**Цель** настоящего исследования – уточнение таксономического положения и филогенетических отношений одно- и многолетних видов подсекции *Vermiculatae* секции *Caroxylon* рода *Salsola* на основании важнейшего таксономического и диагностического признака – морфологии трихом и данных молекулярно-филогенетического анализа.

### Материалы и методы

1. Источники растений. Были изучены образцы растений видов подсекции *Vermiculatae* секции *Caroxylon* рода *Salsola*, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), а также образцы из естественных популяций Саратовской области, Монголии (табл. 1). Названия секций и подсекций приводятся в том роде, где они были описаны и в дальнейшем употребляются условно для обозначения неформальных групп. Названия таксонов даны согласно новым комбинациям (Akhani et al., 2007; Федорова, 2011), кроме видов подсекции *Vermiculatae* и секций *Cardiandra* и *Malpigipila*, для отнесения видов которых к роду *Caroxylon*, на наш взгляд, недостаточно морфологических и молекулярно-филогенетических оснований. Гербарные этикетки изученных видов даны в Приложении 1.

2. Протоколы выделения ДНК, ПЦР, очистки ДНК приведены нами ранее (Федорова, 2011).

3. Данные филогенетического анализа методом максимальной экономии (Maximum Parsimony, MP) взяты из предыдущей работы (Федорова, 2011). Здесь для наилучшей иллюстрации отношений одно- и многолетних солянок мы построили дерево еще одним методом филогенетического анализа – байесовским (BA). Для реконструкции филогении методом Байеса (BA) были использованы 8 марковских цепей (2 запуска по 4 цепи в каждой), был выполнен анализ 10 млн. генераций, деревья из первых 300 тыс. генераций из дальнейшего рассмотрения исключались. Каждая цепь стартовала со случайного дерева, топологии для построения консенсусного дерева отбирались каждые 100 генераций. «SYM+I+Г»-модель эволюции для набора ITS-последовательностей была выбрана по информационному критерию Акаике программой MrModelTest (Nylander, 2004).

Ранее было рассмотрено филогенетическое положение видов *Caroxylon albidum* (Botsch.) T.A. Theodorova, *C. callunum* (Fenzl ex Moq.) T.A. Theodorova, *C. columnaris* (Botsch.) T.A. Theodorova, *C. tuberculatum* (Fenzl ex Moq.) T.A. Theodorova, *C. humifusum* (C.A. Sm. ex A.E. Brueckner) T.A. Theodorova, и предложено рассматривать род *Caroxylon* в узком смысле с видами только двух бывших подсекций *Caroxylon* и *Tetragonae* Botsch. секции *Caroxylon* и секции *Belanthera* рода *Salsola* (Федорова, 2011).

4. Морфологический анализ трихом. Опушение видов секций *Caroxylon* (*Caroxylon albidum*, *C. aphyllum* (L.f.) Tzvelev, *Salsola apterygea* Botsch., *S. barbata* Aellen, *Caroxylon callunum*, *C. columnaris*, *C. cyclophyllum* (Baker) Akhani & E.H. Roalson, *Salsola dinteri* Botsch., *S. esterhuyseniae* Botsch., *S. gemmifera* Botsch., *Caroxylon glabrescens* (Burt Davy) Akhani & E.H. Roalson, *Salsola kalaharica* Botsch., *S. merxmulleri* Aellen, *S. namibica* Botsch., *S. nollothensis* Aellen, *S. rabieana* Verdoorn, *Caroxylon tuberculatum*, *Salsola tuberculatiformis* Botsch., *Caroxylon zeyheri* Moq.), *Tetragonae* (*Salsola decussata* C.A. Smith ex Botsch., *S. geminiflora* Fenzl ex C.H. Wright., *Caroxylon humifusum*, *Salsola tetragona* Delile) и *Belanthera* (*Caroxylon azaurenum* (Mouterde) T.A. Theodorova, *C. canescens* (Moq.) Akhani & E.H. Roalson, *C. carpathum* (P.H. Davis) Akhani & E.H. Roalson) рода *Caroxylon* было изучено ранее (Федорова, 2011), а также *Salsola leptoclada* Gand. из секции *Cardiandra* рода *Salsola*.

Типы трихом видов *S. agridentina* Guss., *S. flavescens* Cavan., *S. frankenioides* (Caball.) Botsch., *S. imbricata* Forsk. подсекции *Vermiculatae* остались не изученными ввиду отсутствия материала. Типы опушения были сопоставлены с филогенетическим деревом группы.

Части побегов напыляли золотом-палладием и платиной-палладием и анализировали на Аналитическом Сканирующем Электронном Микроскопе JEOL JSM-6380 LA (JEOL Ltd., Токуо, Japan), оснащенный цифровой камерой, с напряжением 20 kV, в Центре коллективного пользования МГУ Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии. Изучали опушение всех частей растения (стеблей, листьев, листочков околоцветника). Если опушение на всех частях было одинаковым, то использовались наиболее удачные фотографии. Если опушение на листьях и стеблях отличалось, то приводились фотографии с опушением обеих частей растения.

## Результаты

### Молекулярно-филогенетический анализ

Согласно данным, полученным ранее (Федорова, 2011), матрица для молекулярно-филогенетического анализа нуклеотидных последовательностей участков ITS1,2 содержала 187 нуклеотидных последовательностей 170 видов для большинства родов и клад согласно предыдущим исследованиям. Из МР-дерева мы приводим фрагмент, который включает виды, относящиеся к роду *Caroxylon sensu latissimo* (рис. 1), их взаиморасположение не противоречит топологии, полученной методом Байеса (BA) (рис. 2).

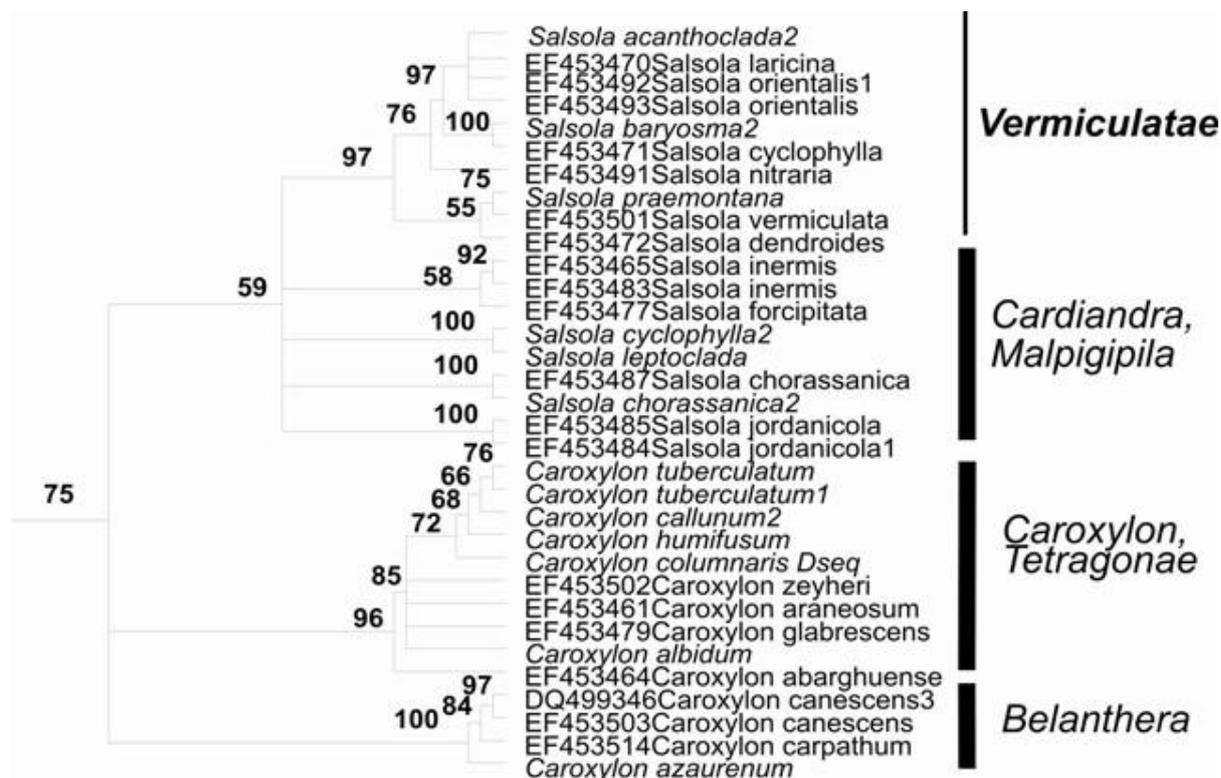


Рис. 1. Фрагмент МР-дерева трибы *Caroxyloneae* (Федорова, 2011). Числа над ветвями показывают значение бутстреп-поддержки. Курсивом указаны виды, последовательности которых получены нами. Для последовательностей из базы данных приведены их идентификационные номера.

Род *Caroxylon sensu latissimo* по данным МР молекулярно-филогенетического анализа включает три хорошо поддержанных клады: первая клада включает часть видов, которые относятся к секции *Belanthera* р.р., вторая клада – виды секции *Caroxylon* и *Tetragonae*, третья клада включает многолетние виды секции *Vermiculatae* и однолетний вид *S. nitraria*. В.П. Бочанцев объединял виды этих секций в ранге

подсекции *Vermiculatae* секции *Caroxylon* рода *Salsola*, что подтверждается результатами проведенного молекулярно-филогенетического анализа. С кладой подсекции *Vermiculatae* сближаются виды, относящиеся к секциям *Cardiandra* и *Malpigipila* с *S. gemmascens* (по данным Akhani et al., 2007), без хорошо поддержанных взаимосвязей.

По данным молекулярно-филогенетического анализа методом Байеса род *Caroxylon sensu latissimo* включает три хорошо поддержанных клады: первая клада включает часть видов, которые относятся к секции *Belanthera* р.р., вторая клада – виды секции *Caroxylon* и *Tetragonae*, третья клада включает три субклады: 1 – многолетние виды подсекции *Vermiculatae* и однолетний вид *S. nitraria*, образующие субкладу поздней дивергенции, причем однолетний вид *S. nitraria* не образует самостоятельной сестринской клады к многолетним видам; 2 – виды *S. leptoclada* и *S. cyclophylla* секции *Cardiandra* образуют вторую субкладу со слабой поддержкой; 3 – базальную субкладу образуют виды *S. chorassanica*, *S. forcipitata*, *S. jordanicola* и *S. inermis*.

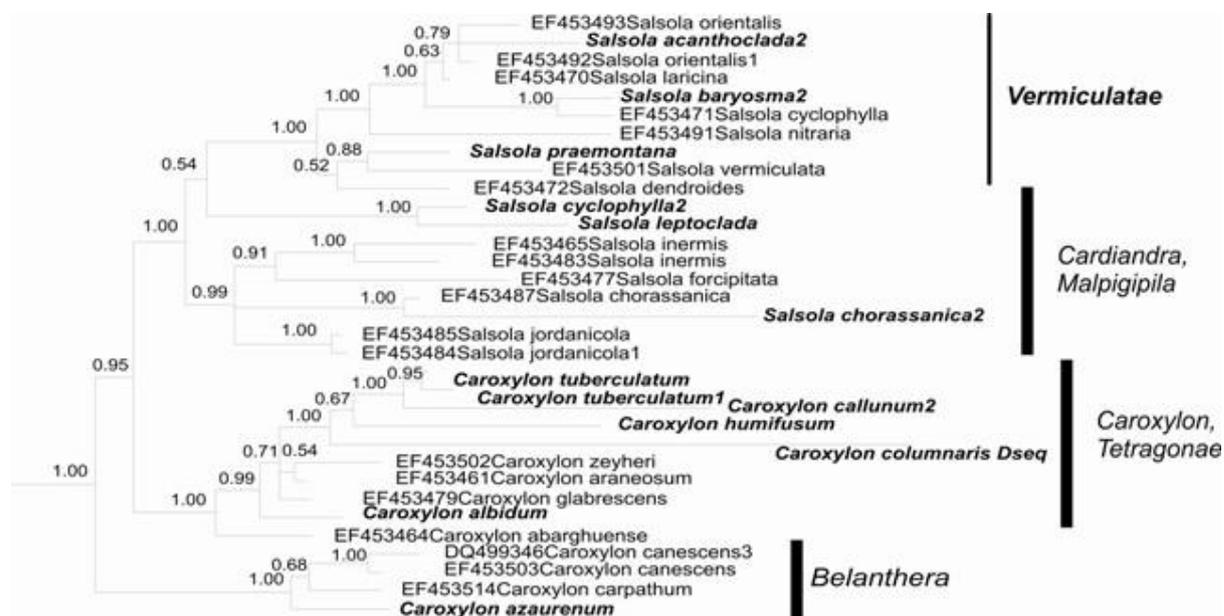


Рис. 2. Фрагмент ВА-дерева трибы *Caroxyloneae* (род *Caroxylon* и секции рода *Salsola*). Числа над ветвями показывают значение апостериорной вероятности (В). Курсивом указаны виды, последовательности которых получены нами ранее (Федорова, 2011), для последовательностей из базы данных приведены их идентификационные номера.

В целом, топологии деревьев, полученных методами максимальной экономии и байесовским, схожи. Виды рода *Caroxylon* на обоих деревьях группируются в три клады. Внутри клад неразрешенное положение субклад МР дерева практически полностью совпадает с их низкой ВІ поддержкой ВА дерева.

### Морфологический анализ трихом

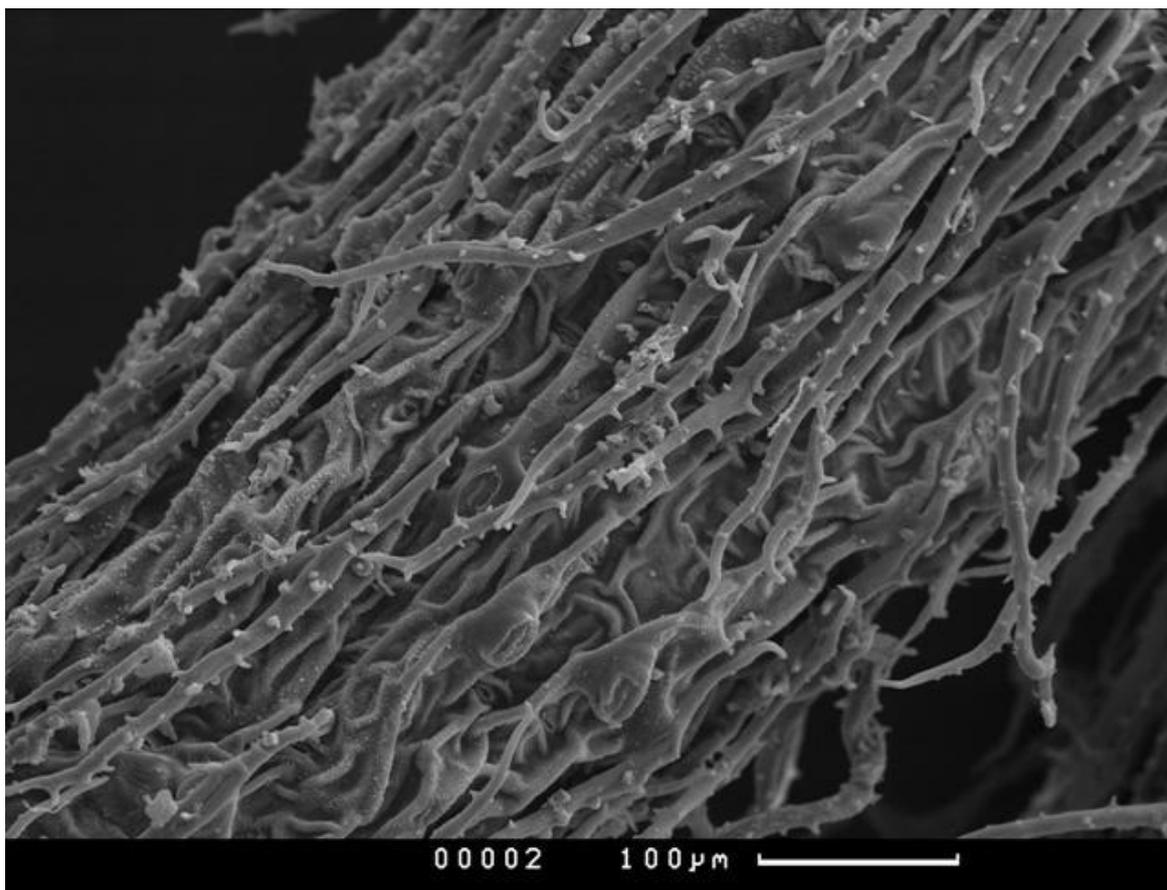
Морфологическое разнообразие опушения и составляющих его типов трихом является важнейшим диагностическим и таксономическим признаком маревых. Важнейшими признаками трихом являются признаки строения основания и тела самого волоска: одно- или многоклеточность, характер сочленения клеток и разветленность или неразветвленность верхней части трихомы, скульптура поверхности. Типы трихом девяти видов сопоставлены с основными кладами, выявленными в результате

молекулярно-филогенетического анализа представителей рода *Caroxylon* sensu latissimo.

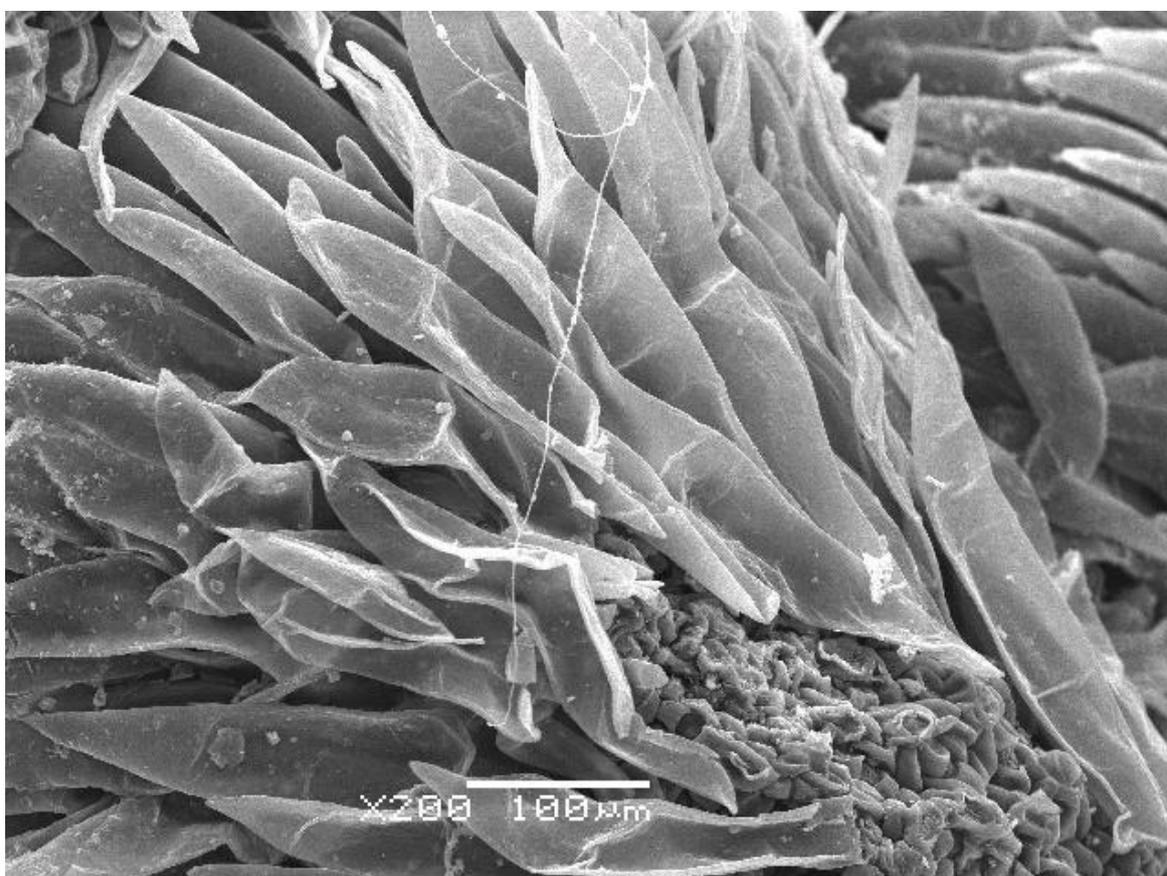
Опушение листьев *S. aethiopica* (рис. 3, а) состоит из мальпигиевых трихом, совсем не типичных для видов этой подсекции, структура которых при малом увеличении заметна плохо. Основание трихом многоклеточное, верхняя часть представлена одной уплощенной двуветвистой клеткой, поверхность которой покрыта сильно развитыми шипами разной длины. В описании вида отмечено (Бочанцев, 1975) что, молодые ветви покрыты «довольно длинными гладкими прямыми прижатыми волосками», а листья «густо опушенные довольно длинными, мельчайше шероховатыми прямыми прижатыми волосками». Изученный нами небольшой кусочек растения, который представляет собой изотип (LE), и действительно имеет листья, покрытые прижатыми волосками, но прижатыми ввиду того, что они мальпигиевые, т.е. сидячие на короткой ножке, расположенной по центру двуконечного вытянутого горизонтально, пузыревидного волоска, а шероховатость под большим увеличением (СЭМ) выглядит как шиповатость. Таким образом, наличие двух типов трихом – длинных и гладких на стеблях и мальпигиевых шиповатых на листьях, свидетельствует об ошибочном отнесении этого вида в подсекцию *Vermiculatae*. По типу волосков этот вид сближается с *S. gemmascens* (рис. 3, б) из секции *Malpigipila*. Опушение *S. gemmascens* густое, но поверхность мальпигиевых волосков гладкая. Этот тип опушения ближе к мучнистому, состоящему из пузыревидных волосков. Весь переходный ряд от пузыревидных клеток до мальпигиевых трихом также встречается у видов секции *Cardiandra* в пределах одного растения. Опушение видов *S. forcipitata* (рис. 3, в, г), *S. implicata* (рис. 3, д), *S. sclerantha* (рис. 3, е) состоит из трихом нескольких типов. Нижние части растений опушены длинными многоклеточными волосками, которые покрыты шипиками. Листья и части околоцветника покрыты пузыревидными волосками. Пузыревидные волоски состоят из многоклеточной ножки и крупной вздутой верхушечной клетки, которая может иметь любую форму – от округлой вздутой пузыревидной до трапециевидной и двуконечной, мальпигиевой, какие встречаются и у *S. gemmascens*. Поверхность трихом гладкая. Еще один вид *C. cyclophyllum* был отнесен В.П. Бочанцевым (1974) к подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* на основании опушения из коротких, гладких прямых оттопыренных и прижатых волосков (рис. 3, ж). На основании молекулярных данных (Akhanli и др., 2007) *C. cyclophyllum* занимает сестринскую позицию (BP 100%) к *S. baryosma* (Северная Африка, Аравийский полуостров, Сирия) в кладе *Vermiculatae*, тогда как все виды этой клады характеризуется шиповатыми или мелкошиповатыми трихомами. По нашим молекулярным данным *C. cyclophyllum* включается в кладу *Cardiandra*, с трихомами имеющими гладкую поверхность, следовательно, относится к секции *Cardiandra*, а не подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon*.

Мальпигиевые трихомы также встречаются у представителей рода *Petrosimonia* (рис. 3, з), но в действительности они отличаются от мальпигиевых трихом видов секции *Malpigipila*, тем, что их поверхность шиповатая, сами клетки горизонтально уплощенные и имеют сильно вытянутые заостренные концы. Возможно, возникновение двуветвистых волосков типа «мальпигиевые» шло конвергентно в разных родах семейства *Chenopodiaceae*. Вероятно, молекулярно-филогенетический анализ позволит точнее определить таксономическое положение *S. aethiopica*.

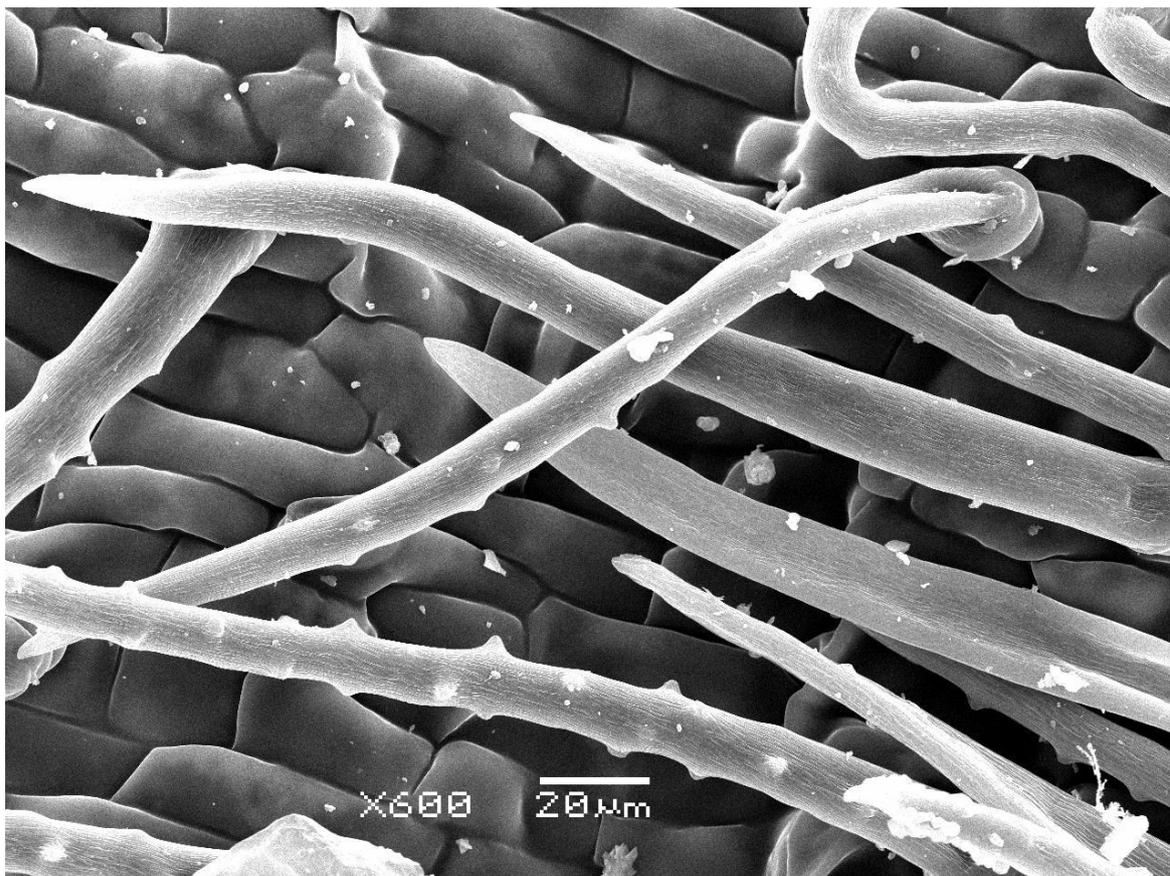
Рис. 3. Внешний вид трихом:



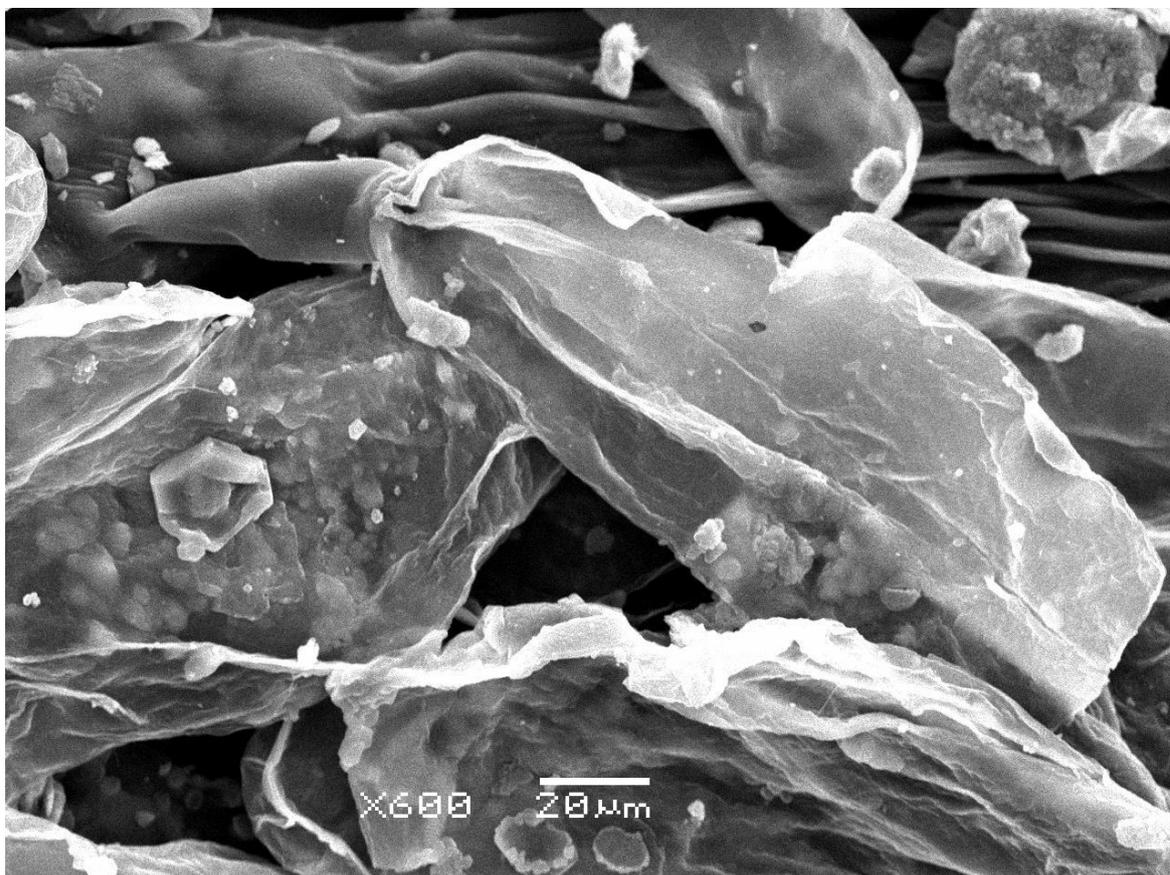
3а – мальпигиевые трихомы *Salsola aethiopica*;



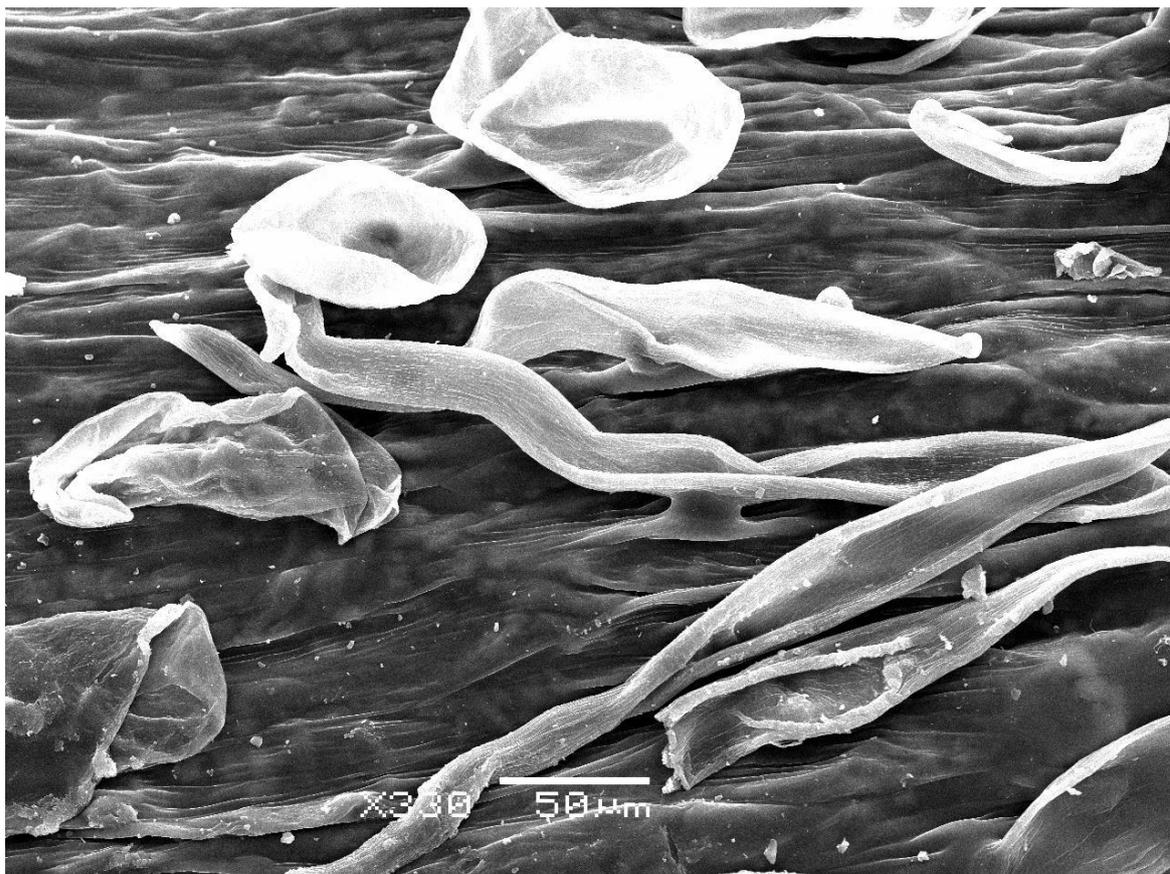
3б – пузыревидные гладкие мальпигиевые волоски *S. gemmascens*;



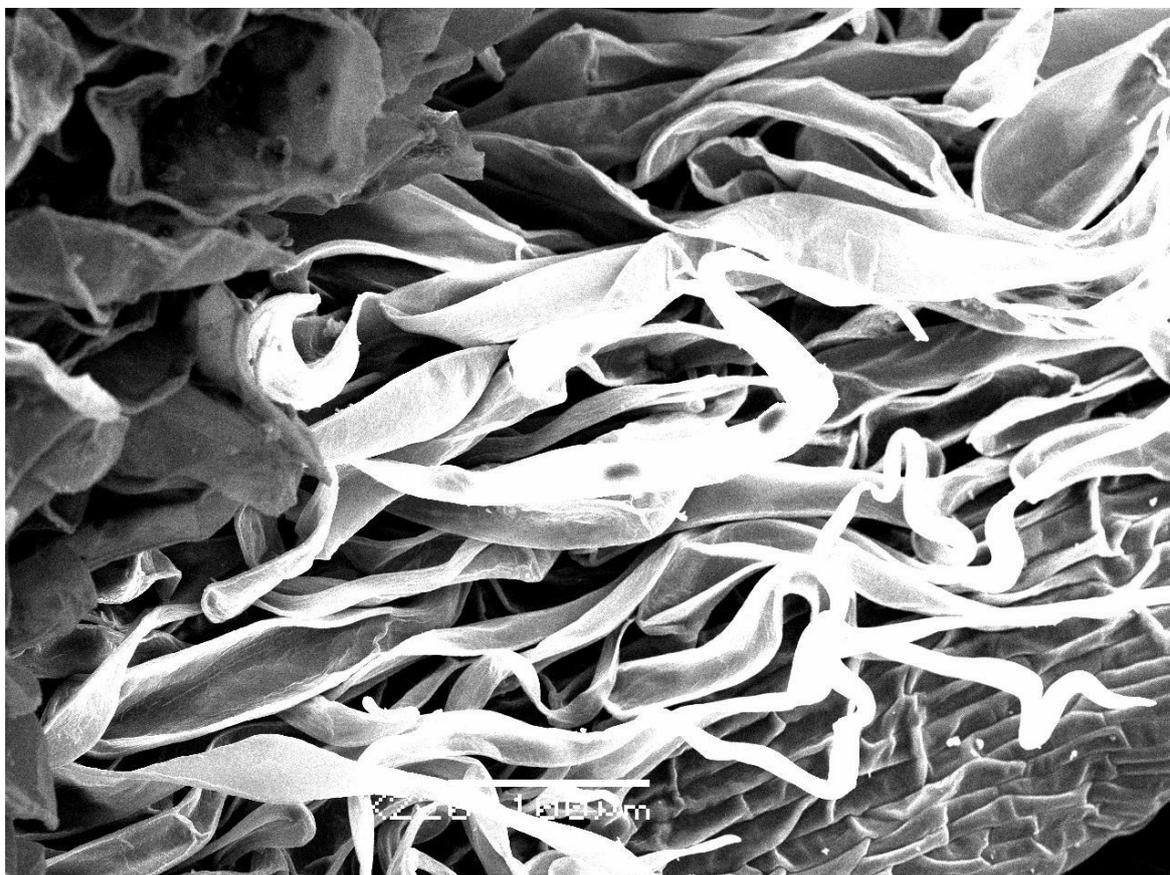
3в – шиповатые трихомы *S. forcipitata*;



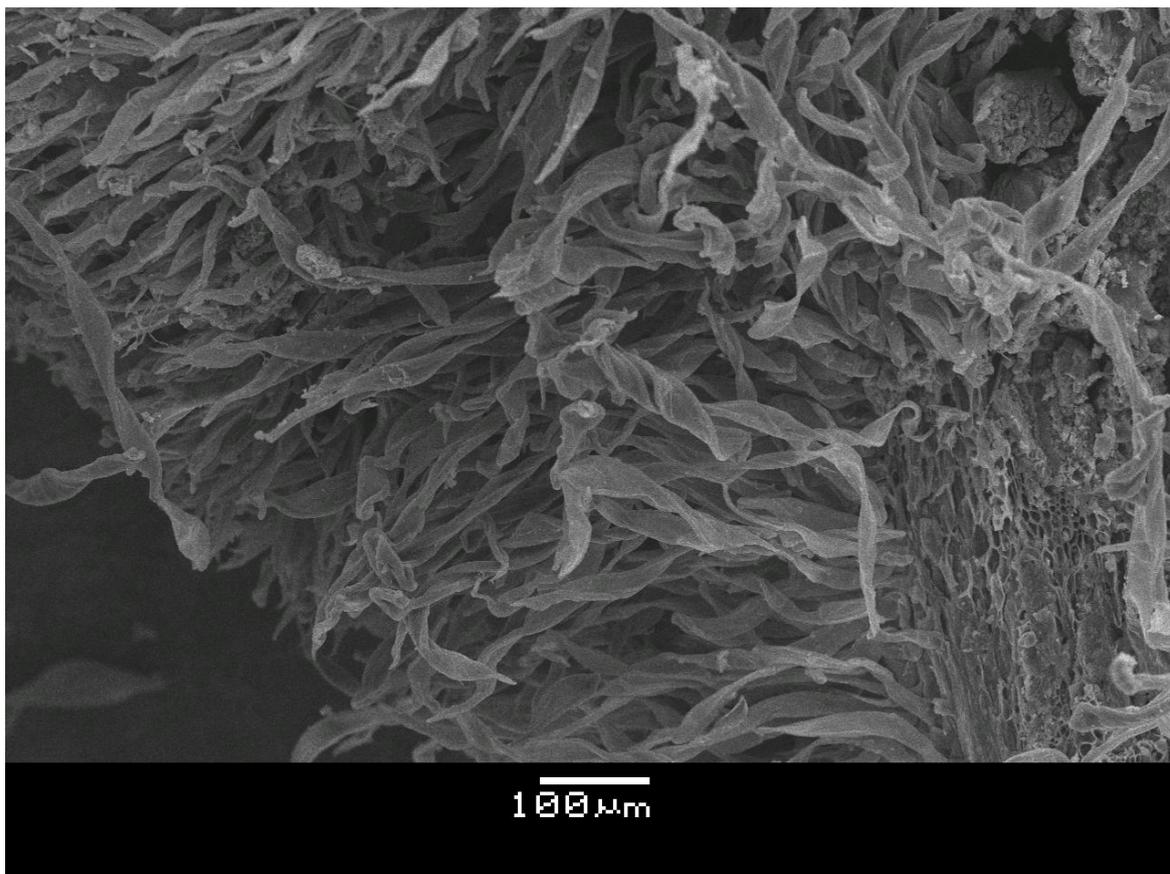
3г – пузырьвидные трихомы *S. forcipitata*;



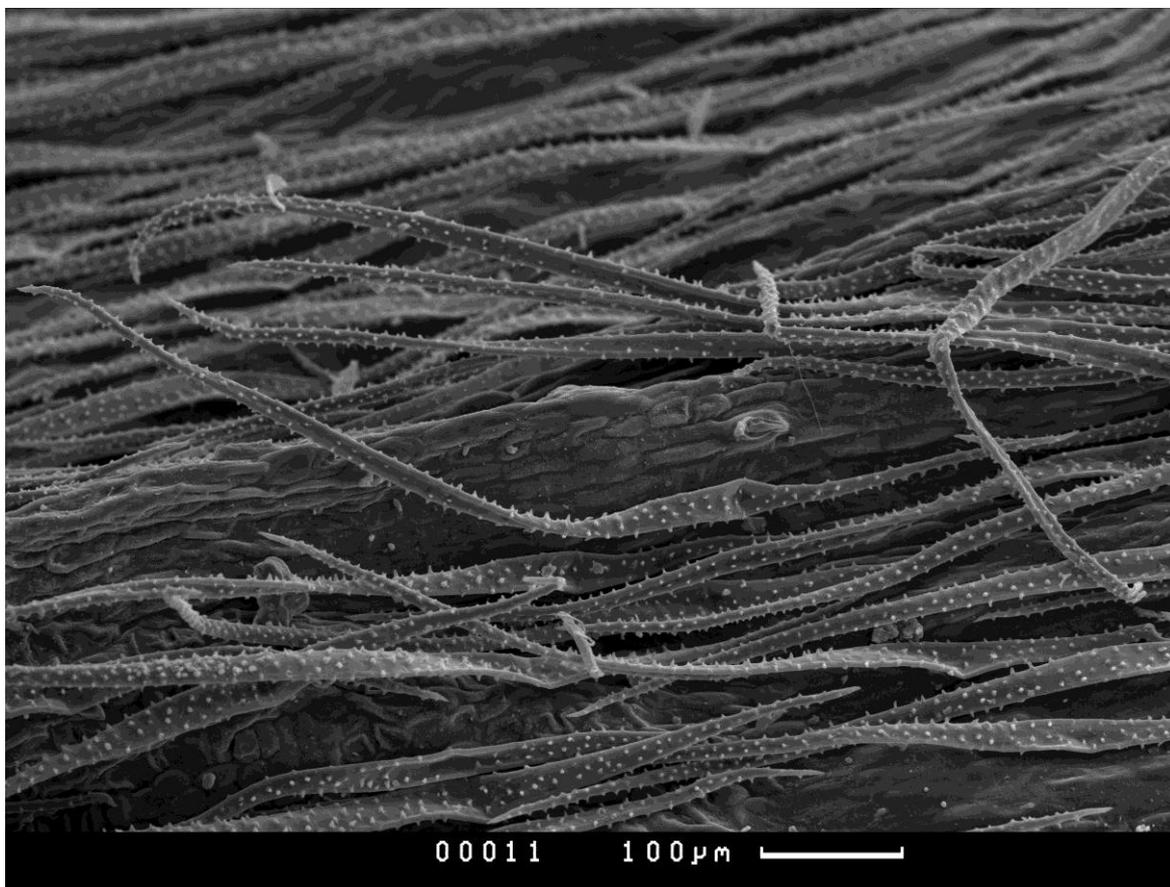
3д – пузырьвидные трихомы с округлой и двуветвистой верхними клетками *S. implicata*;



3е – трихомы (от пузырьвидных до мальпигиевых) *S. sclerantha* (стебель);



Зж – гладкие продолговатые волоски *Caroxylon cyclophyllum*;

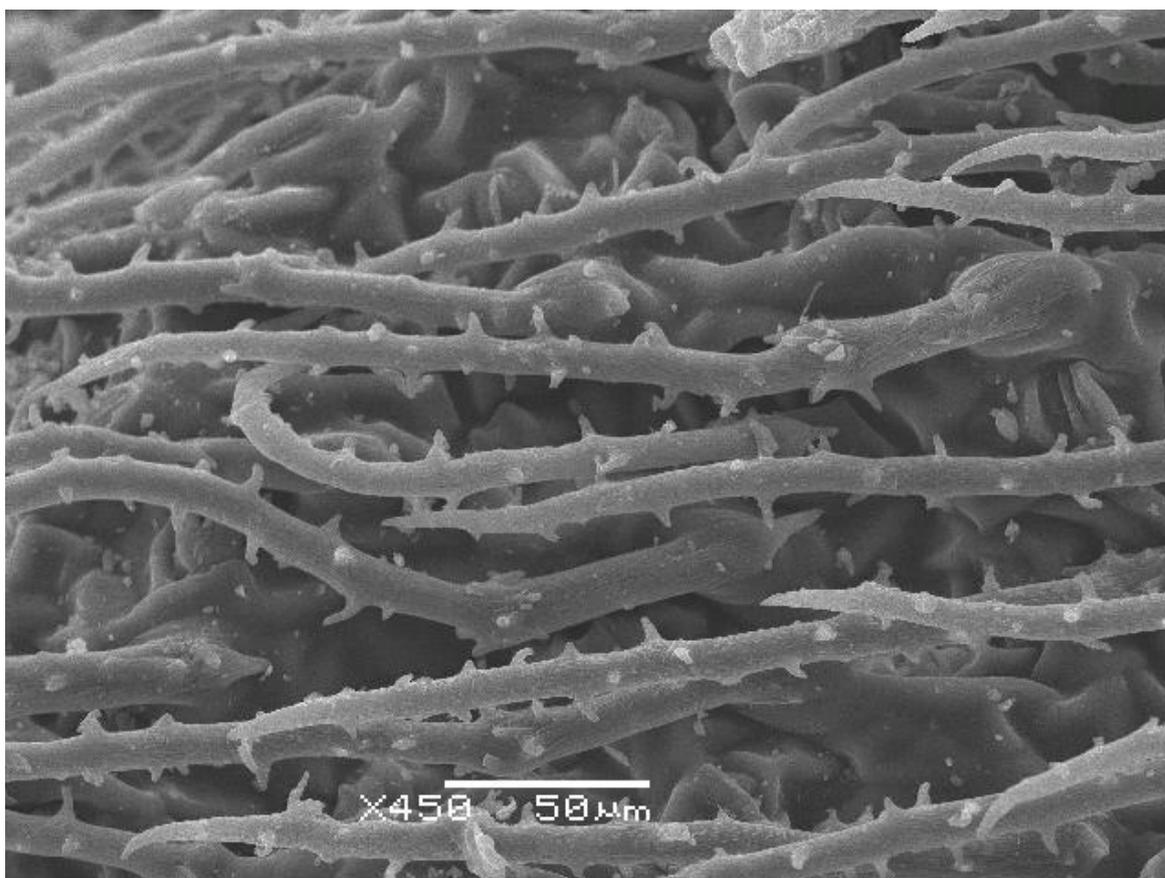


Зз – шероховатые мальпигиевые волоски *Petrosimonia*.

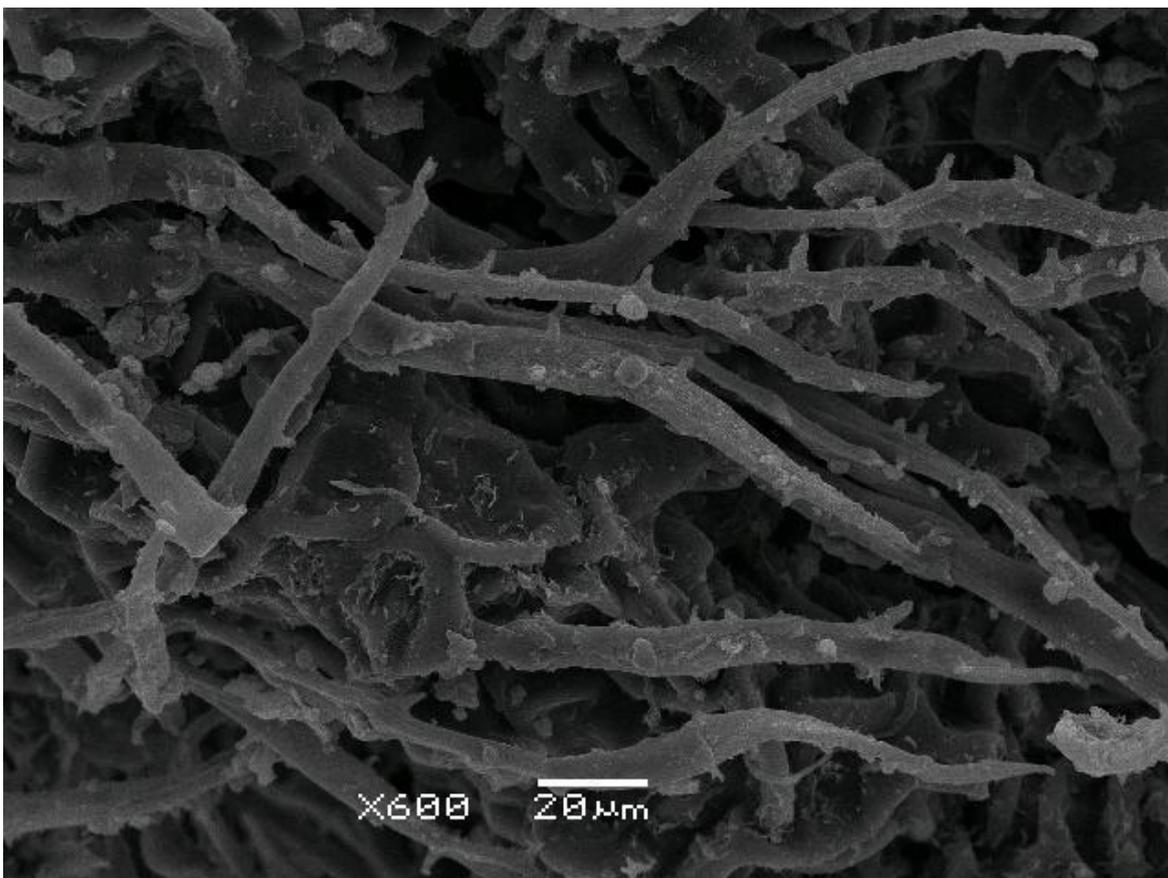
Опушение листьев и стеблей большинства изученных видов подсекции *Vermiculatae* густое, трихомы длинные прямые или более менее извилистые и тогда уплощенные, многоклеточные с заметными сочленениями, основания трихом многоклеточные, расширенные. Поверхность трихом может быть нескольких типов.

Первый тип – поверхность шиповатая, причем с шипами разной высоты от невысоких до крупных (*S. acanthoclada* (рис. 4, а), *S. aegaea* (рис. 4, б), *S. algeriensis* (рис. 4, в), *S. arabica* (рис. 4, г), *S. baryosma* (рис. 4, д), *S. chellalensis* (рис. 4, е), *S. delileana* (рис. 4, ж), *S. dzhungarica* (рис. 4, з), *S. ericoides* (рис. 4, и), *S. gaetula* (рис. 4, к), *S. gypsacea* (рис. 4, л), *S. heliaramiae* (рис. 4, м), *S. hispanica* (рис. 4, н), *S. laricina* (рис. 4, о), *S. libica* (рис. 4, п), *S. mairei* (рис. 4, р), *S. mandavillei* (рис. 4, с), *S. micranthera* (рис. 4, т), *S. orientalis* (рис. 4, у), *S. palaestina* (рис. 4, ф), *S. portilloi* (рис. 4, х), *S. rodinii* (рис. 4, ц), *S. subglabra* (рис. 4, ч), *S. syriaca* (рис. 4, ш, щ), *S. vermiculata* (рис. 4, э, ю), *S. volkensisii* (рис. 4, я)) или настолько крупными, что трихомы кажутся ветвистыми (*S. brevifolia* (рис.5, а), *S. damascene* (рис. 5, б)), причем тогда верхняя часть трихом короткая и, по-видимому, одноклеточная, т.к. сочленения не заметны.

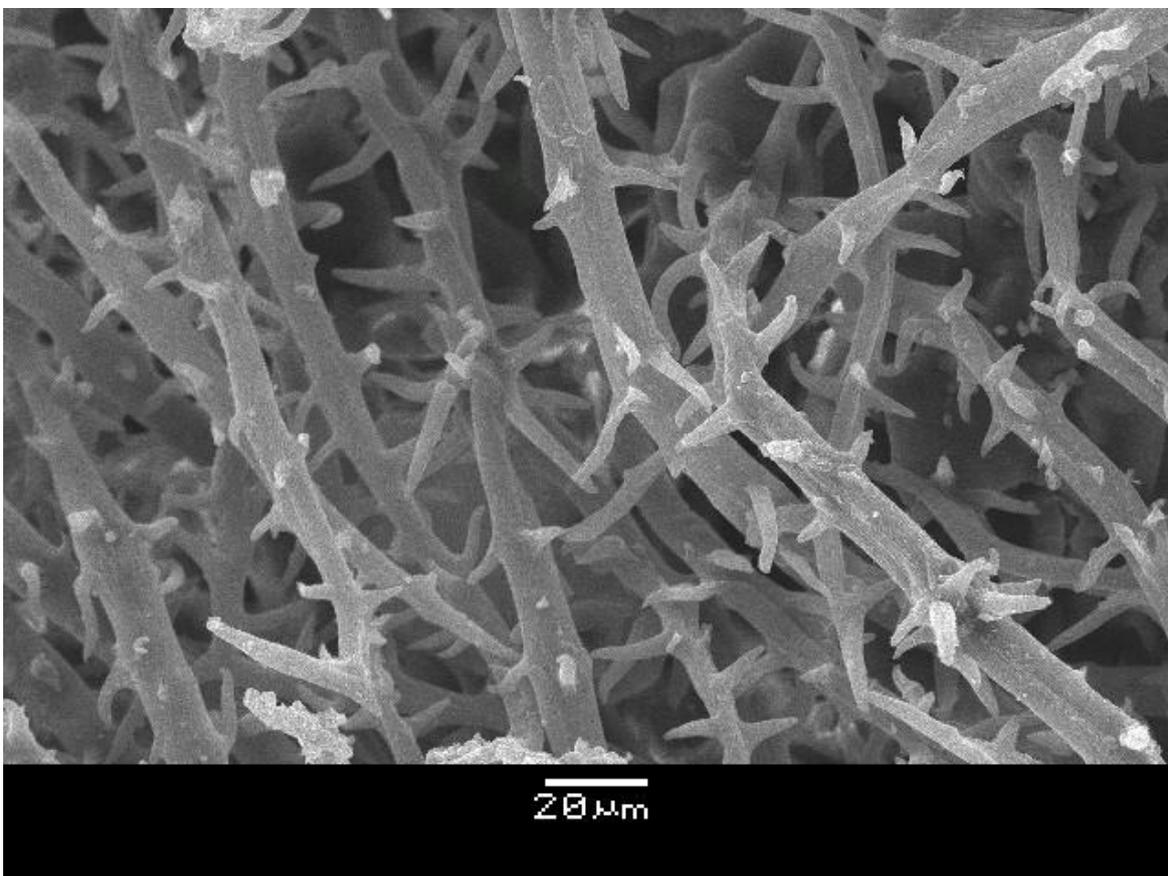
Рис. 4. Внешний вид шиповатых и шероховатых трихом:



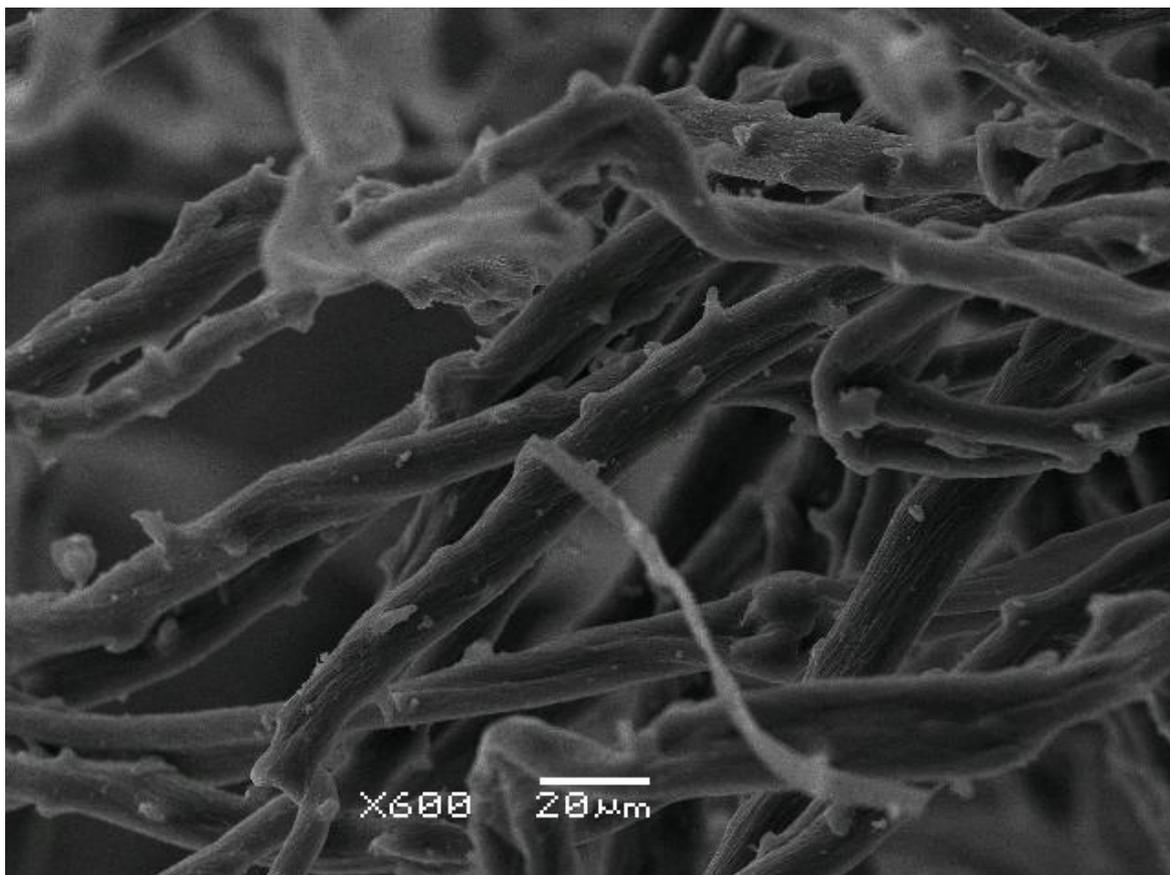
**4a** – *Salsola acanthoclada*;



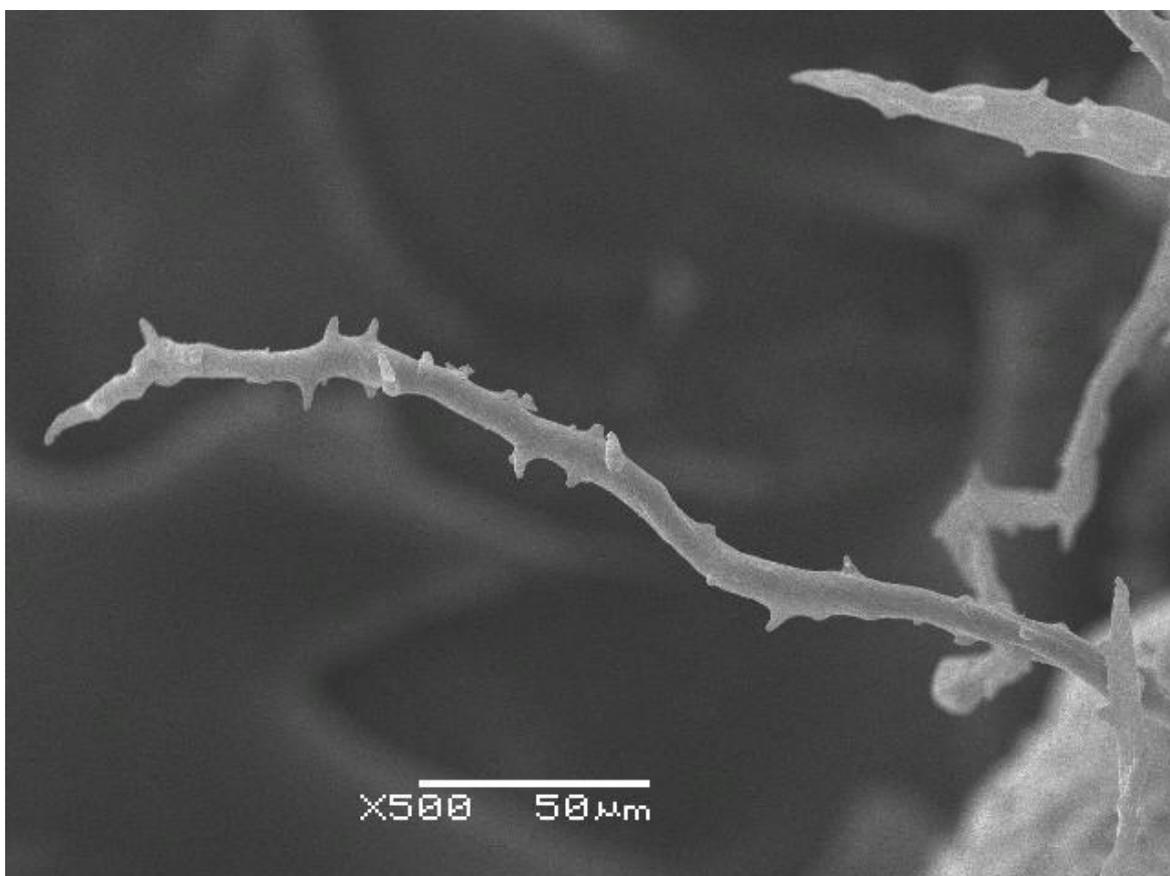
46 – *S. aegaea* (лист);



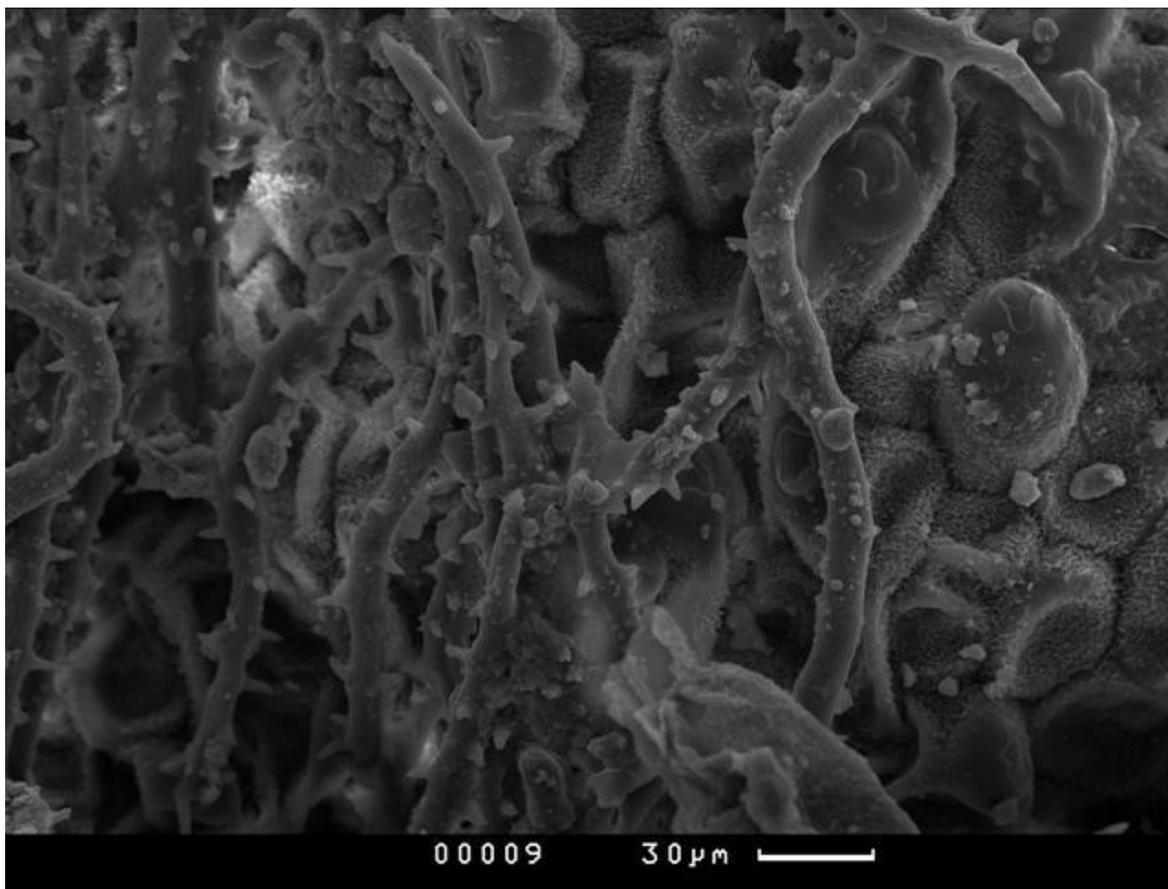
4B – *S. algeriensis*;



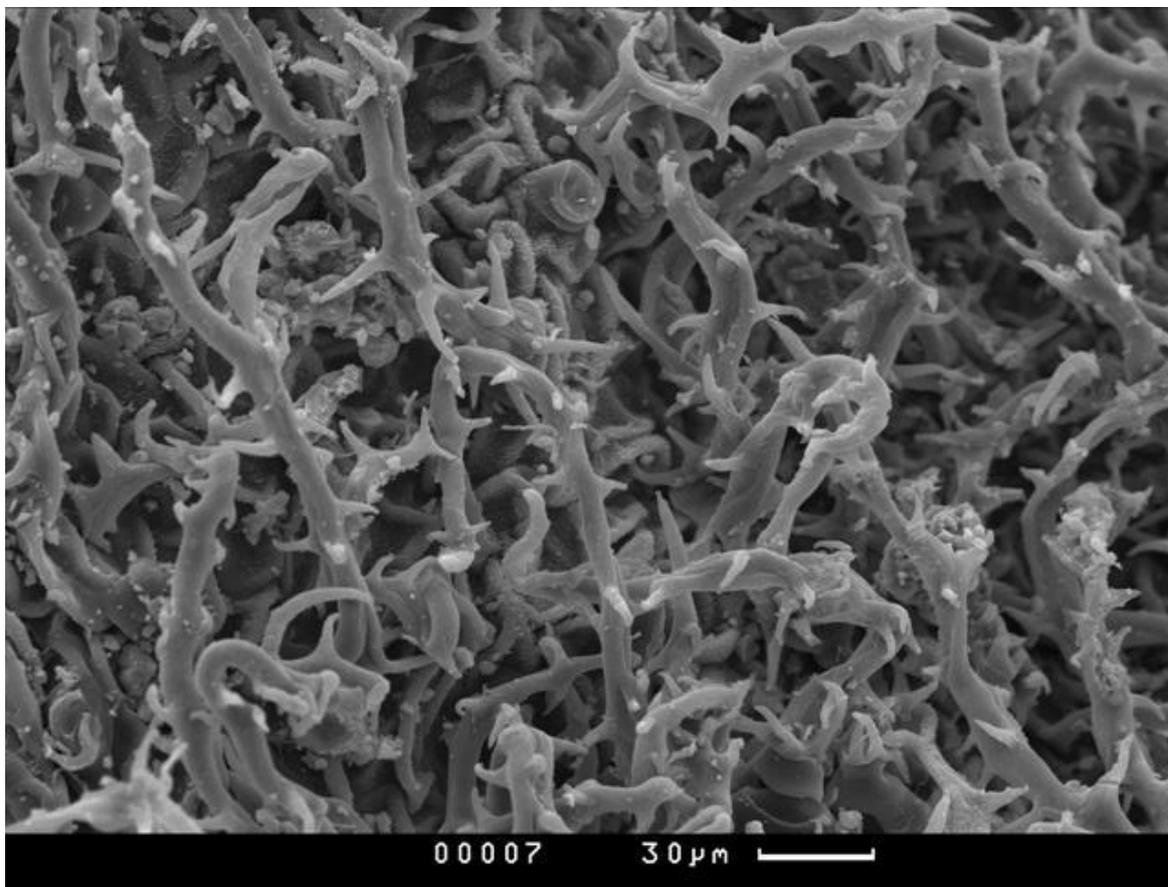
4г – *S. arabica* (стебель);



4д – *S. baryosma*;



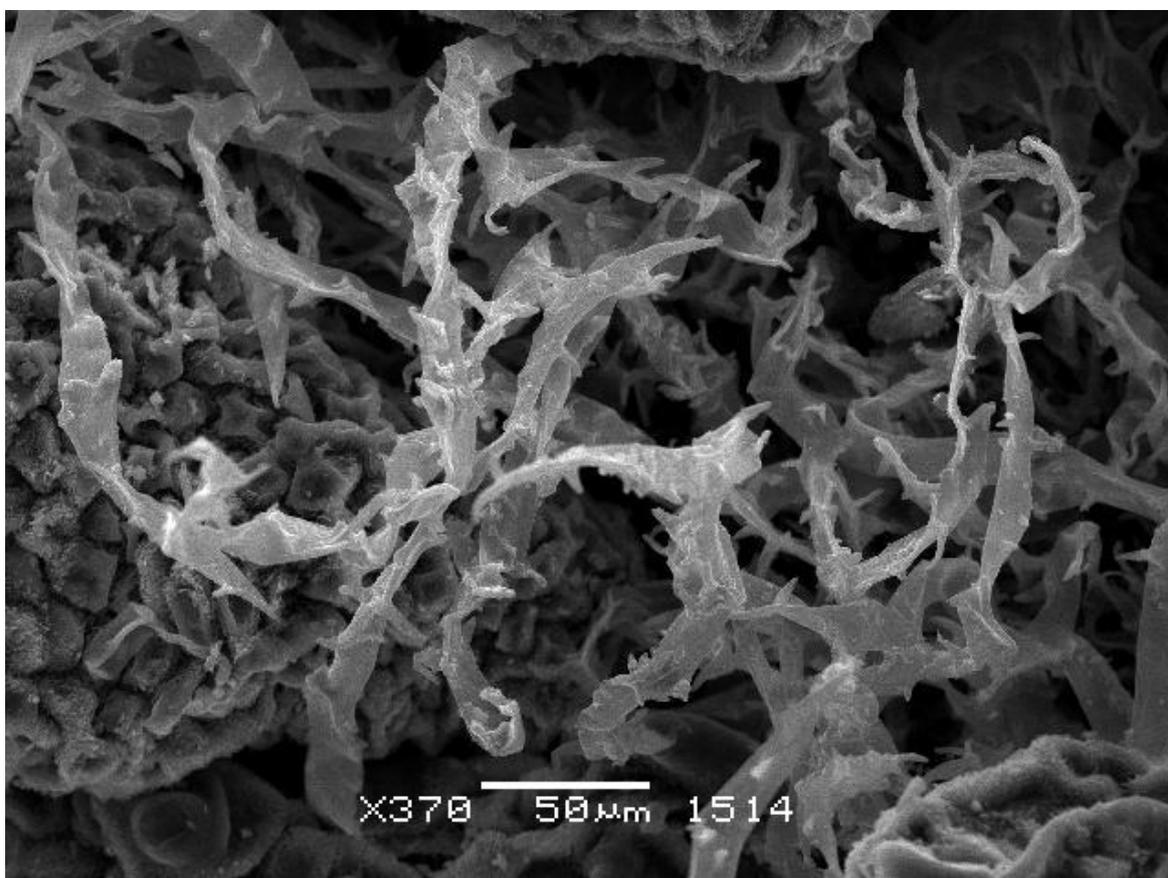
4e – *S. chellalensis*;



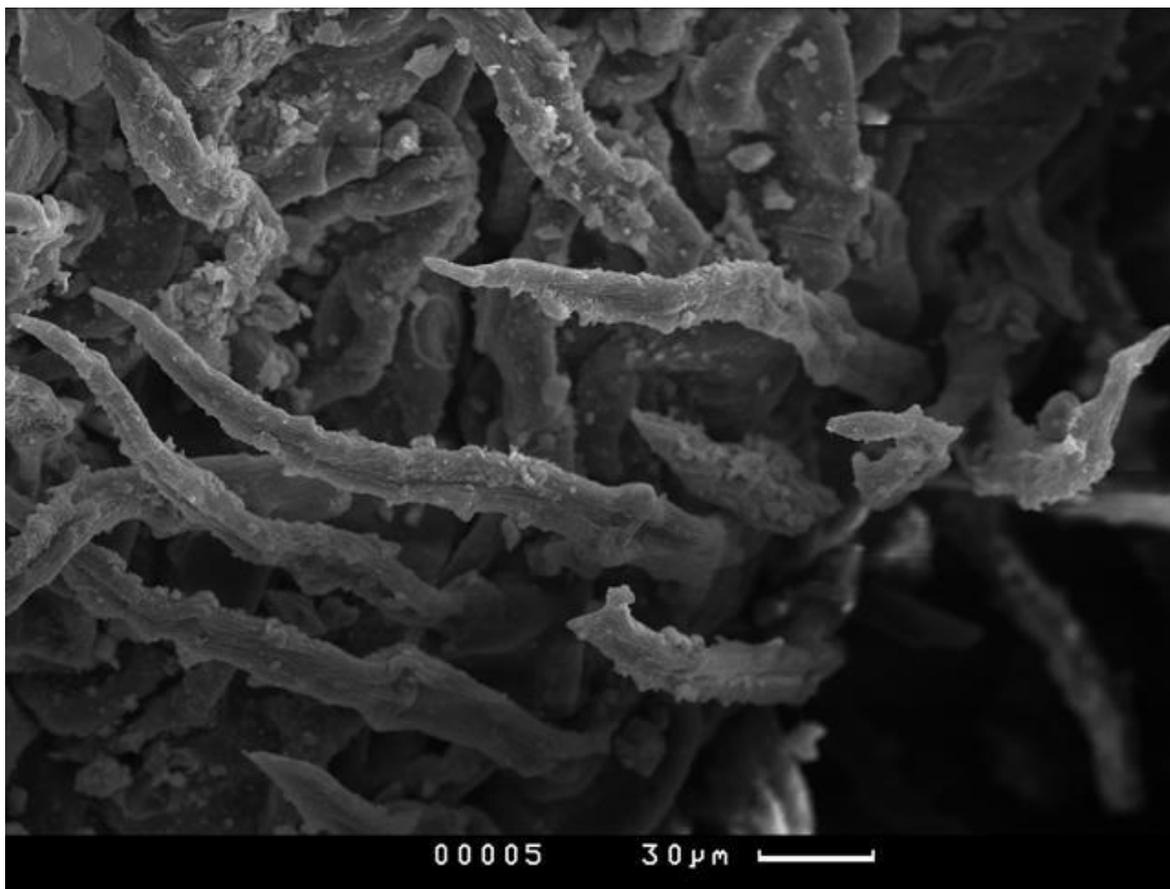
4ж – *S. delileana*;



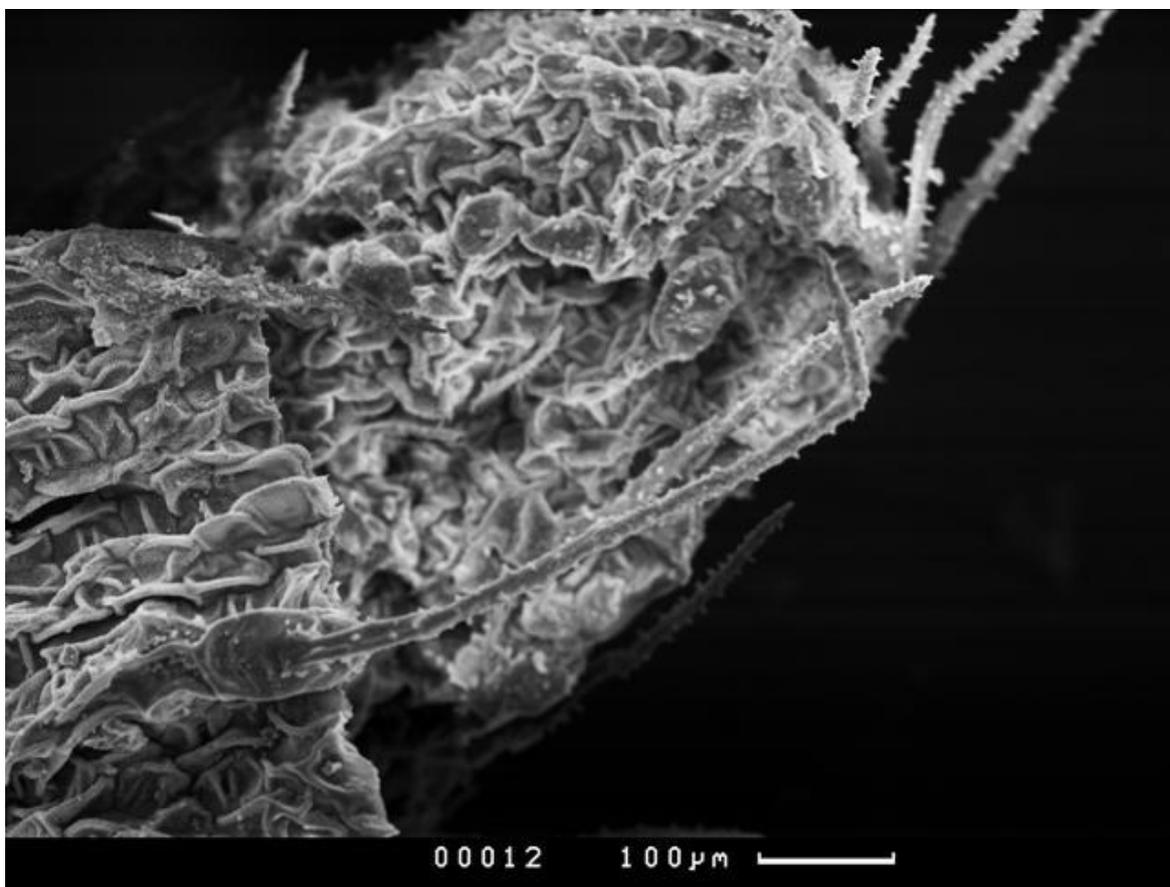
4з – *S. dzhungarica* (стебель);



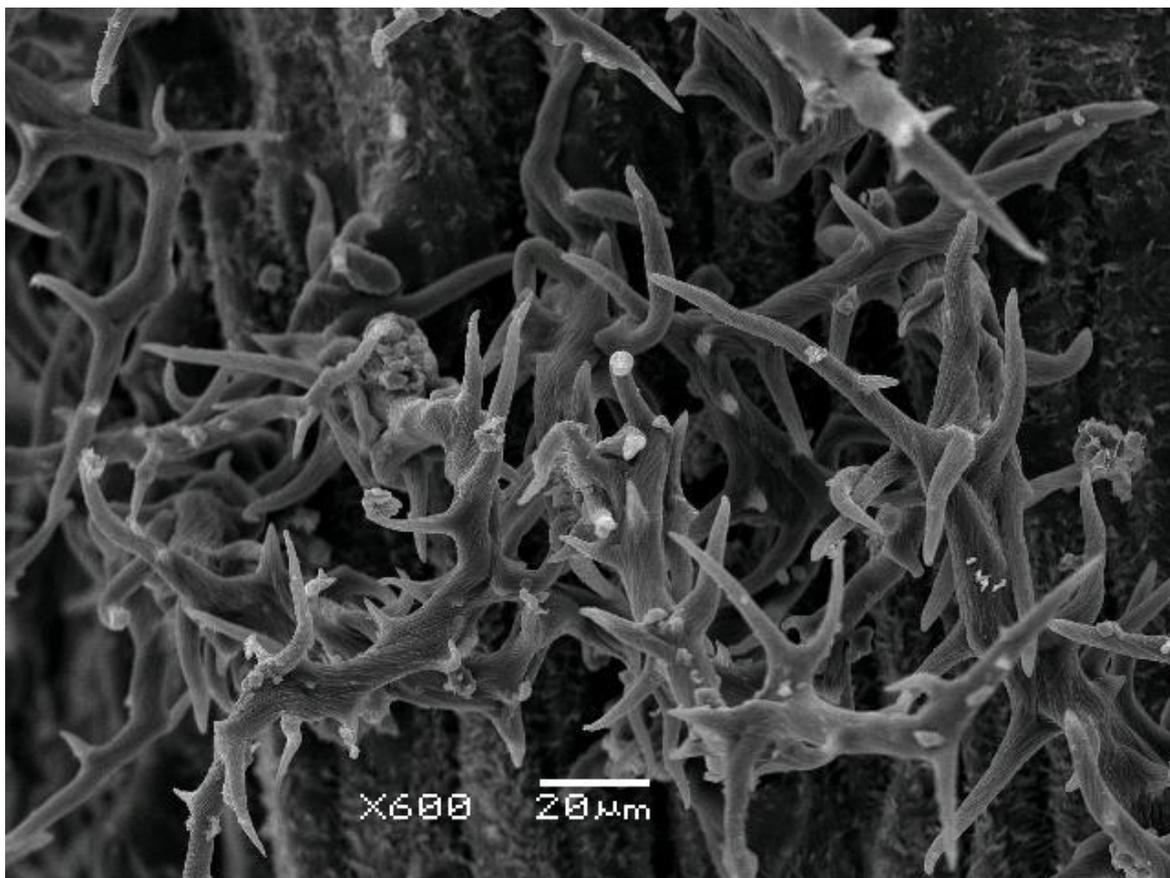
4и – *S. ericoides*;



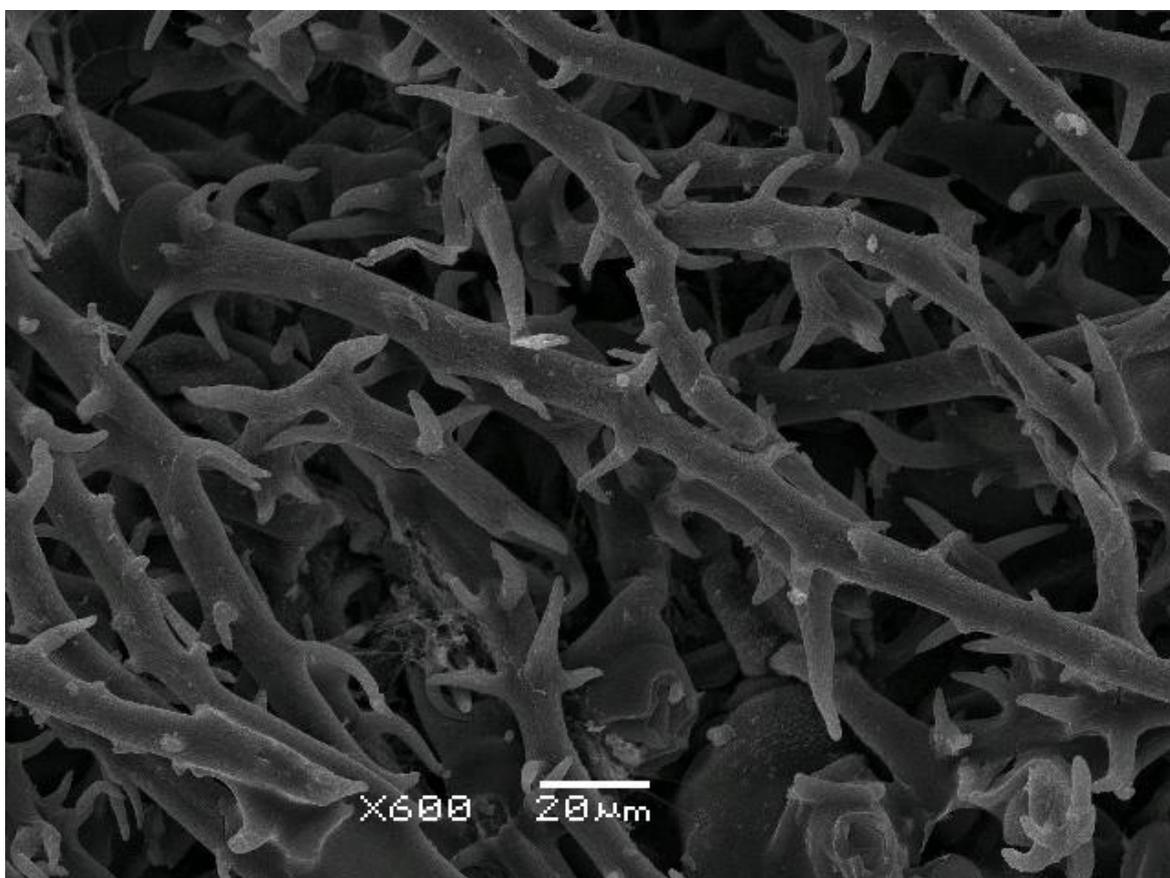
4к – *S. gaetula*;



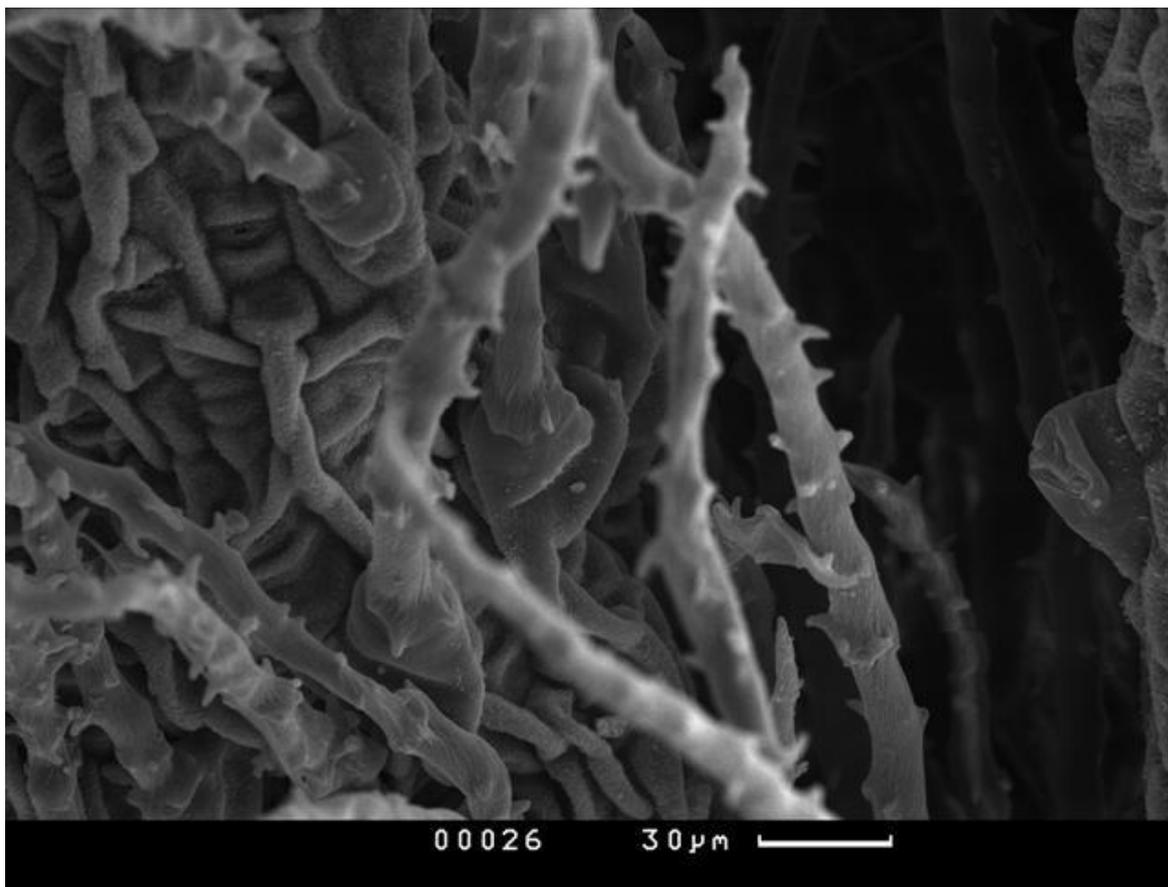
4л – *S. gypsacea*;



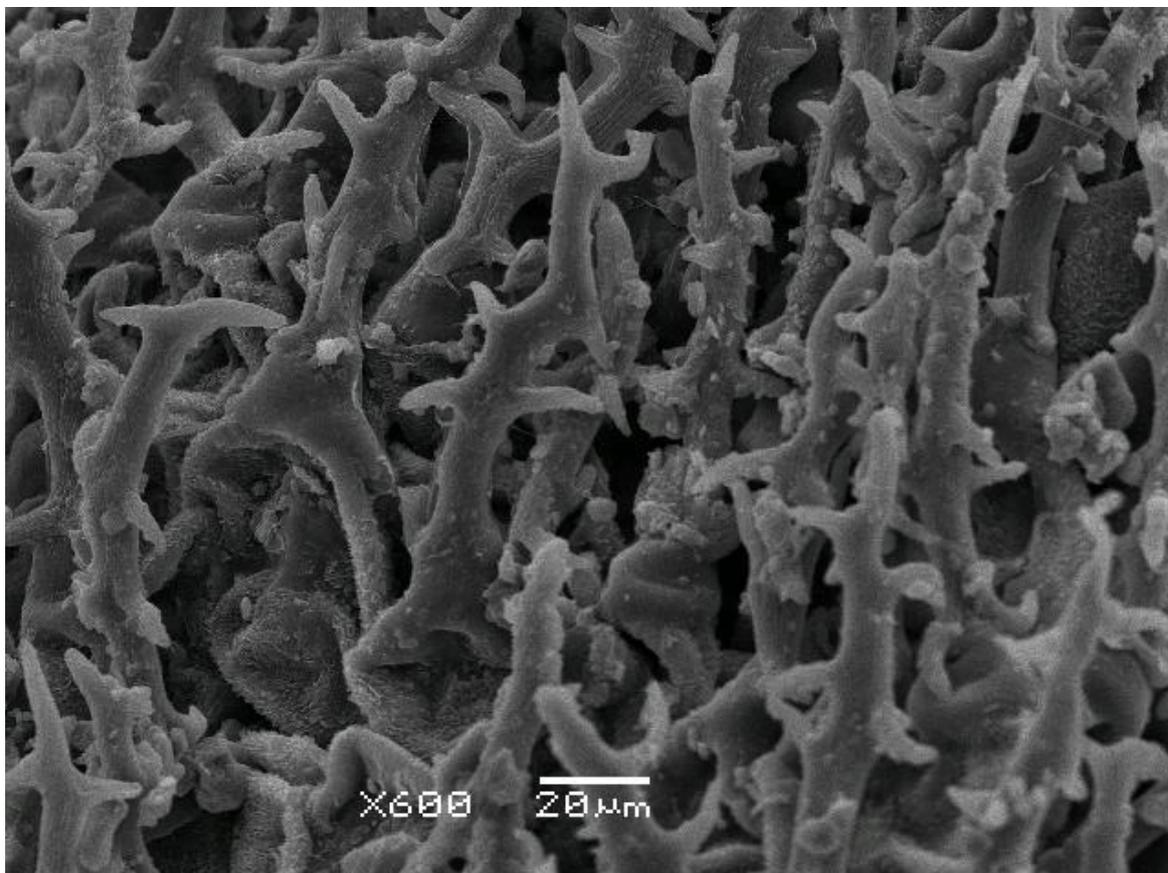
4м – *S. heliaramiae*;



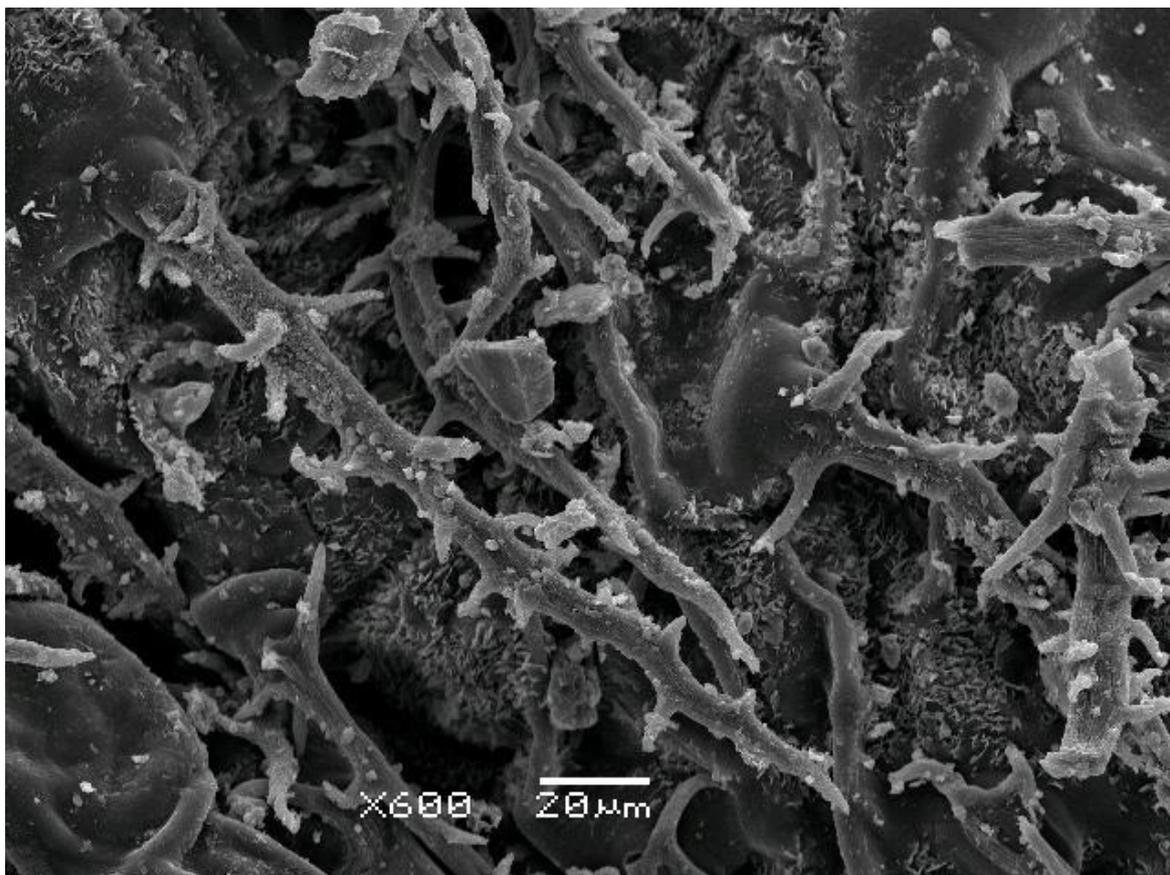
4н – *S. hispanica* (лист);



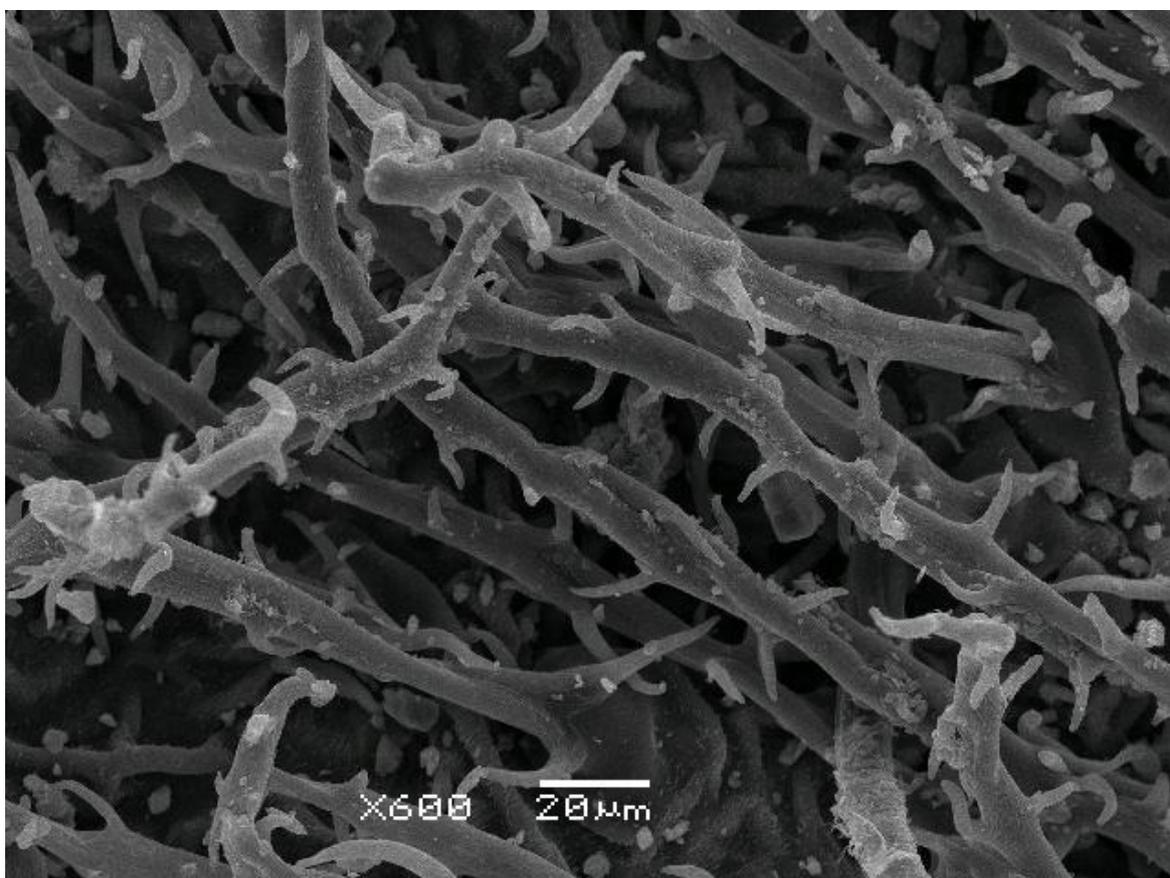
4o – *S. laricina*;



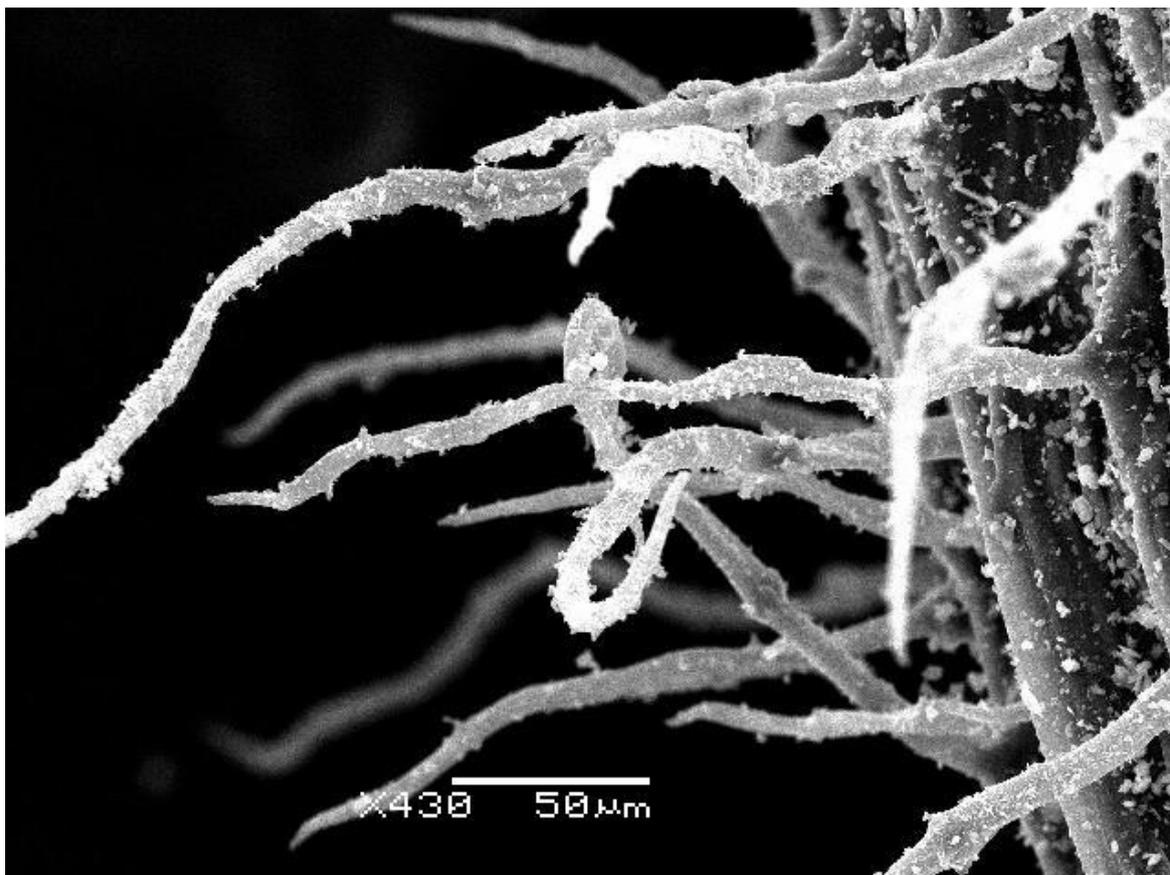
4п – *S. libica* (лист);



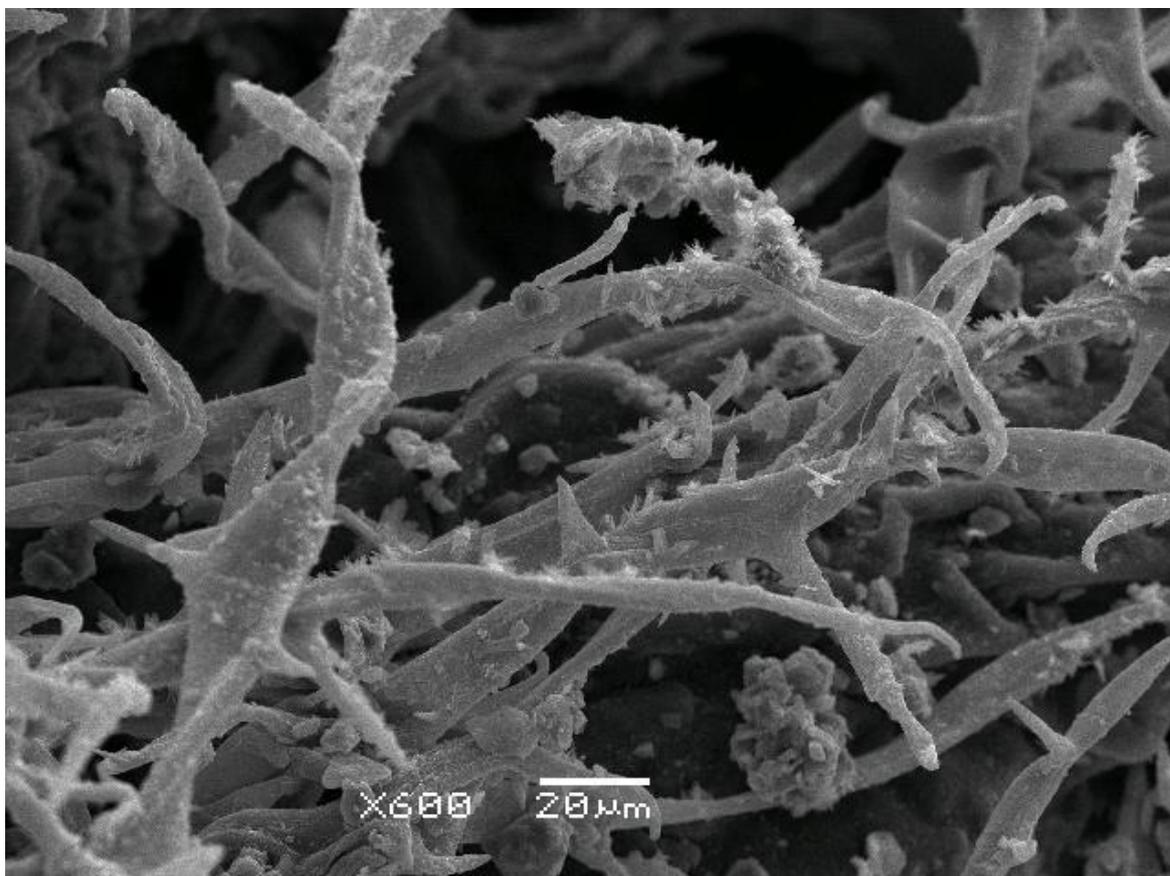
4p – *S. mairei* (лист);



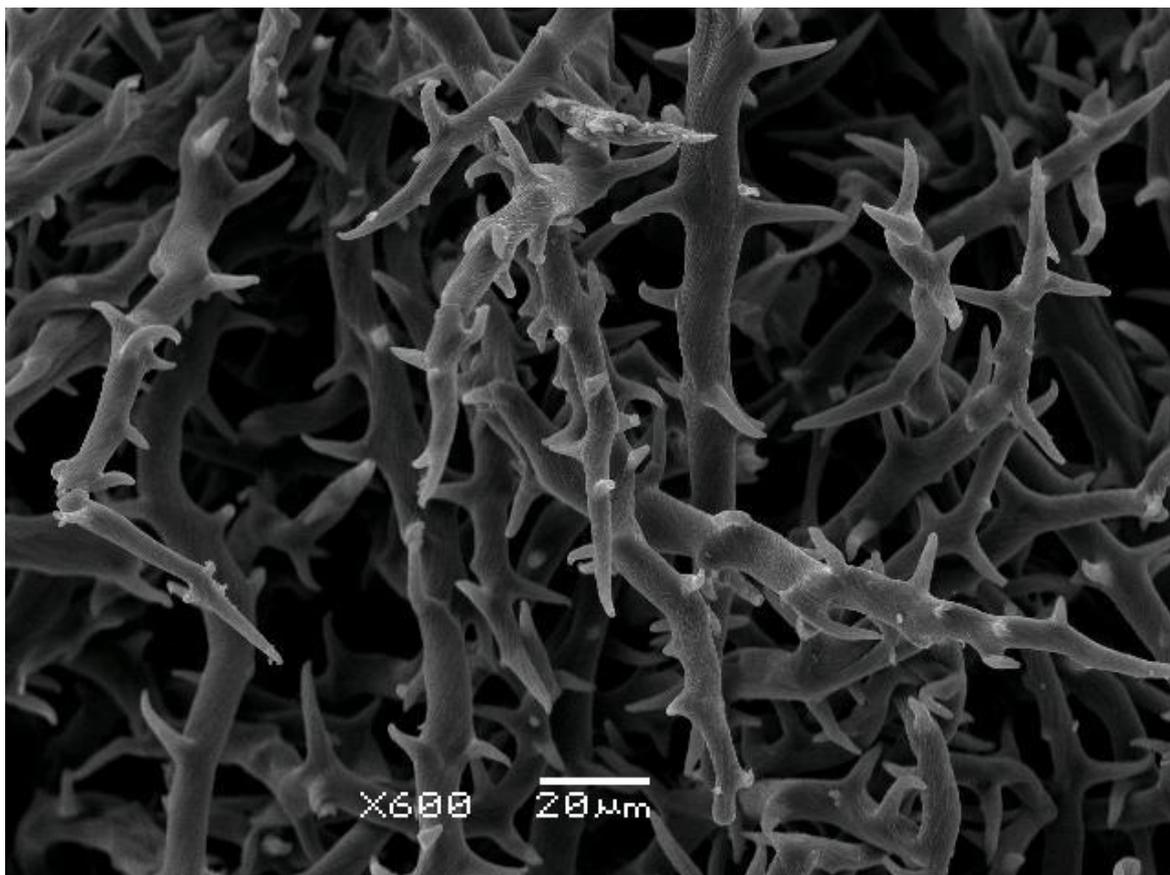
4c – *S. mandavillei*;



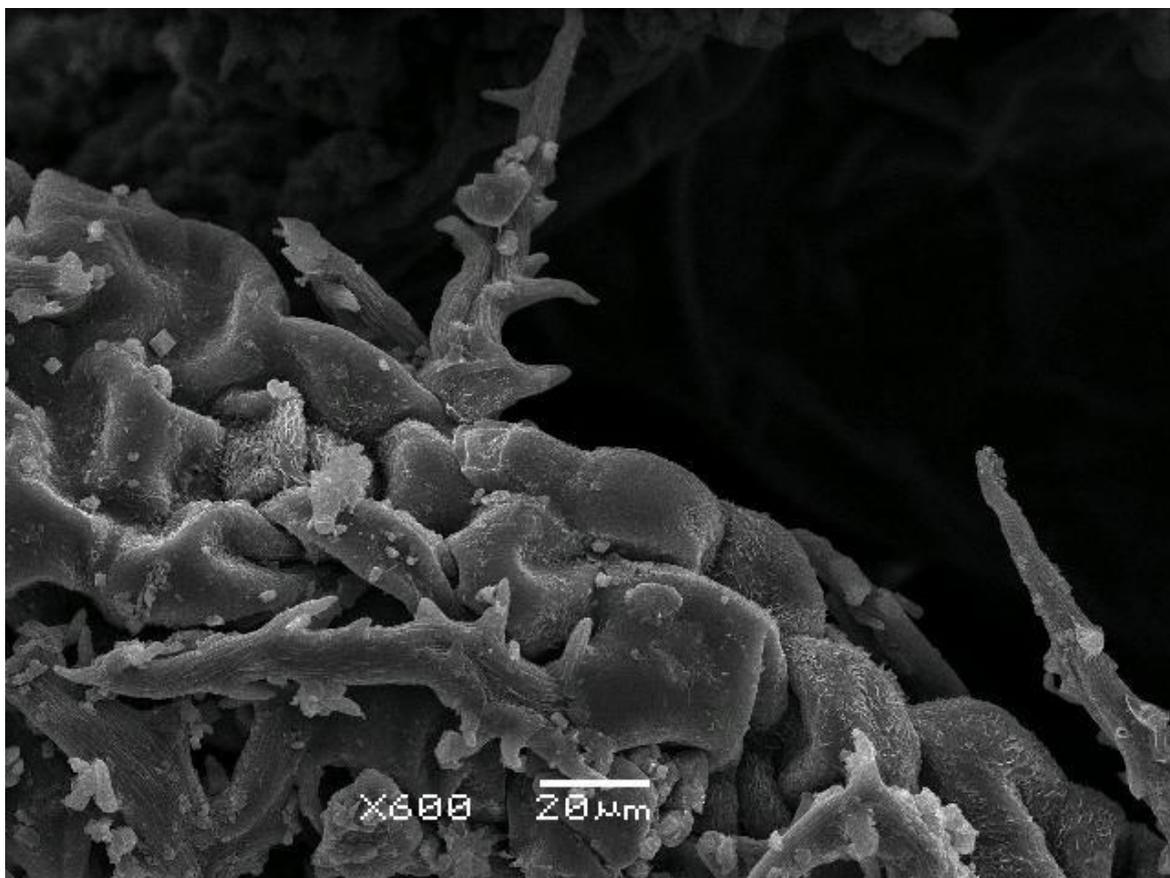
4г – *S. micranthera*;



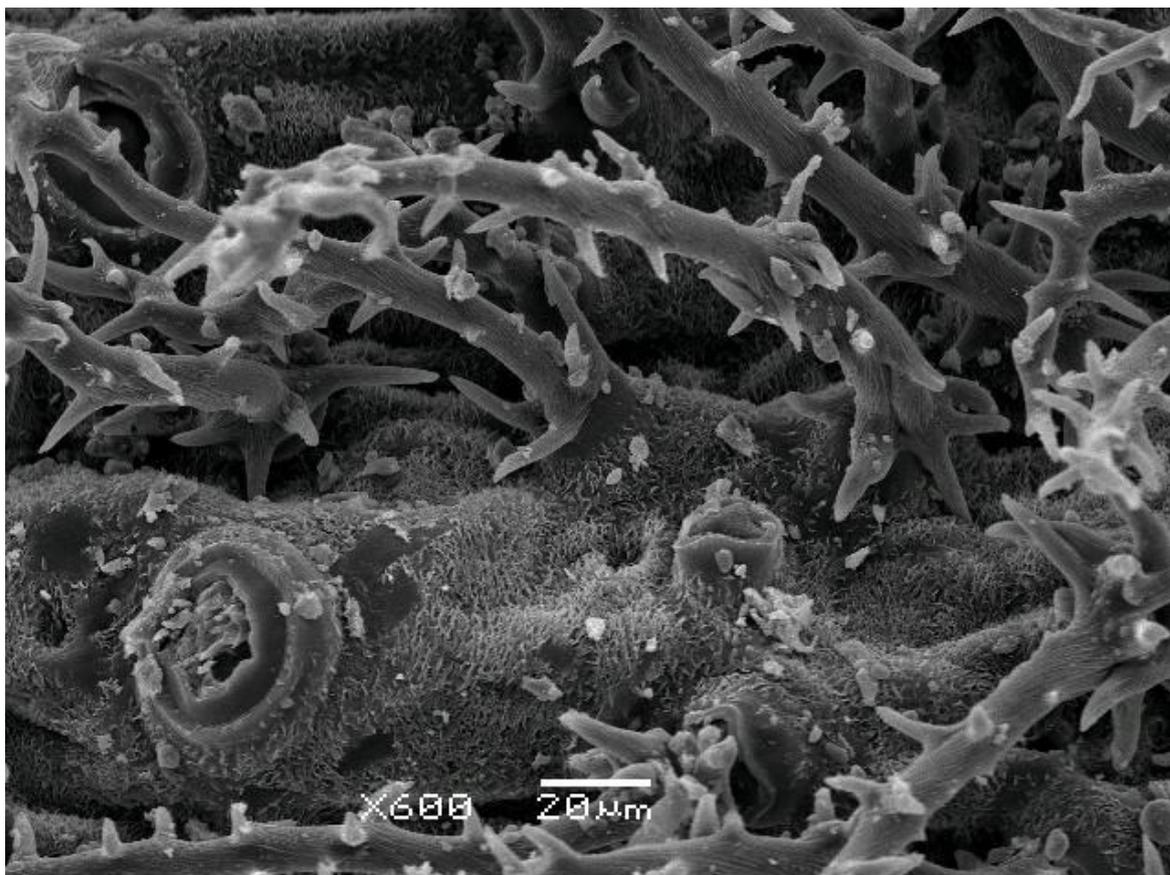
4у – *S. orientalis* (лист);



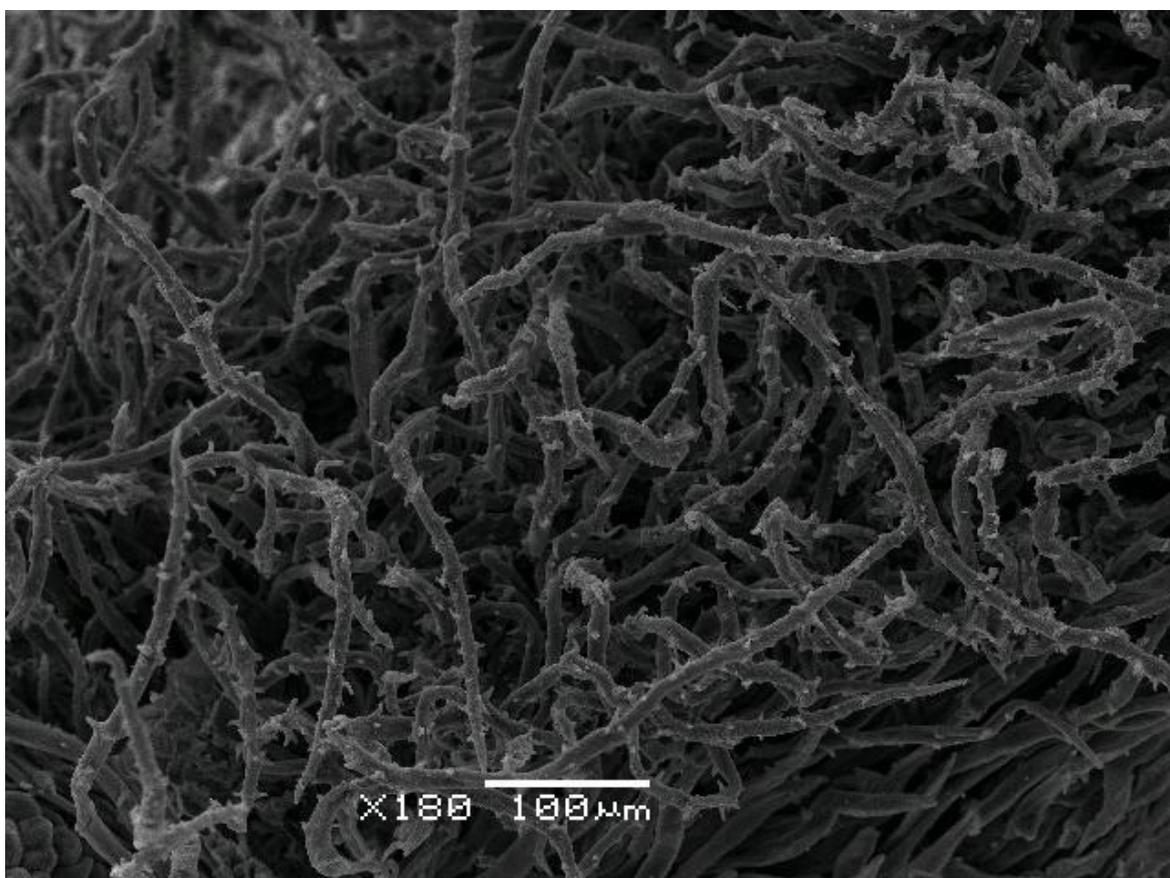
4ф – *S. palaestina* (стебель);



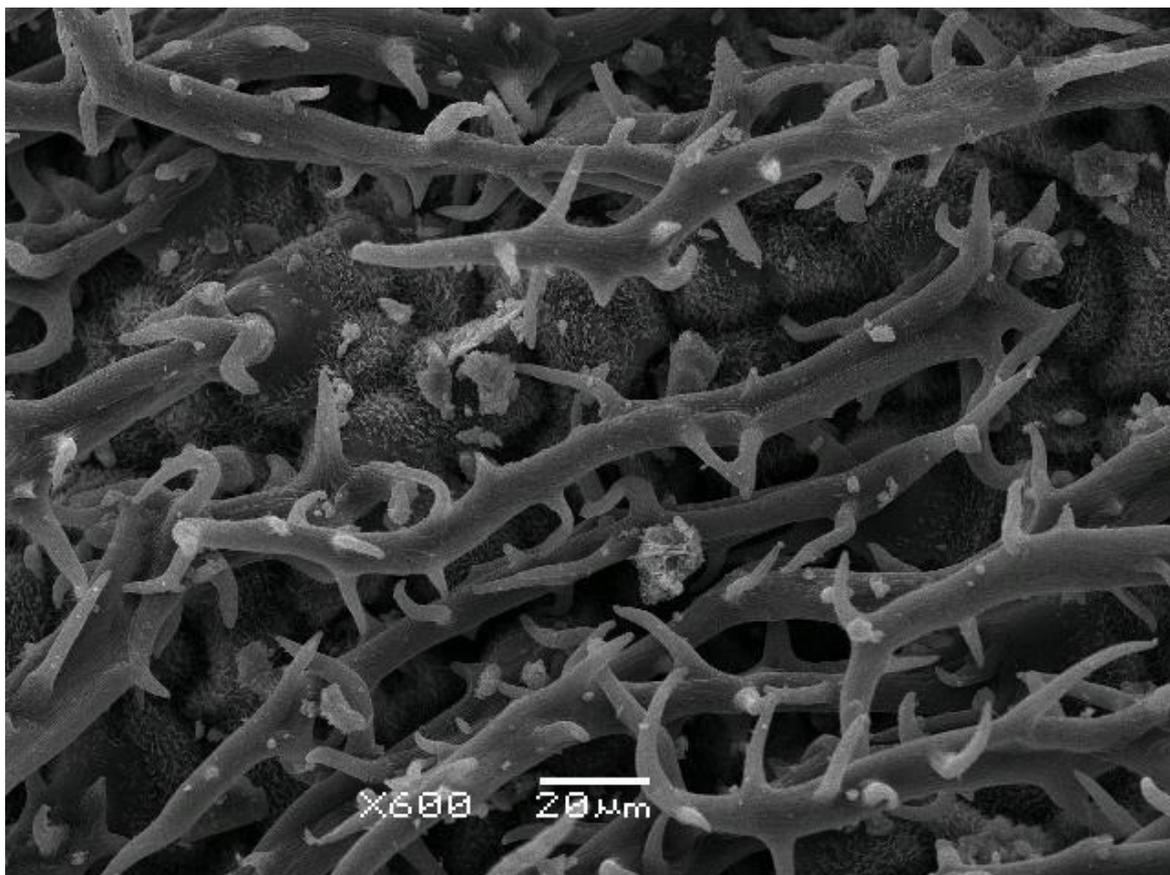
4х – *S. portilloi* (лист);



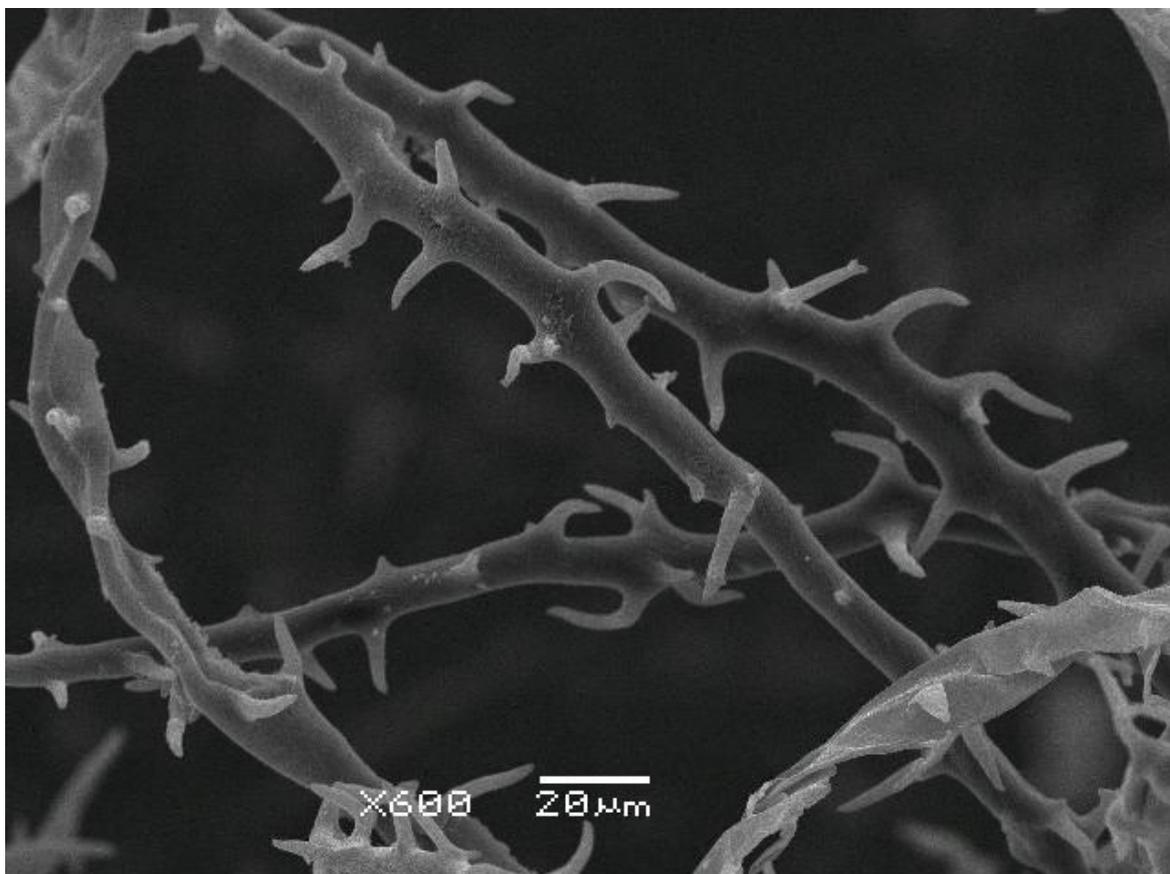
4ц – *S. rodinii*;



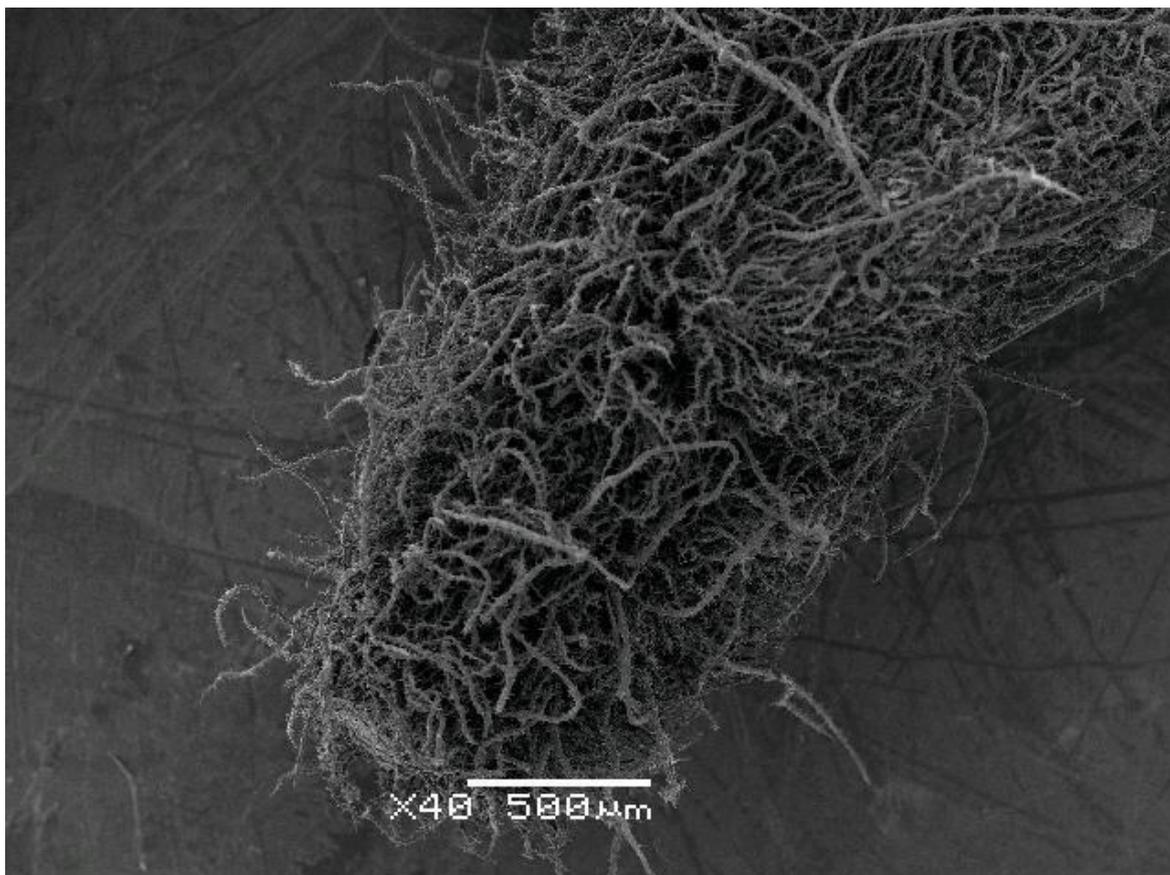
4ч – *S. subglabra* (стебель);



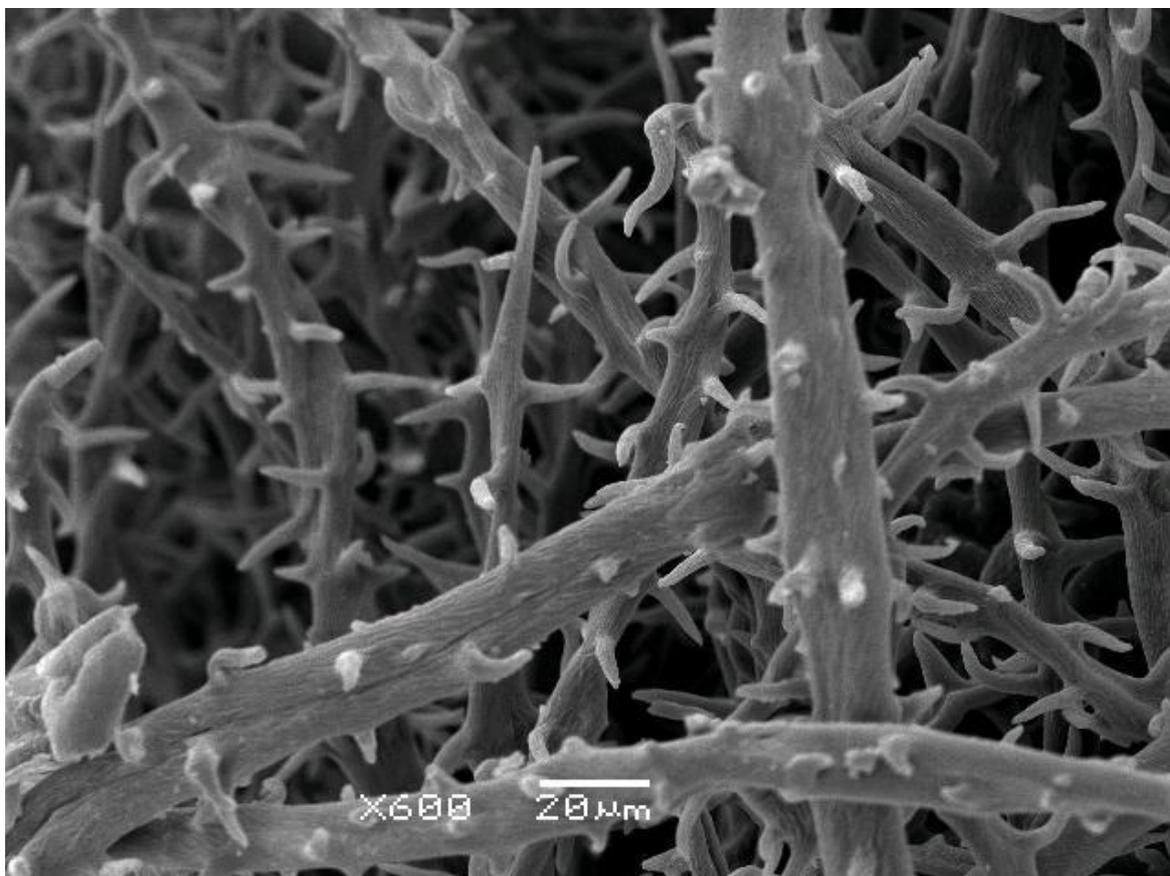
4ш – *S. syriaca* (лист);



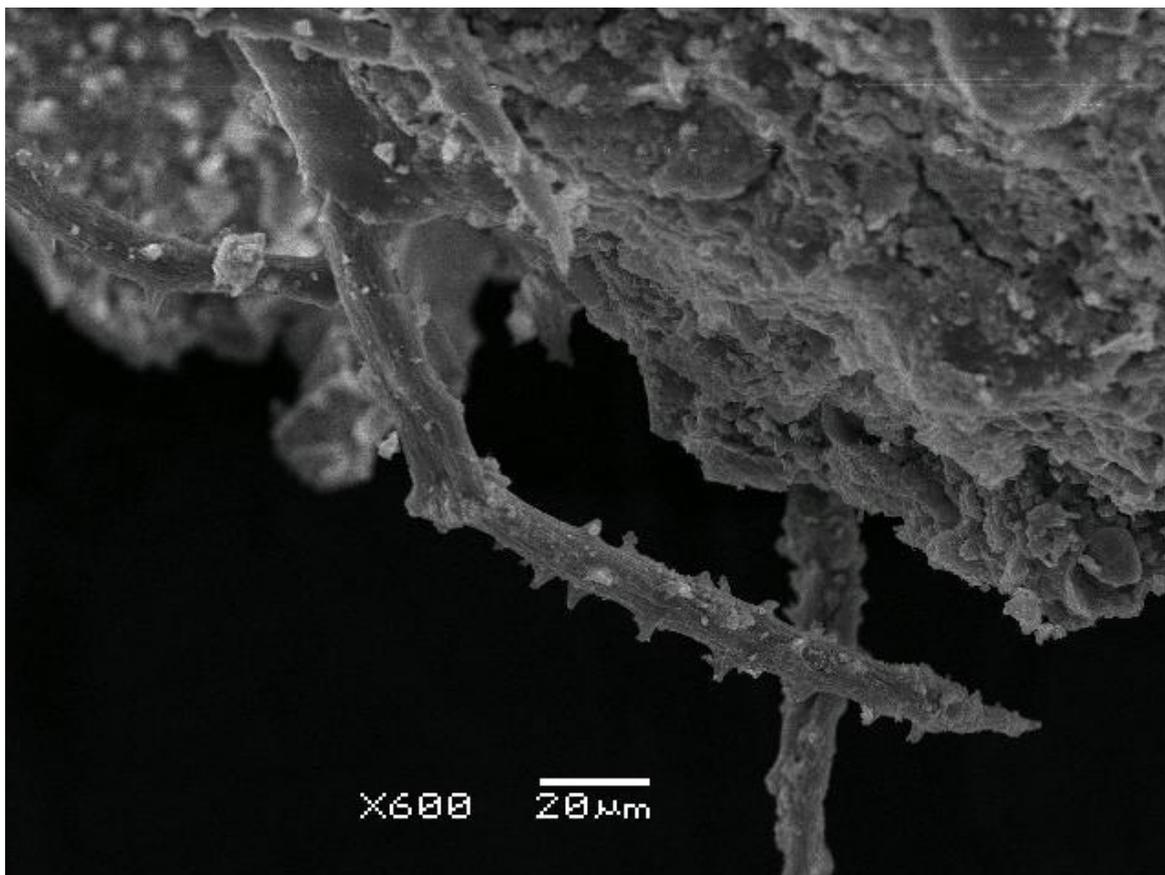
4щ – *S. syriaca* (стебель);



4э – *S. vermiculata* (стебель);



4ю – *S. vermiculata* (лист);

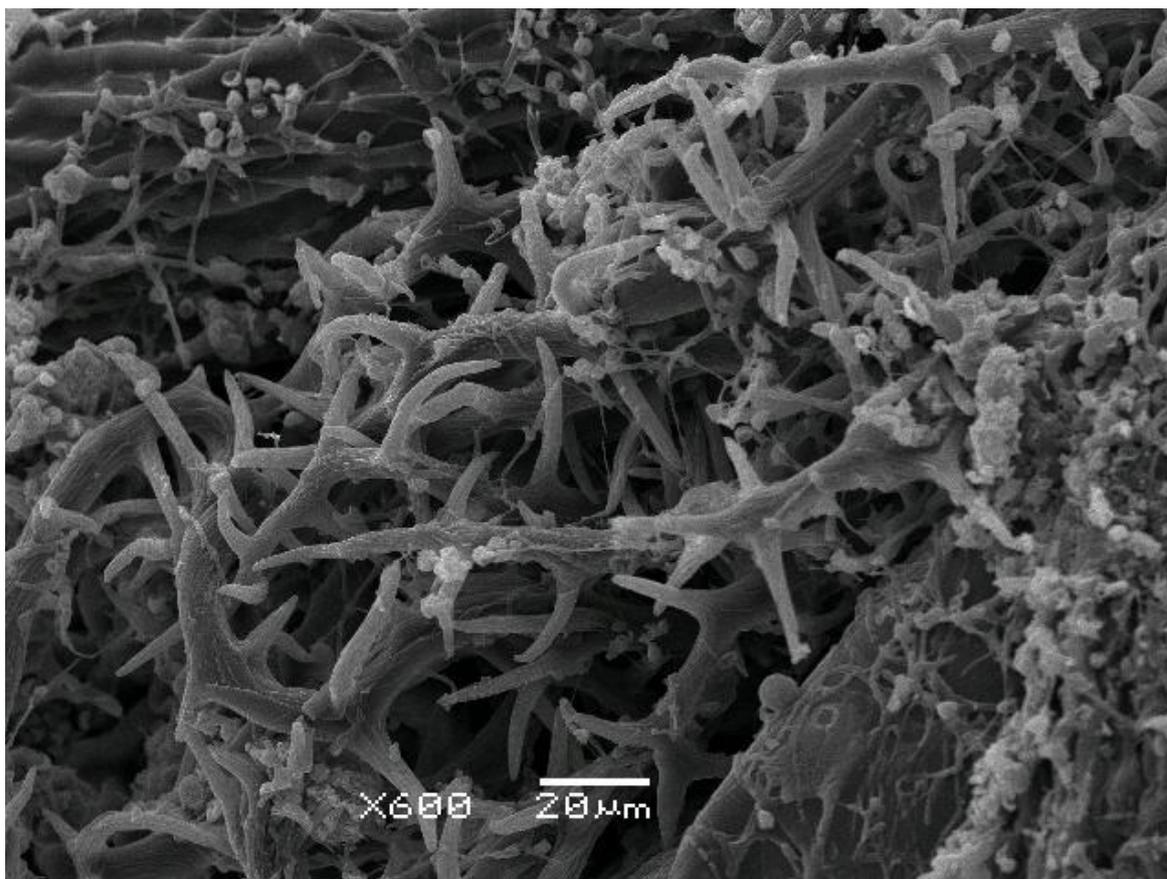


4я – *S. volkensis* (лист).

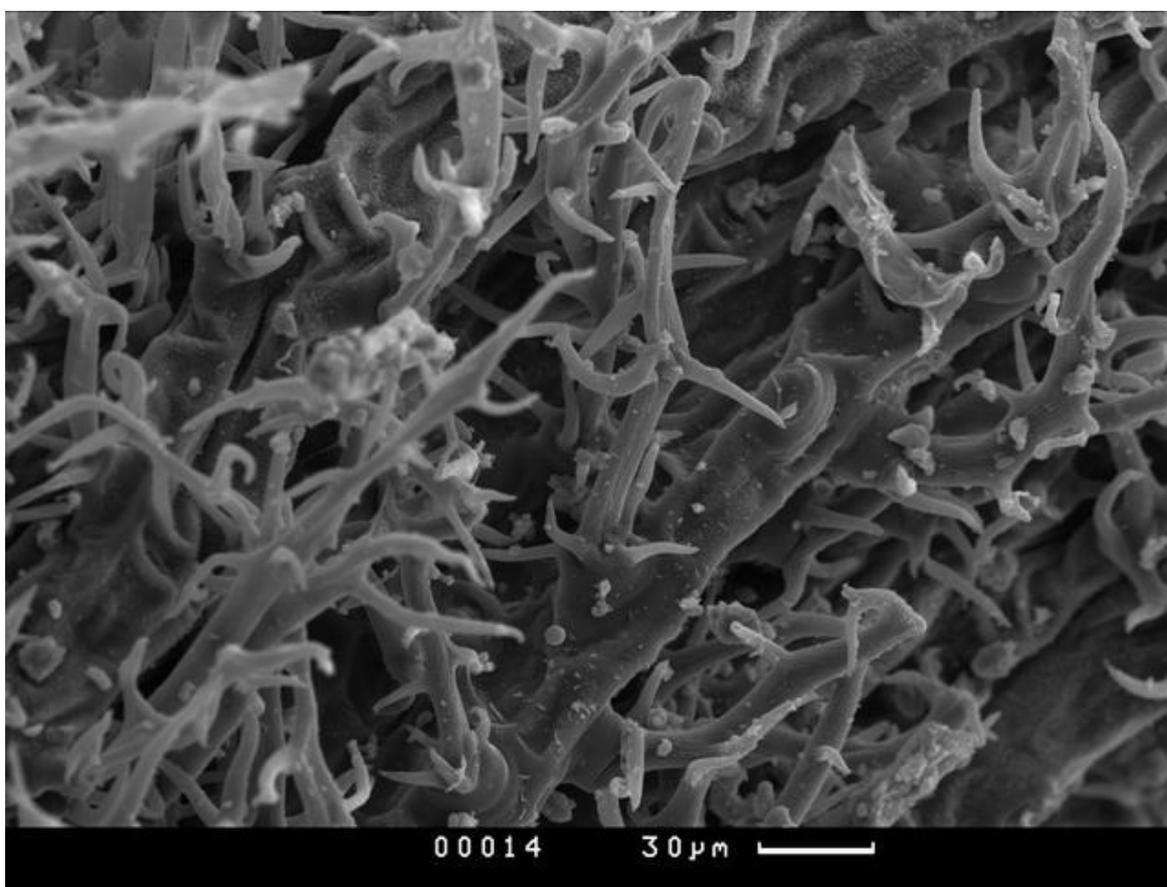
Второй тип поверхности описывается как шероховатая. Сильно извитые и длинные трихомы при малом увеличении выглядят как гладкие или шероховатые, т.к. шипики на их поверхности низкие и сглаженные (*S. incanescens* (рис. 5, в), *S. nitraria* (рис. 5, г)) или редко расположенные (*S. roshevitzii* (рис.5, д, е), что становится заметно только при большом увеличении (СЭМ).

Третий тип поверхности трихом был отмечен у *S. dendroides* (рис. 5, ж). *S. dendroides* была отнесена В.П. Бочанцевым (1974) к подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* в том числе и на основании наличия «длинных, гладких, прямых, оттопыренных» волосков. При большом увеличении поверхность трихом *S. dendroides* действительно гладкая. По этому признаку *S. dendroides* стоит особняком в группе, а по молекулярным данным этот вид занимает базальное положение в кладе. Возможно, предки этой группы имели трихомы с гладкой поверхностью, как и виды филогенетически близких групп *Caroxylon* и *Belanthera* р.р., которые имеют извитые, гладкие, короткие и длинные трихомы, прижатые к поверхности. Основание верхняя часть трихом многоклеточные. Цветки и стебли могут иметь более длинные, многоклеточные верхние части трихом (Федорова, 2011).

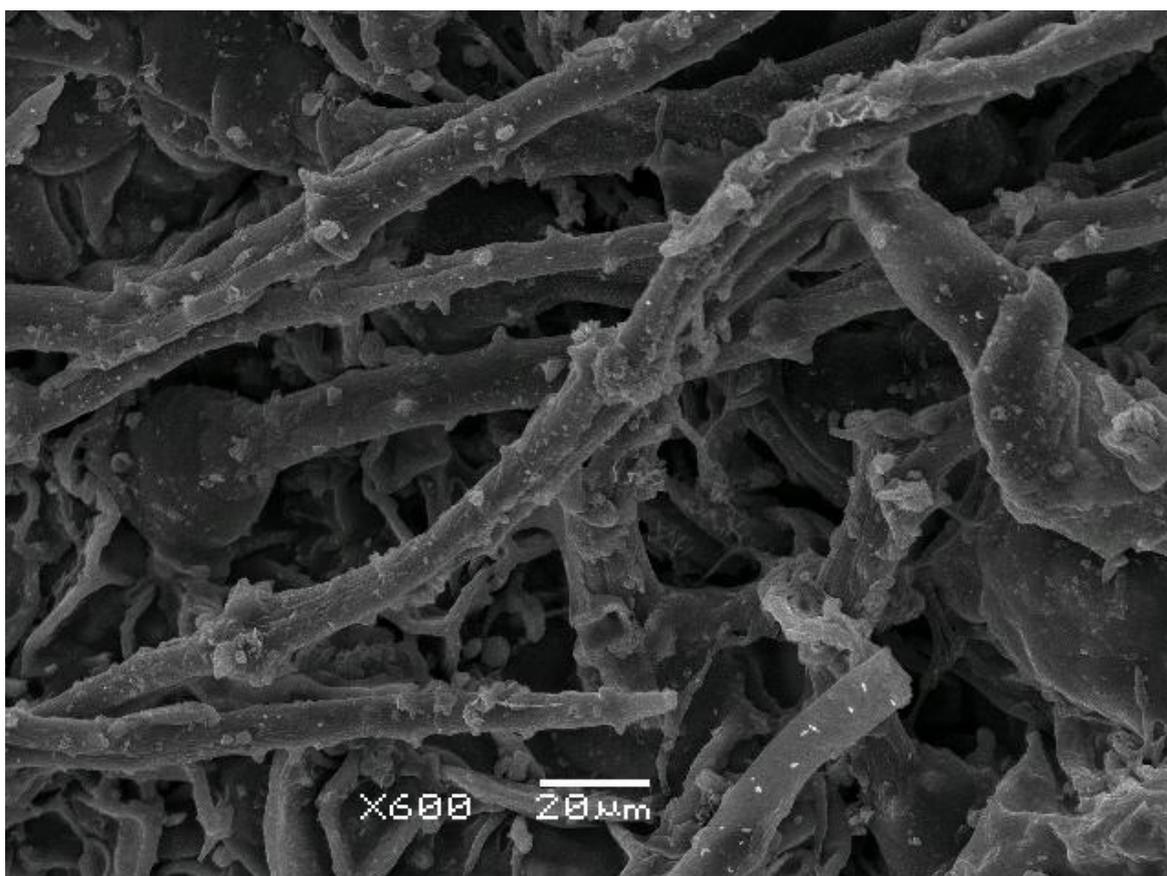
Рис. 5. Внешний вид трихом.



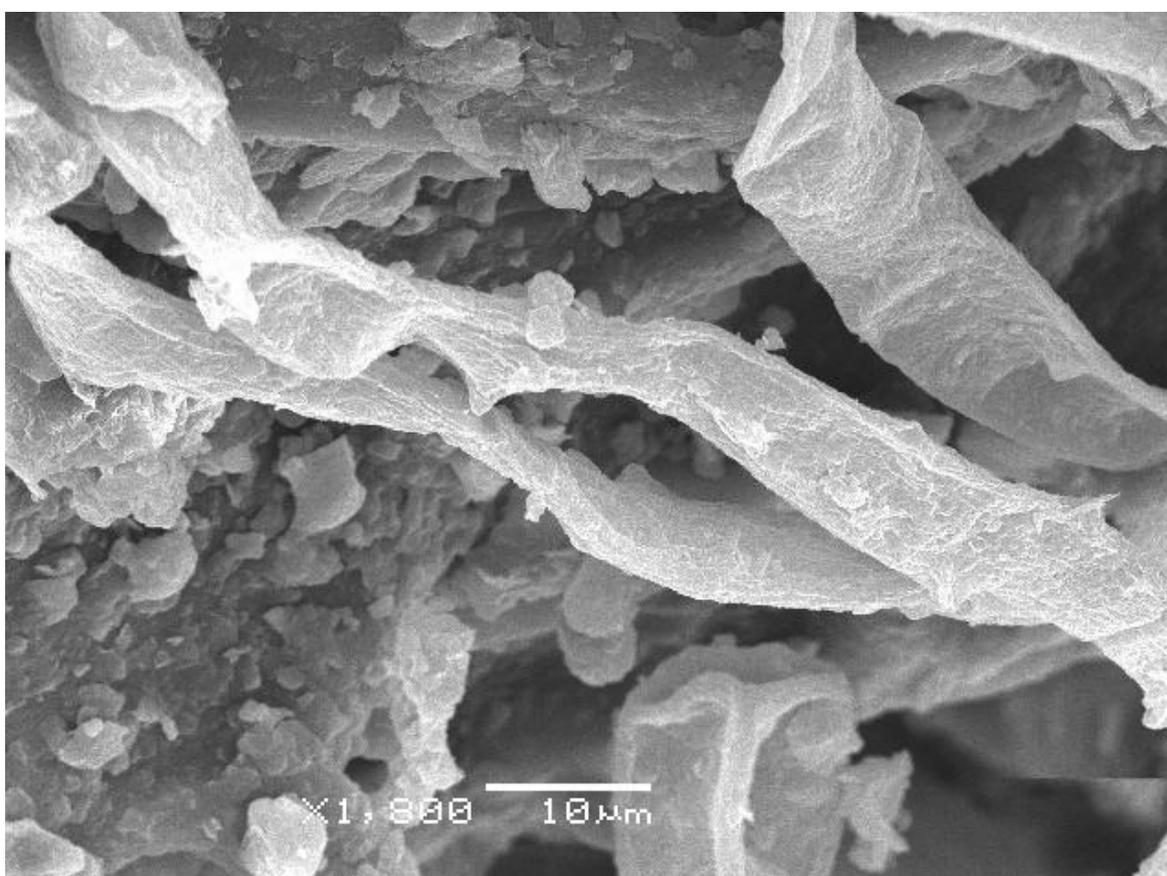
Ветвистые трихомы: 5а – *Salsola brevifolia* (стебель);



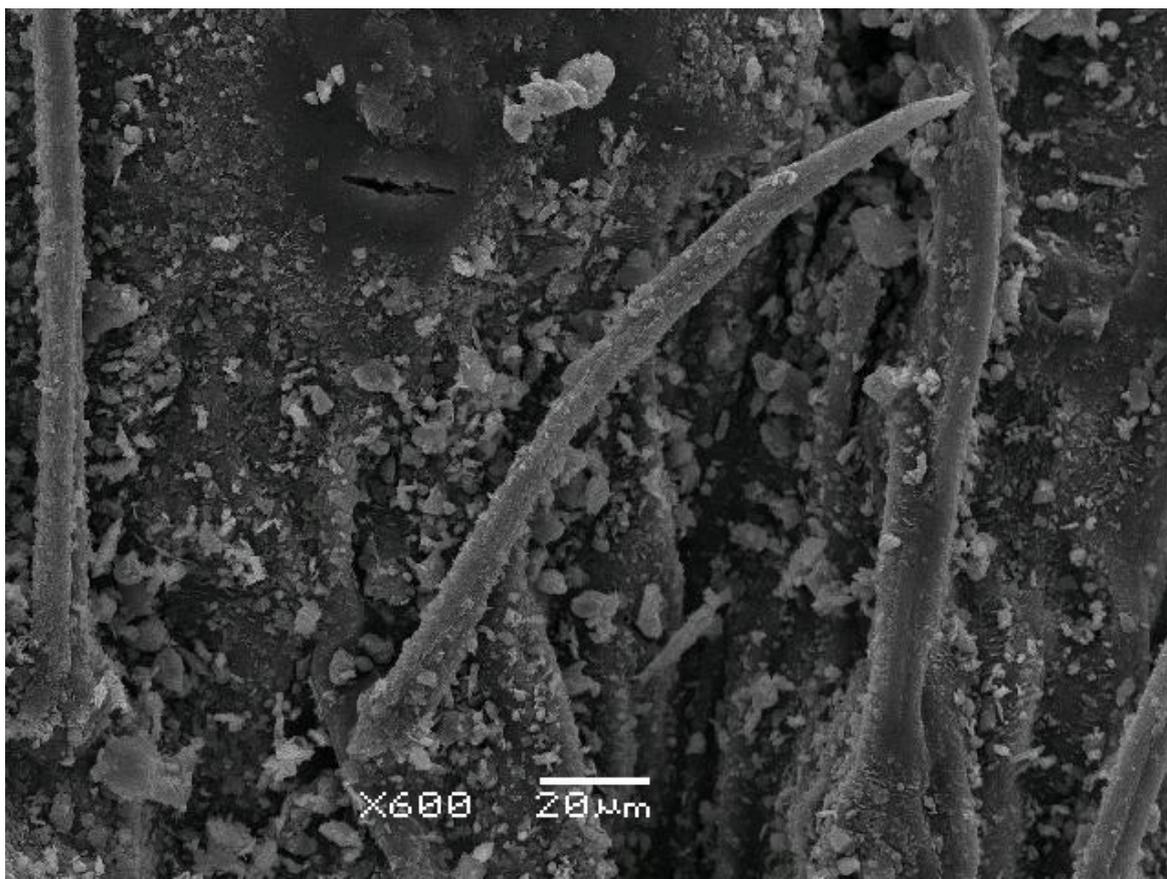
Ветвистые трихомы: 5б – *S. damascena*;



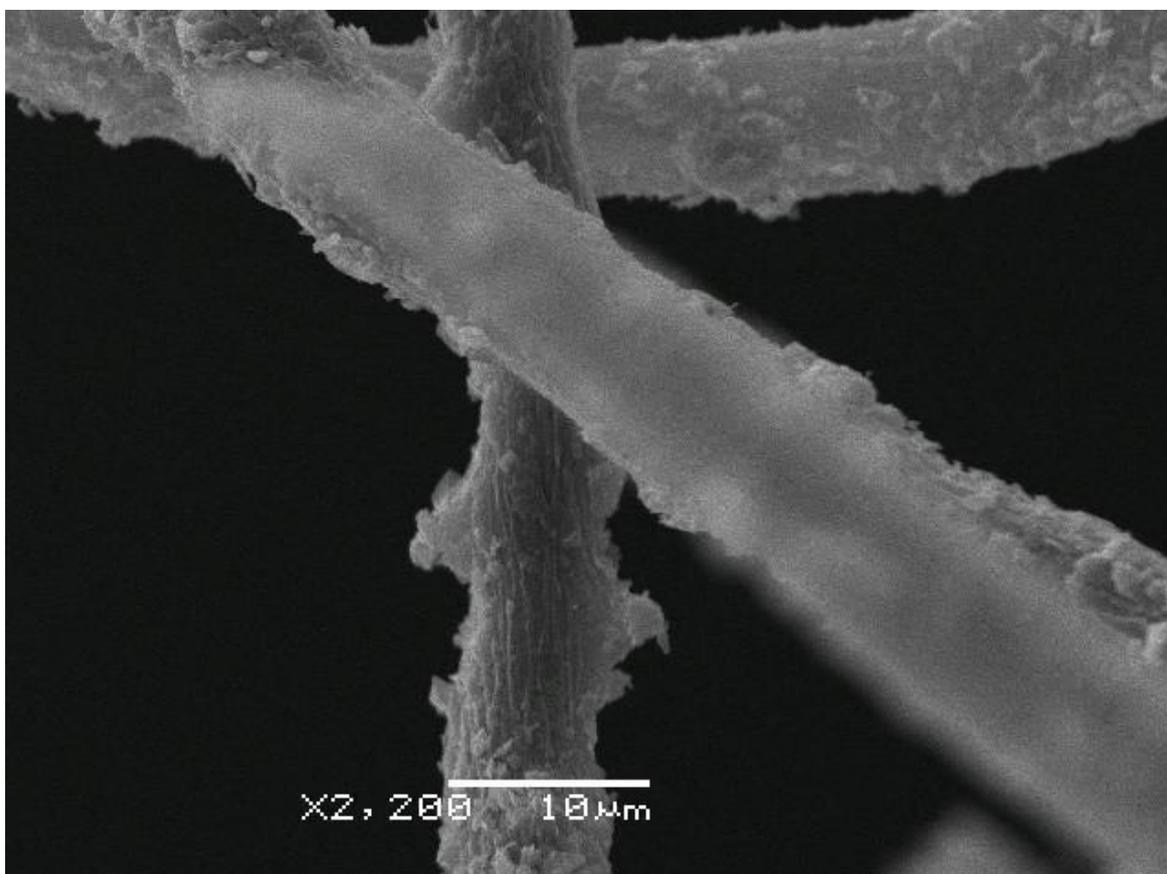
Почти гладкие трихомы со сглаженными шипиками: 5в – *S. incanescens* (лист);



Почти гладкие трихомы со сглаженными шипиками: 5г – *S. nitraria*;



Трихомы с редко расположенными шипиками: 5д – *S. roshevitzii* (лист);



Трихомы с редко расположенными шипиками: 5е – *S. roshevitzii* (стебель);



Гладкие трихомы: 5ж – *S. dendroides* (стебель).

Другая часть видов близкой группы, относимых В.П. Бочанцевым (1980) к секции *Belanthera*, и имеющая трихомы с поверхностями сходных типов – гладкими, шероховатыми, шиповатыми и ветвистыми, была выделена на основании молекулярно-филогенетического анализа в род *Kaviria* Akhani & E.H. Roalson (Akhani et al., 2007). От видов рода *Kaviria* виды подсекции *Vermiculatae* хорошо отличает наличие горбика при основании прицветных листьев.

В целом виды подсекции *Vermiculatae* хорошо отличаются только шиповатыми, шероховатыми и ветвистыми трихомами (исключение – *S. dendroides*) от видов близких групп *Belanthera*, *Cardiandra*, *Caroxylon*, *Malpigipila*, а виды рода *Kaviria*, схожие по типам трихом, отличаются наличием горбика в основании листа. Указания на наличие гладких трихом на веточках у *S. arabica*, *S. imbricata*, *S. acanthoclada*, *S. aethiopica* и листьях *S. portilloi* не подтвердились при более детальном исследовании. Отсутствие опушения на листьях *S. acanthoclada*, *S. aethiopica*, *S. aegaea*, *S. brevifolia* (Бочанцев, 1975) также не соответствует действительности. Вероятно, изучались образцы, опушение которых было утрачено с возрастом, т.к. трихомы на листьях и частях околоцветника легко обламываются и опадают, тогда как на стеблях трихомы сохраняются лучше. Отнесение *S. orientalis* в секцию *Belanthera* (Pjin) Tzvel. рода *Caroxylon* (Цвелев, 1996) на основании наличия опушения из простых волосков и отсутствия горбика в основании листа также ошибочно, т.к. волоски шиповатые (рис. 4, у) и горбик присутствует, но выражен слабо.

## Заключение

Однолетние, выделенные в род *Nitrosalsola*, и полудревесные виды подсемейства *Vermiculatae* имеют трихомы одного типа – длинные, с многоклеточным основанием и, по большей части, верхней частью, шиповатой, бугорчатой поверхностью или при удлинённых шипиках выглядящие как ветвистые волоски. Их филогенетическое родство подтверждает и молекулярно-филогенетический анализ, в результате которого было показано что однолетние виды объединяются с полудревесными видами в одну кладу, причём однолетние являются производными от полудревесных видов. Подтверждением этому также является закладка феллогена, образование перидермы в основании побега первого порядка и архитектура побегов в целом (Федорова, 2012). Вероятно, однолетние жизненные формы возникают из полудревесных в связи с освоением растениями новых субстратов, в частности, с освоением песчаных местообитаний.

Таким образом, полученные данные наиболее соответствуют точке зрения В.П. Бочанцева, который объединил однолетние и многолетние виды секций *Nitraria* и *Ericoides* в одну подсемейство *Vermiculatae* секции *Caroxylon* рода *Salsola*. В то же время, обособление части видов подсемейства *Vermiculatae* в самостоятельный род *Nitrosalsola*, предложенное Н.Н. Цвелевым (1993, 1996), также выглядит оправданным. Однако, поскольку данные молекулярно-филогенетического и морфолого-анатомического анализов подтвердили родство многолетних и однолетних видов подсемейства *Vermiculatae*, то многолетние виды подсемейства *Vermiculatae* рода *Salsola* в понимании В.П. Бочанцева предлагается рассматривать в рамках рода *Nitrosalsola*.

Виды, относимые к секции *Cardiandra* образуют самостоятельную кладу и являются сестринской кладой к клade *Vermiculatae*. Они отличаются своеобразным опушением, состоящим из нескольких типов трихом – пузыревидными с гладкой поверхностью и удлинёнными с гладкой и шиповатой поверхностью, причём между крайними типами трихом имеются переходы. Секция *Cardiandra* включает виды разных жизненных форм – как однолетние, так и полудревесные, но т.к. филогенетические отношения между ними не ясны, то сделать корректный вывод об эволюции жизненных форм в этой группе пока нельзя, так как точно не известны виды базальных и производных групп. Дальнейшее морфологическое и молекулярно-филогенетическое изучение этой группы, возможно позволит рассматривать эту секцию как самостоятельный род.

## Новые номенклатурные комбинации

*Nitrosalsola acanthoclada* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola acanthoclada* Botsch. 1968, Novit. Syst. Pl. Vasc., 5: 233.

*Nitrosalsola aegaea* (Rech. f.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola aegaea* Rech. f. 1943, Denksch. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. 105 (2), Abt. 1: 67.

*Nitrosalsola algeriensis* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola algeriensis* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 498.

*Nitrosalsola arabica* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola arabica* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 499.

*Nitrosalsola baryosma* (Schult. & Dandy) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Chenopodium baryosmon* Schult. 1820, in Roem. et Schult. Syst. veget. 6:269.

*Nitrosalsola brevifolia* (Desf.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola brevifolia* Desf. 1798, Fl. atlant. 1: 218.

*Nitrosalsola chellalensis* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola chellalensis* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 499.

*Nitrosalsola damascene* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola damascene* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 500.

*Nitrosalsola delileana* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola delileana* Botsch. 1964, Novit. Syst. Pl. Vasc. : 371.

*Nitrosalsola dendroides* (Pall.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola dendroides* Pall. 1803, Illustr. Pl.: 22, tab. 4.

*Nitrosalsola dzhungarica* (Iljin) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola dzhungarica* Iljin, 1936, Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk. SSSR, ser. 1, 2: 129.

*Nitrosalsola ericoides* (Bieb.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola ericoides* Bieb. 1806, Мѣм. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1: 141.

*Nitrosalsola gaetula* (Maire) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola foetida* Delile var. *gaetula* Maire, 1833, Bull. Soc. Hist. Nat. Afriq. Nord, 27, 7: 257.

*Nitrosalsola gypsacea* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola gypsacea* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 500.

*Nitrosalsola heliaramiae* (Mouterde) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola heliaramiae* Mouterde. 1966, Nouv. Fl. Liban, Syrie, texte 1: 432; atlas 1: pl. 144, fig. 5.

*Nitrosalsola hispanica* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola hispanica* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 501.

*Nitrosalsola incanescens* (C.A. Mey.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola incanescens* C.A. Mey. 1833, in Eichw., Pl. Casp.-Cauc. 2: 35.

*Nitrosalsola laricina* (Pall.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola laricina* Pall. 1803, Illustr. Pl.: 21, tab. 13.

*Nitrosalsola libica* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola libica* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 501.

*Nitrosalsola mairei* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola mairei* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 502.

*Nitrosalsola mandavillei* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola mandavillei* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 502.

*Nitrosalsola micranthera* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola micranthera* Botsch. 1952, Bot. Mat. (Tashkent). 13: 5.

*Nitrosalsola orientalis* (S.G. Gmel.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola orientalis* S.G. Gmel. 1784, Reise Russl. 4: 47, tab. 5.

*Nitrosalsola palaestina* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola palaestina* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 503.

*Nitrosalsola portilloi* (Caball.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola portilloi* Caball. 1936, Bol. Soc. Espac. Hist. Nat. 36 (3): 143.

*Nitrosalsola praemontana* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola praemontana* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 503.

*Nitrosalsola rodinii* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola rodinii* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 504.

*Nitrosalsola roshevitzii* (Iljin) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola roshevitzii* Iljin, 1933, Bot. Zhurn. 18 (4): 277.

*Nitrosalsola subglabra* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola subglabra* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 504.

*Nitrosalsola syriaca* (Botsch.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola syriaca* Botsch. 1975, Bot. Zhurn. 60 (4): 505.

*Nitrosalsola vermiculata* (L.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola vermiculata* L. 1753, Sp. Pl.: 223.

*Nitrosalsola volkensis* (Aschers. et Schweinf.) T.A. Theodorova, comb. nov. Basionym: *Salsola volkensis* Aschers. et Schweinf. 1887, Ill. Fl. Ägypte: 130.

## Приложение

Таблица 1. Исследованные виды.

N	Виды и их таксономическое положение в роде <i>Salsola</i> L.	Источник	Анализ опушения и типов трихом	Молекулярно-филогенетический анализ
	Подсекция <i>Vermiculatae</i> Botsch. секции <i>Caroxylon</i> (Thunb.) Fenzl.			
1.	<i>S. acanthoclada</i> Botsch.	Lybya. 1978. U. Prator. (LE)	+	+
2.	<i>S. aegaea</i> Rech.	Isotypus. In insula Melo prope Castron, 1856. Th. G. Orphanides. (LE)	+	
3.	<i>S. aethiopica</i> Botsch.	Isotypus. Eritrean Coast. 5 miles S. of Wachiro, sandy plain. 1962. M.W. J. Paskin. (LE)	+	
4.	<i>S. algeriensis</i> Botsch.	Тypus. Алжир. Район города Biskra. Водохранилище Foun el-Gherza к В. От города, известняковые скалы. 1965. В.П. Бочанцев. (LE)	+	
5.	<i>S. arabica</i> Botsch.	Тypus. Saudi Arabia. Eastern Province. Wadi as-Sahba, N. bank, railroad kilo. 1970. J.P. Mandaville, Jr. (LE)	+	
6.	<i>S. baryosma</i> (Schult.) Dandy	Sir Abu Nu' air Island in the Gulf approx. 25' 14" N and 54' 13" E. An upthrust salt plug 1 S km across with low eroded hills –max. ht. 35 m. very common. 1982. Coll. R. Western. (LE)	+	+
7.	<i>S. brevifolia</i> Desf.	Lectotypus. In arenis prope Cafsam. (LE)	+	
8.	<i>S. chellalensis</i> Botsch.	Тypus. Алжир. Высокое плато. Район города Chellala. В 10 км к СЗ от сел. Paul gazelles. Солончак. 1968. В.П. Бочанцев. (LE)	+	
9.	<i>S. damascene</i> Botsch.	Тypus. Syrie. Talus pierreux du jardin Boustan el Nashé à Mezzée pres de Damas. 1856. C. Gaillardot. (LE)	+	
10.	<i>S. delileana</i> Botsch.	Тypus. Égypte, fl. A. R. Delile. (LE)	+	
11.	<i>S. dzhungarica</i> Iljin	Тypus. Семиреченская обл., Пишпекский у., Кара-Кечинская волость. Р. Кашка-Терек. 1914. С.А. Круглов. (LE)	+	

12.	<i>S. ericoides</i> Bieb.	Typus. In salsis deserti Cumani, tun in campis aridis ad Cyram fluvium versus mare Caspicum. (LE)	+	
13.	<i>S. gaetula</i> (Maire) Botsch.	Isotypus. Marocco. In salsuginosis inter Ouarzazat et Scoura, in valle flum. Dades, 120 m. 1932. R. Maire. (LE)	+	
14.	<i>S. gypsacea</i> Botsch.	Typus. Алжир. Высокое плато. Район сел. Boghari. Горы Djebel Gourine на ЮЗ от селеня. Засоленные пестроцветные глины. 1968. В.П. Бочанцев. (LE)	+	
15.	<i>S. heliaramiae</i> Mouterde	Typus. Syrie, steppe. Entre T4 et Qasr-el-Hair. 1953. H. Pabot. (LE)	+	
16.	<i>S. hispanica</i> Botsch.	Typus. Espagne. Province d'Almeria. Veliz-Rubio. Sierra del Castillon, lieux arides, sur le calcaire, 800 m. 1899. E. Reverchon. (LE)	+	
17.	<i>S. incanescens</i> C.A. Mey.	Typus. In littoribus Caspiis prope Krasnovodsk. 1825. E. Eichwald. (LE)	+	
18.	<i>S. laricina</i> Pallas	Россия, Саратовская область, кошара Тогумолокан. Сухая степь. Координаты: широта 50,15306, долгота 48,37383. 2008. Т.А. Федорова. (MW)	+	+
19.	<i>S. libica</i> Botsch.	Isotypus. Libya. Tripolitania. Nofilia – near road. Alt. 100 Ft. Coastal dunes, sandy. 1957. B.C. Park. (LE)	+	
20.	<i>S. mairei</i> Botsch.	Typus. Алжир. Высокое плато. Район соленого озера Zahrez Rharbi. Солончак у восточного края озера. 1968. В.П. Бочанцев. (LE)	+	
21.	<i>S. mandavillei</i> Botsch.	Typus. Saudi Arabia. Estern Province. Al-Batin, tributary ravine, rocky bank. 1971. J.P. Mandaville, Jr. (LE)	+	
22.	<i>S. micranthera</i> Botsch.	Южный Узбекистан, Сурхан-Дарвинская обл., 10 км Ю г. Джар-Курган. Солонцы на обочине шоссе. 1962. Собр. И.А. Губанов. Опр. В.П. Бочанцев. (MW)	+	
23.	<i>S. nitraria</i> Pallas	Россия, Астраханская обл., Ахтубинский р-он, южный берег оз. Баскунчак, засоленные почвы. 2007. Т.М. Лысенко. (MW)	+	+
24.	<i>S. orientalis</i> S.G. Gmel. var. <i>glabra</i> Botsch.	Туркмения, Чаршангинский р-н. Долина р. Кугитанг. 1970. В.П. Бочанцев. (LE)	+	+
25.	<i>S. palaestina</i> Botsch.	Typus. Palestine. Jebel Quarantania in Jericho, dry hillside. 1942. P.H. Davis. (LE)	+	
26.	<i>S. portilloi</i> Caball.	Typus. Africa Occidental Espacola. En las barberechos, plana litoral de Ifni. 1934. A. Caballero. (LE)	+	
27.	<i>S. praemontana</i> Botsch.	Алжир. Высокое плато. Район города Shellala. (Reibell). Горы Djebel Zerga к 3 от города. Каменистые склоны. 1968. В.П. Бочанцев. (LE)	+	+
28.	<i>S. rodinii</i> Botsch.	Typus. Сирия, центральная часть. Известняковые и мергелиевые склоны над искусственным озером Фйн-эль-Барде. 1959. Л.Е. Родин. (LE)	+	

29.	<i>S. roshevitzii</i> Iljin	Центральный Тянь-Шань, долина р. Нарын. 1908. Опр. В.П. Бочанцев. (LE)	+	
30.	<i>S. subglabra</i> Botsch.	Тунис. Алжир. Высокое плато. Район соленого озера Zahrez Rharbi. Солончак у восточного края озера. 1968. В.П. Бочанцев. (LE)	+	
31.	<i>S. syriaca</i> Botsch.	Тунис. Сирия. К сев. от Дамаска, близ дер. Садад, щебнисто-галечниковая равнина. 1958. Л.Е. Родин. (LE)	+	
32.	<i>S. vermiculata</i> L.	Israel. West Jordan area, Judaeen desert, surroundings of Kfar Adummim. In the desert. 2013. A. Danin. A.P. Sukhorukov. (MW)	+	
33.	<i>S. volkensii</i> Aschers.	Lectotypus. Mittelaegyptische Wüste, arabische Wüste, Wady Warag. 1884. G.A. Schweinfurth. (LE)	+	
	Подсекция <i>Caroxylon</i> секции <i>Caroxylon</i> (Thunb.) Fenzl.			
34.	<i>S. dendroides</i> L.	Syntypus. Deserti Caspici, praesertim inter Volgae ostia et Cuman fluvium, ut et in Majaschnoi bugor, colle littorali inter Volgae et Rhymini ostia sito. P.S. Pallas. (LE)	+	+
35.	<i>Caroxylon cyclophyllum</i> (Baker) Akhani & E.H. Roalson	Saudi Arabia. Hafarat-al-Nisah. 1982. S. Chaudhary. (LE)	+	+
	Секция <i>Belanthera</i> Iljin			
36.	<i>Caroxylon azaurenum</i> (Mouterde) T.A. Theodorova	Сирия. Сирийская пустыня. В 20 км к югу от пос. Арак (Arak). Волнистая равнина. 1984. А.Б. Георгиевский. (LE)	+	+
	Секция <i>Malpigipila</i> Botsch.			
37.	<i>S. gemmascens</i> Pallas	Монголия. 2009. Собр. С. Горюнова. Опр. Т.А. Федорова.	+	
	Секция <i>Cardiandra</i> Aellen			
38.	<i>S. chorassanica</i> Botsch.	Afghanistan. Prov. Farah: 10 km S von Khwaja Mard an der Strasse von Farah Rud nach Herat. 1978. D. Podlech. (LE)	+	+
39.	<i>S. forcipitata</i> Iljin	Афганистан. Провинция Балх. Земли древнего орошения, перелogi. 1969. В.М. Кожевников. (LE)	+	
40.	<i>S. implicata</i> Botsch.	Муюн-Кумы, Прибалхашье и Бетпак-Дала. Талды-Курганский у. Оз. Балхаш в низовьях р. Аксу. (MW)	+	
41.	<i>S. sclerantha</i> C.A. Mey.	Западный Тянь-Шань. Могол-Тау. Предгорный шлейф южной стороны хребта к с от г. Ленинабада. Массовое на покатых склонах. 1967. В.Н. Павлов. (MW)	+	

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ

Рис. 1. Фрагмент МР-дерева трибы *Caroxyloneae* (Федорова, 2011). Числа над ветвями показывают значение бутстреп-поддержки. Курсивом указаны виды, последовательности которых получены нами. Для последовательностей из базы данных приведены их идентификационные номера.

Рис. 2. Фрагмент ВА-дерева трибы *Caroxyloneae* (род *Caroxylon* и секции рода *Salsola*). Числа над ветвями показывают значение апостериорной вероятности (BI). Курсивом указаны виды, последовательности которых получены нами ранее (Федорова, 2011), для последовательностей из базы данных приведены их идентификационные номера.

Рис. 3. Внешний вид трихом: а – мальпигиевые трихомы *S. aethiopica*, б – пузыревидные гладкие мальпигиевые волоски *S. gemmascens*, в – шиповатые трихомы *S. forcipitata*, г – пузыревидные трихомы *S. forcipitata*, д – пузыревидные трихомы с округлой и двуветвистой верхними клетками *S. implicata*, е – трихомы (от пузыревидных до мальпигиевых) *S. sclerantha* (стебель), ж – гладкие продолговатые волоски *Caroxylon cyclophyllum*, з – шероховатые мальпигиевые волоски *Petrosimonia*.

Рис. 4. Внешний вид шиповатых и шероховатых трихом: а – *S. acanthoclada*, б – *S. aegaea* (лист), в – *S. algeriensis*, г – *S. arabica* (стебель), д – *S. baryosma*, е – *S. chellalensis*, ж – *S. delileana*, з – *S. dzhungarica* (стебель), и – *S. ericoides*, к – *S. gaetula*, л – *S. gypsacea*, м – *S. heliaramiae*, н – *S. hispanica* (лист), о – *S. loricata*, п – *S. libica* (лист), р – *S. mairei* (лист), с – *S. mandavillei*, т – *S. micranthera*, у – *S. orientalis* (лист), ф – *S. palaestina* (стебель), х – *S. portilloi* (лист), ц – *S. rodinii*, ч – *S. subglabra* (стебель), ш – *S. syriaca* (лист), щ – *S. syriaca* (стебель), э – *S. vermiculata* (стебель), ю – *S. vermiculata* (лист), я – *S. volkensis* (лист).

Рис. 5. Внешний вид трихом. Ветвистые трихомы: а – *S. brevifolia* (стебель), б – *S. damascene*; почти гладкие трихомы со сглаженными шипиками: в – *S. incanescens* (лист), г – *S. nitraria*; трихомы с редко расположенными шипиками: д – *S. roshevitzii* (лист), е – *S. roshevitzii* (стебель); гладкие трихомы: ж – *S. dendroides* (стебель).

### Список литературы

1. Бочанцев В.П. Виды подсекции *Tetragona* (Ulbrich) Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. СПб, 1972. Т. 9. С. 140-154.
2. Бочанцев В.П. Виды подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. СПб, 1974. Т. 11. С. 110-171.
3. Бочанцев В.П. Виды подсекции *Vermiculatae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. СПб, 1975. Т. 12. С. 160-194.
4. Бочанцев В.П. *Malpigipila* Botsch. – новая секция рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. СПб, 1969. Т. 6. С. 45-52.
5. Бочанцев В.П. Виды секции *Belanthera* Pjin. рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. СПб, 1980. Т. 17. С. 112-135.
6. Ильин М.М. Новые солянковы флоры СССР // Тр. Бот. инст. АН СССР. 1936. Сер. 1, вып. 3. С. 158.
7. Сабинин Д.А., Баславская С.С., Белоусова А.В., Шоклендер Г.Д. Новые данные о химизме солянок Туркмении // ДАН СССР, нов. сер. 1942. Т. 36, вып. 2.
8. Семихатова О.А. На Памире // Д.А. Сабинин и его творческое наследие (по воспоминаниям современников). Сборник статей. Отв. ред. чл.-кор. АН СССР Ф. Э. Реймерс. Новосибирск: Наука, 1979. С. 89-98.
9. Федорова Т.А. Триба *Salsoleae*: возможная история возникновения и расселения на основании молекулярной филогении и морфологических данных // Труды восьмой международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 19-22 октября. 2009 г. С. 54-64.
10. Федорова Т.А. Таксономическое положение южноафриканских солянок (*Caroxylon* Thunb., секции *Caroxylon* и *Tetragona*) по данным морфологии и молекулярной филогении // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы (Москва, 2-7 февраля 2010 г.). М.: М-во научных изданий КМК, 2010. С. 185-187.
11. Федорова Т.А. Филогенетические отношения южноафриканских солянок (секции *Caroxylon* и *Tetragonae* рода *Caroxylon*, *Chenopodiaceae*) по данным морфологии и молекулярной филогении // *Turczaninowia*. 2011. V. 14, N 3. С. 69-76.
12. Федорова Т.А. Морфологическое, молекулярно-филогенетическое и таксономическое исследование рода *Caroxylon* Thunb. sensu latissimo // Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memoriam: Сборник статей. Ред. А.К. Тимонин. М.: МАКС Пресс, 2012. С. 155-170.
13. Цвелев Н.Н. Заметки о маревых Восточной Европы // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50, N 1. С. 78-85.
14. Цвелев Н.Н. Триба *Salsoleae* // Флора Восточной Европы. 1996. Санкт-Петербург. Т. 9. С. 67-98.
15. Чумаков М.А., Жарков М.А., Герман А.Б. и др. Климатические пояса в середине мелового периода // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, N 3. С. 42-63.
16. Aellen P. New *Chenopodiaceae* from Turkey // Not. Roy. Bot. Garden Edinh. 1967. V. 28, N 1. P. 29-34.

17. Akhani H., Trimborn P., Ziegler H. Photosynthetic pathway in Chenopodiaceae from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance // *Plant Syst. and Evol.* 1997. V. 206. P. 187-221.
18. Akhani H., Edwards G.H., Roalson E.H. Diversification of the Old World Salsoleae s.l. (Chenopodiaceae): molecular phylogenetic analysis nuclear and chloroplast data sets and a revised classification // *Int. J. Plant Sci.* 2007. V. 168, N 6. P. 931-956.
19. Edwards G.E., Franceschi V.R., Voznesenskaya E.V. Single cell C<sub>4</sub> photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm // *Annual Review of Plant Biology.* 2004. V. 55. P. 173-196.
20. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution.* 1985. V. 39. P. 783-791.
21. Feodorova T.A., Voznesenskaya E.V., Edwards G.E., Roalson E.H. Biogeographic patterns of diversification and the origins of C<sub>4</sub> in *Cleome* (Cleomaceae) // *Syst. Bot.* 2010. V. 35, N 4. P. 811-826.
22. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symp.* 1999. Ser. 41. P. 95-98.
23. Hillis D.M., Bull J.J. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis // *Syst. Biol.* 1993. V. 42. P. 182-192.
24. Huelsenbeck J.P., Ronquist F.R. MrBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics.* 2001. V. 17. P. 754-755.
25. Nylander J.A.A. MrModeltest 2.3. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 2004.
26. Ronquist F.R., Huelsenbeck J.P. MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics.* 2003. V.19. P. 1572-1574.
27. Swofford D. L. PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 2003.
28. Voznesenskaya E.V., Franceschi V.R., Kiirats O., Artyusheva E.G., Freitag H., Edwards G.E. Proof of C<sub>4</sub> photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae) // *The Plant Journal.* 2002. V. 31. P. 649-662.
29. White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M., Gelfand D., Sninsky J., White T. (eds.) *PCR protocols: a guide to methods and applications.* San Diego: Academic Press, 1990. P. 315-322.
30. Ulbrich E.O. *Salsola* Sect. *Ericoides* Ulbrich // Engler A., Prantl K. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien.* II ed. 1934. Aufl. 16c. S. 565.

Поступила в редакцию 14.11.2014

#### Сведения об авторах

Федорова Татьяна Анатольевна – канд. биол. наук, ст. преподаватель ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет им.М.В.Ломоносова», Москва, Россия, Биологический факультет, кафедра кафедры высших растений; torgeya@mail.ru

Самигуллин Тагир Халафович – канд. биол. наук, ст. научн. сотр. ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет им.М.В.Ломоносова», Москва, Россия НИИ физико-химической биологии им.А.Н.Белозерского; отдел эволюционной биохимии; samigul@belozersky.msu.ru

Корреспондентский адрес: Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, Московский Государственный Университет им.М.В.Ломоносова, д. 1, стр. 12, Биологический ф-т, каф. высших растений; тел. (495) 939-18-27

### The taxonomic position of species of Subsection *Vermiculatae* Botsch. of Section *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl Genus *Salsola* L. (Chenopodiaceae Juss.)

Tatiana A. Feodorova, Tagir H. Samigullin  
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

The species of subsection *Vermiculatae* of section *Caroxylon* *Salsola* genus form strictly monophyletic clade. This clade includes perennial woody and annual grassy species. The perennial species occupy the basal position in clade and annual species are derivative from perennial. Annual and perennial species have identical trichomes. The our analysis confirmed that species of subsection *Vermiculatae* of section *Caroxylon* *Salsola* genus are species of *Nitrosalsola* genus.

**Key words:** genus *Salsola*; section *Caroxylon*; subsection *Vermiculatae*; morphology; trichomes; molecular phylogeny; ITS; rDNA.