

А.П. Сухоруков


**Карпология  
семейства *Cheporodiaceae*  
в связи с проблемами филогении,  
систематики и диагностики  
его представителей**

**Сухоруков А.П.**

С 91 Карпология семейства *Chenopodiaceae* в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. — Тула: Гриф и К, 2014. — 400 с.

Монография содержит сведения о строении покровов плода и семени у представителей одной из самых крупных клад в порядке *Caryophyllales* — *Chenopodiaceae*, охватывающей не менее 110 родов и 1600 видов. Впервые показано, что диверсификация признаков перикарпия и спермодермы затронула все без исключения крупные группы (подсемейства *Chenopodioideae*, *Salsoloideae*, *Betoideae*, *Corispermoideae*, *Suaedoideae*, *Salicornioideae*), каждая из которых характеризуется определенными особенностями в строении плода и семени. Дан анализ карпологических признаков в других (внешних по отношению к *Chenopodiaceae*) группах Кариофиллид («core *Caryophyllales*»). Реконструкция эволюционной истории числа семян в плоде на основе молекулярно-филогенетического метода свидетельствует в пользу наличия односемянного типа плода у предков Кариофиллид и клады *Chenopodiaceae*. Прослежены эволюционные изменения состояний наиболее важных признаков перикарпия и спермодермы во всем порядке. Для многих Кариофиллид свойственны лестничные утолщения клеточных оболочек тегмена. Клада ААС (*Achatocarpaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*) имеет некоторые общие тенденции в карпологии. Среди всех представителей *Caryophyllales* ряд групп *Chenopodiaceae* характеризуется уникальной синапоморфией — возникновением горизонтально ориентированного зародыша семени. Представлена современная таксономическая ревизия *Chenopodiaceae* в пределах Европейской России (38 родов и 133 вида), содержащая оригинальные диагностические ключи, важнейшую синонимику, подробное распространение видов по областям и республикам. Для многих таксонов выбраны лектотипы.

Книга рассчитана на специалистов широкого профиля.

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований  по проекту № 14-04-07034-д.

Издание РФФИ не подлежит продаже.

## The carpology of the *Chenopodiaceae* with reference to the phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives

Alexander P. Sukhorukov

The book is the published dissertation which includes investigations from previously published articles with many additions and conclusions. The set of carpological characters is distinctive for every subfamily in the *Chenopodiaceae*, and these data are of particular importance for delimiting each of the subfamilies.

**Chenopodioideae.** — Reproductive diaspores: (1) fruit enclosed in anthocarp (perianth), (2) fruit, and (3) seed arising from rupture of the pericarp. Ovary superior. The anthocarp not conerescent with pericarp, 1- or several-layered, thin-walled. There is a tendency to form heteromorphic seed types. Seed with vertical annular embryo. Seed-coat testa much thicker than tegmen, smooth or alveolate. Outer cell wall of the testa often impregnated with vertically or obliquely oriented stalactites. Perisperm present. The members of tribes *Dysphanieae* and *Axyrideae* do not deposit stalactites in the outer wall of the testa cells.

In *Axyris* (tribe *Axyrideae*) the pericarp of one of two heteromorphic fruit types comprises two different topographic zones. A many-layered pericarp (up to 12 layers) is rare and found in some *Chenopodium* s.str., *Oxybasis* (*O. macrosperma*), the monotypic *Holmbergia*, *Exomis* and *Manochlamys*. The smooth and finely mamillate pericarp surface is peculiar to the genera *Blitum* and *Oxybasis*. In mature fruits the papillate cells often fail to maintain turgidity thereby appearing crater-like, and thus the dry fruits differ from soaked or non-abscised ones in their surface. For this reason the crater-like or reticulate pericarp surface should not be considered as a relevant taxonomic trait. In many genera, especially *Chenopodium* s.str., *Chenopodiastrum* and part of *Atriplex*, the pericarp is indeed papillate. In contrast to *Chenopodieae*, the genus *Dysphania* (tribe *Dysphanieae*) possesses different trichomes or short papillae, particularly in the majority of American species (glandular hairs) and Eurasian species (pericarp surface smooth or finely papillate). The fruit wall of *Cycloloma* bears two types of trichomes (simple and glandular hairs) not found else. In *Atriplex*, no keeled seeds are present. The seed heterogeneity in annual species can be visible (annual *Atriplex*) or cryptic (core *Chenopodium*, *Chenopodiastrum*, *Oxybasis*). Trispermy — the highest degree of seed heteromorphism, expressed as three seed types combining the cryptic and visible kinds of seed heterogeneity — has evolved twice independently in some *Chenopodium* s. str., and *Atriplex*. The hard seed coat is highly resistant to environmental degradation processes and, therefore, may be found fossilized.

**Betoideae.** — Reproductive diaspores: (1) infructescence, (2) fruit, and (3) seed when the fruit dehisces by a lid. Ovary semi-inferior or superior. The anthocarp segments of neighbouring flowers can be conerescent with each other. Pericarp free from anthocarp or fused with it, many-layered, comprising several thin-walled cells and many-layered sclerenchyma beneath. Seed with horizontal annular embryo. Seed-coat testa much thicker than tegmen. No fruit/seed heteromorphism is observed. Outer cell wall of the testa is often impregnated with tannins (stalactites) or lacking them. Perisperm present.

The pericarp of *Hablitzia* and *Acroglochis* is homocellular or divided into parenchyma as outer layer(s) and sclerenchyma beneath. Despite the geographical disjunction, some members like *Aphanisma* (North America) and *Oreobliton* (North Africa) as well as *Hablitzia* (Caucasus) and *Acroglochis* (Himalaya) are carpologically closely related.

**Corispermoideae.** — Reproductive diaspores: fruit. Ovary superior. Fruit indehiscent or dehiscent in special portion, flattened. Pericarp not concrescent with hyaline perianth segments, often mamillate, papillate and/or with dendroid hairs, many-layered, comprising several thin-walled cells and many-layered sclerenchyma beneath. There is a tendency for increasing numbers of sclerenchyma layers towards the fruit margins underneath the wing. Heterocarpy or heterospermy absent. Seed with vertical annular embryo. Seed coat smooth (with no papillae or mamillae), comprising two thin, tannin-filled (sub)equal layers, rarely the outer seedcoat layer thicker (*Agriophyllum*). Stalactites in the cell walls absent. Perisperm present. The pericarp anatomy is the most valuable character for the delimitation of *Corispermum* species when morphological traits do not allow precise identification. *Corispermum* and *Anthochlamys* are carpologically closely related.

**Salsoloideae** (incl. *Camphorosmeae*). — Reproductive diaspores: (1) fruit enclosed in anthocarp (perianth) and (2) fruit. Fruit indehiscent. Ovary superior. Pericarp not adherent to perianth, multi-layered (at least in upper third of the fruit), differentiated into topographical zones: (1) outer, usually one-layered epidermis, (2) parenchyma, (3) U-shaped cells with crystalliferous content, and (4) inner epidermis. Seeds with horizontally, vertically or obliquely oriented, coiled or horseshoe-shaped embryo. Seed coat smooth (with no papillae or mamillae), comprising two thin, transparent, (sub)equal layers. Stalactites in the cell walls absent. Perisperm present (*Salsoloideae* s.str.) or absent (*Camphorosmeae*). The two- to four-cell-layered outer epidermis in the pericarp of three species of *Anabasis* (*A. eriopoda*, *A. jaxartica*, *A. turkestanica*) seems to be an apomorphic feature in the *Salsoloideae*. The appropriate fruit term for the members with “fleshy” pericarp (*Anabasis* and relatives) is ‘half-berry’ (semibacca). The fruit and seed covers have low resistance to environmental degradation processes and are unlikely to be found fossilized. The genera *Sevada* and *Fadenia* previously included in Suaedoideae are a part of *Salsoloideae* based on both molecular and carpological data.

**Suaedoideae.** — Reproductive diaspores: (1) fruit enclosed in anthocarp (perianth), (2) fruit, and (3) seed arising from rupture of the pericarp. Ovary superior. Pericarp not concrescent with the anthocarp, 1-3-layered, thin-walled, without papillae or mamillae. Visible heterospermy is common in annual species. Seeds with vertical or horizontal embryo. Seed coat testa much thicker than tegmen, smooth. The outer cell wall of the testa in the dark seeds is impregnated with vertically (subgen. *Suaeda*) or obliquely oriented (subgen. *Brezia* excl. *Suaeda australis*) tannins (stalactites). This feature is an additional character for delimiting both of these large groups. Perisperm absent or traces only (in dark seed type).

**Salicornioideae.** — Reproductive diaspores: (1) fruit enclosed in anthocarp (perianth), (2) fruit, and (3) seed arising from rupture of the pericarp. Ovary superior. Pericarp not concrescent with the anthocarp, 1-3-layered, thin-walled. Structural heterocarpy or heterospermy not known, but terminal and lateral flowers can be distinguished by morphometry. Seeds with horizontally or vertically oriented, annular or bent embryo. Seed-coat testa smooth, mamillate or papillate, much thicker than tegmen, or both testa and tegmen thin and equal in size. Outer cell wall of the testa (if thick) impregnated with vertical stalactites. Perisperm abundant or scanty. The genera *Salicornia* and *Sarcocornia* are carpologically closely related; their perianth possesses bar-thickened cell walls. Mamillate or papillate seed-coat testa is common in many Eurasian *Salicornioideae*.

*Chenopodiaceae* and closely related *Amaranthaceae* s.str. share many carpological features. The special resemblance in the simple parenchymatous pericarp and seeds with hard testa containing stalactites applies to the *Chenopodioideae* (mostly *Chenopodieae* tribe) and *Amaranthus* species as well as the pericarp topography in *Salsoloideae* and the majority of *Amaranthaceae* (inner epidermis, parenchyma, cells with crystalliferous content, and inner epidermis). In contrast to *Amaranthaceae* s.str., the solitary prismatic crystals in the U-shaped cells of the pericarp were found in *Chenopodiaceae* only in *Fadenia zygophylloides* (= *Salsola zygophylloides* after recent molecular investigations).



The second difference between the two families concerns the diverse spatial embryo position in the seeds. The emergence of the horizontally oriented embryo in many *Chenopodiaceae* groups is found neither in the *Amaranthaceae* nor in almost all the other one-seeded core *Caryophyllales*. Some groups of *Chenopodiaceae* can also be distinguished by spatial heterospermy in the partial inflorescences which evolved mixed horizontal and vertical embryo orientations within one individual.

The fruit structure of other representatives of the core *Caryophyllales* was studied with reference to the comparison and reconstruction of the most valuable carpological characters using molecular phylogeny. The one-seeded fruits in the core *Caryophyllales* seem to be an ancestral character state in the early-diverging clades (*Rhabdodendraceae*, *Simmondsiaceae*, *Asteropeiaceae*, *Physenaceae*) and *Achatocarpaceae* — *Amaranthaceae* — *Chenopodiaceae* + *Caryophyllaceae* — *Corrigiolaceae* (AAC+CC) clade. The origin of the one-seeded fruits is a reversion from multi-seeded fruits in the 'Globular Inclusion' clade. The dry and multi-layered pericarp, topographically divided into sclerenchyma as outermost layer(s) and parenchyma beneath, is an initial state in the core *Caryophyllales*, with a tendency to reduction in the number of layers in many clades, especially in large families such as the *Nyctaginaceae* and *Chenopodiaceae*. The wing-like outgrowths of the pericarp that enable anemochory are rare and known only in *Sarcobataceae*, *Seguieriaceae* and some representatives of the *Chenopodiaceae* (subfam. *Corispermoidae*). Fleshy and coloured fruits evolved several times from dry fruits. The most basal families *Rhabdodendraceae*, *Simmondsiaceae*, *Physenaceae* and *Asteropeiaceae* are set apart from the other core *Caryophyllales* in having a thick multilayered fruit wall that is divided into several topographical zones, as well as a distinct seed coat structure. These families also share carpological characters such as massive fruits and a lack of nutritive tissue (perisperm and endosperm) in the ripe seed. The first lineage in the core *Caryophyllales* with typical «centrospermous» fruit and seed-coat structure is (depending on the topology of the molecular trees) either the American *Microteaceae* or the Australian *Macarthuriaceae*. The U-shaped cells with fine crystalliferous content in the pericarp outside the inner epidermis are mostly known in the *Achatocarpaceae*, *Amaranthaceae*, and *Chenopodiaceae* (AAC clade). The hard seed-coat testa appears to be typical of the majority of the core *Caryophyllales*. The bar-thickening of the endotegmen layer can be added as a basic character for many core *Caryophyllales*. All the members with one-seeded fruits have their embryos oriented vertically, and many *Chenopodiaceae* representatives of different taxonomic position have evolved a horizontally oriented embryo as a synapomorphy. Unique and taxonomically important carpological characters justifying family rank have been proposed for *Achatocarpaceae* (polystarch grains in the seeds) and *Sarcobataceae* (general pericarp structure), and also for *Seguieriaceae* and *Petiveriaceae* (pericarp structure), the latter previously being considered part of *Phytolaccaceae*. The presence of raphides in the pericarp and seed coat or even in the embryo, and the seed perisperm divided into two parts, are carpological peculiarities of the *Nyctaginaceae*. However, the most basal tribes in the *Nyctaginaceae* (*Colignonieae*, *Leucastereae*, *Boldoeae*) including only a few genera are distinguished by distinct carpological traits. The majority of the small families (*Lophiocarpaceae*, *Microteaceae*, *Rivinaceae*) do not show relevant differences in their pericarp and seed-coat structure, although some *Rivina* species are distinguished by acicular outgrowths of the seed-coat testa (rare exceptions are also found in *Chenopodiaceae*: some *Blitum*).

The second part of the monograph is devoted to a revision of the *Chenopodiaceae* in the European part of Russia, with original diagnostic keys and a description, synonymy and distribution pattern for each species. The lectotypes are designated here for the genera *Blackiella*, *Parypharinx*, *Teutliopsis* (all three names now belong to *Atriplex*), *Anabasis annua*, *A. cretacea*, *Atriplex amana* (= *A. patula*), *A. heterantha* (= *A. hortensis*), *A. olivieri*, *A. patens* (incl. epytype), *A. graeci*, *A. verticillata* (both names are synonyms of *A. rosea*), *Atriplex tatarica* var. *desertorum* (= *A. tatarica*), *A. thunbergiiifolia*, *A. veneta* (= *A. tatarica*), *Bassia hyssopifolia*, *Brachylepis salsa* (= *Anabasis salsa*), *Chenopodium acerifolium*, *C. acuminatum*, *C. bryoniifolium*, *Corispermum marschallii*, *Halocnemun strobilaceum*,

*Halocharis brachyura*, *Halopeplis pygmaea*, *Kalidium foliatum*, *Kochia krylovii* (= *Grubovia eriophora*), *Kochia monticola* (= *Bassia monticola*), *Kochia scoparia* var. *densiflora* (= *Bassia scoparia*), *Petrosimonia crassifolia* var. *brachyphylla* (= *P. brachyphylla*), *Polycnemum glaucum* (= *Petrosimonia glauca*), *Petrosimonia litvinovii*, *P. diandra* (= *P. litvinovii*), *Salsola laricina* (= *Caroxylon laricinum*), *Polycnemum brachiatum* (= *Petrosimonia monandra*), *Polycnemum sclerospermum* (= *Halimocnemis sclerosperma*), *Polycnemum monandrum* (= *Petrosimonia monandra*), *Polycnemum salsum*, *Polycnemum volvox* (both names belong to *Petrosimonia traindra*), *Salsola dendroides* (= *Caroxylon dendroides*), *S. eriophora* (= *Grubovia eriophora*), *S. nitraria* (= *Caroxylon nitrarium*), *S. spissa* (= *Caroxylon nitrarium*), *S. monandra* (= *Ofaiston monandrum*), *S. jordanicola* (= *Caroxylon jordanicola*), *Salsola pellucida* (= *Kali paulsenii*), *Salsola arbuscula* (= *Xylosalsola arbuscula*), *Salsola controversa* (= *Kali pontica*), *Salsola tamariscina* (= *Kali tamariscina*), *Salsola clavifolia*, *S. baccifera* (both names belong to *Neocaspia foliosa*), *Schanginia arbuscula*, *Suaeda confusa* (both names are synonyms of *Suaeda acuminata*) and *Suaeda albida* (= *Spirobassia hirsuta*). New combinations (outside the territory of European Russia) are provided for the basionyms *Chenopodium mexicanum* (= *Oxybasis mexicana*), *Salsola eriophora* (= *Grubovia eriophora*), *Salsola azaurena* (= *Kaviria azaurena*), *Salsola micranthera* (= *Caroxylon micrantherum*), *Suaeda prostrata* subsp. *anatolica* (= *S. anatolica*), and also a description of the Himalayan *Dysphania neglecta* sp. nova.

The proposed abbreviation of the book in the taxonomic treatments is: «Sukhor., Chenop. Carp. & Syst.».

## ВВЕДЕНИЕ

Семейство, или клада *Chenopodiaceae* Vent. (Маревые) — одна из самых разнообразных в структурно-функциональном отношении групп растительных организмов. Изучение семейства происходит уже 250 лет, то временно затихая, то вновь усиливаясь. В настоящее время наблюдается очередной всплеск интереса к маревым. За последнее десятилетие, с момента начала молекулярно-филогенетических исследований группы, наши знания о взаимоотношениях таксонов *Chenopodiaceae* между собой и месте семейства во всем порядке *Caryophyllales* углубились, пожалуй, на бóльшую величину, чем за всю двухсотпятидесятилетнюю историю современной ботаники. Многие существовавшие стереотипы опровергнуты, а устоявшиеся таксономические традиции, основанные исключительно на морфологии, сломаны. Вместе с развитием молекулярно-генетических методов в начале XXI столетия среди многих зарубежных ученых было принято считать иные научные направления арьергардом, выполнявшим второстепенные функции. Отвержение работ, в которых отсутствовали результаты молекулярно-филогенетического анализа, поставило на грань вымирания ряд и без того ущемленных ботанических дисциплин. В самом деле, некоторые журналы категорически не принимали даже крупные систематические или карпологические работы, авторы которых не использовали молекулярные методы. Впоследствии ажиотаж вокруг молекулярной филогении несколько спал, часть научных изданий потеряла клиентуру, но мысли о когерентных способах изучения организмов остались. И не беда в том, что некоторые дисциплины пока не могут быть серьезно вовлечены в эволюционные построения: они часто «не успевают» угнаться за результатами молекулярно-филогенетического анализа, причем по разным причинам — это отсутствие специалистов, недостаток материала, методологические трудности изучения групп и т.п.

В таком положении оказались и маревые: бурное развитие молекулярной филогении не оставило шансов многим другим научным методам. Парадокс состоит в том, что для целей систематики *Chenopodiaceae* за последние сорок лет хорошо изучен и применим только один признак — анатомическое строение листа и связанный с ним тип фотосинтетического метаболизма. В то же время карпология как наука о строении репродуктивных диаспор покрытосеменных растений до настоящего времени не занимала должного места среди ведущих научных направлений, хотя эти признаки чаще всего оказываются разнообразными, но консервативными и по этой причине весьма привлекательными для систематики, диагностики и филогенетики (см., например, Donoghue et al., 2003; Wefferling et al., 2013). Несмотря на то, что некоторые признаки плодов и семян маревых были известны еще на заре развития современной ботаники и использовались в классификационных целях, их систематический вес не подвергался критическому осмыслению, поиск новых критериев замедлился, а глубокое сравнительно-карпологическое исследование групп семейства и вовсе перестало быть частью эволюционно-филогенетических разработок. В связи с активными исследованиями в области молекулярной филогении и генетики исследование строения покровов плода и семени представляется одним из важнейших элементов комплексного изучения групп растительных организмов. Современные карпологические исследования должны строиться не только на выявлении наиболее полного разнообразия структуры плода и семени. Симбиоз карпологии и молекулярной филогении позволяет решить многие проблемы эволюционной биологии, касающиеся, в частности, реконструкции анцестрального состояния репродуктивных признаков и их эволюционной истории. Подобных работ еще, к сожалению, очень мало, и предлагаемое исследование на примере семейства *Chenopodiaceae* является одним из первых в этом направлении.

## Географический и фитосоциологический обзор семейства

Семейство *Chenopodiaceae* насчитывает около 1600 видов, относящихся более чем к 100 родам и населяющих все континенты, кроме Антарктиды. Возраст анцесторов многих современных групп маревых оценивают в 30–40 млн лет (Shepherd et al., 2004; Kadereit et al., 2005, 2010) с дальнейшей трансконтинентальной миграцией таксонов. Их расцвет связывают с постепенной аридизацией климата в силу способности большинства видов произрастать в экстремальных температурных и почвенных условиях (Ильин, 1947). По характеру занимаемых местообитаний современные представители *Chenopodiaceae* чрезвычайно разнообразны. Несмотря на то, что семейство отчетливо тяготеет к засушливым территориям (степям и пустыням разного типа), некоторые растения приспособились к произрастанию в условиях влажного климата, например, узколокальные эндемики из рода *Chenopodium* sect. *Skottsbergia* (*C. sanctae-clarae*, *C. nesodendron*, *C. crusoeanum*) на архипелаге Хуан-Фернандес, где имеют форму небольших деревьев (Skottsberg, 1922; Stuessy et al., 1992), или однолетние горные таксоны *Kali jacquemontii*, *Acroglochin persicarioides*, *Axyris mira* и *Dysphania* sp. div. в Центральных Гималаях и Тибете, где в течение вегетационного периода наблюдается большое количество осадков. Приземистый однолетник *Microgynoeicum tibeticum* достигает в Гималайской горной системе и на Тибетском нагорье максимально возможной для цветковых растений высоты, встречаясь в поясе туманов (4500–5500 м над уровнем моря). Многие маревые встречаются на морских побережьях, причем большая часть литоральных видов с различной жизненной формой относится к подсемействам *Salicornioideae* (*Sarcocornia*, *Salicornia*, *Terticornia* и др.) и *Suaedoideae* (*Suaeda*). Тем не менее, подавляющее большинство маревых участвует в сложении внутриконтинентальных растительных сообществ.

Участие *Chenopodiaceae* в растительном покрове аридных территорий существенно как в таксономическом, так и фитоценоотическом отношениях. Нередко виды маревых являются эдификаторами и доминантами равнинных степей и пустынь Евразии (Илл. 1), Америки и Австралии (см., например, Коровин, 1934; Быков, 1965; Danin, 1983; Groves, 1994; Busso, Bonvissuto, 2009). В южном полушарии более заметную роль в формировании пустынных сообществ играют кустарниковые представители *Atriplex* и *Chenopodium* (*Chenopodioideae*). В пустынях Евразии к числу доминирующих видов чаще относятся кустарники из подсемейств *Salsoloideae* (*Caroxylon*, *Anabasis*, *Haloxylon*, *Hammada*) и *Suaedoideae* (*Suaeda*) с узкими, вальковатыми или вовсе редуцированными листьями (Илл. 2). Что касается участия маревых в сложении вертикальной поясности растительного покрова, то их разнообразие в большей степени свойственно нижнему горному поясу умеренных широт (Быков, 1965). Тем не менее, в тропической зоне, например, в Гималайской горной стране, аборигенные представители произрастают на больших высотах: от 2500 до 5500 м над уровнем моря (Klimeš, Dickoré, 2005; Yonekura, 2008; собств. набл.: Илл. 3), однако их видовой состав в целом небогат, а ценоотическая роль в природных сообществах минимальна.

В Восточной Европе наиболее существенна ценоотическая роль *Chenopodiaceae* в прикаспийских степях и пустынях. Эдификаторами ряда растительных комплексов опустыненной степи, нередко называемой полупустыней после исследований Димо и Келлера (1907) и простирающейся от Заволжья (Волгоградская область) до Западного Китая, являются хамефиты *Atriplex cana*, *Bassia prostrata* и *Suaeda physophora* (Быков, 1965). Роль однолетних маревых становится особенно заметной во второй половине вегетационного периода, когда многие растения из других семейств (*Poaceae*, *Brassicaceae* и др.), в особенности эфемеры и эфемероиды, полностью закончили свой жизненный цикл или находятся в завершающей стадии онтогенеза. Произрастание маревых часто связано со строго определенными значениями солёности субстрата. Особенно хорошо это проявляется на примере расти-









1.3



1.4

Илл. 1. 1 – *Atriplex halimus* (слева) – один из доминантов растительных сообществ в Средиземноморье (Эйн-Бокек, Израиль); 2 – *Suaeda monoica* – древовидный доминант пустынь экстремального типа (Иудейская пустыня), на переднем плане – автор; 3 – *Suaeda asphaltica*, доминант склонов Иудейских гор (правый берег р. Иордан); 4 – ветвь *S. asphaltica*. Фото автора 2008–2013.









Илл. 2. 1 – *Anabasis setifera* – доминант наиболее жарких пустынь Западной Азии (преимущественно пустынь Аравийского полуострова и Сирийской пустыни); 2 – *Caroxylon imbricatum* – характерный элемент пустынь Западной Азии; 3 – *Arthrophytum macrostachyum* – один из доминантов прибрежно-солончаковых формаций в Средиземноморье; 4 – *Caroxylon vermiculatum* – один из наиболее распространенных видов рода в Северной Африке и Западной Азии. Фотографии автора из Израиля (1, 2, 4) и Кипра (3).









Илл. 3. 1 – Высокогорная гаммада в Центральном Непале (3000–3600 м н.у.м.), типичные местообитания ряда маревых, в том числе: 2 – *Kali jacquemontii*, 3 – *Acroglchin persicarioides*, типичный представитель разнообразных сообществ открытого типа в Центральных Гималаях (2000–3000 м н.у.м.), 4 – *Dysphania neglecta* sp. nov., новый представитель гималайской флоры из Центральных Гималаев (Западный Непал, окрестности озера Рара, 3000 м н.у.м.). Фотографии автора 2010–2013.



тельности целинных участков опустыненной степи, где выражена комплексность (трехчленность) растительных сообществ, с неоднородным распределением видов по элементам микро рельефа (Каменецкая, 1952; Гордеева, Ларин, 1965). Представители *Chenopodiaceae* обычны на микроповышениях с сильно засоленными солонцовыми и солончаковыми почвами, где, кроме рассматриваемого семейства, также велика роль *Compositae* (*Artemisia pauciflora*, *A. santonica*, *Tanacetum achilleifolium*, *Galatella tatarica*) и *Gramineae* (*Leymus ramosus*, *Agropyron desertorum*). Из *Chenopodiaceae* здесь в массовом количестве встречаются хамефиты *Bassia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Caroxylon laricinum* и в особенности узколистные терофиты *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodioideae*), *Pyankovia brachiata*, *Petrosimonia litvinovii*, *P. triandra*, *Neocaspia foliosa*, *Sedobassia sedoides* из *Salsoloideae* s.l. (Сухоруков, 2005), хотя процент участия однолетников подвержен существенной погодичной флуктуации (Оценка..., 2005). Для микропонижений (западин) с темноцветными лугово-каштановыми почвами виды *Chenopodiaceae* нехарактерны, однако на микросклонах со светло-каштановыми почвами могут встречаться разные виды *Petrosimonia*, *Bassia* и некоторых иных родов. Весьма сходна картина видового распределения в засоленных котловинах и западинах. Они характеризуются более сложным изменением солевого состава субстрата и, следовательно, концентрическим (поясным) распределением видов сообразно убыванию степени засоленности субстрата от центра котловин к их периферии (Ильин, 1927; Freitag et al., 2001). Например, на озере Эльтон (Волгоградская область), первый, наиболее минерализованный пояс образован, в основном, двумя видами — *Salicornia perennans* и *Halocnemum strobilaceum*, во втором поясе, по краю котловины, чаще встречаются однолетние виды рода *Suaeda*. В третьем поясе (на склонах) обильны однолетники *Petrosimonia oppositifolia*, *Suaeda linifolia*, *Halimione verrucifera*, *Ofaiston monandrum*; а в сложении фитоценозов четвертого пояса (террасы) участвуют полкустарнички *Atriplex cana*, *Suaeda physophora*, *Anabasis salsa*, *Bassia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca* (Илл. 4).

Роль представителей *Chenopodiaceae* в составе равнинных естественных формаций бореальной зоны весьма ограничена и связана с соляными маршами и супралиторальями. В настоящее время многие виды таких растительных сообществ, особенно на побережье Балтийского моря (*Atriplex* sp. div., *Kali turgida*, *Suaeda maritima*), находятся под угрозой исчезновения вследствие сильной антропогенной нагрузки и невозможности перехода на вторичные местообитания. Пожалуй, единственным исключением из этого правила в Восточной Европе служит бореально-субарктический вид *Atriplex nudicaulis*, который часто отмечается на рудеральных местообитаниях в населенных пунктах севера Европейской России. В пределах лесной зоны именно вторичные местообитания (залежи, пустыри, железные дороги и пр.) являются характерными местообитаниями для *Chenopodiaceae*, вследствие чего семейство часто, но ошибочно называют «сорным». Из таксонов, наиболее часто встречающихся в подзоне широколиственных лесов Европейской России, следует назвать *Chenopodium album*, *Oxybasis glauca*, *O. rubra*, *Atriplex sagittata*, *A. patula*, *A. oblongifolia*, *A. tatarica*, *Bassia scoparia* и некоторые другие виды, нередко создающие «маревый аспект». Они представляют собой заносные растения разных хронологических отрезков времени, и их естественный ареал связан с более южными широтами. В пределах разных природных зон местообитания таких растений могут резко различаться. Так, *Oxybasis rubra* в пустынной зоне является типично аллювиальным видом, в степях и лесостепях он чаще входит в состав коренной растительности пойменных засоленных лугов, однако в бореальной зоне он встречается практически исключительно на вторичных местообитаниях (Березуцкий и др., 2000 sub *Chenopodium rubrum*). Подобные ценопотические трансформации нередко связывают с наличием подходящих субстратов или карпологических приспособлений (в частности, гетероспермии), способствующих поддержанию семенного банка в почвенном покрове (Mandák, Pyšek, 1998). Все таксоны семейства в лесной







Илл. 4. Распределение *Chenopodiaceae* в засоленных котловинах (на примере оз. Эльтон, Волгоградская область):  
1 – первый пояс растительности на дне котловины с участием *Halocnemum strobilaceum* и *Salicornia perennans*;  
2 – второй пояс растительности по краю котловины с участием однолетних видов рода *Suaeda* (*S. acuminata*, *S. linifolia*, *S. salsa*); 3 – склоны котловины (третий пояс) с участием *Ofaiston monandrum*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Halimione verrucifera*, 4 – террасная часть (четвертый пояс), с участием *Suaeda physophora*, *Atriplex cana* и видов из других семейств (в частности, *Asteraceae*: *Artemisia pauciflora*, *A. santonica*). Фотографии автора (2008–2010).

зоне Европейской России относятся преимущественно к рудеральным видам, как правило, отсутствующим в агроценозах. Этим они отличаются от многих представителей тропических или горно-тропических *Chenopodiaceae*, переходящих на любые антропогенно трансформируемые участки, например, в Северной Африке или Гималаях (*Dysphania* sp. div., *Chenopodium* sp. div., *Chenopodiastrum murale*, *Acroglochin persicarioides*: собств. набл.).

## Морфолого-анатомическая характеристика семейства *Chenopodiaceae*

Представители семейства чрезвычайно разнообразны по многим морфолого-анатомическим признакам (жизненной форме, типам опушения, строению листа, околоцветника, репродуктивным характеристикам). Среди маревых встречаются однолетние или многолетние травы, полукустарники, кустарники и даже деревья, со вторичным утолщением осевых органов. Растения голые или опушены простыми, двувильчатыми, пузыревидными, звездчатыми, ветвистыми, железистыми волосками или почти сидячими железками (иногда разные типы опушения могут комбинироваться на одном растении). Листья плоские, обычно черешковые или с черешковидным сужением, или (полу)вальковатые, сидячие, с нормальным (бифациальным или чаще изолатеральным) или кранцевым типами анатомической структуры. Типы фотосинтеза —  $C_3$  или  $C_4$  (также отмечены виды с промежуточным типом фотосинтеза). Соцветие открытое (колос или головка) или закрытое (цимозное). Цветки двуполые или однополые (и в этом случае растения однодомные или двудомные), с 1–5-членным простым, окрашенным или белопленчатым чашечковидным околоцветником, который нередко сохраняется на растении и участвует в диссеминации (антокарпий), очень редко околоцветник венчиковидный или отсутствует. Его листочки свободные или в разной степени сросшиеся, в некоторых родах из 5 закладывающихся листочков нормально развиваются только 2, а развитие остальных листочков подавлено. Тычинок 1–5, с длинными нитями, которые могут быть или свободными, или сросшимися в основании с образованием подпестичного диска. Пыльники продолговатые или почти округлые, часто имеют на верхушке белый, розовый или желтый, тонкий или вздутый придаток, выделяющий сахаристую жидкость и привлекающий мелких опылителей. Пыльцевые зерна мелкие, как правило, сфероидальные, диаметром 15–35 мкм, панпоратные, с большим числом пор.

### Характеристика плодов и семян

Плоды у представителей семейства *Chenopodiaceae* формируются из верхней завязи (кроме части представителей *Betoideae*, которые характеризуются полунижней завязью), с одним базальным семязачатком, заполняющим почти всю полость плода. Плоды мелкие или средних размеров (0.3–7 мм). Их форма разнообразна: сферическая (в особенности у многих *Salsoloideae* или видов *Dysphania*), уплощенно-округлая (толщина плода в 1.5–2 раза меньше длины/ширины), овальная или эллиптическая (длина значительно больше двух остальных размеров). Чаще всего односемянные плоды не вскрываются. Вскрытие крышечкой характерно только для четырех родов из подсемейства *Betoideae* — *Hablitzia*, *Acroglochin*, *Beta* и *Aphanisma*. Иной тип вскрытия характерен для представителей ирано-туранского рода *Agriophyllum* (подсемейство *Corispermoidae*): в этом случае перикарпий вскрывается в центральной части плода с одной или сразу двух сторон, обнажая семя. От вскрытия следует отличать *разрыв* перикарпия, когда освобождение семени не связано с конкретной зоной плода. Это часто можно наблюдать у некоторых представителей *Chenopodioideae*, в особенности у *Blitum* и *Oxybasis*. В семействе чрезвычайно широко распространено явление, когда перикарпий очень плотно прилегает к семенной кожуре и ни-



когда не отделяется от нее самостоятельно. Такой перикарпий свойствен всем видам из подсемейства *Salsoloideae* s.str., подавляющему большинству *Corispermoidae* (*Corispermum* и *Anthochlamys*), *Betoideae*, а также роду *Axyris* (*Chenopodioideae*–*Axyrideae*). Чаще всего плоды представителей семейства имеют сухой перикарпий, однако формирование мясистого и часто окрашенного перикарпия не является редкостью. В особенности это касается видов *Chenopodioideae*, произрастающих в Южном полушарии (*Holmbergia tweedii*, некоторые *Chenopodium*), околоплодник которых окрашен в красные тона. Мясистые плоды характерны для некоторых таксонов трибы *Salsoleae*. Редко встречаются соплодия с частичным срастанием околоцветников соседних цветков.

Семязачатки у представителей семейства в разной степени изогнутые: кампилотропные, цирцинотропные или анатропные (Bisalputra, 1961; Бутник, 1991), с двумя интегументами (Wunderlich, 1967). Число слоев каждого из них обычно составляет 2–3, но у некоторых видов (*Chenopodium album*, *Atriplex patula*) общее число слоев интегументов может достигать 8. Зрелое семя с хорошо развитым зародышем, имеющим различную форму и пространственное положение, с питательной тканью (периспермом) или без нее. Зародыш развивается по так называемому *Chenopodiad*-типу (Schnarf, 1929; Johansen, 1950), который характеризуется поперечным положением клеточной перегородки при делении зиготы и формированием зародыша из производных апикальной и базальной клеток двуклеточного предзародыша. После стадии морфологической дифференциации зародыш постепенно изгибается или скручивается, принимая кольцевидную или спиралевидную форму (Williams, 1932; Bisalputra, 1960). У *Salsoloideae* s.str. и *Suaedoideae* процесс изгибания зародыша сопровождается его скручиванием вокруг своей оси на 2–3 оборота (спиралевидный зародыш). Кольцевая или подковообразная форма зародыша характерна для *Camphorosmeae* (*Salsoloideae*), большинства *Chenopodioideae* и *Salicornioideae*. В редких случаях зародыш прямой или Г-образный, и в этом случае он занимает только один край семени (остальная часть семени выполнена периспермом). Эндосперм, клетки которого аккумулируют жиры и белки (López-Fernández, Maldonado, 2013), практически полностью расходуется на развитие зародыша и в зрелом семени представлен 1–2 слоями, окружающими его корешок (Mahabale, Solanku, 1954 a, b). Перисперм (питательная ткань, возникающая из клеток нуцеллуса семязачатка), напротив, сохраняется у многих таксонов семейства и в зрелом семени.

Спермодерму зрелых семян описывают как экзотестально-эндотегмальную (Wunderlich, 1967; Бутник, 1991). При этом экзотеста по своей толщине (мощности) часто значительно превосходит толщину клеток тегмена. Семена могут быть бесцветными, красными, светло-коричневыми или черными. Их поверхность ровная, волнистая, ячеистая или папиллезная вследствие выпуклых очертаний наружных клеточных стенок экзотесты. Оболочки клеток эндотегмена многих видов *Chenopodium* и *Atriplex* содержат лестничные утолщения (Kowal, 1953). Семенная кожура изнутри подстиляется всегда хорошо выраженной, толщиной в несколько микрометров кутикулой, отделяющей ее от внутреннего слоя (эндотегмен) от семенной полости.

Число семян с одного растения у многих рудеральных видов может достигать внушительных значений: от нескольких сотен до ста тысяч (Perron, Légère, 2000; Moravcová et al., 2010), а их вес весьма мал и колеблется от 0.03 до 0.1 г (van der Sman et al., 1992; Moravcová et al., 2010). Большое число семян и их малый вес чаще всего свойственны представителям подсемейства *Chenopodioideae*, в особенности из родов *Atriplex* или *Chenopodium* (Cumming, 1963). Тем не менее, многие другие группы формируют значительно меньшее число производимых плодов и, соответственно, семян, которое чаще не превышает нескольких сотен с одного индивидуума. Такое различие в числе репродуктивных диаспор не может не сказываться на способах диссеминации растений разного систематического положения.

Достаточно много данных накоплено о резкой визуальной разнокачественности семян (гетероспермии), которая часто возникает у однолетних таксонов разного систематического положения (*Chenopodioideae* и *Suaedoideae*: Volkens, 1893; Ильин, 1936 б; Imbert, 2002). Гетероспермию и гетерокарпию нередко рассматривают как анатомо-физиологический синдром, имеющий конечной целью удержать численность популяций вида на максимально высоком уровне и по возможности увеличить ее при воздействии жестких абиотических факторов или при натурализации растений на новых территориях (Nikolaeva, 1977; Baskin, Baskin, 1998; Silvertown, 1999; Imbert, 2002). Производство гетероморфных семян — очень важное приобретение для видов *Chenopodiaceae*, большинство из которых произрастает в условиях аридного и семиаридного климата, когда всхожесть семян чрезвычайно зависима от кратковременных осадков, и вследствие этого накопление так называемого «банка семян» в почве с разной способностью их прорастания в течение ряда лет представляется оптимальным решением для сохранения стабильных во временном отношении популяций вида (Becker, 1913; Запрометова, Абраменко, 1968; Левина, 1981). Такая соматическая гетероспермия, морфологически хорошо описанная еще Scharlock (1873) и подтвержденная анатомическими различиями в толщине тесты, коррелирует с гетерохронностью прорастания разнокачественных семян (например, Baar, 1913; Becker, 1913; Cohn, 1914; Mandák, Rušek, 2001a, b; Жапакова и др., 2006; Wang et al., 2008).

### **Краткая история изучения систематики *Chenopodiaceae* и значение карпологических признаков**

История таксономического изучения представителей семейства началась с К. Линнея, описавшего еще в первом издании «Species Plantarum» большое число родов и видов (Linnaeus, 1753). Семейство *Chenopodiaceae* было описано французским ботаником Е. Ventenat (1799, sub *Chenopodae*). Первая классификация семейства предпринята К.А. Мейером, который на основе карпологических признаков разделил большую часть семейства, рассматривавшуюся в составе группы с 5-членным околоцветником (Pentandria→Chenopodeae), на две большие группы — subordo Spirolobeae с семенами без питательной ткани (перисперма) и спирально свернутым зародышем и subordo Cyclolobeae с «белковыми» семенами и периферическим (несвернутым) зародышем (Meyer, 1829). В течение XIX и первой половины XX вв. такое деление представителей семейства было принято всеми монографами (Moquin-Tandon, 1840; 1849; Koch, 1849; Volkens, 1893, Ильин, 1936 б), изредка его придерживались и позднее (Прагов, 1970; Blackwell, 1977, sub *Salsoloideae* [Spirolobeae] et *Chenopodioideae* [Cyclolobeae]; Hickey, King, 1988). Было даже предложено законсервировать название *Salsolaceae* Moq. (Spirolobeae) для таксонов, имеющих кольцевидный зародыш (*Suaeda*, *Salsola*, etc.: Scott, 1977). Однако в последней трети XX столетия многие авторы, следуя Ulbrich (1934), чаще разбивали *Chenopodiaceae* на 3–4 подсемейства, с дальнейшим делением на трибы (Williams, Ford-Lloyd, 1974; Kühn et al., 1993).

В последнее время в отношении объема *Chenopodiaceae* наиболее важные таксономические решения предприняты на основе молекулярной филогении. Они касаются, во-первых, поддержки выделения американского рода *Sarcobatus* в собственное семейство *Sarcobataceae* (Downie et al., 1997; Cuénoud et al., 2002; Crawley, Hilu, 2012), ранее относимое к подсемейству *Sarcobatoideae* (*Spirolobeae*–*Sarcobatoideae*: Ulbrich, 1934; Hickey, King, 1988). Второе важное заключение касается включения *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae* в одну крупную кладу (Kadereit et al., 2003), которая часто рассматривается в составе *Amaranthaceae* Juss. (s.l.) как приоритетного названия (Jussieu, 1789) или как клада *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*. Тем не

менее, выделение семейства *Chenopodiaceae* допускается и в настоящее время и используется, в том числе в данной работе, однако без традиционно относимого к *Chenopodiaceae* подсемейства *Polyscemoideae* Ulbr., которое оказалось в составе *Amaranthaceae* s.str. (Kadereit et al., 2003). В настоящее время клада *Polyscemoideae* представляется сестринской по отношению ко всем *Amaranthaceae* s.str. (Brockington et al., 2013).

В данной работе старые системы и положение родов в них не будут рассмотрены детально по трем причинам. Во-первых, все они в целом схожи, в особенности по числу признаваемых родов, объем которых до недавнего времени оценивался исключительно субъективно (cf. Wilson, 1987). Кроме того, сравнительный анализ таких систем существует для всех крупных групп *Chenopodiaceae* и приводится в ряде современных статей, составленных по традиционной схеме (Kadereit et al., 2003; 2006; 2010; Kadereit, Freitag, 2011), и в настоящем исследовании нет смысла его повторять. Наконец, наиболее важные взгляды прежних авторов на таксономию присутствуют в дальнейшем анализе карпологических данных, в особенности по отношению к критическим родам, например, *Chenopodium* или *Salsola*.

Согласно последней системе всего семейства (Kadereit et al., 2012a), *Chenopodiaceae* s.str. (без *Polyscemoideae*) содержит две крупные сестринские клады, включающие в себя подклады *Chenopodioideae* + *Betoideae* + *Corispermoideae* + род *Acroglochin* и подкладу *Salsoloideae* + *Camphorosmoideae* (последнее подсемейство часто рассматривается как *Salsoloideae* s.l., incl. trib. *Camphorosmeae*) + *Salicornioideae* + *Suaedoideae*. В первой подкладе *Betoideae* + *Acroglochin* — сестринские группы к *Chenopodioideae* + *Corispermoideae*, а во второй — *Salsoloideae* + *Camphorosmoideae* являются сестринской группой по отношению *Salicornioideae* + *Suaedoideae*.

## Состояние изученности карпологических признаков в семействе

Степень изученности анатомических признаков зрелого плода и семени в *Chenopodiaceae* расценивается как крайне незначительная. До начала XXI столетия эти данные носили фрагментарный характер, и модельными объектами явились большей частью представители типового рода *Chenopodium* s.l. Перикарпий пленчатый, без развитой проводящей системы. Этот тип считается обычным во всем подсемействе (Netolitzky, 1926; Wunderlich, 1967; Бутник, 1981; 1991). В незрелых плодах *Chenopodium album* или *Atriplex patula*, по данным автора, число слоев клеток перикарпия составляет от 3 до 8, однако внутренние слои ко времени полного созревания плода элиминируются, и перикарпий представлен 1–3 слоями клеток. Кристаллы оксалата кальция в форме друз встречаются в перикарпии редко (Kraus, 1866; Roth, 1977). Семенная кожура состоит из 2–3 рядов мертвых клеток. Внешний слой, называемый (экзо)тестой и образующийся из наружного интегумента семязачатка (Wunderlich, 1967), всегда хорошо просматривается: по своей мощности он в несколько или много раз превышает 1–2 слоя (эндо)тегмена (Mahabale, Solanky, 1954 b). К моменту полного созревания семени клетки тесты и тегмена полностью заполняются танинами, и цвет семенной кожуры меняется на темно-коричневый (визуально черный), желтый или красный. Наружная таниноносная оболочка клеток тесты может также содержать инкрустации в форме более темных, по сравнению с общим фоном, полос, называемых «сталактитами». Тем не менее, для некоторых таксонов, в частности, *Chenopodium foliosum* или *C. capitatum*, такие отложения танинов не показаны (Kowal, 1953; Hakki, 1972). Вне зависимости от того, имеются сталактиты или нет, пропитка клеточек тесты дубильными веществами, происходящая на самых поздних этапах развития семени (Камаева, Шатунова, 1981), сопровождается постепенным уменьшением полости клетки тесты: в зрелом семени она обычно

имеет форму маленькой полоски, прижатой к внутренней периклиальной стенке клетки, реже — такая полость остается довольно крупной (*C. bonus-henricus*: Netolitzky, 1926). Зародыш периферический, с хорошо развитыми семядолями, ориентированными параллельно вертикальной оси семени.

При разграничении некоторых видов используют следующие карпологические признаки: степень срастания стилодиев (Wahl, 1954); характер прилегания перикарпия к спермодерме, сводимый к двум типам — свободному прилеганию или их взаимному слипанию (Brenan, 1954; Basset, Crompton, 1978; 1982); диаметр плодов или семян; наличие экваториального кия у семени; орнаментация поверхности семенной кожуры (см., например, Herron, 1953; Kowal, 1953; Uotila, 1978; 2001 a; Wilson, 1984; Karcz et al., 2005; Vojňanský, Fargašová 2007; Malekloo et al., 2010). Сравнительно недавно также изучена ультраскульптура поверхности перикарпия у нескольких видов *Chenopodium* s.str. на СЭМ (Karcz et al., 2005; Singh, 2010; Malekloo et al., 2010), однако предварительная проводка и последующая сушка материала перед помещением объектов в микроскоп не проводилась. На основании этих исследований ультраскульптура поверхности перикарпия описывается как сетчатая или ямчатая.

В последнее время изучены покровы плода и семени у ряда представителей *Salicornioideae* (Shepherd et al., 2005). В этом подсемействе плоды характеризуются пленчатым, гомоцеллюлярным (т.е. состоящим из примерно одинаковых, недифференцированных на анатомо-топографические зоны слоев клеток) перикарпием, реже клетки всех слоев лигнифицированы. Теста семенной кожуры часто имеет неровные поверхностные очертания вследствие выпуклости или удлинения наружных периклиальных стенок. Перисперм в семени у ряда родов едва заметный или обильный, а зародыш может быть как изогнутым, так и почти прямым.

Значительно меньше известно о покровах плода и семени остальных представителей семейства. В подсемействе *Salsoloideae* изучены покровы плода и семени у некоторых видов из родов *Nanophyton*, *Anabasis* и *Salsola* (Жапакова, 1979; Бутник, 1979; Бутник и др., 1989, 2001). В этих работах показано, что перикарпий состоит из нескольких примерно одинаковых гомоцеллюлярных слоев клеток. В роде *Anabasis* (*A. eriopoda*) найдена многослойная внешняя эпидерма перикарпия (экзокарпий), что отличает этот род от остальных представителей подсемейства. Также фрагментарно изучен род *Corispermum* (подсемейство *Corispermoideae*). Для нескольких видов типового рода подсемейства показано наличие дифференцированного перикарпия, в котором присутствуют как тонкостенные клетки (наружные слои), так и механическая ткань, слагающая его внутренние слои (Камаева, 1982).

Таким образом, за всю историю ботаники детальному изучению подвергнуто не более 50 видов. С точки зрения возможности использования сравнительной карпологии для систематических или филогенетических целей существовавшие до начала XXI столетия знания представляются весьма скудными (cf. Kadereit et al., 2003).

### Цели и задачи настоящего исследования

Настоящее исследование предпринято с целью компенсации тех значительных пробелов, которые существуют в знаниях о структуре плодов и семян представителей *Chenopodiaceae*, с последующим наложением результатов исследования на современную молекулярную филогению семейства для выявления эволюционной направленности ряда карпологических признаков. Второй важный этап — карпологическое изучение других групп Кариофиллид (в англоязычной литературе часто используется термин «core Caryophyllales»), внешних по отношению к *Chenopodiaceae*, включая группы с разными типами плода, с целью сравнения карпологических черт групп порядка и проведения реконструкций эволюционной истории



ряда сравниваемых признаков. Кроме того, в связи глубокими таксономическими новациями и большим массивом новых карпологических результатов проведена очередная ревизия семейства в пределах Европейской России с необходимой в таких случаях атрибутикой: составлением оригинальных диагностических ключей, лектотипификацией, морфологическим описанием таксонов и их подробным распространением, выявленным на основе собственных многолетних исследований и критического анализа образцов в многочисленных отечественных и зарубежных гербарных фондах.

Следующие задачи поставлены для настоящего карпологического исследования:

(1) Изучение максимально возможного числа таксонов (с достаточной выборкой материала) стандартными анатомическими методами, в том числе методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), с необходимой в таких случаях предварительной обработкой плодов и семян; выявление максимально возможного спектра таксономически важных признаков, в том числе ранее неизвестных, для характеристики групп *Chenopodiaceae*, наложение результатов исследования на существующую молекулярную филогению;

(2) Изучение внешних по отношению к изучаемой группе таксонов с целью сравнения адекватных признаков, выявления степени дивергенции наиболее существенных признаков;

(3) Составление матрицы признаков для последующего анализа данных молекулярно-филогенетическим методом; проведение реконструкционного анализа эволюции наиболее важных признаков на основе имеющихся или впервые сконструированных молекулярно-филогенетических деревьев;

(4) Введение новых карпологических признаков в определительные ключи (в тех случаях, где это представляется необходимым или оправданным);

(5) Обсуждение результатов и подведение выводов исследования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Происхождение материала

Карпологический материал собран автором в различных районах Евразии (европейской части России, Казахстане, Узбекистане, Испании, Израиле, Непале, Индии, на Кипре) и в северо-восточной Африке (Египет). Ряд таксонов специально выращивался в условиях закрытого грунта. Таксономическая ревизия представителей семейства *Chenopodiaceae* на территории Европейской России стала возможной благодаря многолетним полевым исследованиям автора с 1994 по 2014 гг., охватившим Астраханскую, Белгородскую, Владимирскую, Волгоградскую, Липецкую, Московскую, Оренбургскую, Пензенскую, Рязанскую, Самарскую, Саратовскую, Смоленскую, Тамбовскую, Тульскую области и Республику Калмыкию. Основное место хранения сборов автора по результатам экспедиционных поездок находится в MW (акронимы здесь и далее даны согласно Thiers, 2008). Дублетные образцы переданы в фонды В, ВС, ВМ, Е, G, H, HUI, LE, W. В процессе таксономической инвентаризации часть лектотипов выбрана в гербариях В, ВМ, Е, G, К, MW, LE, TASH, W; в них же также находятся голотипы описанных автором новых для науки видов, а в необходимых случаях — изотипы, изолектотипы или не-отипы. Сборы других коллекторов изучены и в необходимых случаях переопределены в следующих фондах: AA, В, BILAS, ВМ, ВС, CAL, CWU, E, FI, G, H, HUI, К, KATH, KW, KWHA, LE, LECB, MHA, MOSM, MOSP, MW, MSK, MWG, NS, NSK, PE, PKM, PVB, RO, RV, RWBG, SARAT, VOLG, TASH, TLT, TO, TUCH, W, WI, WIR, WU, XJA, XJBI, Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева, Медицинской Академии г. Урумчи (оба последних фонда не имеют акронима). Несколько новых синонимов приведено в настоящей работе (обозначенных как **syn. nov.**).

В некоторых перечисленных гербариях отобраны плоды и семена для последующих карпологических исследований (с разрешения кураторов гербарных фондов); их акронимы (после краткой этикетки образцов) указаны при цитировании происхождения материала. В особенности это касается тех таксонов, которых не удалось увидеть в природе. Наряду с таксонами семейства *Chenopodiaceae* были также изучены репродуктивные диаспоры ряда других представителей порядка *Caryophyllales*, в особенности видов близкородственного семейства *Amaranthaceae* s.str. и иных таксонов, имеющих односемянные плоды. В общей сложности карпологически было изучено не менее 800 образцов, относящихся к примерно 500 видам из 300 родов (в их современном понимании).

### Список видов и образцов, плоды и семена которых изучены автором в морфолого-анатомическом отношении в процессе подготовки данной работы

Виды, изученные в карпологическом отношении, приведены согласно их современной таксономии; некоторые образцы лежат в гербарных фондах под оригинальными определениями коллекторов или ранними названиями. В особенности это касается представителей родов *Dysphania*, *Oxybasis*, *Chenopodium* и др., многие из которых до сих пор находятся в пачках под названием «*Chenopodium*», а также таксонов внешней по отношению к *Chenopodiaceae*

группе *Caryophyllales*. Все названия выверены по важнейшим современным сводкам (IPNI или крупным таксономическим обработкам, в том числе на основе собственных таксономических ревизий). Во многих случаях образцы были переопределены. Цитирование гербарных этикеток дано не полностью (указываются только наиболее общие данные, касающиеся географической привязки образцов, даты и коллектора) и приведено на языке оригинала. Географические локалитеты также выверены и в необходимых случаях исправлены (с использованием свободной энциклопедии Wikipedia и других электронных источников). Большинство гербарных образцов не содержит номеров на этикетках, поэтому сокращение *s.n.* [sine numero] здесь опускается. Присвоенный коллектором номер, если имеется, расположен после его фамилии. Инвентарные фондовые номера (если существуют) следуют после гербарного акронима. В некоторых случаях фиксация материала проводилась автором только в 70%-ный водный раствор этилового спирта, а соответствующий гербарий не собирался. В этом случае указано только происхождение спиртового материала.

## **Chenopodiaceae**

### **Подсемейство *Betoideae***

- Acroglochis chenopodioides* Schrad. ex Schult. f.: Central Nepal, Mustang prov., IX.2008, A. Sukhorukov (MW);  
*Aphanisma blitoides* Nutt. ex Moq.: 1) [USA] California, II.1889, E. Palmer (E); 2) [USA, California] Avalon, Santa Catalina island [sine anno], B. Trask (E);  
*Beta vulgaris* L.: Тамбовская область, Уметский р-н, дер. Сергиевка, рудеральное местообитание у огорода, VII.2012, А. Сухоруков (спиртовой материал);  
*Hablitzia tamnoides* M. Bieb.: 1) Дагестан, Куракчай, 1932, Н.В. Самсель (MW); 2) Минеральные Воды, г. Змейка, VIII.1965, Шумнова (MW);  
*Oreobliton thesioides* Coss. et Durieu: N Africa, Algeria, V.1882, Reboud (BM);  
*Patellifolia patellaris* (Moq.) A.J. Scott, Ford-Lloyd et J.T. Williams: [Spain] Gran Canaria, Maspalomas, IV.1981, P. Davis 67294 sub *Patellaria cordata* (E);

### **Подсемейство *Chenopodioideae***

- Archiatriplex nanpinensis* G.L. Chu: China, prov. Sichuan, Nanping, IX.1980, G.L. Chu 80040 (PE-typus);  
*Atriplex cristata* Humb. et Bonpl. ex Willd.: Puerto Rico, Cabo-Rojo, II.1885, I. Urban 590 (G);  
*A. deserticola* Phil.: Chile, prov. Atacama, XI.1923, E. Werdermann 143 (E);  
*A. eximia* Soriano: Paraguay, Dep. Boquerón, Fernheim, III.1991, R. Vanni et al. 2602 (G-399778);  
*A. farinosa* Forssk. var. *keniensis* Brenan: Somalia, Mogadishu, I.1959, H.F. Mooney 7685 (K);  
*A. fissivalvis* F. Muell.: Australia, New South Wales, Fowlers Gap, X.2005, S.W.J. Jacobs 9343 (MJG);  
*A. glauca* L.: Israel, Negev desert, Mizpe Ramon, V.2013, A. Danin, A. Sukhorukov (MW);  
*A. imbricata* (Moq.) D. Dietr.: Chile, Región Tarapacá, Iquique, II.2003, M.F. Gardner, S.G. Knees 6501 sub *A. glaucescens* (E);  
*A. laevis* C.A. Mey.: Москва, Печатники, IX.1998, А. Сухоруков (MW);  
*A. lampa* Gillies ex Moq.: [Argentina] Patagonia, Santa Cruz [prov.], XII.1928, A. Donat 4 (G);  
*A. oreophila* Phil.: Chile, Atacama, I.1926, E. Werdermann 941 (E-00273368);  
*A. patens* (Litv.) Pjin: Москва, Печатники, IX.1998, А. Сухоруков (MW);  
*A. patula* L.: Москва, Печатники, IX.2011, А. Сухоруков (только спиртовой материал);  
*A. quinii* F. Muell.: Australia, New South Wales, Tibooburra, V.2005, S. Jacobs 9349 (MJG);  
*A. sagittata* Borkh.: Москва, Печатники, IX.2008, А. Сухоруков (спиртовой и сухой материал);  
*A. sibirica* L.: Германия, Дрезденский бот. сад, IX.1997, Е. Ембатурова (сухие плоды);  
*A. tatarica* L.: Москва, Люблино, IX.1997, А. Сухоруков (MW);  
*Axyris amaranthoides* L.: 1) Башкирия, Макаровский р-н, IX.1933, Н. Самсель (MW); 2) Тверская обл., Тверь, IX.1978, Малышева (MW);  
*A. caucasica* (Somm. et Lev.) Lipsky: 1) [Карачаево-Черкессия] in jugo Tieberdinsky, IX.1890, S. Sommier, E. Levier (LE); 2) Карачаево-Черкессия, Карачаевский р-н, Учкулан, VIII.2006, А.С. Зернов 5376 (MW);  
*A. hybrida* L. 1) [Russia] Irkutsk, ex herb. Henning (MW); 2) Красноярский край, Минусинск, VIII.1902, Н. Мартыанов 7309 (MW); 3) Монголия, Восточный Хангай, Тэвшуулаг, IX.1978, И.А. Губанов 1544 (MW); 4) Алтай, Усть-Коксинский р-н, Катанда, IX.1983, М. Маскаев (MW);

*A. mira* Sukhor.: **India**: 1) [Uttarakhand civitas] Kumaon [divisio], pedibus 12500 supra mare, VIII.1848, R. Strachey & J.E. Winterbottom 2 (LE, holotypus!); 2) Tibet occ[idental]is, [Uttarakhand state] Kumaon [div.], 14000 ft, T.T. Thomson (K); 3) Himalaya, [Himachal Pradesh] Kunawer [Kinnaur distr.], 10-14000 ft, T.T. Thomson. (K); 4) Indes Orientales, Himalaya, hab. Kunawer, alt. 10-14000 ft, 1859, J.D. Hooker & T.T. Thomson (P); 5) Indes Orient., Himalaya, V. Jacquemont 1642 (P, K); 6) [Uttarakhand state], Tehri-Garhwal, 8000 ft, common, IX.[18]82. J. Duthie 2262 (K); 7) [Uttarakhand state] Kumaon, Kutti, H=13-14000 ft, IX.[18]94, J.F. Duthie 3326 (G); 8) [Jammu & Kashmir state] Ladakh, Chortren Chen [Tog Nulla], VIII.1931, W. Koelz (W-6205); 9) [Himachal Pradesh state] Kangra distr., IX.1933, W. Koelz, 7113 (G); 10) [Jammu & Kashmir state] Ladakh, H=3940 m, VIII.1976, H. Hartmann 2122 (G-152731); 11) Pakistan: [Punjab prov.] distr. Astor, Gudhai valley, 9000-10000 ft, VII.[18]92, J.F. Duthie 12231 (E, K, LE); **China**: 12) Qinghai prov., Nan-Shan [Quilan Shan], IX.1894, V.I. Roberovsky 420 (LE). 13) Sichuan prov., neighbourhood of Tatsien-Lu [Tatsienlou], 1924, R. Cunningham (E); Tibet [Xizang prov.] Reting, 3 marshes north of Lhasa, 14000ft, IX.1942, F. Ludlow & G. Sherriff 9093 (E); 14) Sichuan prov., Kangding county, alt. 3000 m, IX.1981, Z. Zhen-Ju 115642 (K); 15) Qinghai prov., Nangqin Xian, along W side of the Za Qu (upper Mekong), 32° 17' N, 96° 28' E, IX.1996, T.N. Ho & al. 2972 (E-00064354); **Nepal**: 16) [Western part] Talung, alt=2600 m, X.1971, J.F. Dobremez 71-25 (E-00014374); 17) [Central part] Braga-Thorong pass, 11000 ft, XI.1978, F. Davis 115 (K);

*A. prostrata* L.: 1) Тува, Тээли, VII.1976, С. Тимохина, С. Кочергин 359 (MW); 2) КНР, Тибет, оз. Манасаровар, IX.2006, Н. Бакланова 826 (MW);

*A. sphaerosperma* Fisch. et C.A. Mey.: [Казахстан] Кунгей-Алатау, Тау-Чилик, VIII.1944, В.П. Голоскоков (LE); *Blitum asiaticum* (Fisch. et C.A. Mey.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Monolepis asiatica* Fisch. et C.A. Mey.): Якутия, дельта р. Лены, Булун, VII.1938, А.Б. Николаев 90 (MW);

*B. atriplicinum* F. Muell. (*Scleroblitum atriplicinum* (F. Muell.) Ulbr.): Australia, NSW, McInsyre Brook, 22.IX.1944, C.T. White 12706 (K);

*B. bonus-henricus* (L.) Reichenb. (*Chenopodium bonus-henricus* L.): 1) Italia, Cuneo, VIII.1910, G. Gresino (LE); 2) Рязанская обл., г. Касимов, 1964, Н. Лазарева 372 (MW);

*B. californicum* S. Watson (*Chenopodium californicum* (S. Watson) S. Watson): USA, California, San Francisco, V.1935, L.S. Rose 35155 (LE); 2) California, Goleta, IV.1958, H.M. Pollard (W-21418);

*B. capitatum* L. (*Chenopodium capitatum* (L.) Ambrosi): 1) Canada, Mackenzie distr., Alexandra falls, VII.1951, W.H. Lewis 929 (W-17931); 2) [Canada] Manitoba, Blaeberry, VII.1955, A. & D. Löve 6768 (MHA);

*B. litvinovii* (Paulsen) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium litvinovii* (Paulsen) Uotila): 1) Afghanistan, Ghorat prov., VII.1962, K.H. Rechinger 19090 (W-6421); 2) Кыргызстан, Chu Region, Panfilov distr., VII.2009, P. Uotila 47272 (MW);

*B. nuttallianum* Schult. (*Monolepis nuttalliana* (Schult.) Greene): Canada, Alberta, Newcastle, VI.1971, W.G. D'Arcy 5591 (H);

*B. spathulatum* (A. Gray) Fuentes, Uotila et Borsch (*Monolepis spathulata* A. Gray): USA, California, Susanville, VIII.1983, I.Yu. Koropachinsky & al. 404 (MHA);

*B. virgatum* L. (*Chenopodium foliosum* (Moench) Asch.): 1) [Таджикистан?] Ой-Бадым, VII.1933, Арсентьева, Текутьева 66 (MW); 2) окрестности г. Калуги, VII.1979, Л.Ф. Волоснова (MW); 3) Монголия, Хангай, Цэцэрлэг, VIII.1980, И.А. Губанов 1051 (MW);

*Chenopodiastrum badachschanicum* (Tzvel.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium badachschanicum* Tzvel.): 1) Turkestan [Kirghizia?], VII.1895, S. Korzhinsky 4638 sub *Chenopodium hybridum* (LE); 2) NW Pakistan, Swat, VIII.1962, K.H. Rechinger 19544 (W);

*C. coronopus* (Moq.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium coronopus* Moq.): [Испания, Канарские о-ва] Teneriffe, V.1855, ex herb. Hookerianum (K);

*C. fasciculosum* (Aellen) Mosyakin (*Chenopodium fasciculosum* Aellen): Kenya, North Kavirondo distr., Mt. Elgon, III.1977, S.S. Hooper, C.C. Townsend 1379 (LE);

*C. hybridum* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium hybridum* L.): 1) Воронежская обл., Калач, IX.1946, Н.Н. Каден (MW); 2) Казахский Алтай, долина Бухтармы, Берель, IX.1932, А. Воронов 935 (MW); 3) Тува, Мугур-аксы, VIII.1973, Комкова (MW); 4) Алтай, Теньгинское озеро, VIII.1984, И. Пшеничная, Г. Ливенцова (MW); 5) Москва, Пресня, X.2008, А. Сухоруков (спиртовой материал);

*C. murale* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium murale* L.): Israel, Tel-Aviv-Yaffo, XII.2008, A. Sukhorukov (MW);

*C. simplex* (Torr.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium simplex* Raf.): 1) Canada, Manitoba, Morden, VIII.1951, H.J. Scoggan 10581 sub *Chenopodium hybridum* var. *gigantospermum* (LE); 2) USA, Michigan, X.1997, J. Walter (W);

*Chenopodium acerifolium* Andr.: 1) Москва, Битца, IX.1998, А. Сухоруков (MW); 2) Волгоград, Красная Слобода, IX.2005, А. Сухоруков (MW);

*C. acuminatum* Willd.: 1) Казахстан, Семиречье, Талды-Курганский у., VI.1928, В.И. Смирнов 57 (MW); 2) Монголия, Убсунурский аймак, Бага-Нур, VIII.1979, И.А. Губанов 8129 (MW);

*C. album* L. s.str.: Тамбовская обл., Уметский р-н, Ядровка, VIII.2009, А. Сухоруков (MW);



- C. atripliciforme* Murr: Afghanistan, Konar, Dewagal Darrah, VIII.1973, O. Anders 11078 (W-06301);
- C. atrovirens* Rydb.: USA, Nevada, Washoe co., VII.2001, A. Thiem 13684 (W-08389);
- C. berlandieri* Moq.: USA, Colorado, IX.1900, F.K. Vreeland 661 (K);
- C. boscianum* Moq.: USA, Illinois, St. Clair County, X.1918, M. Greeman 4033 (LE);
- C. carnosulum* Moq.: [Argentine] Tierra del Fuego, Viamonte, III.1936, Y. Mexia 7960 (BM);
- C. crusoeanum* Skottsbo.: [Chile] Juan Fernandez, Masatierra, I.1917, C. & I. Skottsberg 227 (E);
- C. desiccatum* A. Nelson: N Mexico, 1851–1852, C. Wright 1733 (K);
- C. detestans* Kirk: New Zealand, South Island, D. Petrie 157 (LE);
- C. exsuccum* (Loscos) Uotila: Алжир, 1968, В.П. Бочанцев (LE);
- C. ficifolium* Smith: Москва, Печатники, X.1996, А. Сухоруков (MW);
- C. fremontii* S. Watson: [USA] Arizona, Greenlee co., X.1960, С.Т.Мэсон & Р.А.Кидвелл 1888 (W-20757);
- C. frutescens* С.А. Мей.: Монголия, Убсунурский аймак, Наран-булак, IX.1984, И.А. Губанов 1397 (MW);
- C. giganteum* D. Don: [Plantae cultae] Москва, в собственной оранжерее, III.2011; происхождение материала: Nepal, Trekking route Ghorepani-Nayapul, IX.2009, А. Sukhorukov (MW);
- C. gracilispicum* H.W. Kung: 1) China, Hubei [Hupeh], X.1951, anonym (PE-00511544); 2) [Japan] Sanbagawa, Gunma pref., IX.1979, J. Murata 1891 (MHA);
- C. gubanovii* Sukhor.: [Россия] Республика Тыва, Овюрский р-н, VIII.1976, Е. Короткова, В. Николаева 491 (MW);
- C. hederiforme* Aellen: South Rodesia, Limpopo, V.1959, R.B. Drummond (K);
- C. hians* Standl.: USA, Oregon, Columbia river, [anno] 1860, Dr. Lyall (K);
- C. hircinum* Schrad.: [Switzerland] Basel, IX.1939, P. Aellen (MW);
- C. iljinii* Golosk.: [Казахстан] Талас-Алатау, VIII.1931, Н.В. Павлов 1015 (MW);
- C. incanum* (S. Watson) A. Heller: USA, Arizona, Camp Lowell, VI.1882, C.G. Pringle (K);
- C. karoii* Aellen: 2) [Тыва] между Бей-Кхем и Улу-Кхем, VIII.1916, Г. Миклашевская (LE); 2) Afghanistan, Sang Lech, VII.1937, W. Koelz 12647 (W-06204);
- C. mairei* Lév.: [China, Yunnan] alt. 2900 m, herb. Lévaille (E-00317869);
- C. mexicanum* Moq.: Mexico, V.1904, C.G. Pringle 8984 (BM);
- C. mucronatum* Thunb.: Lesotho, Maseru distr., II.1987, J. Backeus 2128 (E);
- C. nesodendron* Skottsbo.: Chile, Juan Fernandez Archipelago, Isla Mas Afuera, II.1917, C. & I. Skottsberg 523 (K-000583184);
- C. nevadense* Standl.: USA, Nevada, Austin, IX.1937, W.H. Henning 80 (LE);
- C. novopokrovskyanum* (Aellen) Uotila: Afghanistan, Farqar, VI.1996, P. Furse 8192 (W-10316);
- C. oahuense* (Meyen) Aellen: 1) USA, Hawaii, VIII.1927, O. Degener 17902 (W-15572); 2) USA, Hawaii, Anapuka, IV.1928, O. Degener 18175 sub *C. sandwicheum* (LE);
- C. nutans* (R.Br.) Fuentes et Borsch (*Einadia nutans* (R. Br.) A.J. Scott): Australia, Canberra, V.2002, S.A. Afonin (MW);
- C. opulifolium* Schrad.: Israel, Jerusalem, Giv'at Ram, X.2012, А. Sukhorukov, М. Kushunina 215 (MW);
- C. pallescens* Standl.: USA, New Mexico, Roswell, VIII.1900. F.S. & E.S. Earle's 326 (K);
- C. pallidicaule* Aellen: Bolivia, IV.1898, G. Mandon 1021 (K);
- C. pallidum* Moq.: Central Nepal, Mustang prov., Jomosom to Mukhtinat, IX.2009, А. Sukhorukov (MW);
- C. pamiricum* Iljin: 1) Монголия, Хангай, VIII.1924, Н.В. Павлов 522 (MW); 2) Mongolia, inter oppidum Arvajcher et pagum Gučin-us, VIII.1966, J. Soják, V. Vašák 6289 (Pr);
- C. paniculatum* Hook.: Bolivia, Catania, XI.1911, O. Buchtien (BM);
- C. parabolicum* (R.Br.) Fuentes et Borsch (*Rhagodia parabolica* R. Br.): South Australia, Murray, VII.1985, D.J.E. Whibley 9879 (H-1689518);
- C. pedunculare* Bertol.: Österreich, Waldviertel, VIII.1994, J. Walter 7255/4 (WU);
- C. phillipsianum* Aellen: [Plantae cultae] Austria, Vienna, Bot. Garden, IV.2003, J. Walter (W-13897). Origin: South African Republic;
- C. pratericola* Rydb.: 1) USA, Nevada, Wassuk range, VIII.1938, W.A. Archer 6841 (LE); 2) USA, South Dakota, VIII.1950, F. Petrich (W-14240);
- C. preissii* (Moq.) Diels (*Rhagodia preissii* Moq.): South Australia, Eyre Peninsula, XI.1964, C.R. Alcock (H-1688951);
- C. probstii* Aellen: Österreich, Wien, X.1989, J. Walter 3286a-c (WU);
- C. quinoa* Willd.: [Plantae cultae] Finland, Helsinki, Kaisaniemi, Botanical Garden, X.1983, P. Uotila 33323 (H-1188137);
- C. sanctae-clarae* Johow: Chile, Juan Fernandez Archipelago, Isla Masatierra, XII.2003, M.F. Gardner et al. 85 (E);
- C. sancti-ambrosii* Skottsbo.: Chile, San Ambrosio Island, XI.1960, G. Kuschel (K);
- C. sosnovskyi* Kapeller: Карабах, IX.1934, В.А. и И.П. Петровы (MW);
- C. standleyanum* Aellen: USA, Missouri, Vale, VIII.1927, B.F. Bush 11456 (K);

- C. strictum* Roth: Москва, Лосинный остров, IX.1997, Ю.А. Насимович (MW);
- C. subglabrum* A. Nelson: USA, Upper Missouri, C.A. Geyan 31 (K);
- C. ugandae* (Aellen) Aellen: [Tanzania] Kilimanjaro, XI.1893, G. Volkens (E);
- C. vachellii* Hook. et Arn.: China, Macao, VIII.1830, G.H. Vachell 912 (E);
- C. vulvaria* L.: 1) Казахстан, Таласский Алатау, VIII.1931, Н.В. Павлов (MW); 2) Туркменистан, Копет-Даг, Ванновское, VII.1942, В. Алехин (MW);
- C. wolffii* Simonk. (*Oxybasis glauca* aff.): Transsilvania, Torda [Romania, Turda], [без даты] G. & J. Wolff 1018 (MW);
- Cycloloma atriplicifolium* (Spreng.) J.M. Coult.: 1) USA, California, Huntington Beach, VII.1932, L.M. Booth 1343 (MHA); 2) Canada, Manitoba, Souris distr., IX.1960, B. Boiwin 13974 (MW);
- Dysphania ambrosioides* (L.) Mosyakin et Clemants: Israel, Jerusalem area, XII.2007, A. Danin, A. Sukhorukov (MW);
- D. anthelmintica* (L.) Mosyakin et Clemants: USA, Jersey city, X.1908, H. Dautin (W-24531);
- D. botrys* (L.) Mosyakin et Clemants: 1) [Китай, Синдзянь] Кульджа, 1875, Ларионов (MW); 2) Молдавия, Дубоссары, VIII.1947, В.Н. Андреев 91 (MW);
- D. bonariensis* (Hook.f.) Sukhor. (*Roubieva bonariensis* Hook.f.): South America [без точного местонахождения: аноним] (W);
- D. bhutanica* Sukhor.: Bhutan, Thimphu distr., Lango, near Paro, VI.1992, C. Parker 7263 (E);
- D. carinata* (R. Br.) Mosyakin et Clemants: 1) Czechia, Mähren, IX.1896, Makovsky (W-17958); 2) Bohemia centr., Praha, VIII.1926, J. Rohlena 204 (MW);
- D. chilensis* (Schrad.) Mosyakin et Clemants: 1) [Bolivia] La Paz, 1889, N.L. Britton, H.H. Rusby 52 (LE); 2) Argentine, Mendoza, XI.1926, D.O. King (BM);
- D. congolana* (Hauman) Mosyakin et Clemants: Cameroon, Bamenda distr., 1958, F.N. Hopper 2079 (K);
- D. cristata* (F. Muell.) Mosuakin et Clemants: Australia, Eyre Peninsula, VIII.1967, H. Eichler 19188 (W-2905);
- D. graveolens* (Willd.) Mosyakin: Mexico, Veracruz, VIII.1986, M. Nee 32944 (LE); 2) Mexico, Oaxaca, X.1991, C. Romero et al. 8 (BM);
- D. kitiae* Uotila: China, Hopei, IX.1930, T.N. Lioy (G);
- D. littoralis* R.Br.: Australia, New South Wales, Buckeroo Mtn., IX.1988, W. Greuter (K);
- D. multifida* (L.) Mosyakin et Clemants (*Roubieva multifida* (L.) Moq.): 1) USA, California, San Francisco co., XI.1932, L.S. Rose 32678 (MW); 2) [Italia] Castello del Valentino, XI.1954, M. Caldich (BC-128952);
- D. nepalensis* (Colla) Mosyakin et Clemants: 1) Nepal, Marpha vill., IX.2009, A. Sukhorukov (MW); 2) Nepal, Jumla vill., X.2010, A. Sukhorukov (MW);
- D. procera* (Hochst. ex Moq.) Mosyakin et Clemants: [SE Africa] Nyasaland. 1891, J. Buchanan 845 (LE);
- D. pseudomultiflora* (Murr) Verloove et Lambinon: South Africa [Eastern Cape], Kap, Uitenhage [без даты], Zeyher 103/4 (W-18377);
- D. pumilio* (R. Br.) Mosyakin et Clemants: Spain, Toledo, IX.1982, A. Zubizarreta 24034 (MHA);
- D. schraderiana* (Schult.) Mosyakin et Clemants: Москва, Воробьевы горы, Ботанический сад МГУ, IX.2008, Ю.Е. Алексеев (MW);
- D. tibetica* (A.J. Li) Uotila: China, Xizang, Coqen, on sand, IX.1976, Qingzang Team Zhidi Group 12350 (PE-00540038);
- D. tomentosa* (Thouars) Mosyakin et Clemants: Tristan da Cunha, II.1939, L. Cuken (BM);
- Exomis microphylla* (Thunb.) Aellen: South Africa, Cap de Bonne Esp.[erance], [s.a.] leg. Drage 5027a (P);
- Extriplex californica* (Moq.) E.H. Zacharias (*Atriplex californica* Moq.): USA, California, Los Angeles co., IV.1933, L.C. Wheeler 1666 (G);
- Grayia spinosa* (Hook.) Moq.: USA, California, White Mts., Black Canyon, 5700 ft, VI.1930, V. Duran (E);
- Halimione pedunculata* (L.) Aellen: Волгоградская обл., Эльтон, X.2008, А. Сухоруков (спиртовой материал);
- H. portulacoides* (L.) Aellen: Cyprus, Larnaca Bay, XI.2006, A. Sukhorukov (MW);
- H. verrucifera* (M. Bieb.) Aellen: Волгоградская обл., Эльтон, X.2008, А. Сухоруков (спиртовой материал);
- Holmbergia tweedii* Speg.: Uruguay, prope Paysandu, VI.1882, J. Ball sub *Chenopodium exocarpum* (LE);
- Lipandra polysperma* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium polysperum* L.): 1) Кемеровская обл., Ижморский р-н, пос. Новый Свет, VIII.1990, И.М. Красноборов (MW); 2) Тамбовская обл., Уметский р-н, дер. Ядровка, IX.2002, А. Сухоруков (MW);
- Manochlamys albicans* (Soland.) Aellen: South Africa, [Western Cape] Citrusdal, X.1963, K.-H. Rechinger A-4752 (W-08550);
- Microgynoecium tibeticum* Hook. f.: 1) [India] Sikkim, 12000-13000 ft, 1849, J.D. Hooker (K); 2) [India] Kumaon, Kutti Yangti valley, 13-14000 ft, VIII.1886, J.T. Duthie 3327 (K); 3) [Казахстан] Кунгей-Алатау, верховья Тау-Чилик, VIII.1944, В.П. Голоскоков (LE); 4) [Таджикистан] Восточный Памир, Чечекты, VIII.1945, И. Райкова (MW);
- Micromonolepis pusilla* (Torr.) Ulbr.: 1) USA, Oregon, Malheur co., VI.1959, A. Cronquist 8420 (LE); 2) USA, Nevada, Nye co., V.2004, A. Tiehm 14517 (W-10513);



- Oxybasis antarctica* (Hook.f.) Mosyakin: Argentina, Tierra del Fuego, Bahia San Sebastian, I.1968, D.M. Moore 1481 (H-1538267);
- O. chenopodioides* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium chenopodioides* (L.) Aellen): 1) Kenya, X.1976, T. Haye 153 (K); 2) Kazakhstan, Kzyl-Orda prov., 25 km NW Novokazalinsk, X.2004, A. Sukhorukov 34 (MW);
- O. glauca* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium glaucum* L.): Киргизия, Терский Алатау, Покровка, VIII.1948, Л. Соболев (MW);
- O. macrosperma* (Hook. f.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium macrospermum* Hook. f.): 1) Falkland Islands, 1839-1843, J.D. H[ooker] (BM-000993193); 2) USA, California, Santa Barbara, X.1957, H.M. Pollard (W-21431); 3) Bolivia, Cochabamba, III.1995, N. Ritter (W-02936);
- O. micrantha* (Trautv.) Sukhor. et Uotila: 1) [Russia] Gubern. Orenburg, distr. Tscheljaba [Челябинская обл.], 1866, Lossiewsky 4980 (LE); 2) [China] Hopei, Peiping, Prince Park, 1934, H.W. Kung 3771 (PE-00540057); 3) [China] Xinjiang, Jinghe, 31.VIII.1957, K.L. Guan 4782 (XJBI-00005764); 4) [China] Xinjiang, Burjin, 25.VIII.1986, Xiaoqiang Ma & al. 86-0694 (XJA-00032767);
- O. rubra* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium rubrum* L.): 1) г. Тула, б/даты, В.Я. Цингер, Д.А. Кожевников 613 (MW); 2) Afghanistan, Kabul, VIII.1949, A. Gilli 2082 (W-6289); 3) Казахстан, Семиречье, Актогай, А. Сухоруков, М. Ломоносова (MW);
- O. urbica* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch (*Chenopodium urbicum* L.): Калмыкия, Черноземельский р-н, Таван-Гашун, X.1996, В. Неронов (MW);
- Proatriplex pleiantha*: USA, Colorado, Montezuma co., VI.1952, Weber 7651 (GH);
- Spinacia oleracea* L.: 1) Вологодская обл., 1880, Н.А. Иваницкий (MW); 2) Таганрогский округ, VI.1897, аноним (MW);
- Stutzia covillei* (Standl.) E.H. Zacharias : USA, South Dakota, VIII.1946, Anderson (GH);
- Suckleya suckleyana* Rydb.: USA, New Mexico, San Miguel Co., VII.1984, Hill 14611 (GH);
- Teloxys aristata* (L.) Моq.: Тамбовская обл., Мичуринский р-н, Кочетовка-2, заносное, VIII.2001, А. Сухоруков (MW).

#### Подсемейство *Corispermioideae*

- Agriophyllum lateriflorum* Моq.: Казахстан, Аральск, X.2003, А. Сухоруков (MW);
- A. latifolium* Fisch. et C.A. Mey.: Туркмения, ст. Фараб, 1901, Н. Андросов (MW);
- A. pungens* Link: Астраханская обл., IX.1950, Н. Соколова (MW);
- Anthochlamys afghanica* Podlech: Afghanistan, prov. Kandahar, Keshkenakhud, X.1978, D. Podlech 32681 (LE);
- A. multinervis* Rech. f.: 1) Iran, prov. Semnan, road from Semnan to Firuzkuh, alt. 1400 m, IX.1974, I. Hedge & al. 14736 (LE); 2) Iran, Kavir Kashan, XI.1974, Termu, Moussari 30276-E (W-02617);
- A. polygaloides* (Fisch. & C.A. Mey.) Fenzl: 1) Iran, Tehran prov., W of Mardabad, IX.1974, I. Hedge & al. 14685 (W-00441); 2) Iran, Azerbaijan prov., Mianeh, X.1974, P. Wendelbo & Shir-delpur 14925 (W-8430);
- A. rechingeri* Aellen: Iran, Bahram, VIII.1948, P. Aellen s.n. (W-5425);
- A. tjanschanica* Iljin ex Aellen: 1) [Узбекистан] Наманган, VII.1922, Н. Андросов 66 (MW); 2) Узбекистан, Ферганская долина, Тузул-сай, VIII.1950, А.Д. Пятаева 258 (LE); 3) Киргизия, Джалалабадская обл., долина р. Нарын, VI.2000, Пименов и др. 50 (MW);
- A. turcomanica* Iljin: 1) Туркменистан, Чули, VI.1974, А.В. Мещеряков (LE);
- Corispermum algidum* Iljin: 1) Архангельская обл., Шенкурск, р. Вага, IX.1922, Ю. Цинзерлинг (LE, typus); 2) Коми, Сыктывкар, р. Сысола, IX.1985, А.К. Скворцов (МНА); 3) Коми, р. Боровая, Брыкаланск, VIII.1997, Н.К. Шведчикова (MW). Образец с очень крупными плодами (около 5.5 мм) и крупными воздухоносными полостями в крыле; 4) Архангельск, по ж.-д. полотну, IX. 2003, А.В. Кравченко, М.А. Фадеева 12868 (MW);
- C. altaicum* Iljin: Алтай, Чемал, VIII.1927, Б.К. Шишкин (ТК, typus);
- C. americanum* (Nutt.) Nutt.: 1) America, [sine loc. indic.] E. Hall 1562 (LE); 2) Canada, Ontario, distr. Thunder Bay, Rossby village, IX.1969, C.E. Garton 12648 (H);
- C. anatolicum* Sukhor.: Turkey [Konya prov., Karapinar distr.] 5 km S of Karapinar, VII.1971, J.S. Andersen, C.G. Hansen, A.G. Jensen, R. Macholm 2138 (E, typus);
- C. aralo-caspicum* Iljin: 1) Астраханская обл., Нижний Баскунчак, IX.1926, М.М. Ильин (LE); 2) Казахстан, полуостров Бузачи, IX.1926, И.М. Крашенинников (LE); 3) Астрахань, IX.2002, А. Серегин, А. Сухоруков NR-113 (MW);
- C. bardunovii* Роров ex Ломоносова (nomen): Тува, Эрзинский р-н, дорога Эргин-Самагалтай, IX.1989, М. Ломоносова, О. Жданова (МНА);
- C. bjelorusicum* Klokov et Krasnova: Украина, Киев, Рыбальский полуостров, IX.1987, С.Л. Мосякин (KW);
- C. borysthenticum* Andrz.: Украина, Киев, Труханов остров, IX.1953, М. Клоков (KW);
- C. calvo-borysthenticum* Klokov: Украина, Труханов остров, М. Клоков (LE, typus);
- C. calvum* Klokov: Украина, Киевская обл., устье р. Десны, IX.1957, М. Клоков и др. (KW, LE);
- C. candelabrum* Iljin: China, Beijing, Puhuashan mont., 1850–1858, S.I. Bazilevsky (LE);

- C. caucasicum* (Iljin) Iljin: 1) Азербайджан, Вервей-чай, IX.1954, Е.М. Ильина, А.А. Федоров (MW); 2) Дагестан, 1989, Амирханов (MW);
- C. chinganicum* Iljin: 1) Казахстан, Семипалатинская обл., Каракалинский р-н, северный Балхаш, IX.1910, С.Е. Кучеровская (LE); 2) Монголия, Забхан, IX.1978, И.А. Губанов (MW); 3) Восточная Монголия, Буир-Нор, IX.1980, И.А. Губанов 5727 (MW);
- C. chinganicum* Iljin var. *stellipile* С.Р. Tsien & С.Г. Ма: 1) Nei Mongol, Erdos, IX.1956 X.Z. Lang 285 (PE-00934046, holotypus); 2) Henan, Fengqiu, VI.1965, D.D. Xu 106 (PE-00640929);
- C. coloratum* Andrz.: Украина, Киев, Труханов остров, IX.1986, С. Мосякин (KW);
- C. crassifolium* Turcz.: 1) Russia, Krasnoyarsk, 1838, N. Turczaninov (MW); 2) Сибирь, Туруханский у., р. Курейка, IX.1914, Н.И. Кузнецов, В.В. Ревердатто (LE); 3) Магаданская обл., Анадырский р-н, р. Майн, VIII.1980, А.Н. Беркутенко (MW);
- C. czernjaevii* Klokov: Украина, Киев, X.1988, С.Л. Мосякин (H);
- C. declinatum* Stephan ex Steven: 1) Сибирь, Верхнеудинский у., Золотухино, VIII.1913, Г. Поплавская и др. (MW); 2) Казахстан, Джаркентский у., отроги Джунгарского Алатау, пойма Или, VIII.1928, Н.Л. Десяткин (LE); 3) Башкирия, IX.1942, Д. Афанасьев (KW); 4) Москва, Курьяново, VIII.1997, А. Сухоруков (MW); 4) г. Саратов, ст. Жасминная, VIII.1998, М. Березуцкий (MW);
- C. dilutum* (Kitag.) С.Р. Tsien et С.Г. Ма: Liaoning, Zhangwu, X.1952, S.E. Liu 5420 (PE-01898113);
- C. dilutum* (Kitag.) С.Р. Tsien et С.Г. Ма var. *hebecarpum* С.Р. Tsien et С.Г. Ма: Nei Mongol, Chifeng, IX.1952, S.E. Liu 5146 (PE-01801947);
- C. dutreuilii* Iljin: 1) China, Kashgaria, Polour, VII.1892, Dutreuil-de-Rence (LE); 2) Таджикистан, Восточный Памир, Ранг-куль, VIII.1935, И. Райкова (LE);
- C. dutreuilii* var. *montanum* (Iljin) Sukhor.: China, Tibet [Xizang, Ngari pref.], Shiquan river, VIII.1984, Zhengxi An 1-10092 (XJA, holotypus);
- C. ellipsocarpum* (С.Р. Tsien et С.Г. Ма) Sukhor. et Zhang (*C. puberulum* Iljin var. *ellipsocarpum* С.Р. Tsien et С.Г. Ма): Hebei, Chengde, IX.1962 W. Wang 3066 (PE-00934051);
- C. elongatum* Bunge: Магаданская обл., Ольский р-н, Талон, VII.1971, А.П. Хохряков (MW);
- C. erosum* Iljin: [Россия] Алтай, Чуя, VII.1905, П. Крылов (TK);
- C. falcatum* Iljin: China, Tibet, Gyantse, 1904, P. Watson (LE);
- C. filifolium* С.А. Мей. ex Becker: 1) [Russia, prov. Volgograd] Sarepta, A. Becker (MW); 2) Ульяновская обл., ж.д. ст. Ульяновск-3, IX.1992, Н.С. Раков (MHA); 3) г. Волгоград, Красная Слобода, IX.2005, А. Сухоруков (MW);
- C. gallicum* Iljin: France, Avignon [sine coll. & anno] (LE);
- C. gelidum* Iljin: Таджикистан, Восточный Памир, Ранг-куль, VIII.1935, И. Райкова (LE, изотип);
- C. glabratum* Klokov: Украина, Киевская обл., устье р. Десны, IX.1918, Ю.М. Семенкевич (LE);
- C. gmelinii* Bunge: 1) China, prov. Internal Mongolia, Ordos australis, 1877, P. Verlinden (LE); 2) China, prov. Internal Mongolia, Dshasakachi, VIII.1957, М.Р. Petrov (LE); 3) France, Gruissan, X.1994, W. Belotte 16834, sub *C. declinatum*, заносное (MHA);
- C. grubovii* С.Р. Tsien et С.Г. Ма: China, Tibet, Lhasha, K.S. Fu 658 (LE, clastotypus);
- C. heptapotamicum* Iljin: 1) Казахстан, Семиречье, Копальский у., VIII.1909, А. Михельсон (LE; typus); 2) Казахстан, Семиречье, Талды-Курганская обл., Матай, IX.2000, М. Ломоносова, А. Сухоруков (MW);
- C. hilariae* Iljin: 1) [Таджикистан] Мургаб, долина р. Ак-су, VIII.1934, И. Райкова 247 (LE, typus); 2) Таджикистан, Восточный Памир, Ак-Байтал, IX.1955, С. Иконников (MW);
- C. hookeri* Mosyakin: 1) Canada, Saskatchewan, Moose Jaw, Mortlach, IX.1960, B. Boivin, G.F. Ledingham 14079 (LE); 2) [Canada] Saskatchewan [sine loco, anno & collect.] (LE);
- C. huanghoense* С.Р. Tsien & С.Г. Ма: Henan prov., Fengqiu, VI.1965, D.D. Xu 68 (PE-00540368);
- C. hybridum* Bess. ex Andrz.: Украина, Киев, Труханов остров, IX.1950, М. Клоков (LE);
- C. hyssopifolium* L.: 1) Hungaria, Budapest, leg. Staub, exs. № 3841 (MW); 2) Казахстан, Тургайская обл., 1929, В. Кутьева (MW); 3) USA, Wisconsin, Lake Superior, Barksdale, IX.1959, P. Weber & al. (LE); 4) Рязанская обл., Спасск, VIII.1975, В.Н. Тихомиров (MW); 5) Тамбовская обл., 20 км западнее г. Тамбова, VIII.2005, А. Сухоруков (MW);
- C. insulare* Klokov: Украина, Киев, Труханов остров, IX.1955, М. Клоков (MHA, exs. № 127);
- C. intermedium* Schweigg.: 1) Latvia, Riga, Th. Bienert 644 (LE); 2) [Russia] Pillau (Калининградская обл., Балтийск), ex herb. Schrader [sine anno] (LE);
- C. komarovii* Iljin: Бурят-Монголия, Саяны, Тункинский р-н, гора Белая, Тунка, IX.1902, В. Комаров 3522 (H);
- C. korovinii* Iljin: 1) Казахстан, Семиречье, Илийское, VI.1903, В. Липский (LE, spec. auth.); 2) Туркмения, Узбой, VI.1929, собр. Минерван (LE); 3) Казахстан, Семиречье, Талды-Курганская обл., Матай, IX.2000, М. Ломоносова, А. Сухоруков (MW);
- C. krylovii* Iljin: Алтай, Чулышман, sine anno et collect. (MW);
- C. laxiflorum* Schrenk.: 1) Казахстан, Карсакапай, Сары-су, VI.1929, Н.В. Павлов (MW); 2) Казахстан, Карсакапай, пески Каракум, VIII.1929, С. Липшиц (MW);

- C. lehmannianum* Bunge: 1) Туркмения, Фараб, V.1900, Н. Андросов (LE); 2) Казахстан, Кызыл-Ординская обл., Теле-куль, VI.1929, Н. Павлов (MW); 3) Central Iran, 115 km SE from Yasd, V.1961, M. Zohary, G. Orshan 6316/7 (HUJ); 4) [Kazakhstan] Almaty region, Altyn-Emel State NP, V.2008, D.A.H. Ral & al. 69 (E-00265987);
- C. lepidocarpum* Grubov: China, SE Tibet, Temo, IX.1938, F. Ludlow & al. 6227 (LE, clastotypus);
- C. leptopterum* Iljin: 1) Canada, Neerawa, Delta Agassiz, IX.1960, B. Boivin 14181 (H); 2) Netherlands, Goeree & Overflakkee, IX.1981, D. Podlech 36514, заносное (МНА); 3) Украина, Киев, Оболонь, VIII.1988, С. Мосякин, заносное (МНА); 4) Калужская обл., Козельск, VII.2005, Н. Решетникова, А. Крылов, заносное (МНА);
- C. lhasaense* C.P. Tsien et C.G. Ma: 1) Xizang, Lhasa, IX.1960, G.X. Fu 658 (PE-00540404); 2) Xizang, Lhasa, 10.IX.1960, G.X. Fu 658 (PE-00024043, typus!);
- C. macrocarpum* Bunge: Russia, Amur river, Suchu, A. Bunge (LE, spec. auth.);
- C. marschallii* Steven: 1) Волгоградская обл., р. Царица, IX.1992, В.Д. Бочкин и др. (МНА); 2) Волгоград, Красная слобода, IX.2005, А. Сухоруков (MW); 3) Москва, между ж.-д. платф. Текстильщики и Люблино, по ж.-д. полотну, VIII.2007, А. Сухоруков (свежий материал);
- C. mongolicum* Iljin: 1) North Mongolia, between Tugurik and Bain-huduk, VIII.1896, E. Klementz 129 (LE, lectotypus); 2) Монголия, Гоби, Халдзан-Ула, IX.1983, И.А. Губанов 7246 (MW); 3) Монголия, Алтай, 60 км СЗ от пос. Алтай, IX.1983, И.А. Губанов 7255 (MW);
- C. navicula* Mosyakin: USA, Colorado, Jackson Co., Gov. Creek & North Sand Creek, IX.1976, F. Martin Brown (KW, clastotypus);
- C. nitidulum* Klokov: Украина, Азовское море, Бирючий остров, VIII.1953, М. Клоков (LE);
- C. nitidum* Kit. ex Schult.: 1) Ungarn, Budapest, IX.1928, В.А. Fedtschenko (LE); 2) Казахстан, Гурьевская [Атырауская] обл., Амангельды, IX.1971, Шкуратенко (MWG); 3) Краснодарский край, Анапа, VIII.1998, А. Зернов 264 (MOSP); 4) Тамбовская обл., Жердевка, VII.1999, А. Сухоруков (MW); 5) Тамбовская обл., в 1.5 км севернее Обловки, IX.2008, А. Сухоруков (MW);
- C. «orientale»* Lam. (nom. rejic.): 1) Дагестан, Дербент, Моллакенд, IX.1990, Н.В. Костылева (MW); 2) Волгоградская обл., Иловлинский р-н, Бердия, VIII.1999, А. Сухоруков (MW); 3) Тамбовская обл., Мучкапский р-н, Чашино, VIII.2003, А. Сухоруков (MW); 4) Владимирская обл., Гусь-Хрустальный р-н, Мещера, VII.2012, А. Серегин 5490 (MW);
- C. pacificum* Mosyakin: USA, Washington, X.1893, C.V. Piper (KW);
- C. pallidum* Mosyakin: USA, Washington, VII.1893, № 309, J.H. Sandberg, J.B. Leiberger (LE, изотип; KW, класто-тип);
- C. pamiricum* Iljin: Таджикистан, Памир, Вахан, Лингар-Гишт, VII.1901, Т.Алексеев 3217 (LE, typus);
- C. pamiricum* Iljin var. *pilocarpum* C.P. Tsien et C.G. Ma: 1) Xizang, Ritu, 28.VIII.1976, Qingzang Team 13656B (PE-00640936, typus); 2) Xizang, Ritu, alt. 4300 m, 28.VIII.1976, Qingzang Team 76-9128 (PE-00540419); 3) Xinjiang, Tashkurgan, VII.1991, Guiling Zhou HT-015 (XJA-00035441);
- C. papillosum* (Kuntze) Iljin: 1) Туркмения, пустыня Каракум, Репетек, V.1897, Д.И. Литвинов 3527 (MW); 2) Узбекистан, Каракалпакия, ЮЗ Кызылкумы, VI.1932, С.А. Никитин, Н.А. Михайлова (LE); 3) Таджикистан, долина р. Вахш, Бурго-тау, VI.1936, В.А. Никитин 210 (LE); 4) Узбекистан, Кызылкумы, Афгантау, 1967, В.П. Бочанцев (LE);
- C. patelliforme* Iljin: 1) China, prov. Internal Mongolia, Alashan, IX.1871, N.M. Przevalsky (LE; typus); 2) Ningxia prov., Kokoputu, IX.1933, Y.Y. Pai 221 (PE-00540424); 3) Gansu prov., 1956, H.W. Kung (PE-00540429); 4) Монголия, Дзабхан, IX.1984, И.А. Губанов 9111 (MW);
- C. piliferum* Iljin: 1) Узбекистан, Ферганская обл., Андижанский у., Шин-сай, VII.1911, О. Кнорринг, З. Минквиц (LE, typus); 2) Киргизия, Центральный Тянь-Шань, Кетмен-тюбе, VII.1927, Р.И. Аболин 522 (LE); 3) Украина, Киев, Боргничи, заносное, 1997, С.Мосякин (LE);
- C. praecox* C.P. Tsien et C.G. Ma: 1) Henan, Kaifeng, VI.1932, K.S. Hao 3442 (PE-00540371); 2) Henan prov., Fengqiu, VI.1965, C.X. Xu et al. 108 (PE-00934049 & PE-00540436, holotypus et isotypus);
- C. pseudofalcatum* C.P. Tsien et C.G. Ma: Xizang, Shigatse, 1960, G.X. Fu 789 (PE-00934050);
- C. puberulum* Iljin: 1) China, prov. Internal Mongolia, South Ordos, 1877, P. Verlinden (LE; lectotypus); 2) Heilongjiang prov., Qiqihar, X.1955, G.Z. Wang & Z.H. Zhang 4189 (PE-00540438);
- C. rechingeri* Sukhor.: SE-Afghanistan, in arenosis mobilibus deserti Registan, 25–30 km S Kandahar, 1000 m [s. m.], V.1967, К.Н. Рецхингер 35330 (W, typus);
- C. redowskii* Fisch. ex Steven: 1) Russia, Baikal, Adams (MW); 2) Красноярск, р. Енисей, VIII.1932, М.М. Ильин 286 (MW);
- C. retortum* W.Wang & P.Y. Fu: Китай, пров. Внутренняя Монголия, В.И. Грубов (LE);
- C. schrenkii* Iljin in herb. (nomen): Songoria, leg. Schrenk (K);
- C. sibiricum* Iljin: 1) Минусинский у., Луговское, IX.1931, М. Ильин, П. Овчинников 437 (MW, subsp. *jenissense* Iljin); 2) Красноярск, VIII.1932, М.М. Ильин (LE, subsp. *sibiricum*);
- C. stenopterum* Klokov: Украина, Киев, о. Труханов, IX.1953, М. Клоков (KW);



- C. tenue* Link: старый образец без этикетки (G-DC);  
*C. tylocarpum* Hance: China, prov. Shehe, distr. Chifin, Laofu, 1952, Liou Tchen-ngo 5227 (MHA);  
*C. ucrainicum* Iljin: 1) Украина, Джарыл-Агач, IX.1947, Е. Победимова (LE); 2) Turkey, Samsun, Terme, VII.1978, T. Uslu 6097 (G); 3) Краснодарский край, Анапа, IX.1996, А. Зернов (MW).  
*C. ulopterum* Fenzl: 1) [Russia] Baikal sea, Redovsky, ex Herb. Fischer (LE); 2) оз. Байкал, остров Ольхон, Песчанка, IX.1969, Г. Пешкова (LE);  
*C. uralense* (Iljin) Aellen: 1) Russia, prov. Orenburg, Sakmarsky gorodok, 1878, Trautvetter (LE); 2) Томск, VIII.1925, Зандакурева (TK);  
*C. welshii* Mosyakin: USA, Utah, Kane Co., IX.1992, S.L. Welsh & K.H. Thorne 25170 (KW, clastotypus).

#### Подсемейство *Salicornioideae*

- Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) K. Koch: Cyprus, Larnaca Bay, XI.2006, A. Sukhorukov (MW);  
*Halocnemum strobilaceum* M. Bieb.: [Туркменистан] Ашхабад, XI.1898, Д. Литвинов 528 (MW);  
*Halopeplis amplexicaulis* (Vahl) Cesati: Spain, Zaragoza prov., Los Monegros, VII.1994, R. Auriault (H-1689822);  
*H. perfoliata* Bunge ex Schwenf. et Asch.: Central Oman, Duqm Bay, III.1993, I. McLeish 1665 (E-00099434);  
*Halostachys belangeriana* (Моq.) Botsch.: Казахстан, Кызыл-Ординская обл., Новоказалинск, X.2004, А. Сухоруков (MW);  
*Kalidium foliatum* (Pall.) Моq.: Казахстан, Кызыл-Ординская обл., Новоказалинск, X.2004, А. Сухоруков (MW);  
*Microcnemum coralloides* (Loscoc et J. Pardo) Font Quer: Spain, prov. de Madrid, VIII.1912, T. Beltrau, C. Vicioso (BM);  
*Salicornia brachiata* Roxb.: Ceylon, Mannar, V.1975, A.J. Kostermans 24909 (P);  
*S. perennans* Willd.: Казахстан, Новоказалинск, X.2004, А. Сухоруков (спиртовой материал);  
*Sarcocornia fruticosa* (L.) A.J. Scott: Cyprus, Larnaca Bay, XI.2006, A. Sukhorukov (MW);

#### Подсемейство *Salsoloideae*

- Agathophora alopecuroides* Bunge: Israel, 5 km S of Jericho, XII.2007, A. Sukhorukov I-39 (MW);  
*Anabasis africana* Murb. ex H. Lindb.: Marocco, Dar-Drius, IX.1930, H. Mauricio (LE);  
*A. annua* Bunge: Persia borealis, A. Bunge 68 (LE);  
*A. aphylla* L.: Казахстан, Тургайская обл., Коп-Мулла, IX.1908, Н. Андросов 3086 a (MW);  
*A. articulata* (Forssk.) Моq.: 1) Hispania, Baetica, VII.1925, Gros 18 sub *A. hispanica* (LE); 2) Hispania, Murcia, Lorca, XI.1927, H. Jeronimo 6447 (LE), sub *A. hispanica*; 3) [Egypt] C Sinai, Gegel-El-Tih, XI.1969, N. Tadmor S-729 (LE); 4) Hispania, prov. Murcia, Cartagena, XI.1984, S. Castroviejo et al. 9572 (MHA); 5) Israel, Dead Sea, XI.2008, A. Sukhorukov (MW);  
*A. brachiata* Fisch. & C.A. Mey. ex Kar. et Kir.: Туркменистан, Ташаузская обл., X.1954, А.А. Мещеряков (LE);  
*A. brevifolia* C.A. Mey.: Горный Алтай, Кош-Агач, VIII.1982, М. Данилов, О. Тур (MW);  
*A. calcarea* (Charif & Aellen) Bokhari & Wendelbo: Iran, between Kerman and Vam, XI.1960, E.S. Brown 3428 (LE);  
*A. cretacea* Pall.: 1) [Казахстан] окрестности Семипалатинска, IX.1928, М. Ильин, А. Гейнрихссон (LE); 2) Саратовская обл., Озинки, IX-X. 2006, А. Сухоруков (MW);  
*A. ebracteolata* Korov. ex Botsch.: 1) Казахстан, Устюрт, Аш-Орпа, IX.1926, Ф.Н. Русанов (LE); 2) Казахстан, Устюрт, Бейнеу, IX.2001, А. Сухоруков (MW);  
*A. elatior* (C.A. Mey.) Schischk.: Восточный Казахстан, Актогай, IX.2000, М. Ломоносова, А. Сухоруков (MW);  
*A. eriopoda* (Schrenk) Volkens: 1) [Узбекистан] Бухарская обл., Кюю-Мазар, IX.1905, Н. Андросов (MW);  
*A. eugeniae* Iljin: Iran, 42 km NW Tabriz, X.1960, H. Rabot 5301 (W);  
*A. ferganica* Drobov: 1) Узбекистан, Алайский хребет, Халмионский р-н, 1940, Лопотин, Тинхасов 467 (TASH); 2) Узбекистан, Ферганская долина, между Кадамжаем и Вуадилом, XI.1963, У. Пратов 104 (LE);  
*A. haussknechtii* Bunge ex Boiss.: North Iran, prov. Damgan, XII.1942, M.P. Petrov (LE);  
*A. jaxartica* (Bunge) Benth. ex Volkens: 1) Казахстан, Каратау, IX.1931, Н. Павлов 1302 (MW); 2) Узбекистан, Андижанская обл., XI.2006, Т. Махамов (MW);  
*A. oropediorum* Maire: Algeria, Chellala, Ras Nokra, XI.1967, V.P. Bochantsev 236 (LE);  
*A. pelliotii* Danguy: Киргизия, Алай, Кызыл-су, Коман, IX.1933, И. Тыщенко 1037 (LE);  
*A. prostrata* Pomel: Dept. d'Oran, Arzew, XII.1926, R. Cesve 5293 (B);  
*A. salsa* (C.A. Mey.) Benth. ex Volkens: 1) Казахстан, Иргиз, XII.1910, Андросов, Бубырь 3087 sub *A. ramosissima* Minkw. (MW); 2) Волгоградская обл., Палласовский р-н, Эльтон, IX.2002, А. Серегин, А. Сухоруков R-71 (MW);  
*A. setifera* Моq.: 1) Israel, Southern shore of the Dead Sea, XII.1938, M. Zohary (MHA); 2) Iraq, between Shithatha and Hindiya, XI.1956, K.H. Rechinger 140 (LE); 3) Israel, Dead Sea area, XI.2008, A. Sukhorukov (MW);  
*A. syriaca* Iljin: Israel, Be'er-Sheva, II.2011, A. Sukhorukov & al. (MW);  
*A. tianschanica* Botsch.: Киргизия, Центральный Тянь-Шань, Акче-тау, VIII.1932, П. Гомолицкий 1094 (LE);  
*A. truncata* Bunge: Казахстан, Алма-атинская обл., Кунгей-Алатау, X.1954, П. Поляков 393 (LE);  
*A. turkestanica* Korovin: Узбекистан, 15 км северо-восточнее Джизака, IX.1934, П. Гомолицкий 433 (LE);

- Arthrophytum lehmannianum* Bunge: [Казахстан] Карсакапайский р-н, Арысь-куль, IX.1929, Н.В. Павлов 2266 (MW);  
*A. subulifolium* Schrenk: Восточный Казахстан, долина р. Или, между Чунжа и Тас-Карасу, X.1931, Л. Родин 1655 (MW);  
*Caroxylon incanescens* (C.A. Mey.) Akhani et Roalson: Узбекистан, Сырдарьинская обл., дорога на Ташкент, X.2006, А. Сухоруков (MW);  
*C. inermis* (Forssk.) Akhani et Roalson: Cypern, Larnaca Bay, X.2006, А. Sukhorukov (MW);  
*Cornulaca monacantha* Delile: Israel, W Negev [desert], XII.1982, А. Danin et al. (HUJ);  
*Fadenia zygophylloides* Aellen et Townsend: Kenya, Marsabit distr., V.1971, Н. van Svinderen *M* 140 (K);  
*Fredolia aretioides* Coss. et Durieu (*Anabasis aretioides*): 1) Algeria, Colomb-Bechar, ex herb. Bochantsev (LE); 2) Algeria, N Sahara, XI.1965, anonym (P);  
*Girgensohnia bungeana* Sukhor.: Uzbekistan, prov. Samarkand, Karakchita, X.2006, А. Сухоруков 250 (MW);  
*Halimocnemis karelinii* Moq.: Казахстан, Кзыл-Ординская обл., Аральск, X.2003, А. Сухоруков (MW);  
*Halothamnus auriculus* (Moq.) Botsch.: [Таджикистан] Бабаатаг, VII.1931, Н. Гончаров, М. Матвеева 37 а (MW);  
*H. bottae* Jaub. et Spach: Saudi Arabia, Al Masane Camp, XI.1985, J.S. Collenette 5492 (K);  
*H. glaucus* (M. Bieb.) Botsch.: [Таджикистан] долина Зеравшана, IX.1930, П. Гордиенко, Л. Чиликина 531 (MW);  
*H. hispidus* (Bunge) Botsch.: Западный Тянь-Шань, долина Таласа, VIII.1966, Н.В. Павлов 102 (MW);  
*H. somalensis* (N.E. Br.) Botsch.: Ethiopia, Hererge region, X.1990, I. Friis et al. 6108 (K);  
*H. subaphyllus* (C.A. Mey.) Botsch.: [Таджикистан] Айвадж, Н.Ф. Гончаров, М. Матвеев 310 (MW);  
*Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss. et Buhse: Узбекистан, Кзыл-Джар, X.1954, Т.Т. Трофимов (MW);  
*H. thomsonii* Bunge ex Boiss.: NW India, Jammu & Kashmir, Ladakh, IX.2004, L.Klimesh 5064 (Pr);  
*Hammada eriantha* Botsch.: Узбекистан, между Ширабадом и Зарабагом, X.1970, В.П. Бочанцев 18 (LE);  
*H. leptoclada* (Porov) Iljin: Узбекистан, Сурхандарьинская обл., Кугитанг, Акташ, X.1970, В.П. Бочанцев 53 (LE);  
*H. wakhanica* (Pauls.) Iljin: Таджикистан, Западный Памир, VIII.1963, Абдусалымова 4902 (LE);  
*Iljinia regelii* (Bunge) Korovin: [Казахстан] Лепсинский р-н, Боин-Нор, IX.1928, С. Липшиц 1260 (MW);  
*Kali komarovii* (Iljin) Akhani et Roalson: Владивосток, Остров Русский, IX.2007, С. Петрова (MW);  
*K. tamariscina* (Pall.) Akhani et Roalson: Саратовская обл., Озинки, IX.2006, А. Сухоруков (MW);  
*Lagenantha gillettii* (Botsch.) M.G. Gilbert et Friis: Kenia, 1964, Thompson (B);  
*Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge: Казахстан, Актыбинская обл., Устюрт, Курусай, IX.1948, Востокова (MW);  
*Noaea minuta* Boiss. et Balansa: Армения, Эхегнадзорский р-н, IX.1974, А. Тахтаджян и др. (H-1551601);  
*N. mucronata* (Forssk.) Asch. et Schweinf.: Cypern, Larnaca Bay, X.2006, А. Sukhorukov (MW);  
*Petrosimonia brachiata* (Pall.) Moq.: Астраханская обл., IX.2002, А. Сухоруков (MW);  
*Salsola verticillata* Schousb.: Spain, Costa del Sol, X.1996, Т. Коновалова, Н. Шевырева (MHA);  
*Seidlitzia rosmarinus* Bunge: [Туркменистан] ЮВ Каракумы, X.1926, Е.П. Коровин (MW);  
*Sevada schimperi* Moq.: Somalia, Gedo, VI.1989, M. Thulin, В.А. Mohamed 7002 (E);  
*Xylosalsola arbuscula* (Pall.) Tzvel.: Астраханская обл., Баскунчак, IX.2008, А. Лактионов (MW);

### **Camphorosmeae**

- Bassia scoraria* (L.) A.J. Scott: Москва, близ ж.-д. ст. Люблино, IX.2007, А. Сухоруков (свежий материал);  
*Camphorosma monspeliaca* L.: Астраханская обл., Владимировский р-н, IX.1932, Л. Котова (MW);  
*C. songorica* Bunge: Калмыкия, Малодербетовский р-н, IX.1998, А. Сухоруков (MW);  
*Enchylaena tomentosa* R. Br.: Israel, Dead Sea, Ein Boqeq, XII.2008, А. Sukhorukov (MW);  
*Sedobassia sedoides* (Pall.) Freitag et G. Kadereit: Тамбовская обл., Уметский р-н, VIII.1995, А. Сухоруков (MW);  
*Spirobassia hirsuta* (L.) Freitag et G. Kadereit: Волгоградская обл., Красноармейск, IX.2005, А. Сухоруков (MW).

### **Подсемейство Suaedoideae**

- Bienertia cycloptera* Bunge: [Turkmenistan] Transcaspia, Ashabad, X.1898, D. Litvinov 388 (MW);  
*Suaeda aegyptiaca* (Hasselq.) Zohary: Israel, Bet Shean, XII.2008, А. Sukhorukov, А. Danin (MW);  
*S. altissima* (L.) Pall.: Волгоградская обл., Палласовский р-н, оз. Эльтон, IX.1997, Е. Мавродиев, А. Сухоруков (MW);  
*S. aralo-caspica* (Bunge) Freitag et Schütze: Казахстан, Челкар, VIII.1908, Н. Андросов (MW);  
*S. acuminata* (C.A. Mey.) Moq.: Казахстан, Кзыл-Ординская обл., Аральск, X.2003, А. Сухоруков (MW);  
*S. australis* Moq.: Australia, New South Wales, IV.1936, А. Rodway 2163 (K);  
*S. baluchestanica* Akhani et Podlech: Central Oman, IX.1989, A.G. Miller, J.A. Nyberg 9471 (K);  
*S. californica* S. Wats.: Mexico, Baja California, Bahia San Quintin, V.1987, А. Strid et al. (E);  
*S. corniculata* (C.A. Mey.) Bunge: Казахстан, Семиречье, Лепсы, IX.1928, В.И. Смирнов 1417 (MW);

- S. crassifolia* Pall.: Казахстан, Кызыл-Ординская обл., Аральск, X.2003, А. Сухоруков (MW);  
*S. drepanophylla* Litv.: Казахстан, Талды-Курганская обл., Балхаш, IX.1928, Н. Павлов 11233 (MW);  
*S. fruticosa* Forssk.: Israel, Dead Sea, Ein Boqeq, VII.2008, А. Sukhorukov (MW);  
*S. glauca* Bunge: South Korea, Gyeonggi-do prov., X.2001, Н.В. Shim (E-0295404);  
*S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge: Казахстан, Кызыл-Ординская обл., Новоказалинск, X.2004, А. Сухоруков (MW);  
*S. heteroptera* Kitag.: КНДР, пров. Пхенан-Намдо, X.1958, Н.Н. Каден (MW);  
*S. linearis* (Elliott) Moq.: USA, North Carolina, X.1966, А.Е. Radford, J.R. Vozeman 5323 (E);  
*S. linifolia* Pall.: Волгоградская обл., Эльтон, X.2010, А. Сухоруков (MW);  
*S. maritima* L.: Esthonia, Insula Abro, VII.1898, F. Buhse (MW);  
*S. monoica* J.F. Gmelin: Israel, Dead Sea, En Ghedi, 28.I.2011, А. Sukhorukov (собраны только плоды);  
*S. nigra* (Raf.) Macbride: USA, Albany co., Howell lakes, IX.1899, А. & E. Nelson 6912 sub *Dondia multiflora* (E);  
*S. olufsenii* Paulsen: Западный Китай, Синдзянь, Кашгария, IX.1940, Т.Т. Трофимов (MW);  
*S. pannonica* (Beck) Graebn.: 1) Беларусь, Минская обл., Солигорский р-н, IX.2009, М.А. Джус (MW); 2) Рязань, пос. Строитель, 2011, Т. Палкина (MW);  
*S. prostrata* Pall.: Пензенская обл., Сердобск, IX.2009, Т. Разживина (MW);  
*S. salsa* (L.) Pall.: 1) Астраханская обл., X.1950, П. Жудова (MW); 2) Волгоградская обл., Сарепта, IX.2005, А. Сухоруков (MW);  
*S. splendens* Gren. et Godr.: Israel, Sharon plain, X.1949, D. Zohary (HUJ-03905);  
*S. vermiculata* Forssk.: Saudi Arabia, [Eastern prov.] Tarout Island, II.1987, J.S. Collette 6399 (E).

### Внешняя группа

#### *Achatocarpaceae*

- Achatocarpus bicornutus* Schinz & Aufran: Paraguay, Dep. [Presidente] Hayes, X.1988, А. Realde 72 (G-357949);  
*A. hasslerianus* Heimerl: Paraguay, Parana, 1910, К. Fiebrig 6139 (G);  
*A. microcarpus* Schinz et Aufran: Paraguay, Ypacarai, 1913, E. Hassler 11457 (E);  
*A. nigricans* Triana: Salvador, Santa Ana Dept., Metapan, IV.2007, N. Herrera (BM);  
*A. oaxacanus* Standl.: Nicaragua, Boaco Dept., VII.1983, А. Grijalva, M.V. Sandino 2779 (BM);  
*A. pubescens* C.H. Wright: Ecuador, Prov. del Guayas, El Progreso, II.1955, E. Asplund 15316 (G);  
*Phaulothamnus spinescens* A. Gray: Mexico, Baja California, Isla Coronado, XI.1961, А. Carter 4336 (G-276949);

#### *Amaranthaceae* s.str.

- Achyranthes bidentata* Blume: Central Nepal, Kathmandu valley, Nagarjun National Park, IX.2010, А. Sukhorukov 594 (MW);  
*A. porphyristachya* Wall. ex Moq.: China, Yunnan prov., Hunhe river, XI.1958, А. Voronov (MW);  
*Aerva javanica* Juss.: Ethiopia, Ogaden [Region], P.E. Ellis 43 (K);  
*A. sanguinolenta* Blume: China, Sichuan prov., IX.1976, anonym (PE-0084841345);  
*Allmania nodiflora* (L.) R. Br.: India, Madras, 1924, J.S. Gamble sub *A. longipedunculata* (E);  
*Alternanthera nodiflora* R. Br.: Mali, Katibougou, XI.1966, N.N. Kaden 35 (MW);  
*A. pungens* Kunth: India, Assam, IV.1961, Sen et al. 24082 (MHA);  
*Amaranthus blitum* L.: Nepal, Kathmandu valley, Godawari, XI.2005, А. Sukhorukov (MW);  
*A. muricatus* (Moq.) Hieron.: Australia, Victoria, Mallee distr., III.1967, R.V. Smith (K);  
*A. viridis* L.: Israel, Dead Sea, Ein Boqeq, XII.2008, А. Sukhorukov (MW);  
*Baolia bracteata* Kung et G.L. Chu: China, border of Sichuan and Gansu prov., IX.1973, G.L. Chu et al. 15620 (PE-24032);  
*Blutaparon portulacoides* (A. St.-Hill.) Mears: [Brazil] Conceição da Barra, VIII.1987, G. Hatschbach, A.C. Carvi 51430 (PE);  
*B. vermiculare* (L.) Mears: Senegal, Casamance, XII.1973, P. Hainard, G. Tcheremisoff 21 (G-432814);  
*Bosea amherstiana* Hook. f.: 1) N India, Punjab, Wangtu, VII.1934, N. Parmanand 422 (E); 2) Himalaya [without country], Punang, 1890, anonym (E);  
*B. cypria* Boiss. ex Hook. f.: Cyprus, Lekfa, X.1940, anonym 1983 (E);  
*B. yervamora* L.: [Spain] Gran Canaria, IV.1981, P.H. Davis 67272 (E);  
*Celosia trigyna* L.: Saudi Arabia, Asir [prov.], X.1984, A.K. Nasher 198 (E);  
*Centemopsis gracilentia* (Hiern) Schinz: Rhodesia, Salisbury [Zimbabwe, Harare], II.1917, F. Eyles 680 (E);  
*Chamissoa altissima* Kunth: 1) Mexico, I.1926, J. Ortega 6130 (E); 2) Куба, пров. Сантьяго, IV.1982, Л. и А. Еленевские (MW);  
*Charpentiera australis* Somer: Tahiti, Rairua, XI.1983, J. Florence 5874 (K);  
*C. obovata* Gaudich.: USA, Hawaii, VI.1928, O. Degener 8820 (G);  
*Cyathula capitata* Moq.: Central Nepal, Tikhedhunga vill., XI.2008, А. Sukhorukov (MW);  
*C. tomentosa* Moq.: Central Nepal, Langtang, IX.2011, А. Sukhorukov (только спиртовой материал);



- Cyphocarpa angustifolia* Lopr.: Botswana, Ghanzi & Kgalagadi distr., III.1980, C. Skarpe S-445 (K);  
*Deeringia amaranthoides* (Lam.) Merr.: India, Assam, I.1971, Nanas 6383 (G);  
*D. mirabilis* (Eggl.) Appleg. et D.B. Pratt: Madagascar, [Ihorombe region] Ihosy, I.2003, W.L. Applequist et al. (K);  
*Digera muricata* (L.) Mart.: 1) India, Delhi, University area, IX.1957, A. George 13 (MW); 2) Yemen, Hays, III.1981, A.G. Miller 3098 (E);  
*Froelichia gracilis* (Hooker) Moq.: USA, Missouri, St.-Louis, VII.1969, W.G. D'Arcy 3513 (MW);  
*F. drummondii* Moq.: USA, Texas, X.1978, H.H. Iltis, A. Lasseigne (MHA);  
*Gomphrena dispersa* Standl.: Куба, пров. Сантьяго, XI.1981, Л. и А. Еленевские (MW);  
*Hemichroa pentandra* R.Br.: Australia, Victoria, II.1906, H.B. Williamson (E);  
*Mechowia grandiflora* Schinz: SW Africa, Zambezi, I.1900, H. Baum 634 (E).  
*Pandiacia heudelotii* (Moq.) B.D. Jacks.: Мали, Бамако, VIII.1967, H.H. Каден 345 (MW);  
*Pleuropetalum pleiogynum* (Kuntze) Standl.: Costa Rica, Puntarenas, III.2000, R. Aguilar 6105 (G);  
*Pleuropterantha revoilii* Franch.: Somalia, Gardo, XII.1969, J.I. Lavranos 7235 (E);  
*Polycnemum arvense* L.: 1) [Армения] Ashtarak, Aragac, X.1974, V. Vašak (B); 2) г. Белгород, VIII.2011, А. Сухоруков, М. Кушунина (MW);  
*Pseudoplantago friesii* Suess.: Argentina, Dept. Eldorado, Posadas to Iguazu, II.1992, T.M. Pedersen 15792 (G-44456);  
*Ptilotus fusiformis* (R.Br.) F.Muell.: Australia, Queensland, Venture Creek Crossing, IV.2009, K.R. McDonald 8382 (PE-01873790);  
*P. obovatus* (Gaudich.) F. Muell.: W Australia, Morawa, X.2001, R.K. Brummit, B.R. Maslin 20533 (K);  
*Pupalia lappacea* (L.) Juss.: Indonesia, Bali, II.2009, V.D. Bochkin, N.A. Bokal (MHA);  
*Quaternella confusa* Pedersen: [Brazil], Mato Grosso do Sul, V.2002, G. Hatschbach et al. 73312 (G);  
*Saltia papposa* (Forssk.) Moq.: S Yemen, Aden, VIII.1987, L. Boulos et al. 16548 (K);  
*Sericocotopsis pallida* Schinz: Ethiopia, Gamu-Gofa region, I.1998, I. Friis & al. (K);  
*Sericostachys scandens* Gilg et Lopr.: Equatorial Guinea, Bioco, XI.1986, J.F. Casas (PE-00160239);  
*Tidestromia oblongifolia* (S. Watson) Standl.: USA, California, Inyo co., XII.1933, L.S. Rose 33425 (K);
- Asteropeiaceae**  
*Asteropeia densiflora* Baker: Madagascar, Ambatomainity, I.1912, H. Perrier 10143 (BM);  
*A. multiflora* Thou.: Madagascar, Toamasina, VI.2009, S.H.J.V. Rapanarivo & al. (K-000664155);
- Basellaceae**  
*Anredera brachystachya* (Moq.) Govaerts: cultivated in Greenhouse (LE);  
*A. cordifolia* (Ten.) Steenis: USA, Iowa, Montezuma, XI.1961, F.R. Brounell sub *Boussingaultia gracilis* (LE);  
*A. scandens* (L.) Sm.: Mexico, Morelos state, X.1902, C.G. Pringle 11151 (E);  
*Basella alba* L. s.l.: 1) ex herb. Fischer, IX.1826 (LE), sub *B. ramosa*; 2) St.-Petersburg Bot. Garden, in cultivation, 1841 (LE); 3) Nepal, Mahakali Zone, Kanchapur distr., XII.1966, D.H. Nicolson 2848 sub *B. rubra* (LE);  
*B. paniculata* Volkens: Kenya, Nairobi, [без даты] B.R. Adams 59 (K);  
*Tournonia hookeriana* Moq.: [Ecuador] Prov. Tungurahua, Cordillera de Llanganates, XI.1939, E. Asplund 9755 (G);  
*Ullucus tuberosus* Caldas: Bolivia, Incachaca, VIII.1950, W.M.A. Brooke 6777 (BM);
- Caryophyllaceae + Corrigiolaceae**  
*Acanthophyllum borszczowii* Litv.: Казахстан, Карсакапайский р-н, Кара-куль, VIII.1929, С. Липшиц 757 (MW);  
*A. coloratum* Schischk.: Киргизия, Ошская обл., р. Тар, VII.1981, Пименов и др. 567 (MW);  
*A. paniculatum* Regel et Herder: Казахстан, Западный Тянь-Шань, Узун-Ахматский хребет, VIII.1960, Богибаева 5590 (MW);  
*Achyronychia cooperi* A. Gray: USA, California, San Quentin [Quintin] Bay, I.1889, E. Palmer 672 (LE);  
*Cometes abyssinica* R.Br.: Yemen, Southern Jol, IV.1974, S.A. Risopoulos 54 (BM);  
*Corrigiola africana* (Turrill) Ikonn.: Abyssinia, 1844, [W.] Schimper 1876 (LE);  
*C. andina* Planch. et Triana: Mexico, 1876, J.G. Schaffner (LE);  
*C. capensis* Willd.: S Africa, Natal, New Hanover distr., XII.1970, K.D. Gordon-Grey 6298 sub *C. littoralis* (E);  
*C. littoralis* L.: England, S Devon, Slapton, X.2002, S. Kovalsky, J. Boardman (MW);  
*C. telephifolia* Pourr.: Italia, Sardinia, Gallura, IV.1904, A. Vaccari 790 (MW);  
*Drymaria cordata* (L.) Roem. et Schult.: Nepal, Nagarkot, XI.2005, A. Sukhorukov (MW);  
*Drypis spinosa* L.: Greece, Epirus, VII.1937, E.K. Balls, W.B. Gourlay (E);  
*Eremogone micradenia* (P.A. Smirn.) Ikonn.: Воронежская обл., Бобровский р-н, VII.1987, Е. Бабаева (MW);  
*Gymnocarpos decandrus* Forssk.: Saudi Arabia, Riyadh, III.1973, S.A. Chaudhary (E);  
*G. przewalskii* Maxim.: Xinjiang, Qitai, 18.7.1979, аноним 79-413 (XJBI-00079291);  
*Herniaria glabra* L.: Казахстан, Алма-атинская обл., пос. Рудничный, VIII.2008, А. Сухоруков (MW);  
*H. hirsuta* L.: 1) France, Champchevrier, VII.1847, Blanchet (MW); 2) Israel, Kefar Adummim, IV.2013, A. Sukhorukov (MW). — Оба образца по ряду признаков (строению чашечки, выростам перикарпия) неравноценны;  
*H. olymptica* J.Gay: Турция, Бурса, Улудаг, VIII.1996, Пименов, Клюков 375 (MW);

- Honckenya peploides* (L.) Ehrh.: Мурманская обл., Пояконда, VIII.1993, А. Нотов и др. (MW);  
*Illecebrum verticillatum* L.: Denmark, Fliskov, VIII.1976, S. Jepponsen & B. Lojtnant 707 (MW);  
*Minuartia caucasica* Mattf.: Дагестан, Кала-аул, VI.1931, Н. Самсель (MW);  
*M. hamata* Mattf.: [Грузия] Ботанический сад г. Тбилиси, 1939 г., leg. Н.Н. Каден (карпологическая коллекция каф. высших растений МГУ, № 1837);  
*Ortega hispanica* L.: Portugal, Póvoa e Meadas, VI.1908, G. Sampaio (LE);  
*Paronychia amani* Chaudhri: Turkey, Bursa [prov.], Uludag, VIII.1996, М. Pimenov, Е. Klukov 382 (MW);  
*P. arabica* DC.: Алжир, Челлала, VI.1968, В.П. Бочанцев 346 (LE);  
*P. argentea* Lam.: Israel, V.2010, А. Sukhorukov (спиртовой материал);  
*P. capitata* (L.) Lam.: Greece, Saronic Island, IX.2010, А. Seregin 1146 (MW);  
*P. chionaea* Boiss.: Турция, Ичель, VIII.1996, В.Н. Павлов и др. 204 (MW);  
*P. chlorothyrsa* Murb.: Saudi Arabia, III.1990, J.S. Collenette 7358 (E);  
*P. kurdica* Boiss.: Нагорный Карабах, Степанакерт, VIII.1930, И. и А. Щукины (MW);  
*Pollichia campestris* Soland.: Abyssinien, VII.-IX.1872, J.M. Hildebrandt 654 (LE);  
*Pteranthus dichotomus* Forssk.: Israel, road from Be'er Sheva to Eilat, V.2013, А. Danin, А. Sukhorukov (MW);  
*Saponaria ocymoides* L.: Switzerland, canton of Valais, VII.1874, anonym (E);  
*Schiedea globosa* H. Mann: USA, Hawaii, II.1952, O. Degener 21964 sub *S. remyi* (G);  
*Scleranthus neglectus* Rochel ex Baumg.: Болгария, Стара Планина, VIII.2005, А. Серегин, М. Бочарников 578 sub *S. perennis* subsp. *marginatus* (MW);  
*S. perennis* L.: Тамбовская обл., дорога Тамбов–Расказово, VII.2009, А. Сухоруков (MW);  
*S. polycarpus* DC.: Азербайджан, Ленкорань, III.1915, В.Л. Пастухов (MW);  
*S. uncinatus* Schur.: [Украина] Закарпатская обл., Воловецкий р-н, VIII.1953, Дементьева и др. (MW);  
*Spergula arvensis* L.: Тверская обл., Каменка, VIII.1936, Н. Соколова (MW) sub *S. maxima*;  
*Spergularia salina* J. Presl et C. Presl: Тамбовская обл., Кирсанов, VIII.1995, А. Сухоруков (MW);  
*Stellaria monosperma* Buch.-Ham. ex D. Don: 1) India, Rampur, X.1938, K. Ram 2230 (E); 2) Japan, Shimotsuke prov., Tochigi pref., IX.1981, М. Furuse (PE-01104627 sub *var. japonica*);  
*Telephium imperati* L.: Марокко, El-Ksiba, VII.1997, S.L. Jury 17536 (BM-000559634);  
*T. oligospermum* Steud.: Армения, Эчмиадзинский у., VII.1928, И. и А. Щукины (MW);  
*T. orientale* Boiss.: Caucasus, Georgia, VII.1871, Sitovsky (MW);
- Didiereaceae**  
*Alluaudia ascendens* (Drake) Drake: Madagascar, Toliara [Tulear], XI.1991, S.T. Malcomber 1111 (LE);  
*A. comosa* Drake: Madagascar, Tulear, XI.2002, R. Ranaivojaona 516 (K);  
*Calyptrotheca taitensis* (Pax et Vatke) Brenan: Tanzania, Dodoma distr., S. Bidgood & al. 6325 (K);  
*Ceraria longipedunculata* Merxm. Et Podlech: S Africa, Swaziland, Kaokoveld, VII.1976, Leistner et al. 2419 (K);  
*C. namaquensis* Pearson et Stephens: SW Africa, VII.1937, Verdoorn & Dyer 1807 (K);  
*Decarya madagascariensis* Choux: Madagascar, Amboasar, II.1967, L. Bernardl 11554 (E);
- Limeaceae**  
*Limeum indicum* Stocks ex T. Anderson: Oman, Seel, V.1982, K.S. Price 165 (E);
- Lophiocarpaceae**  
*Lophiocarpus burchellii* Hook. f.: SW Africa [Namibia], distr. Gobabis, II.1955, B. Winter 2468 (K);  
*L. dinteri* Engl.: SW Africa [Namibia], Karibib, I.1934, Dinter (BM);  
*L. latifolius* Nowicke: Mozambique, Gaza, II.1959, A.G. Barbosa & F. de Lemos 8389 (K);  
*L. polystachyus* Turcz.: SW Africa, Us Rivier, V.1972, W. Giess & M. Müller 12028 (H-1113437);  
*L. tenuissimus* Hook. f.: 1) South Africa, Transvaal, Pretoria, Wonderboom, III.1954, I.B. Pole-Evans (H-1738443);  
2) South Africa, Transvaal [Vhembe District], Soutpansberg, V.1984, K. Balkwill 1639 (E).  
*Corbichonia decumbens* (Forssk.) Exell: Saudi Arabia, Wadi Kharar, II.1980, J.S. Collenette 1902 (E);  
*C. rubriviolacea* (Friedrich) C. Jeffrey: Namibia, distr. Swakopmund, IV.2006, H. Kolberg & al. 34620 (K);
- Macarthuriaaceae**  
*Macarthuria australis* Hügel ex Endl.: 1) Australia, ad fl. Cygnorum, VI.1899, J. Drummond 1671 (LE); 2) Australia, [surroundings of Perth] Bayswater, XI.1900, A. Morrison (BM);  
*M. neocambrica* F. Muell.: Australia, New South Wales, V.1909, J.H. Maiden (LE);
- Microteaceae**  
*Microtea debilis* Sw.: Trinitatis [Trinidad & Tobago], anonym 134 (LE);  
*M. maypurensis* G. Don: Peru, [anno] 1854, W. Lechler 2288 (LE);  
*M. paniculata* Moq.: Paraguay, [prov. Cordillera] Coros de Tobati, I.1903, K. Fiebrig 677 (BM);  
*M. portoricensis* Urb.: Puerto Rico, Cabo Rojo, I.1885, I. Urban 717 (LE);
- Molluginaceae**  
*Adenogramma littoralis* Adamson: S Africa, IX.1897, Schlechter 11383 (BM);

- A. rigida* Sond.: S Africa, Cap, II.1896, Schlechter 7971 (E);  
*Glinus oppositifolius* (L.) A. DC.: India, Mysore state, Hassan distr., IX.1971, K.N. Gandhi (E);
- Nyctaginaceae**  
*Abronia latifolia* Eschscholtz: USA, Oregon, VII.1959, R.L. Taylor, G. Staudt 4254 (MW);  
*Acleisanthes chenopodioides* (A. Gray) R.A. Levin: 1) Mexico, Dona Ana co., VIII.1897, E.O. Wooton 408 sub *Selinocarpus chenopodioides* (E); 2) Mexico, Chihuahua, IX.1902, C.G. Pringle 11143 sub *Ammocodon chenopodioides* (K);  
*Allionia choisyi* Standl.: Mexico, Charcos, VIII.1934, C.L. Lundell 5124, sub *A. glabra* (K);  
*A. incarnata* L.: USA, Nevada, V.1905, L.N. Goodding 2255 (E);  
*Andradea floribunda* Alemão: 1) Brasil, Rio de Janeiro, IV.1998, B. Longo et al. 342776 (K); 2) Brasil, Rio de Janeiro, VI.2000, C. Farney, J.C. Gomes 4087 (K);  
*Boerhavia diffusa* L.: E Nepal, Itahari, III.2012, A. Sukhorukov (MW);  
*B. erecta* L.: Мали, Бамако, IX.1967, Н.Н. Каден 442 (MW); 2) Jamaica, Cornwall, XII.2001, M.F. Gardner, S.G. Knees 6363 (E-00131640);  
*B. palmeri* S. Wats.: USA, California, San Diego, [без даты] J.S. Brandegeе (E);  
*Boldoa purpurascens* (Cav. ex Lag.: Cuba, Havana, I.1905, A.H. Curtiss 585 sub *Cryptocarpus globosus* (E);  
*Bougainvillea campanulata* Heimerl: Bolivia, dept. Santa Cruz, prov. Cordillera, XI.2000, M. Nee 51257 (K);  
*B. glabra* Choisy: Nepal, Godawari Botanical Garden, IX.2011, A. Sukhorukov (только спиртовой материал; перикарпий хорошо развит, семени нет);  
*B. praecox* Griseb.: Bolivia, dept. Santa Cruz, prov. Cordillera, IX.1985, Michel et al. 380 (K);  
*Colignonia scandens* Benth.: Ecuador, Loja Prov., VI.1996, G.P. Lewis & B. Merino (E-00196158);  
*Commicarpus arabicus* Meikle: Yemen, Wadi Dahr, XI.1982, R.A. King 52 (E);  
*C. boissieri* (Heimerl) Cufod.: Oman, X.1983, R.V. Lawton 2486 (E);  
*C. plumbagineus* (Cav.) Standl.: Saudi Arabia, Zaymah, II.1980, J.S. Collenette 1750 (E);  
*C. sinuatus* Meikle: Yemen, [San'a' Governorate] Ar Rawdah, XI.1982, R.A. King 323 (E);  
*Cryptocarpus pyriformis* Kunth: Ecuador, prov. El Oro, VI.1943, E.L. Little 6597 (K);  
*Cyphomeris gypsophiloides* (M. Martnes et Galeotti) Standl.: Mexico, Coahuila state, 1898, E. Palmer (K);  
*Guapira discolor* (Spreng.) Little: Cuba, VI.1941, R.A. Howard 4960 sub *Torrubia discolor* (LE);  
*G. graciliflora* (Mart. ex J.A. Schmidt) Lundell: Brazil, Escola Fazendaria, X.1976, J.A. Ratter & al. 3757 (E);  
*G. obtusata* (Jacq.) Little: Brazil, Bahia, I.1998, B. Stannard & R.F. Queiroz (E-00310854);  
*G. opposita* (Vell.) Reitz: Brazil, Prov. Parana, Mun. Arapoti, XII.1990, G. Hatschbach, J.M. Silva 54883 (E-00304715);  
*G. psammophila* (Mart. ex J.A. Schmidt) Angely: Brazil, State of Mato Grosso, XI.1993, J.A. Ratter & al. 7015 (E);  
*Mirabilis albida* Heimerl: USA, Manitou, VIII.1901, F.E. & E.S. Clements 36 sub *Allionia hirsuta* (E);  
*M. alipes* (S. Watson) Pilz: USA, Nevada, VI.1913, P.B. Kennedy 1989 sub *Hermidium alipes* (E);  
*M. himalaica* (Edgew.) Heimerl: West Nepal, Jumla vill., X.2010, A. Sukhorukov 462 (MW);  
*M. laevis* (Benth.) Curran: USA, South California, IX.1908, R. Abrams, E.A. McGregor sub *M. aspera* (E);  
*M. nyctagineus* Michx. (*Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet): Белгородская обл., Белгородский р-н, VIII.2011, А. Сухоруков, М. Кушунина (MW);  
*M. odorata* L.: Haiti [без даты], leg. Jäger 235 sub *M. dichotoma* (LE);  
*M. prostrata* (Ruiz et Pav.) Heimerl: USA, Texas, IX.1917, A. Ruth 1336 sub *Allionia bracteosa* (E);  
*Neea psychotrioides* Donn. Sm.: [Belize] Cayo distr., VII.1970, D.L. Spellman & W.W. Newey 1716 (E);  
*N. spruceana* Heimerl: Brazil, Caveira Indio, II.1976, J.A. Ratter & al. 3959 (E);  
*Phaeoptilum spinosum* Radlk.: South Africa, I.1906, Dinter 250 (E);  
*Pisonia aculeata* L.: 1) India, Madras, Wight (E); 2) China, Kwangtung, VII.1981, Zhang 59176 (PE-0917862); 3) Куба, пров. Сантьяго, IV.1982, Л. и А. Еленевские (MW);  
*Pisonia umbellifera* (J.R. Forst. et G. Forst.) Seem.: Taiwan, Pingtung co., IX.1984, Y. Tateishi et al. 18417 (MHA);  
*Pisoniella glabrata* Standl.: Mexico, X.1861, M. Bourgeou sub *Pisonia hirtella* (LE);  
*Reichenbachia hirsuta* Spreng.: Paraguay, 1880-1890, T. Morong 169 (K);  
*Salpianthus aequalis* Standl.: Mexico, Monte de Charnaco, III.1898, E. Langlassé (G);
- Petiveriaceae**  
*Petiveria alliacea* L.: Costa Rica, Puntarenas, X.1987, M. Grayum, R. Wagner 8392 (BM);
- Physenaceae**  
*Physena madagascariensis* Thou. ex Tul.: Madagascar, Amber Mountain, III.1880, J.M. Hildebrandt (LE);  
*P. sessiliflora* Tul.: Madagascar, Toliara [Tulear], XI.2004, L.J. Razafitsalama 683 (K);
- Portulacaceae**  
*Rumic astrum chamaecladum* (Diels) Ulbr.: Australia, Talyuberlup Peak, X.1983, A.S. George 16288 (B);
- Rhabdodendraceae**  
*Rhabdodendron amazonicum* (Spruce ex Benth.) Huber: Brazil, Pará, VI.1910, A. Duck (BM);



**Rivinaceae + Seguieriaceae**

*Gallesia gorazema* Moq.: Brasil, Rio Macauhan, VIII.1933, B.A. Krukoff 5405 (LE);

*Hillieria latifolia* H. Walter: [Democratic Republic of] Congo, Bonsole, X.1957, Evrard 2708 (E);

*Rivina brasiliensis* Nocca: материал выращивался автором в закрытом грунте, плоды взяты из филиала Ботанического сада МГУ, г. Москва;

*R. purpurascens* Schrad.: [без страны и локалитета] leg. Meyer (LE);

*Schindleria racemosa* H. Walter: Bolivia, Los Yungas, 1890, M. Bang (LE);

*Seguieria aculeata* Jacq.: Bolivia, prov. de Andrés Ibáñez, Dept. Santa Cruz, VII.1967, M. Nee 35261 (LE);

*Trichostigma octandrum* (L.) H. Walter: Ecuador, Pastaza [prov.], II.1990, V. Zak, S. Espinoza 5078 A (E-00066333);

**Sarcobataceae**

*Sarcobatus baileyi* Coville: 1) USA, California, [anno] 1875, J.G. Lemmon (LE); 2) USA, Nevada, Esmeralda co., VI.1986, J.D. Morefield 3943 (LE);

*S. vermiculatus* (Hook.) Torr.: USA, Nevada, Cave Creek, VIII.1908, A.A. Heller 9473 (E);

**Simmondsiaceae**

*Simmondsia chinensis* C.K. Schneid.: Israel, near Be'er Sheva, plantations, V.2013, A. Sukhorukov (спиртовой материал);

**Stegnospermataceae**

*Stegnosperma cubense* A. Rich.: Mexico, Sinaloa, XII.1957, R. Alava, S. Cook 1554 (E);

*S. halimifolium* Benth.: Mexico, Bahia de Los Angeles, II.1963, J. Henrickson 32767 (E);

**Polygonids**

**Plumbaginaceae**

*Limonium donetzicum* Klokov: Волгоградская обл., X.2002, А. Сухоруков (MW);

**Polygonaceae**

*Polygonum aviculare* L.: Москва, МГУ, IX.2013, А. Сухоруков (только свежий материал);

## Терминология

Карпологическая терминология, использованная в настоящей работе, дана в соответствии с монографией Э. Веркер (Werker, 1997). Деление суши на флористические царства и провинции, если это оказывается важным с точки зрения хорологии, цитируется по А.Л. Тахтаджяну (1978).

## Приготовление материала

Многие изученные в работе виды собраны автором в природе с одновременным заложением в гербарий и фиксацией карпологического материала в 70%-ный раствор этилового спирта. Для выявления гетерокарпии и гетероспермии материал (в средней полосе европейской части России) собирали летом, когда образуются первые плоды (VII), и затем осенью (IX–X); при этом плоды для сравнения анатомической структуры перикарпия и спермодермы отбирали с учетом их пространственного положения в парциальном соцветии (циме). Поперечные анатомические срезы делали от руки или, в редких случаях, на микротоме. Окрасивание срезов проводилось с использованием разных веществ, чаще всего с применением одноступенчатой реакции и последующей заливки срезов в чистый глицерин. Основным красителем служил толуидин синий (1%-ный водный раствор) как препарат оттеночной гистологической колоризации. Также использовали селективные красители: спиртовой раствор Судана III для выявления жироподобных веществ и йод в водном растворе йодида калия как реактив на крахмал. Для выявления одревесневших тканей проводили двухступенчатую реакцию с использованием флороглюцина и 3%-ного водного раствора соляной кислоты.

Ультраскульптура поверхности перикарпия и спермодермы, а также других частей растения, важных для сравнения критических таксонов (например, околоцветник или иные фоллиарные структуры, охватывающие плод), изучена на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) марки JSM-6380 (JEOL Ltd., Japan) при напряжении 15 кВ, с предварительным

вакуумным напылением благородными металлами. Для части материала, в особенности для твердых поверхностей, например, семенной кожуры, специальная обработка перед напылением не требовалась. Материал, содержащий в поверхностных слоях мягкие ткани и клетки, например, папиллы на поверхности перикарпия или иные трихомы, проводили через серию водных растворов этилового спирта возрастающей концентрации (80%-ный раствор с временем выдержки 5–6 часов, трехступенчатой обработки растворами 96%-ного этилового спирта с временем выдержки по 1–2 часа), далее в смесях этиловый спирт–ацетон в соотношениях 2:1 (6–8 часов выдержки), 1:2 (3–4 часа) и в чистом ацетоне (2–3 ступени выдержки по 1 часу каждая). После серийной обработки материал проходил стадию лиофильной сушки в критической точке, с последующим его помещением на специальные столики для СЭМ с использованием двустороннего скотча для надежной фиксации. Высушенный материал обычно сразу подвергался напылению благородными металлами с целью сохранения восстановленных мягких тканей; хорошая долговременная сохранность высушенного материала (минимум на 3–4 дня) перед напылением обеспечивалась содержанием в закрытой пробирке с силикагелем.

Кроме обработанного материала, в ряде случаев для сравнения использовался сухой (необработанный) материал.

### **Материал для филогенетических реконструкций**

Материал, собранный автором, использовался для построения филогенетических деревьев ряда представителей *Chenopodioideae* (Kadereit et al., 2010; Sukhorukov et al., 2013; Kadereit et al., in prep.), а также *Salsoloideae* (Kadereit et al., in prep.). В общей сложности для молекулярно-филогенетического анализа автором предоставлены листья и стебли (у видов с редуцированными листьями) 50 образцов, относящихся к 30 видам из родов *Chenopodium*, *Atriplex*, *Oxybasis*, *Chenopodiastrum* (все — *Chenopodioideae*), *Salsola* s.l., *Anabasis*, *Hammada* (*Salsoloideae*). Для сохранения ДНК применяли быструю сушку образцов в индикаторном силикагеле, реже использовался материал, взятый с хорошо высушенного гербарного материала. Часть секвенсов взята из GenBank (open access).

Для построения филогенетических деревьев в пределах всего порядка *Caryophyllales* методом Maximum Likelihood использована комбинированная матрица по обоим маркерам *rbcl* and *matK*, что позволило сделать наиболее полную выборку по сравниваемым таксонам. В качестве внешней группы взяты виды произвольных родов (*Limonium*, *Polygonum*, *Drosera*). Для описания реконструкций ряда признаков на полученных филогенетических деревьях названия клад даны согласно работам Cuénoud et al. (2002) и Brockington et al. (2009). В особенности это касается двух крупных клад Earlier Diverging clade и Globular Inclusion clade. Вместе с тем, Earlier Diverging clade понимается в данной работе как клада, содержащая только базальные представители порядка, а клада *Achatocarpaceae-Amaranthaceae-Chenopodiaceae* + *Caryophyllaceae+Corrigiolaceae* (AAC + CC) признается нами как третья хорошо очерченная клада, сестринская по отношению к Globular Inclusion clade (Sukhorukov et al., submitted). Полученные деревья использовали для построений реконструкций признаков в односемянных типах плодов при помощи пакета программ Mesquite (<http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html>).

## КАРПОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE*

### Подсемейство *Chenopodioideae*

Подсемейство *Chenopodioideae* — самое крупное в семействе *Chenopodiaceae*, с типовым родом *Chenopodium*. Оно насчитывает, по данным автора, не менее 550 видов, распространенных по всей Земле. Среди представителей *Chenopodioideae* много терофитов и полукустарничков, однако в южном полушарии встречаются и кустарники. Травянистые многолетники и небольшие деревья редки и, по-видимому, встречаются только в трибе *Chenopodieae*. Многие виды, особенно из крупных родов *Atriplex* и *Chenopodium*, играют существенную роль в сложении разнообразных растительных сообществ, преимущественно в аридных экосистемах южного полушария. В Евразии, особенно в опустыненных степях и северных пустынях, преобладают однолетние виды. Наиболее крупные роды — *Atriplex* и *Chenopodium*; при этом первый род является ведущим по числу представителей (не менее 260 видов). Состав этого подсемейства в целом хорошо очерчен. К числу признаков, используемых в его диагностике, относят плоские и чаще черешковые листья; цветки, собранные в так называемые клубочки (цимозные соцветия с почти незаметными цветоножками); семена с обильным периспермом и кольцевым зародышем. Тем не менее некоторые таксоны могут отличаться по одному из первых двух признаков. Так, эндемик островов архипелага Десвентурадас (Тихий океан, примерно в 850 км от побережья Чили) *Chenopodium sancti-ambrosii* резко выделяется наличием узких вальковатых листьев, а у ряда представителей трибы *Dysphanieae* закладываются одиночные терминальные цветки.

Вместе с тем филогения *Chenopodioideae* претерпела за последние годы существенные изменения. Согласно новейшим исследованиям, подсемейство распадается на 4 клады, рассматриваемые в ранге трибы: *Chenopodieae* (incl. *Atripliceae*), *Anserineae* (*Spinacieae*), *Dysphanieae* и *Axyrideae* (Kadereit et al., 2010; Fuentes-Bazan et al., 2012 a, b). При этом некогда объемный род *Chenopodium* оказался полифилетичным, а его представителей включают в состав сразу трех клад (за исключением *Axyrideae*). Такие изменения не могут не сказаться на интересе к этому сборному роду с карпологических позиций. Поэтому изучение строения плода и семени в *Chenopodium* s.l. затрагивает большинство крупных филогенетических линий всего подсемейства и служит важнейшей основой для воссоздания эволюционных событий, произошедших в структуре плода и семени *Chenopodioideae*.

### Род *Chenopodium* s.l.

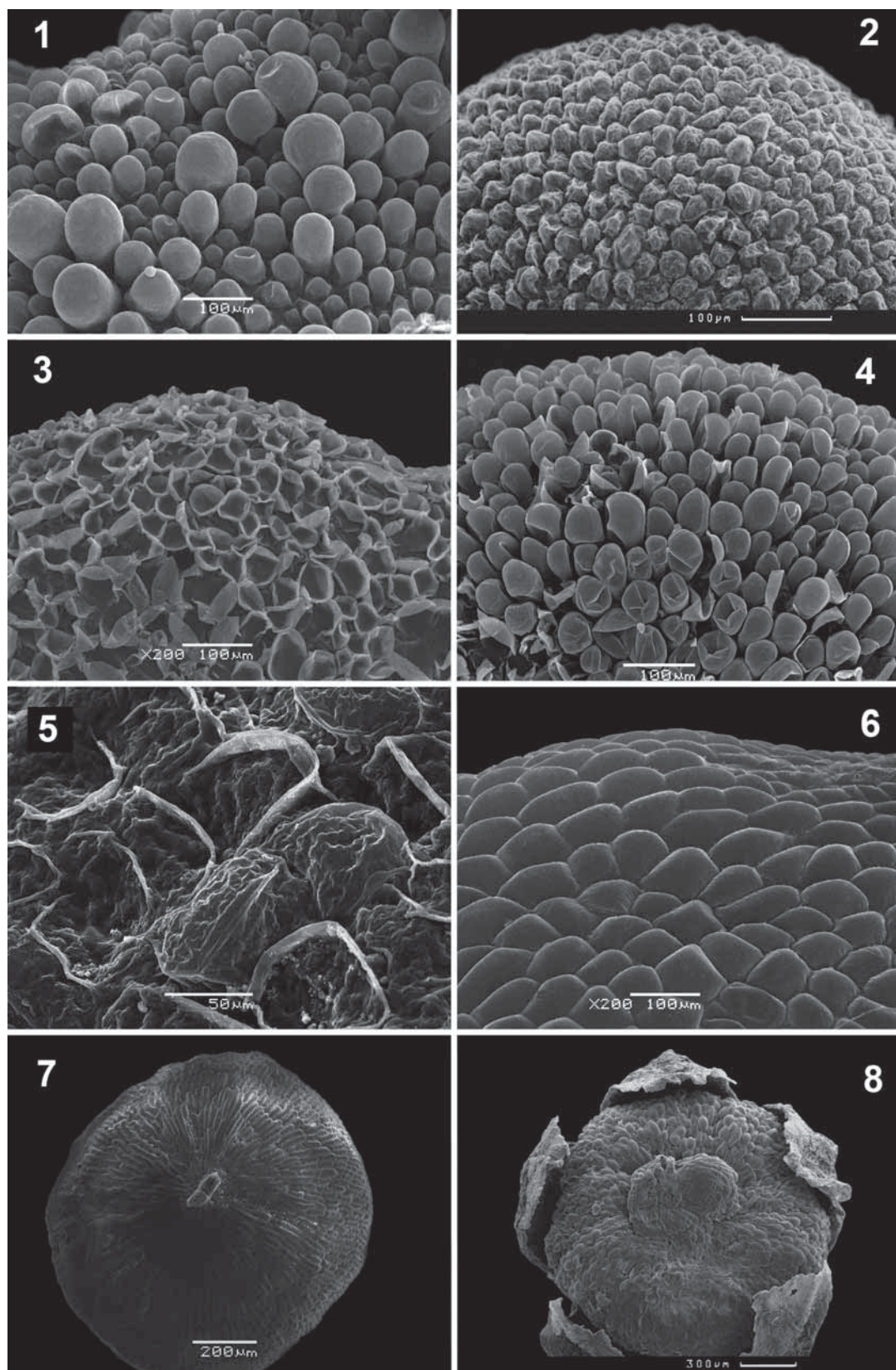
Род *Chenopodium* L. до последнего десятилетия содержал не менее 250 однолетних или многолетних видов, распространенных на всех материках. Таксономически род является одним из самых сложных в кладе *Chenopodiaceae*, и его объем до недавнего времени не был точно установлен. В XVIII–XIX в. было описано большое число морфологически близких родов, среди которых *Blitum* (Linnaeus, 1753), *Morocarpus* (Moench, 1794), *Dysphania* (Brown, 1810), *Anserina* (Dumortier, 1827), *Agathophytum* (Moquin-Tandon, 1834), *Oxybasis* (Karelin, Kirilov, 1841) и другие таксоны (полный список этих родов приведен в работе Scott, 1978 a). Родовой статус некоторых из них признавали в ранних сводках (например, Moquin-Tandon, 1840; Koch, 1849; Fenzl, 1851; Karsten, 1895), однако их объем оценивали неоднозначно. Так, первоначально род *Blitum* состоял всего из 2 видов (Linnaeus, 1753), однако к началу XX века их число увеличилось почти до 30 (!). В XX столетии род *Chenopodium* чаще рассматривали в широком



смысле (Aellen, 1929; 1930; Hiitonen, 1933; Ильин, 1936 б; Ворошилов, 1942), иногда присоединяя к нему даже хорошо обособленные роды *Atriplex* (Krause, 1901) или *Cycloloma* (Ascherson, Graebner, 1919). Scott (1978 a) в последней систематической сводке по *Chenopodium* и его сегрегатам, основанной на данных морфологии, считал самостоятельными родами *Dysphania* (только австралийские представители с железистыми волосками) и *Blitum* s.str., но некоторые другие роды (*Teloxys*, *Scleroblitum*, *Roubieva*) включал в состав *Chenopodium*. Вместе с тем, мари из Америки, Африки и Евразии, имеющие железистые волоски и железки, он рассматривал в качестве нового подрода *Chenopodium* subgen. *Ambrosia*. Согласно молекулярным данным (Kadereit et al., 2003), все мари с железистыми волосками и железками образуют отдельную кладу с типовым и широко распространенным родом *Dysphania*, который до сих пор пополняется новыми видами (Verloove et Lambinon, 2006; Shepherd, Wilson, 2008; Mosyakin, Clemants, 2008; Stace, 2009; Sukhorukov, 2012; Uotila, 2013). В эту кладу, имеющую ранг трибы (*Dysphanieae* Pax), также входят роды *Teloxys* (1 вид в умеренной Азии), североамериканские *Cycloloma* и *Suckleya* (Kadereit et al., 2010; Fuentes-Bazan et al., 2012a). Самые последние исследования свидетельствуют о том, что род *Chenopodium* в традиционном понимании (даже без рода *Dysphania*) распадается на две крупные клады далекого систематического положения (Fuentes-Bazan et al., 2012 b): его представители оказываются в составе трибы *Chenopodieae* sensu novo (ошибочно названной в последней работе как *Atripliceae*), включающей, в частности, роды *Chenopodium* s.str., *Oxybasis*, *Lipandra* и *Chenopodiastrum*, и трибы *Anserineae* (род *Blitum*). Некоторые морфологические признаки (число листочков околоцветника, их консистенция, число тычинок) поддерживают данное деление. Тем не менее, сравнения карпологических признаков в роде *Chenopodium* s.l. в глобальном масштабе до сих пор не проводилось, а существующие знания по дифференциации покровов плода и семени остаются фрагментарными и требующими существенной коррекции. Анатомические признаки строения плода и семени никогда не привлекались к числу признаков, имеющих значение для систематики и таксономии этой сложной группы семейства.

#### Общие признаки в строении плодов и семян

Все исследованные представители рода *Chenopodium* s.l. характеризуются одинаковой топографией покровов перикарпия и спермодермы. *Перикарпий* пленчатый, состоит из 1 или нескольких, реже многих слоев *недифференцированных на топографические зоны* паренхимных клеток. Чаще всего они бесцветны. В ряде таксонов *Chenopodium* s.str. (*C. strictum*, *C. vulvaria* и др.) и в *Oxybasis urbica* содержимое (иногда и клеточные оболочки) окрашены в коричневый цвет, но биохимическая природа красящих веществ пока не установлена. Толщина всего перикарпия у большинства видов до 40–60 мкм, но у многих таксонов она может существенно варьировать вследствие наличия одноклеточных папилл высотой до 100–120 мкм во внешнем (или единственном) слое околоплодника. Такие папиллы обычны у видов *Chenopodium* s.str. (Илл. 5.1, 5.2). Ко времени полного созревания плода они лопаются на поверхности перикарпия или теряют тургор, превращаясь в кратеровидные образования, поэтому сухие плоды могут иметь иную ультраскульптуру по сравнению с размоченными (в том числе проведенными в серии растворов с последующей лиофильной сушкой) или свежими плодами (Илл. 5.3, 5.4). Друзы кристаллов встречаются относительно редко и откладываются в клетках субэпидермальных слоев. Только у представителей *Chenopodiastrum* из группы *C. hybridum* (*C. badachschanicum*, *C. hybridum*, *C. simplex* и *C. fasciculosum*) мелкопапиллезные выросты, присутствующие на поверхности перикарпия незрелых плодов (Илл. 5.5), быстро лопаются без восстановления тургора, образуя ячеистую скульптуру. Поэтому такая ретикулярная орнаментация перикарпия вторична, зависит от зрелости и состояния плодов и, таким образом, не отражает первичное состояние рельефа его поверхности, в особенности в *Chenopodium* s.str. или *Chenopodiastrum*.



Илл. 5. 1 – папиллы на поверхности перикарпия *Chenopodium giganteum* (200x); 2 – папиллы на поверхности плода *Chenopodium nevadense* (250x); 3 – невосстановленные папиллы на поверхности сухого перикарпия *Oxybasis urbica* (200x); 4 – восстановленные папиллы на поверхности перикарпия *O. urbica* после стандартной обработки (200x); 5 – мелкие папиллы на поверхности перикарпия *Chenopodiastrum hybridum* (500x); 6 – мамиллярная структура перикарпия *Blitum californicum* (200x); 7 – струйчатая поверхность перикарпия *Oxybasis glauca*; 8 – плод *Chenopodium nesodendron*, заключенный в околоцветник. На верхушке плода заметно утолщение перикарпия. Фотографии изначально опубликованы в статье Sukhorukov, Zhang (2013).



Таксоны ранее признававшегося подрода *Chenopodium* subgen. *Blitum*, в настоящее время относимые к роду *Blitum* (например, *B. virgatum*, *B. capitatum*, *B. bonus-henricus*, *B. californicum*) и *Oxybasis* (*O. chenopodioides*, *O. glauca*, *O. rubra*), а также *Lipandra polysperma* не имеют папилл и образуют мамиллятный, сетчатый или струйчатый рельеф перикарпия (Илл. 5.6, 5.7). Наиболее тонкий перикарпий — всего 5–20 (25) мкм, состоящий из 1 или 2 равных слоев, обнаружен в роде *Blitum* (*B. capitatum*, *B. virgatum*, *B. petiolare* и *B. litvinovii*). Напротив, многослойный и относительно толстый перикарпий найден у нескольких представителей из разных клад *Chenopodium* s.l. В частности, плод *Oxybasis macrosperma* характеризуется многослойным и неравным по толщине перикарпием (от 50 до 130 мкм). Мощный (хотя бы в маргинальной части плода), состоящий из 5–12 слоев совокупной толщиной более 100 мкм и формирующий продольные борозды и ребра перикарпий свойственен Хуан-Фернандесской группе *Chenopodium* sect. *Skottsbergia* (*C. nesodendron*, *C. sanctae-clarae*, *C. crusoeanum*). У этих трех видов наибольшая толщина перикарпия (до 600 мкм) достигается вследствие существенного увеличения числа его слоев на верхушке плода близ стилодиев. Такие участки с поверхности кажутся желвачками или наростами (Илл. 5.8).

Самый внутренний слой перикарпия (если имеется) обычно представлен клетками с более толстыми, но неодревесневшими оболочками (Илл. 6.1). Друзы кристаллов оксалата кальция встречаются очень рассеянно (см. также Roth, 1977) и преимущественно во внутренних слоях перикарпия. Во многих таксонах рода *Chenopodium* s.str. (*C. atripliciforme*, *C. nevadense*, *C. pratericola*, европейских рас *C. strictum* и т.д.) найдены обильные зерна крахмала.

По степени прилегания перикарпия к семенной кожуре следует выделить 3 типа плодов:

(1) Перикарпий легко разрывается, обнажая семя. Это часто наблюдается у североамериканских таксонов *Chenopodium* s.str. (*C. atrovirens*, *C. boscianum*, *C. pratericola*, *C. nevadense*, *C. standleyanum*, *C. subglabrum*) и *Oxybasis* (*O. rubra*, *O. glauca*), а также *Chenopodiastrum simplex*. Чаще всего перикарпий или неплотно прилегает к спермодерме, или же имеются большие (до 100–200 мкм) воздухоносные полости между внешним и внутренним(и) слоем (слоями) перикарпия;

(2) Перикарпий отделяется от спермодермы при механических воздействиях, а его разрыв не происходит. Этот тип наиболее распространен среди *Chenopodium* s. str.;

(3) Перикарпий отделяется от спермодермы с трудом, нередко оставляя следы на ее поверхности. Этот тип отмечен почти у всех видов *Chenopodiastrum*, а также у *Blitum* (*B. capitatum*, *B. virgatum*). Редко он встречается у *Chenopodium* s.str. (североамериканский вид *C. pallescens*).

Настоящего сцепления между покровами плода и семени у изученных представителей *Chenopodium* s.l. не происходит.

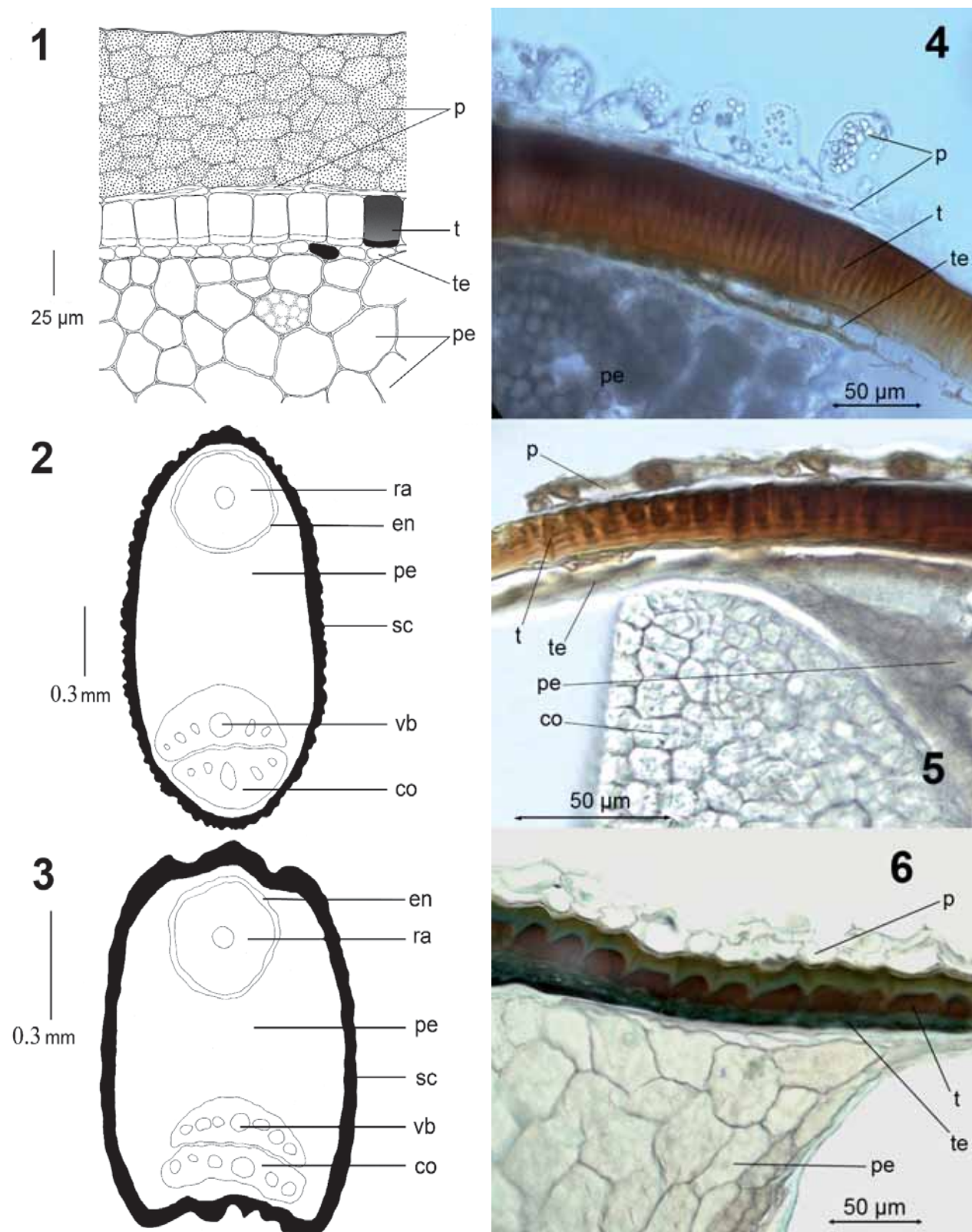
### Очертания семян

Преобладающее число таксонов *Chenopodium* и сегрегатных родов характеризуется семенами, имеющими на поперечных срезах овальные очертания (Илл. 6.2). Соотношение длины (диаметра) семян к их толщине составляет 1.5–2:1. Семена видов *Chenopodium* s.str. и *Chenopodiastrum* (*C. murale*, *C. fasciculosum*, *C. coronopus*) часто имеют экваториальный (медианный) киль. В отношении очертания семян резко выделяются евразийские представители *Blitum* из группы *B. virgatum* (*B. virgatum* s.str., *B. petiolare*, *B. litvinovii*), у которых в маргинальной части семени имеется борозда и два тупых кия (Илл. 6.3). Очертания семени соответствуют очертанию самого плода.

### Цвет семян

Визуально черные семена развиваются у представителей *Chenopodium* s.str., а также *Oxybasis urbica*. Вместе с ними у некоторых видов *Chenopodium* s.str. могут присутствовать светлые (жел-





Илл. 6. Структура плода и семени на поперечных срезах. 1 – *Chenopodium nesodendron*; 2 – общие очертания семени *Blitum californicum* с ячеистой тестой; 3 – то же у *Blitum virgatum*; 4 – поперечный срез плода и семени *Chenopodium album*; 5 – то же у *Oxybasis chenopodioides*; 6 – то же у *Blitum californicum*. Условные обозначения: со – семядоля (cotyledon), ен – эндосперм (endosperm), п – перикарпий (pericarp), sc – семенная кожура (seed coat), t – теста (seedcoat testa); пе – перисперм (perisperm), ра – корешок (radicula), те – тегмен (tegmen); vb – сосудистые пучки (vascular bundles). Фотографии изначально опубликованы в статье Sukhorukov, Zhang (2013).

тые или коричневатые) семена (случай явной гетероспермии: *C. album* и *C. ramiricum*). Красные или бордовые семена обычны в родах *Blitum* и *Oxybasis*.

### Спермодерма

На поперечных срезах теста семенной кожуры может быть ровной, волнистой или ячеистой. Иногда ее волнистость или ячеистость выражена только в маргинальной части (например, *Oxybasis gubanovii*). Глубина кратеровидных впадин, часто называемых сотами и обеспечивающих ячеистую скульптуру, может быть незначительной ( $\pm 5$  мкм) или достигать существенной величины, до 20–25 мкм (в особенности у *Chenopodiastrum hybridum* и родственных таксонов).

У большинства изученных видов толщина тесты варьирует от (15) 20 до 50 мкм (Илл. 6.4). Такая вариабельность обуславливается наличием гетероспермии (по крайней мере, в таксонах со значительной выборкой) или же утолщением семенной кожуры в некоторых участках семени, чаще по его краю ( $\pm 10$  мкм). Несмотря на то, что визуально семена имеют черный или красный цвет, все слои на срезах темно-коричневые. Семена с тонкой (5–15 мкм) желтой тестой доминируют только в *Chenopodium ramiricum*, *C. pallidicaule* и *C. quinoa* и в целом нехарактерны для всех остальных *Chenopodium* в его прежнем (широком) понимании. Напротив, семенная кожура у *Chenopodiastrum hybridum* и близкородственных таксонов, как правило, значительно толще: от 35–50 до 100–120 (150) мкм вследствие наличия двух гетероморфных типов семян. Многие североамериканские виды *Chenopodium* s.str. (*C. berlandieri*, *C. boscianum*, *C. hians*, *C. incanum*, *C. subglabrum*) также отличаются более толстой тестой (45–100 мкм).

Клетки тесты зрелых семян обычно характеризуются сжатым протопластом вследствие увеличения объема наружной стенки и ее пропитки дубильными веществами на последних стадиях развития семени (Илл. 6.4, 6.5). Исключением из правила являются *Blitum bonus-henricus* и *B. californicum* с хорошо заметным и несжатым протопластом клеток тесты (Илл. 6.6). У многих видов наружная стенка клеток тесты не только равномерно заполняется танинами, но и имеет дополнительные отложения танинов в форме более темных полос (сталактитов). Наиболее обычная ориентация сталактитов на поперечных срезах — вертикальная (радиальная). *Chenopodiastrum hybridum* и близкородственные таксоны (*C. badachschanicum*, *C. simplex* и *C. fasciculosum*) характеризуются сталактитами в форме косой лестницы. Тонкая теста желтых семян *C. quinoa* или *C. ramiricum* не имеет сталактитов. Их отсутствие в клетках тесты также отмечено для *Blitum bonus-henricus*, *B. californicum*, *B. virgatum*, *B. capitatum*, *B. petiolare* и *B. litvinovii*.

## Карпология других таксонов *Chenopodioideae*

### Триба *Anserineae* (роды *Blitum* и *Spinacia*)

Типовой род *Blitum* (*Anserina*) в настоящее время насчитывает не менее 10 представителей, которые перешли в него как из состава *Chenopodium* s.l., так и *Monolepis* Schrad. и *Scleroblitum* Ulbr. Род *Monolepis* ранее включал три однолетних вида (*M. asiatica*, *M. spathulata*, *M. nuttalliana*), имеющих околоцветник из 1–2 листочков и характеризующихся редукцией боковых цветков в клубочках (Hakki, 1972; 1973). Ареал первого вида связан с арктической частью Сибири, а два других таксона распространены в умеренных регионах Америки (Kühn et al., 1993). В настоящее время все три вида *Monolepis* на основании данных молекулярной филогении являются частью рода *Blitum* (Fuentes-Bazan et al., 2012 b), что не противоречит взглядам классиков (Nuttall, 1818; Römer et al., 1822; Mueller, 1855). Все представители этой группы имеют свободный одно- или многослойный перикарпий, легко разрывающийся при механических воздействиях (особенно у *B. asiaticum*), и красные мелкие семена с тестой

7–12 мкм. У *B. nuttallianum* testa семян имеет узкие волосовидные выросты, что крайне редко встречается во всем семействе *Chenopodiaceae*.

*Blitum asiaticum* является одним из немногих представителей семейства в Северном полушарии с протяженным ареалом, сосредоточенным в пределах Субарктики. Экстремальные условия местообитания не повлияли на выработку каких-либо особых карпологических признаков, «протективных» по отношению к зародышу.

Род *Scleroblitum* содержал один вид *S. atriplicinum*, который распространен в Австралии. Карпологически вид интересен тем, что немногослойный перикарпий, обычно имеющий вытянутые папиллы длиной до 80 мкм, плотно прилегает к ячеистой спермодерме. Как у *B. nuttallianum*, testa развивает волосовидные выросты.

Второй признаваемый в настоящий момент род в *Anserineae* — *Spinacia* L. — содержит три однолетних вида в Ирано-Туранской флористической области, один из которых (*S. oleracea*) широко разводится в качестве овощной культуры. Первоначально род вне сомнений относили к *Atripliceae* вследствие наличия однополых цветков и обертки из прицветничков, окружающей женский цветок. Согласно данным некоторых авторов, эта обертка в действительности образована околоцветником (Eichler, 1878; Cohn, 1914; Sherry et al., 1993; Sather et al., 2005). У *S. oleracea* обертки соседних цветков не срастаются друг с другом, но у двух остальных видов — *S. turkestanica* и *S. tetrandra* — обертки срастаются своими боковыми поверхностями с образованием соплодия, состоящего из нескольких плодов. У *S. oleracea* обертка имеет следующие топографические зоны: (1) внешняя эпидерма; (2) хлоренхима; (3) склеренхима, клетки которой ориентированы перпендикулярно продольной оси обертки; (4) 1–2 кристаллоносных слоя с 1–3 ромбическими кристаллами в каждой клетке; (5) внутренняя эпидерма. Сравнение обертки *Spinacia* и некоторых видов рода *Atriplex* (ex-tribus *Atripliceae*) показало, что они имеют различное строение (Kadereit et al., 2010), а непрерывный слой механической обкладки в обертке *Atriplex* найден только у *A. fera* — вида пока неясного родства, ранее относимого к *Spinacia* (sub *S. fera* L.: Linnaeus, 1764). Перикарпий у видов *Spinacia* тонкий, однослойный, плотно прилегающий к семенной коже. Testa тонкая, коричневая, не имеет сталактитов.

Следует отметить, что род *Spinacia* представляется оригинальным и на основании других признаков, не свойственных *Chenopodioideae* в целом:

(1) пузыревидные волоски на растении или отсутствуют (*S. oleracea*), или имеют необычно длинную ножку (*S. tetrandra*, *S. turkestanica*);

(2) число стилодиев 4–5, при этом стилодии часто неравной длины (у *Blitum* или *Atriplex* стилодии равные, в числе 2 или, редко, 3);

(3) основное число хромосом  $x=6$ , а не  $x=9$  (Ellis, Janick, 1960; Федоров, 1969);

(4) иной характер заложения цветков (Urmi-König, 1981);

(5) морфологические особенности пыльцевых зерен (Flores Olvera et al., 2006);

(6) два вида — *Spinacia turkestanica* и *S. tetrandra* — образуют соплодия, состоящие из нескольких женских цветков.

### **Триба *Dysphanieae***

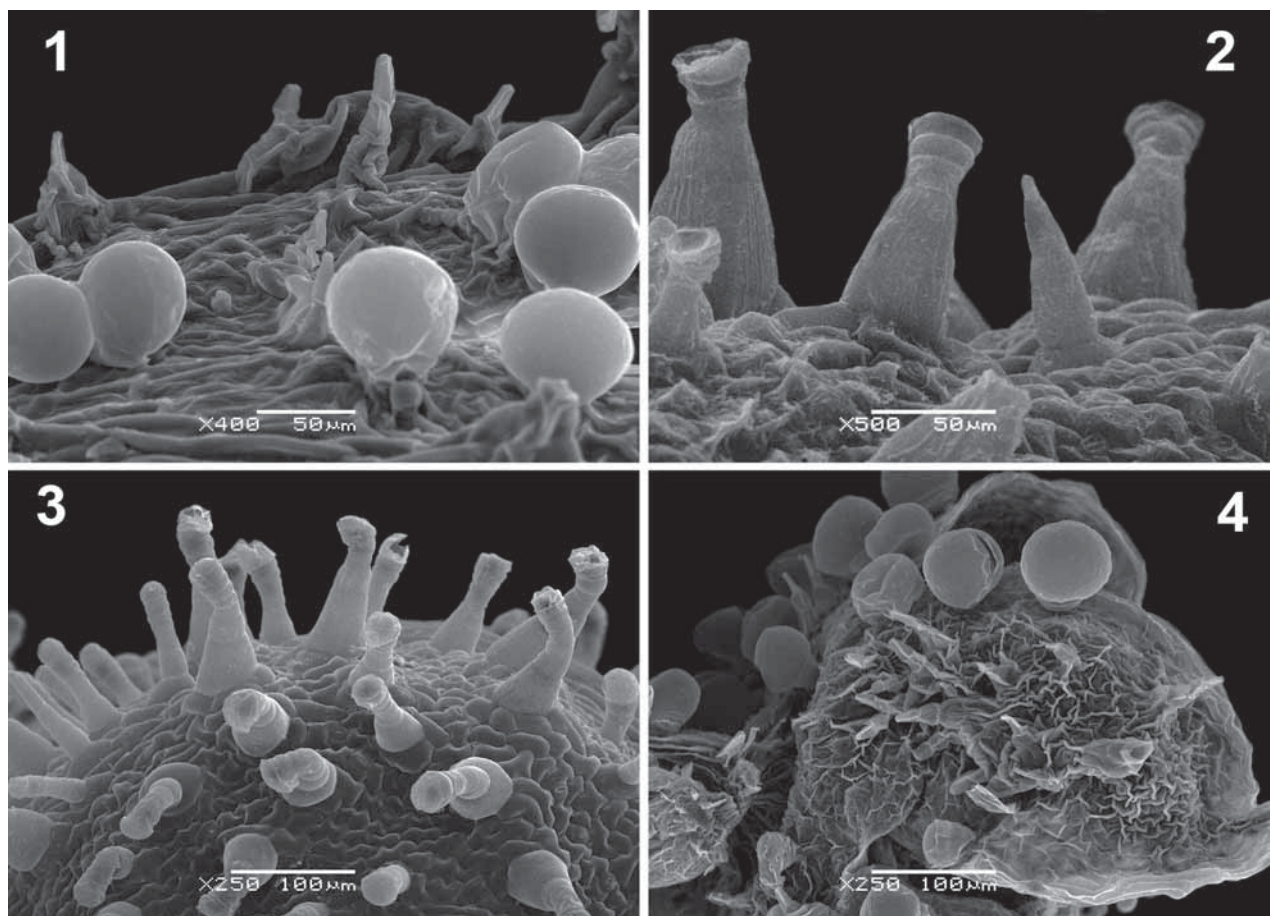
*Dysphania* R. Br. (incl. *Roubieva* Moq.) — космополитный род, насчитывающий, по самым последним данным (Uotila, 2013), около 47 видов. Многие из них имеют небольшие ареалы или, напротив, стали обременительными сорняками в ряде регионов Старого и Нового Света (Wilson, 1984; Simón, 1996). Характерным признаком рода является наличие железок на короткой ножке, выделения которых придают запах всему растению. Такие железки, ранее считавшиеся сидячими, и (или) железистые волоски часто присутствуют не только на стебле или листьях, но и околоцветнике. Несмотря на сходные этапы гистогенеза цветка у *Dysphania* и *Chenopodium* s.l. (Eckardt, 1967 a, b; 1968), признаки зрелого плода и семени существенно разнятся. Перикарпий



тонкий, 3–10(15) мкм, 1–2-слойный, плотно прилегающий к семенной кожуре и счищающийся при механических воздействиях (за исключением южноамериканского таксона *D. tomentosa*, у которого перикарпий легко рвется). Теста семенной кожеры незначительной толщины — до 7–15(20) мкм. В карпологическом отношении представители *Dysphania* довольно четко распадаются на отдельные, географически локализованные группы, а именно:

(1) Австралийские таксоны с очень мелкими плодами диаметром 0.3–0.65 мм, которые, видимо, более не встречаются ни у одного представителя *Chenopodiaceae*. Перикарпий или ровный, без выростов, или с очень мелкими коническими папиллами. Семена по форме очень разнообразные, шаровидные, продолговатые с бороздой, с килем или без него (Wilson, 1984), как правило, с вертикально ориентированным и почти прямым зародышем (Pax, 1928; Eckardt, 1967 а). Такая ориентация зародыша нехарактерна для подсемейства *Chenopodioideae* в целом;

(2) Евразийские и африканские таксоны + два североамериканских вида (*D. graveolens*, *D. mandonii*); все относятся к секции *Botryoides*. Эта группа довольно сложная в отношении диагностики, и морфологические отличия между представителями секции чаще сводились к 1–2 признакам, в основном касающихся характера опушения на листочках околоцветника или наличию кия на них (Brenan, 1954; Uotila, 1997). Изучение трихом и общего рельефа спинной поверхности листочков околоцветника у некоторых евразийских дисфаний показало, что железистые ладьевидные трихомы (в сочетании с небольшой примесью простых волосков) свойственны *D. botrys* и *D. neglecta*, а комбинация простых волосков и железок на короткой ножке — типично гималайско-тибетской группе *D. nepalensis*, *D. bhutanica* и *D. kitiae* (Илл. 7). При этом простые волоски на околоцветнике у *D. kitiae*, хотя и считались отсут-



Илл. 7. Околоцветник у некоторых видов *Dysphania*: 1 – *D. nepalensis* (простые волоски и почти сидячие железки), 2 – *D. botrys* (ладьевидные железистые и простые волоски), 3 – *D. neglecta* (ладьевидные железистые волоски на утолщенном основании), 4 – *D. kitiae* (простые волоски и почти сидячие железки). Сканограммы 1 и 2 опубликованы также в Sukhorukov (2012).

ствующими (Uotila, 2013), в действительности существуют, но локализованы большей частью в верхней части его листочков. Цвет железок чаще желтый, но у *D. bhutanica* и африканского таксона *D. pseudomultiflora* они красные или оранжевые (Sukhorukov, 2012). В близких африканских видах *D. schraderiana* и *D. procera* на околоцветнике имеются только простые волоски и железки, однако у первого вида основание волосков сростается в гребень, что придает листочкам килеватый рельеф в области средней жилки.

Плоды диаметром 0.7–1 мм, шаровидные или почти шаровидные, с соотношением длины/толщины плода как 1.2–1.3:1. Перикарпий чаще мелкопапиллезный, с некоторыми отличиями в очертаниях папилл (Илл. 8). Их форма несколько различается: очень мелкие папиллы имеются в группе *D. botrys* — *D. tibetica*, цилиндрические папиллы высотой до 25(30) мкм встречаются у гималайских *D. nepalensis*, *D. bhutanica* и *D. kitiae*, а конические выросты — у африканских *D. schraderiana* и *D. procera*. У двух последних видов папиллы отличаются (Илл. 8), что может рассматриваться как еще один признак в пользу их разделения. Довольно редко в секции *Botryoides* встречаются виды без выраженных папилл на поверхности перикарпия (африканские таксоны *D. congolana* и *D. pseudomultiflora*: Илл. 9.1, 9.2). Семена с изогнутым зародышем, ориентированным горизонтально, однако в последнее время у недавно описанного таксона *D. himalaica* зафиксированы семена с вертикально ориентированным зародышем (Uotila, 2013; собств. исслед.);

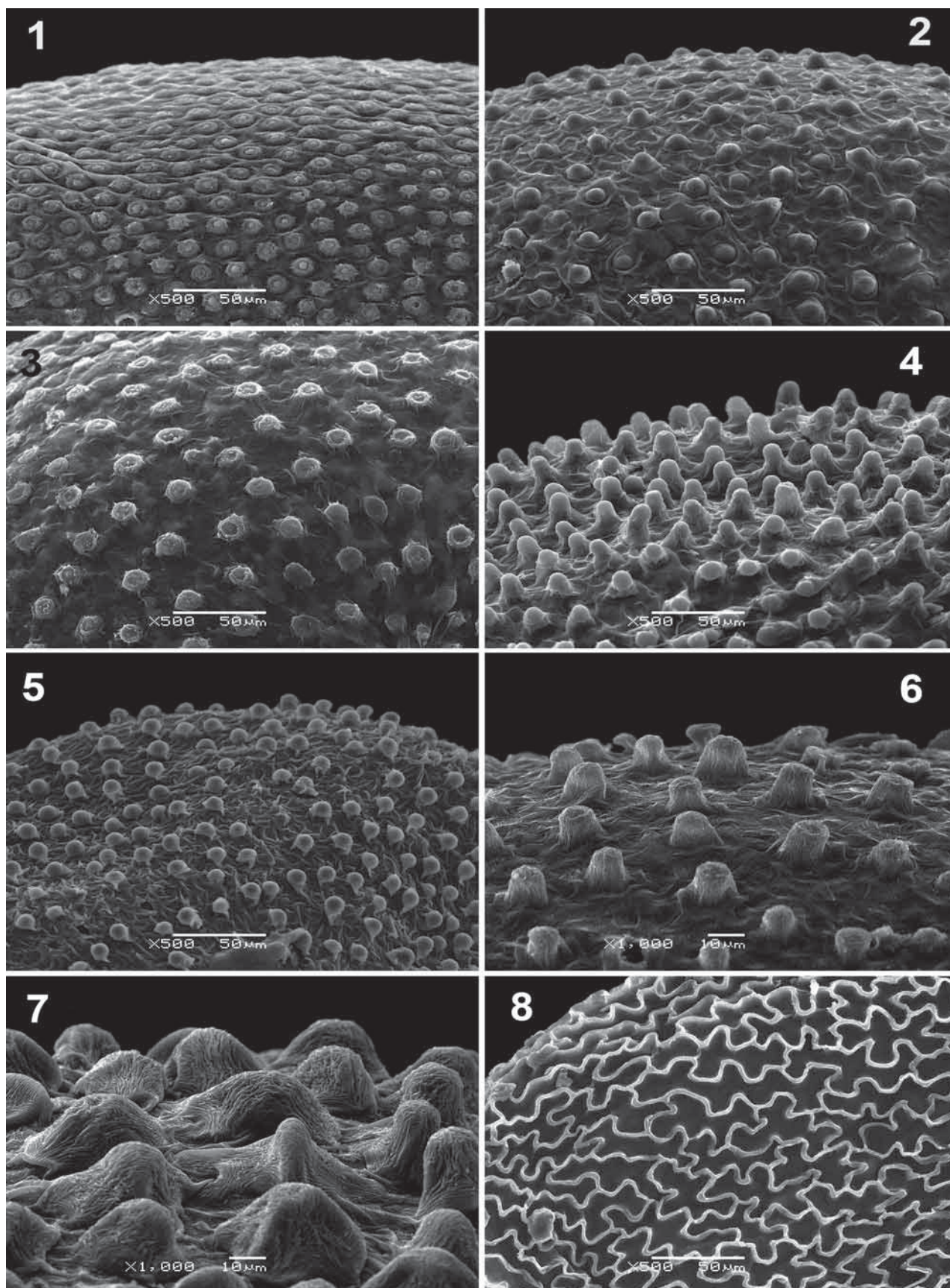
(3) Американские представители (sect. *Adenois*) с более крупными (0.7–1.5 мм) шаровидными или широкоовальными плодами, имеющими на поверхности перикарпия многоклеточные железистые волоски (Илл. 9.3, 9.4): *D. ambrosioides*, *D. anthelmintica*, *D. chilensis*, *D. multifida* (*Roubieva multifida*), *D. bonariensis* (*Roubieva bonariensis*) и другие таксоны (см. Planchuelo, 1975; Sukhorukov, Zhang, 2013), которые, несмотря на ранние данные (Mahabale, Solanky, 1954 а), отсутствуют в перикарпии представителей *Chenopodium* s.l. Семена с горизонтальным или вертикальным (редко — косым: Clemants, Mosyakin, 2003) изогнутым зародышем. Отличия *D. multifida* и *D. bonariensis*, ранее относимых к роду *Roubieva*, от остальных дисфаний сводятся по существу к необычному для всех *Chenopodioideae* веретенновидному околоцветнику (Sukhorukov, Zhang, 2013).

Весьма примечательно, что форма железистых трихом у видов этих карпологических групп различается не только на перикарпии и листочках околоцветника (Сухоруков, 2012 а; Sukhorukov, 2012), но и на листьях (Simón, 1997). Представленные данные могут оказаться весьма полезными при разработке детальной филогении рода в целом.

Род *Teloxys* Moq. включает только 1 вид — *T. aristata*, естественно распространенный в Центральной Азии и отмеченный как заносное растение во многих частях Европы и Северной Америки. Он имеет несколько сидячих или на очень коротком черешке листьев, а ветви заканчиваются остевидными заострениями. В редких случаях, особенно на влажных местообитаниях, растения часто не развивают заострений (такие образцы описаны как *Chenopodium virginicum* L. и *C. minimum* W. Wang et P.Y. Fu). Факультативное наличие остей, а также ряд общих морфологических признаков вносили трудности в точную диагностику *Teloxys* и *Dysphania*, а таксономическая принадлежность входивших в них представителей претерпевала изменения в последние десятилетия (Weber, 1985; Mosyakin, Clemants, 2002). Отличия *Teloxys aristata* от всех видов *Dysphania* состоят в отсутствии желтых железок (растения без запаха), уплощенности семян и большем соотношении длины и толщины плода (2:1).

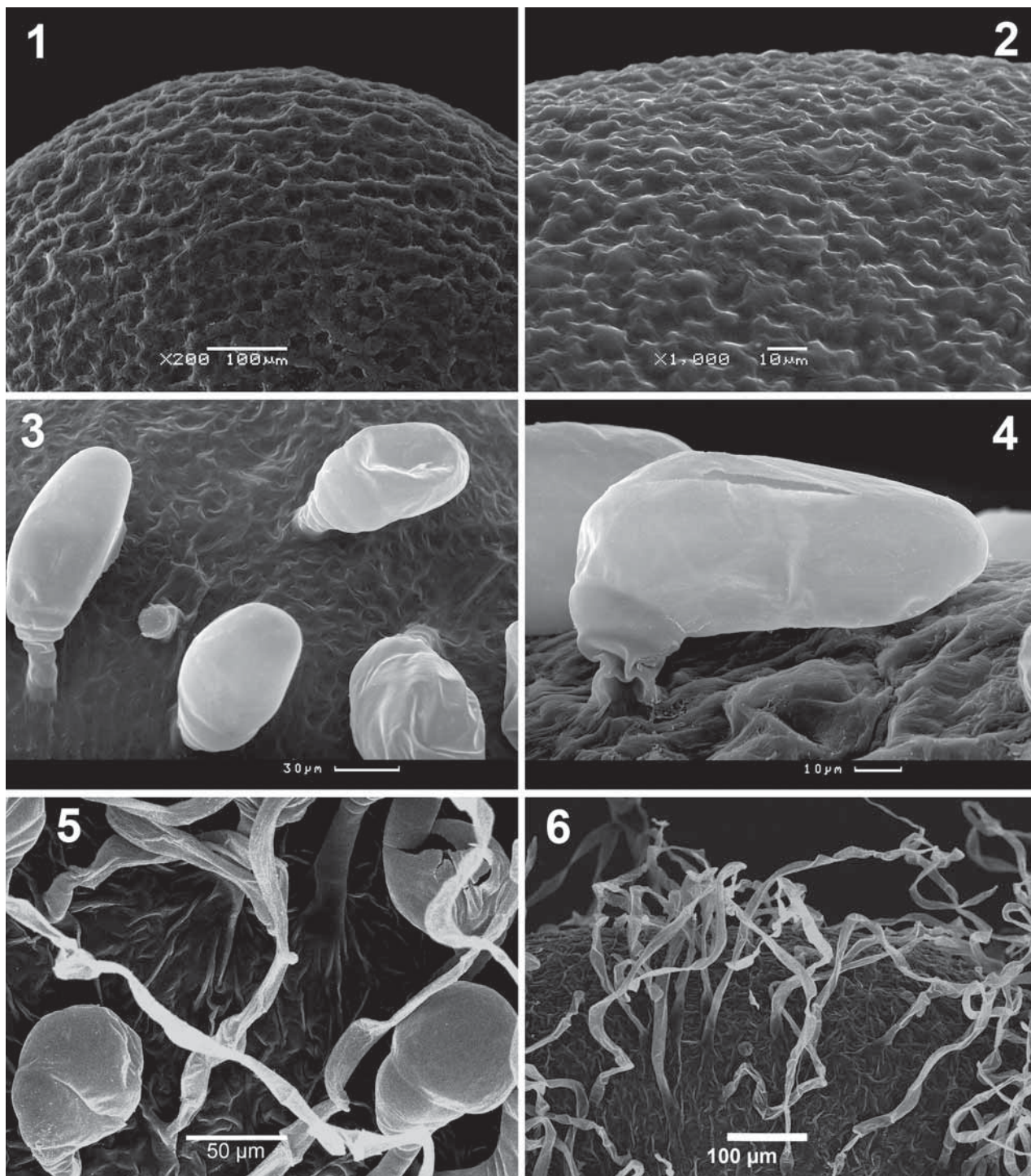
*Cycloloma* Moq. содержит 1 североамериканский вид (*C. atriplicifolium*), неоднократно отмечавшийся как заносное растение в странах Западной и Средней Европы (Vidéki, 2005). В морфологическом отношении *Cycloloma* выделяется наличием непрерывной горизонтальной каймы по экваториальному килю околоцветника, вследствие чего этот род переведен из *Chenopodioideae* в подсемейство *Camphorosmioideae* (Scott, 1978 с). Однако наличие мощной





Илл. 8. Форма папилл на перикарпии азиатских видов *Dysphania*. 1 (бородавчатая) – *D. tibetica*, 2 (пупырчатая) – *D. bhutanica*, 3 (вулкановидная) – *D. botrys*, 4 (цилиндрическая) – *D. nepalensis*, 5 (цилиндрическая) – *D. kitiae*, 6 (узкоконическая) – *D. schraderiana*, 7 (ширококоническая) – *D. procera*, 8 (сетчатая ультраскульптура, без папилл) – *D. platycarpa*. Часть сканограмм изначально опубликована в статье Sukhorukov, Zhang (2013).





Илл. 9. Ультраскульптура поверхности перикарпия: 1 (углубленно-сетчатая) – *D. congolana*, 2 (неровно-волнистая) – *D. pseudomultiflora*, 3 (железистые волоски на перикарпии в верхней части плода) – *D. ambrosioides*, 4 – то же у *D. multifida* (*Roubieva multifida*), 5 – железистые и простые волоски на перикарпии *Cycloloma atriplicifolium*, 6 – участок перикарпия *C. atriplicifolium* с простыми волосками. Фотографии изначально опубликованы в статье Sukhorukov, Zhang (2013).

тесты — признака, отсутствующего у *Camphorosmoideae*, однозначно свидетельствует в пользу отнесения рода к первому подсемейству. Околоцветник в нижней части плотно сливается с перикарпием, так что отделить плод, не разорвав перикарпий, не всегда удастся. Стилодиев, как правило, 3. Перикарпий тонкий, 1–2-слойный, легко отделяется от спермодермы, содержит два типа трихом (Илл. 9.5, 9.6): (1) железистые волоски с крупной конечной клеткой, как

у ряда американских *Dysphania* и (2) простые длинные и изогнутые волоски. Этот тип трихом ранее не отмечался на поверхности перикарпия у представителей *Chenopodioideae*.

*Suckleya* A. Gray. Систематическое положение этого рода было неясным (Volkens, 1893; Chu et al., 1991), и лишь в последнее время род вошел в состав трибы *Dysphanieae* (Kadereit et al., 2010; Fuentes-Bazan, 2012 a). Карпологически род существенно отличается от всех остальных родов трибы резко уплощенными и крупными (не менее 3 мм) плодами. Вместе с тем часть признаков сходна: очень тонкий 1-слойный, плотно прилегающий к семенной кожуре перикарпий с небольшими выпуклостями наружных клеточных стенок и очень тонкая теста без сталактитов.

Трибу *Dysphanieae*, в отличие от подавляющего большинства таксонов *Chenopodieae* s.str., выделяет один важный признак — отсутствие сталактитов в тесте семенной кожуры. Другими индикативными карпологическими признаками в *Dysphanieae* также являются почти сфероидальные и мелкие плоды (род *Dysphania*); железистые и простые волоски на поверхности перикарпия; папиллы, если присутствуют, всегда мелкие (в отличие от *Chenopodium* s.str.).

### **Карпология других родов *Chenopodieae*, претерпевших таксономические изменения**

*Rhagodia* R. Br. и *Einadia* Raf.: В настоящее время эти представители Австралийского флористического царства включаются в состав *Chenopodium* s.str. (Fuentes-Bazan et al., 2012 a). Тем не менее, они пока не имеют четкой таксономической позиции внутри *Chenopodium* вследствие небольшой выборки образцов для молекулярного анализа. От подавляющего большинства видов *Chenopodium* эти таксоны отличаются как необычной жизненной формой (кустарники или лианы), так и ягодообразными плодами. У видов *Rhagodia* ранее зафиксирована морфологическая гетерокарпия: плоды могут быть окрашенными в красный, желтый или темный цвета как приспособление к эндозоохории (Willson, O'Dowd, 1989; Puckey et al., 1996). При этом различия между плодами существуют не только в пигментации клеток перикарпия (Puckey et al., 1996), но и в его толщине. Так называемые темные плоды в действительности имеют бесцветный и сухой перикарпий, а цвет обеспечивает черное семя, видимое сквозь стенку плода толщиной 130–150 мкм (5–7 слоев невздутых паренхимных клеток). Число слоев перикарпия в красноокрашенных плодах варьирует в зависимости от участка: от 2–3 слоев толщиной 25–50 мкм в средней части плода до 10 слоев толщиной до 150 мкм в его краевой части. Карпологических различий между *Rhagodia*, *Einadia* и *Chenopodium* автором не отмечено, а признак ягодовидной консистенции части плодов представляется синапоморфией в пределах *Chenopodieae*. Тем не менее, многослойный перикарпий имеется у других представителей *Chenopodium* s.str. (*C. sect. Skottsbergia*), а окраска протопласта клеток (тонкого) перикарпия наблюдается у многих других таксонов рода, в том числе у тех видов, перикарпий которых состоит из 1–2 слоев. Поэтому близкое родство между *Rhagodia*, *Einadia* и представителями *Chenopodium*, предполагавшееся ранее (Diels, Pritzel, 1905; Dinan et al., 1998), подтверждается не только молекулярно-филогенетическими (Kadereit et al., 2005; Fuentes-Bazan et al., 2012 a), но и карпологическими исследованиями. Этот факт опровергает мнение Scott (1978 b) о существовании в пределах *Chenopodieae* особой подтрибы *Rhagodiinae* с саркокарпными плодами (*Rhagodia*, *Einadia* и *Holmbergia*). Последний таксон, по данным молекулярной филогенетики, относится к особой кладе *Archiatriplex*, являющейся сестринской по отношению к кладе, содержащей роды *Atriplex* и *Halimione* (Kadereit et al., 2010). Карпологические признаки южноамериканского рода *Holmbergia* отличаются от *Rhagodia* и *Einadia*, что будет показано в разделе, посвященном кладам *Atriplex* и *Archiatriplex*.



*Micromonolepis* Ulbr. (1 вид *M. pusilla* в Северной Америке). Положение этого рода на молекулярно-филогенетических деревьях представляется все еще нестабильным (Kadereit et al., 2010). Карпологически этот таксон не проявляет существенных отличий от рода *Blitum*, в особенности *B. spathulatum* (*Monolepis spathulata*), и диагностика вида строится на морфологических признаках: суккулентности листьев, ложнодихотомическом ветвлении осей с очень тонкими конечными веточками (Torrey, 1871 sub *Monolepis pusilla*; Holmgren, 2003).

### **Гетероспермия в *Chenopodium* и сегрегатных родах**

В таксономических обработках или некоторых специальных карпологических статьях репродуктивные диаспоры *Chenopodium* s.l., как правило, считались мономорфными (Ильин, 1936 б; Baranov, 1964; Engstrand, Gustafsson, 1972–1974; Saini et al., 1985; Бутник, 1991; Kühn et al., 1993; Prego et al., 1998; Clemants, Mosyakin, 2003; Bojňanský, Fargašová, 2007). Вместе с тем в некоторых сводках имелись указания на наличие разнокачественных семян (например, Малышева, 1953; Байгозина и др., 1984; van der Sman et al., 1992). Слабая изученность вопроса о наличии гетероспермии в некогда объемном роде *Chenopodium* s.l. является одним из самых существенных пробелов в карпологии этой группы.

Следует выделять два принципиально разных типа разносемянности. Первый тип заключается в разном пространственном положении зародыша в семени, т.е. в существовании *пространственной гетероспермии* (Sukhorukov, Zhang, 2013). В *Chenopodium* и сегрегатных родах зародыш чаще всего расположен горизонтально, однако известны таксоны, совмещающие как горизонтальное, так и вертикальное положение зародыша в пределах одного растения (*Oxybasis*, *Dysphania*). Второй тип гетероморфизма семян проявляется в существовании различий в их структуре. Такая *структурная гетероспермия* может касаться как спермодермы, так и зародыша или питательной ткани. В *Chenopodiaceae* структурная гетероспермия свойственна многим таксонам разного систематического положения и может быть связана с толщиной спермодермы, цветом зародыша и реже — выраженностью перисперма в зрелых семенах (*Suaeda*). В *Chenopodium* и сегрегатных родах структурная гетероспермия выражается в различной толщине тесты. При этом в ряде клад *Chenopodium* s.l. эволюировал новый, скрытый подтип структурной гетероспермии, возникновение которого связывают с изменением светового дня: в летний период растения производят семена с мощной тестой, а осенью, в конце вегетации — семена с тонкой тестой (см., например, Basset, Crompton, 1978). Поясним это на примере *Chenopodium album* — одного из наиболее распространенных видов рода.

Первые сведения о структурной разносемянности у *C. album* известны из работы Ваар (1913). Он констатировал наличие *явной гетероспермии*, когда в пределах одного индивидуума развиваются резко различные по внешнему виду (черные и светло-коричневые) семена. Это исследование до настоящего времени почти не цитируется по причине того, что светлые семена практически никем не отмечены, за исключением указаний Байгозиной и др. (1984, in adn.) без каких-либо комментариев. Детальные исследования показали, что светло-коричневые семена (с тонкой тестой) образуются при неблагоприятных условиях, в том числе при экологическом стрессе, вызванном, например, значительным засолением субстрата (Yao et al., 2010). Эти семена со светлой тестой по-видимому практически не возникают у растений, встречающихся на нарушенных местообитаниях. Напротив, в последние десятилетия данные морфометрического анализа выявили от двух до четырех типов черных семян у *C. album* с разной способностью к прорастанию (Williams, Harper, 1965; Harper, 1977; Roberts, Neilson, 1980; Камаева, 1987; Matilla et al., 2005). Тем не менее морфологическая дифференциация таких семян настолько незначительна ( $\pm 0.3$  мм), что их четкое отнесение к группе «мелких» или «крупных» семян практически неосуществимо. Собственные исследования показали, что у *C. album* обычен *скрытый* подтип структурной гетероспермии. Семена с толстой тестой



(30–50 мкм), ингибирующей быстрое прорастание, чаще возникают в летний период как из терминальных, так и боковых цветков цимозного соцветия. Осенью, в конце вегетации, терминальные цветки, получающие приоритетное развитие по отношению к латеральным (Кондорская, 1983; Venable, 1985), имеют такую же мощную тесту, однако боковые цветки производят плоды, семена которых характеризуются относительно тонким (17–25 мкм) внешним слоем семенной кожуры.

Таким образом, для *C. album* на основе собственных исследований и литературных данных следует признать наличие триспермии как комбинации скрытой и явной структурной гетероспермии, т.е. двух морфологически одинаковых типов черных семян (с тестой 30–50 и 17–25 мкм, соответственно) и светло-коричневых семян с очень тонкой тестой (около 10 мкм). Скрытая гетероспермия (формирование только черных семян с разной толщиной тесты) обычна у *Chenopodium album*. Явная гетероспермия возникает факультативно (Yao et al., 2010), а светло-коричневые семена отличаются от черных семян не только очень тонкой тестой, но и отсутствием сталактитов в ее клетках. Разная степень прорастания семян карпологически связана с различной толщиной семенной кожуры (Sukhorukov, Zhang, 2013).

Только у нескольких видов *Chenopodium* s.str. — *C. quinoa*, *C. pallidicaule* и *C. pamiricum* преобладают семена с тонкой желтой тестой. Существуют предположения, что семена широко культивируемого пищевого вида *C. quinoa* изначально были темными, а выработка таких признаков, как истончение спермодермы (для лучшего прорастания семян и улучшения пищевых свойств), высокое содержание белка в перисперме, увеличение размеров семян представляет собой результат искусственного отбора (Heiser, Nelson, 1974; Gremillion, 1993). У *C. pamiricum* темные семена появляются в крайне ограниченном числе: они округлые, килеватые, с тестой 17–25 мкм, содержащей сталактиты. Желтые семена, напротив, вытянутые, без кия, с тестой 5–8 мкм и без сталактитов. У этого вида также выявлена гетерокарпия: перикарпий плодов, содержащих темные семена, имеет папиллы, а перикарпий плодов, заключающих светло-коричневые семена, гладкий (Sukhorukov, Zhang, 2013). В целом можно констатировать, что у видов *Chenopodium* s.str. преобладают семена с темной (визуально черной) тестой, и явная гетероспермия нехарактерна для представителей рода (Kadereit et al., 2010).

Скрытая гетероспермия выявлена также у *Chenopodium hybridum* (Сухоруков, 2008 б) и *Blitum californicum*. У *C. hybridum* все семена черные, мало различающиеся по размерам, однако летние семена имеют толстую тесту (75–110 мкм), а осенние — тесту толщиной 30–50(65) мкм. Такой разброс в значениях толщины тесты, в особенности у летних семян, зависит от ее резко ячеистой ультраскульптуры ( $\pm$  20–25 мкм) в пределах одного семени (Сухоруков, 2008 а). У *Oxybasis glauca* обе формы гетероспермии — пространственная (выражающаяся в различном положении зародыша семени) и скрытая структурная гетероспермия присутствует на одном растении. Скрытая гетероспермия констатирована для горизонтальных семян: семена первого типа имеют тесту мощностью 10–15 мкм, а второго типа — 17–25 мкм.

Таким образом, в исследуемых таксонах следует различать два различных типа гетероспермии — пространственную и структурную. Обе формы не проявляют взаимозависимость. Скрытая структурная (анатомическая) гетероспермия впервые отмечена для представителей семейства и констатирована, как минимум, для некоторых представителей родов *Chenopodium* s.str., *Blitum*, *Chenopodium hybridum* и *Oxybasis*. Явная гетероспермия возникает редко.

### **Дополнительное карпологическое описание исследованных видов *Chenopodium* и родственных таксонов**

Прилагаемое ниже дополнительное описание видов может быть с успехом использовано в целях диагностики. Известно, что многие группы, например, агрегат *C. album*, являются критическими и плохо идентифицируемыми. На территории Евразии в последнее столетие

отмечен ряд североамериканских таксонов, морфологически схожих с евразийскими видами. В результате настоящего исследования выявлено, что часть североамериканских представителей имеет более толстую семенную кожуру, что может способствовать надежной идентификации образцов в стадии плодоношения растений. То же самое касается видов *Oxybasis* и *Blitum*.

У многих видов сталактиты в тесте спермодермы, если имеются, вертикальные, и далее по тексту это прилагательное опускается. Специальный случай отложения сталактитов в форме косой лестницы отмечен у соответствующих таксонов как «косые сталактиты» (только некоторые представители рода *Chenopodiastrum*).

*Blitum asiaticum*: Плод диаметром 1–1.2 мм, толщиной 0.4–0.5 мм, с неплотно прилегающим однослойным и легко разрывающимся перикарпием толщиной до 40 мкм, состоящим из почти округлых клеток. Семя красное, килеватое. Теста толщиной 7–10 мкм, волнистая, без сталактитов. Зародыш вертикальный, семяздоли косо расположенные.

*B. atriplicinum*: Плод диаметром 1.2–1.3 мм, толщиной около 0.9 мм, с плотно прилегающим, но неровным 1–2-слойным перикарпием, не отслаивающимся от семенной кожуры. Семя с резко ячеистой тестой, толщиной 17–25 мкм, с тонкими игольчатыми выростами тесты; сталактитов в ней нет.

*B. bonus-henricus*: Плод диаметром 1.6–2 мм, толщиной 1–1.1 мм. Перикарпий 1–2-слойный, толщиной 30–50 мкм, с крупными клетками, отслаивается от семенной кожуры при механических воздействиях, без папилл. Семя красное, без кия. Теста ровная, толщиной 37–45 мкм, с крупными и более темными полостями, занимающими около половины объема всей клетки, без сталактитов.

*B. californicum*: Плод диаметром 1.6–1.9 мм, толщиной 1–1.3 мм. Перикарпий 1–2(3)-слойный, толщиной 50–120 мкм, с крупными клетками внешнего слоя, без папилл, отслаивается от спермодермы с трудом. Семя темно-красное или красно-черное, некилеватое. Теста ячеистая, толщиной 25–30 и 37–45 мкм (выявлена скрытая гетероспермия), с крупными и более темными полостями, занимающими более половины объема всей клетки, без сталактитов.

*B. capitatum*: Плод овальный, длиной 0.9–1 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий 1–2-слойный, толщиной 5–12 мкм, слипающийся со спермодермой, наружная стенка клеток внешнего (или единственного) слоя перикарпия обычно лопается. Семена с одним килем. Теста волнистая, 12–15 мкм, без сталактитов.

*B. exsuccum*: Плод овальный, длиной около 1 мм, толщиной 0.65–0.7 мм. Перикарпий 1–2-слойный, очень тонкий (толщиной до 12–15(20) мкм), слипающийся со спермодермой, наружная стенка клеток перикарпия часто лопается. Семена с заметной маргинальной бороздой и двумя тупыми киями. Теста ячеистая, около 17 мкм, без сталактитов.

*B. litvinovii*: Плоды диаметром 0.8–1 мм, толщиной 0.5 мм. Перикарпий 1-слойный, неровный снаружи, но без папилл, толщиной до 20–25 мкм, плотно прилегающий к перикарпию. Семена с бороздой и 2 небольшими тупыми киями. Теста 10–12 мкм (образец под номером 1 в «Материале и методах») и 15–25 мкм (образец 2), резко неровная, без сталактитов.

*B. nuttallianum*: Плод диаметром 1.2 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий свободный, прилегающий к волосовидным выростам тесты; 1-слойный, толщиной 20–30 мкм; клетки почти без кристаллов. Семенная кожура красная, теста около 8 мкм, без сталактитов.

*B. spathulatum*: Плод овальный, длиной 0.6–0.7 мм, толщиной 0.4 мм, с неплотно прилегающим 1(2)-слойным и легко разрывающимся перикарпием. Толщина непиллезных клеток 7–10 мкм, папиллы очень крупные, до 100 мкм. Семя красное, без кия. Теста толщиной 10–12 мкм, ровная, без волосовидных выростов, со сталактитами.

*B. virgatum*: Плод овальный, длиной около 1 мм, толщиной 0.7–0.8 мм. Перикарпий 1–2-слойный, очень тонкий, толщиной до 5–10(15–20) мкм, слипающийся со спермодермой,

наружная стенка клеток перикарпия часто лопается. Семена темно-красные, с заметной маргинальной бороздой и двумя тупыми килями. Теста волнистая, 10–12 мкм, без сталактитов.

*Chenopodiastrum badachschanicum*: Плод диаметром 1.5–2 мм, толщиной 0.9–1.1 мм. Перикарпий 1–2-слойный, толщиной 12–25 мкм, сдавленный, с кратеровидными углублениями (в сухом состоянии), плотно прилегает к семенной коже и отслаивается с трудом. Семена черные, без кия. Теста ячеистая, толщиной 110–130 мкм, с косыми сталактитами.

*C. coronopus*: Плод диаметром около 1 мм, толщиной 0.5 мм, перикарпий легко счищается, 1(2)-слойный, толщиной около 10 мкм, с папиллами до 55 мкм. Семя резко килеватое, черное. Теста волнистая, 25–30 мкм, со сталактитами.

*C. fasciculosum*: Плод диаметром 1.5 мм, толщиной около 0.65 мм, перикарпий 1–2-слойный, толщиной 7–10(15) мкм, с трудом отделяется от спермодермы. Семя черное, килеватое, теста 37–40 мкм (в центральной части семени заметно увеличивающаяся, до 75 мкм), ровная или слегка волнистая, с косыми сталактитами.

*C. hybridum*: Плоды диаметром 1.4–2 мм, толщиной около 1 мм. Перикарпий отделяется от спермодермы с трудом, 1–2-слойный, толщиной 12–20 мкм, с небольшими коническими папиллами (легко теряющими тургор, вследствие чего сухие семена имеют ячеистую скульптуру). Семя черное, без кия. Теста толщиной 70–110 мкм и 30–55 мкм (скрытая гетероспермия), у обоих типов ячеистая, с косыми сталактитами.

*C. murale*: Плод диаметром 1.3–1.4 мм, толщиной 0.6–0.7 мм, перикарпий отслаивается с трудом, 1(2)-слойный, толщиной 10–20 мкм, с папиллами до 75 мкм, клетки с темным содержимым и зернами крахмала. Семя черное, с резким килем. Теста волнистая, толщиной 25–40 мкм, со сталактитами.

*C. simplex*: Плоды диаметром 1.7–1.8 мм, толщиной около 1 мм. Перикарпий 1–2-слойный, толщиной 25–50 мкм, с небольшими папиллами (в сухом состоянии с кратеровидной поверхностью), легко отслаивающийся от спермодермы и разрывающийся. Семя черное, немного килеватое. Теста мощная, толщиной около 75 мкм, с косыми сталактитами.

*Chenopodium acerifolium*: Диаметр плода 1–1.3 мм, толщина 0.5–0.7 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, клетки (если без папилл) 10–25 мкм, папиллозные клетки до 35 мкм. Семя черное, без кия. Теста толщиной 20–25 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. acuminatum*: Диаметр плода 1 мм, толщина 0.4–0.5 мм. Перикарпий счищается при механических воздействиях, до 12–20(35) мкм, 1(2)-слойный, часто с зернами крахмала, внешний слой с папиллами. Семя килеватое, теста толщиной 17–22 мкм, ровная или едва волнистая, со сталактитами.

*C. album* s.str.: Диаметр плода 1.2–1.5 мм, толщина — 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1–2(3)-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, внешний (или единственный) слой с папиллами толщиной до 55 мкм. Семя немного килеватое, черное; теста около 50 мкм (у летних терминальных семян) и 17–25 мкм (у осенних семян), ровная, со сталактитами.

*C. anidiophyllum*: Диаметр плода 1.5 мм, толщина — около 0.6 мм. Перикарпий счищается при механических воздействиях, 1–2(3)-слойный, толщиной 10–20 мкм, с коническими папиллами до 55 мкм. Семя черное, без кия. Теста 35–40 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. atripliciforme*: Плоды диаметром 1.3–1.4 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1–2-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, 7–15 мкм, внешний (или единственный) слой с папиллами до 50 мкм, протопласт темный, с обильными зернами крахмала. Семя чернее, без кия. Теста толщиной 35–50 мкм, гладкая или едва волнистая, со сталактитами.

*C. atrovirens*: Плоды диаметром 1–1.1 мм, толщиной около 0.5 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, мелкопапиллезный, толщиной 8–15 мкм, легко разрывающийся и обнажающий семя. Семя черное, без кия. Теста толщиной 35–40 мкм, ровная, со сталактитами.



*C. berlandieri*: Диаметр плода 1.2–1.5 мм, толщина 0.7–0.8 мм. Перикарпий 1-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, клетки 25–50 мкм, вздутые (мамиллятные). Семя черное, без кия. Теста толщиной 50–65 мкм, волнистая, со сталактитами.

*C. boscianum*: Диаметр плода 1.2–1.4 мм, толщина 0.9–1 мм. Перикарпий 1–2(3)-слойный, легко рвущийся, коричневый, с папиллами до 55 мкм. Семя черное, без кия. Теста 65–70 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. carnosulum*: Плод диаметром около 1 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий легко отслаивающийся и разрывающийся, 1–2-слойный, с папиллами до 50 мкм, протопласт клеток с большим числом зерен крахмала. Семя черное, без кия. Теста толщиной 30–35 мкм, едва волнистая, со сталактитами.

*C. crusoeanum*: Плод диаметром 1.3–1.4 мм. Перикарпий многослойный, с небольшими продольными ребрами и бороздками, вследствие этого неровный, толщиной (50)100–200 мкм, близ стилодиев со вздутиями толщиной до 550 мкм, без папилл, плотно прилегает к спермодерме и отслаивается от нее при механических воздействиях. Клетки внешнего и субэпидермальных слоев часто содержат зерна крахмала. Семя диаметром 1.2–1.3 мм, толщиной около 0.6 мм, черное. Теста толщиной 37–50 мкм, со сталактитами.

*C. desiccatum*: Плод диаметром 1.1–1.3 мм, толщиной около 0.7 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, мелкопапиллезный, толщиной 7–15 мкм, легко рвущийся. Полости клеток перикарпия с большим количеством кристаллов. Семя черное, с небольшим килем. Теста 50–55 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. detestans*: Диаметр 1–1.2 мм, толщина около 0.6 мм. Перикарпий 1–2(3)-слойный, внешний (или единственный) слой с папиллами толщиной до 30 мкм. Семя черное, некилеватое, теста толщиной 40–45 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. ficifolium*: Плод диаметром 1.2 мм, толщина 0.65–0.8 мм, перикарпий отслаивается хорошо, 1–2-слойный, неровный, 10–40 мкм, содержимое клеток светлое. Семя черное, слегка килеватое. Теста волнистая, толщиной 15 мкм, со сталактитами.

*C. fremontii*: Плод диаметром 1.1–1.3 мм, толщиной 0.65–0.8 мм, перикарпий 1–2-слойный, папиллезный с высотой папилл до 30 мкм и темным содержимым клеток. Семя черное, некилеватое. Теста ровная или едва волнистая, 60–75 мкм, со сталактитами.

*C. frutescens*: Плод диаметром около 1.5 мм, толщиной 0.9 мм. Перикарпий отслаивается при механических воздействиях, 1–2(3)-слойный, толщиной 25–50 мкм, клетки наружного (или единственного) слоя вздутые (но не папиллезные). Семя черное, без кия. Теста ровная или слегка волнистая, толщиной 25–30 мкм, со сталактитами.

*C. giganteum*: Плод диаметром 1.2–1.4 мм, толщиной 0.65–0.8 мм. Перикарпий отслаивается при механических воздействиях, 1(2)-слойный, толщиной (без папилл) 20–30 мкм, папиллы до 75 мкм. Семя черное, слегка килеватое. Теста ровная или слегка волнистая, толщиной около 25 мкм, со сталактитами.

*C. gracilispicum*: Диаметр плода 1–1.3 мм, толщина 0.55–0.65 мм. Перикарпий легко отслаивается самостоятельно, 1–2-слойный, до 12–20 мкм, но папиллы до 60 мкм. Семя черное, килеватое. Теста ячеистая, толщиной 37–50 мкм, с косыми сталактитами.

*C. hederiforme*: Плод диаметром 1–1.2 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, неровный снаружи, отслаивающийся при механических воздействиях, с небольшими папиллами до 35 мкм, содержащими обильные зерна крахмала. Семена красноватые, килеватые. Теста толщиной 25–30 мкм, ровная или слегка волнистая, со сталактитами.

*C. hians*: Плод диаметром 1.4–1.5 мм, толщиной 0.8–0.9 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, тонкий, но с папиллами до 60–70 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, некилеватое. Теста 45–50 мкм, ровная или едва волнистая, со сталактитами.

*C. hircinum*: Плод диаметром 1.5 мм, толщиной 0.8–0.9 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, неровный снаружи, с крупными клетками, но без заметных папилл, толщиной 30–65 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, некилеватое. Теста толщиной 32–37 мкм, ровная или едва волнистая, со сталактитами.

*C. iljinii*: Плод диаметром 1–1.2 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, неровный снаружи, толщиной до 25 мкм, с папиллами, отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, некилеватое. Теста толщиной около 30 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. incanum*: Плод диаметром около 1.2 мм, толщиной 0.6 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, с папиллами, толщиной до 25 мкм, легко отделяющийся от спермодермы. Семя черное, слабо килеватое. Теста 45–55 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. karoi*: Плод диаметром 1.1–1.3 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, неровный снаружи, с небольшими папиллами, толщиной 25–50 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях. Образец под номером 1 содержит в перикарпии обильные зерна крахмала. Семя черное, некилеватое. Теста толщиной 20–25 мкм, ровная или волнистая, со сталактитами.

*C. mairei*: Плод диаметром 1.2–1.4 мм, толщиной 0.7–0.8 мм. Перикарпий отслаивается при механических воздействиях, 1(2)-слойный, толщиной до 20 мкм, папиллы незаметны (наружная стенка клеток внешнего или единственного слоя выпуклая). Семя черное, слегка килеватое. Теста ровная или слегка волнистая, около 50 мкм, со сталактитами. Габитуально этот вид сходен с *C. giganteum*, но папиллы на перикарпии незаметны. Исследованное семя имеет довольно мощную тесту.

*C. mexicanum* (исследованы плоды с горизонтальными семенами; этот вид в этой работе отнесен к *Oxybasis* с необходимой номенклатурной комбинацией): Плод диаметром 1.1–1.2 мм, толщиной 0.55–0.65 мм. Перикарпий (2)3-слойный, толщиной 35–60 мкм, без папилл, но с мамиллами, неплотно прилегает к спермодерме и легко отслаивается от нее. Семя красное, без кия. Теста ровная или слабо волнистая, толщиной 20–25 мкм, со сталактитами.

*C. mucronatum*: Плод диаметром около 1.4 мм, толщиной 0.8 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, очень тонкий (5–7 мкм), с папиллами высотой до 30 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, некилеватое. Теста толщиной 35–40 мкм, ровная или немного волнистая, со сталактитами.

*C. nesodendron*: Плод диаметром около 1.6 мм. Перикарпий многослойный, с продольно-ребристый и бороздчатый, вследствие этого резко неровный, толщиной 150–300 мкм, близ стилодиев с небольшими вздутиями, без папилл, плотно прилегает к спермодерме и отслаивается от нее при механических воздействиях. Клетки внешнего и субэпидермальных слоев часто содержат зерна крахмала. Семя диаметром 1.2–1.3 мм, толщиной около 0.8 мм, черное. Теста мощная, толщиной 45–55 мкм, с малозаметными сталактитами.

*C. nevadense*: Плод диаметром 0.9–1 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, мелкопапиллезный, толщиной до 20 мкм, легко рвущийся. Полости клеток перикарпия с большим количеством кристаллов. Семя черное, без кия. Теста толщиной 12–15 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. novopokrovskyanum*: Плод диаметром 1–1.2 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий отслаивающийся при механических воздействиях, 1–2-слойный, толщиной 7–15 мкм, с папиллами до 30 мкм. Семя черное, без кия. Теста толщиной 35–40 мкм, ровная или слегка волнистая, со сталактитами.

*C. nutans* (*Einadia nutans*): Плоды (1) диаметром около 4 мм, сочные, семя сосредоточено в базальной части плода; перикарпий папиллезный, окрашенный в оранжевый цвет, из 6–10 одинаковых слоев, (2) диаметром около 2 мм, с бесцветным перикарпием из 4–6 слоев. Семя черное, без кия. Теста толщиной 50–60 мкм, волнистая, со сталактитами.

*C. oahuense*: Плод диаметром 1.2–1.5 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1–3-слойный, толщиной 25–40 мкм, с папиллами до 100 мкм, прилегающий к спермодерме и отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, без кия. Теста толщиной 30–40 мкм, ячеистая, со сталактитами.

*C. opulifolium*: Диаметр плода 1.2–1.4 мм, толщина 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1–2(3)-слойный, мелкопапиллезный (папиллы до 40 мкм), отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, без кия. Теста толщиной 35–40 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. pallescens*: Плоды диаметром 1.5–1.7 мм, толщиной 0.9–1.1 мм. Перикарпий плотно прилегающий к семенной кожуре и отслаивающийся с трудом, 2–3(4)-слойный, с коричневыми клетками (оболочками и содержимым), папиллезный, толщиной до 50–70 мкм. Семя черное, с заметным килем. Теста толщиной 65–75 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. pallidicaule*: Плод диаметром 1.3–1.4 мм, толщиной 1–1.1 мм. Перикарпий очень тонкий, 5–15 мкм, 1(2)-слойный, едва папиллезный, прилегающий к спермодерме и отслаивающийся при механических воздействиях. Семя желто-коричневое, без кия. Теста ровная или едва волнистая, со сталактитами, толщиной 15–20 мкм.

*C. pallidum*: Диаметр плода 1.3–1.4 мм, толщина около 0.6 мм. Перикарпий 1–2-слойный, толщиной 7–10 мкм, папиллы до 25 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, без кия или с едва намечающимся килем. Теста толщиной 32–37 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. ramiricum*: Перикарпий плотно прилегает к спермодерме и отслаивается при механических воздействиях, 1-слойный, с небольшими папиллами высотой 10–20(25) мкм. Существует явная гетероспермия: семена одного типа (преобладающие на растении) коричневые, немного вытянутые, длиной 1–1.2 мм, толщиной 0.4–0.5 мм. Теста коричневая, 5–8 мкм, без сталактитов. Семена второго типа темные (почти черные), семя килеватое, диаметром около 1 мм, толщиной 0.5 мм, теста толщиной 17–25 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. paniculatum*: Плод диаметром 1.4–1.5 мм, толщиной около 1 мм. Перикарпий 1-слойный, счищающийся при механических воздействиях, папиллезный, папиллы высотой до 100 мкм. Семя черное, без кия. Теста толщиной 35–55 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. parabolicum* (*Rhagodia parabolica*): Исследованы красноокрашенные плоды: они диаметром около 4 мм, несколько уплощенные. Перикарпий толщиной более 150 мкм, многослойный (число слоев более 4). Семя диаметром 1.6–1.7 мм, черное, без кия. Теста толщиной 50–65 мкм, немного волнистая, со сталактитами.

*C. pedunculare*: Диаметр плода 1.4–1.5 мм, толщина 0.8–0.9 мм. Перикарпий 1–2-слойный, папиллезный (папиллы до 60 мкм), отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, без кия. Теста толщиной около 50 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. phillipsianum*: Плод диаметром 1.5 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, с небольшими папиллами высотой до 25 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, некилеватое. Теста толщиной 50–65 мкм, волнистая, со сталактитами.

*C. pratericola*: Плод диаметром 1–1.3 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий 1–2-слойный, папиллезный, толщиной до 30 мкм, легко разрывающийся; полости клеток с большим количеством зерен крахмала, содержимое часто темное. Семена черные, немного килеватые. Теста толщиной 50 и 70 мкм (скрытая гетероспермия), ровная, со сталактитами.

*C. preissii* (*Rhagodia preissii*): Красноокрашенные плоды диаметром около 2.5 мм. Перикарпий многослойный, неровный по мощности (наиболее мощный по краю плода), толщиной (25–40)100–300 мкм, без папилл. Семя черное, диаметром 1.4–1.6 мм, толщиной 0.8–0.9 мм, без кия. Теста 35–40 мкм, почти ровная, со сталактитами. Неокрашенные плоды менее крупные, диаметром 1.7–1.8 мм. Перикарпий 3–5-слойный, неравный по мощности, (40)100–200 мкм. Семя черное, диаметром 1.6 мм, толщиной около 1 мм, без кия. Теста толщиной 35–40 мкм, почти ровная, со сталактитами.



*C. probstii*: Плод диаметром 1.2–1.3 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1–2-слойный, папиллезный, толщиной до 30 мкм, легко счищающийся при механических воздействиях. Семена черные, заметно килеватые. Теста толщиной 37–40 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. quinoa*: Плод диаметром 2–2.5 мм, толщиной 1–1.1 мм. Перикарпий 30–60 мкм, 1–2-слойный, папиллезный, прилегающий к спермодерме и отслаивающийся при механических воздействиях. Семя желтое, без кия. Теста ровная или едва волнистая, без сталактитов, толщиной 12–15 мкм.

*C. sanctae-clarae*: Плод диаметром 1.8–2 мм. Перикарпий многослойный, продольно-ребристый и бороздчатый, вследствие этого резко неровный, толщиной 150–350 мкм, с максимальной толщиной близ стилодиев, без папилл, плотно прилегает к спермодерме и отслаивается от нее при механических воздействиях. Клетки внешнего и субэпидермальных слоев часто содержат зерна крахмала. Семя диаметром около 1.5 мм, резко неровное в своей верхней части и вогнутое на верхушке, толщиной 0.65–0.8 мм (минимальное значение — в вогнутой части семени), черное. Теста мощная, толщиной около 50 мкм, с малозаметными сталактитами.

*C. sancti-ambrosii*: Плод диаметром 1–1.2 мм, толщиной около 0.6 мм. Перикарпий счищается при механических воздействиях, толщиной 20–40 мкм, 2–3-слойный со сжатыми внутренними слоями, внешний слой с мамиллами. Семя черное, без кия. Теста толщиной 40–45 мкм, волнистая, со сталактитами.

*C. sosnovskiyi*: Плод диаметром 1.2–1.5 мм, толщиной около 0.6 мм. Перикарпий 1–2-слойный, мелкопапиллезный, толщиной до 15 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях. Семя черное, некилеватое. Теста толщиной около 50 мкм, слегка волнистая, со сталактитами.

*C. standleyanum*: Плод диаметром 1.3–1.5 мм, толщиной 0.7–0.8 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, мелкопапиллезный, толщиной до 20 мкм, легко рвущийся. Полости клеток перикарпия с большим количеством кристаллов. Семя черное, без кия. Теста толщиной 50–55 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. strictum*: Плод диаметром 1.2–1.4 мм, толщиной около 0.7 мм. Перикарпий 1–2-слойный, папиллезный (с папиллами до 30 мкм), отслаивающийся при механических воздействиях; клетки перикарпия содержат в полостях большое число кристаллов. Семя черное, некилеватое, теста толщиной 25–30 мкм, ровная или слегка волнистая, со сталактитами.

*C. subglabrum*: Плод диаметром 1.2–1.5 мм, толщиной 0.7–0.8 мм. Перикарпий 2–3-слойный, мелкопапиллезный, толщиной до 60 мкм, легко рвущийся. Семя черное, без кия. Теста толщиной 85–100 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. ugandae*: Плод диаметром 1.1–1.3 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий 1–2-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, внешний (или единственный) слой со вздутыми клетками (25)35–55 мкм, их содержимое коричнево окрашенное. Семя черное, без кия; теста толщиной 35–40 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. vachellii*: Вид характеризуется необычным звездообразным околоцветником диаметром около 1.7 мм, листочки которого (5) развивают горизонтальные треугольные выросты. Плод диаметром около 1.1 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий 2-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, внешний слой со вздутыми папиллообразными клетками 25–35 мкм, их содержимое с зернами крахмала. Семя черное, без кия; теста толщиной 35–40 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. vulvaria*: Плод диаметром 1.1–1.5 мм, толщиной 0.9–1 мм. Перикарпий 1–2-слойный, папиллы до 60 мкм, с темным содержимым. Семя черное, без кия. Теста толщиной 25–42 мкм, ровная, со сталактитами.

*C. wolffii* (исследованы плоды с семенами, имеющими горизонтальный зародыш): Плод диаметром 0.7–0.9 мм, толщиной 0.5–0.55 мм. Перикарпий 1–3-слойный, толщиной 20–30 мкм,

без папилл, неплотно прилегает к спермодерме и легко отслаивается от нее. Семена красные, без кия. Теста ровная или слабо волнистая, со сталактитами, толщиной 17–22 мкм. Семядоли косо расположенные. Близок к *Oxybasis glauca*.

*Cycloloma atriplicifolium*: Плод диаметром около 1.5 мм, в средней части толщиной 0.35–0.4 мм (к краям до 0.5 мм). В нижней части плода перикарпий слипается с околоцветником. Перикарпий тонкий, 1–2-слойный, до 25 мкм, легко отделяется от спермодермы, содержащий длинные, простые, искривленные волоски и более короткие (длиной 100–150 мкм) железистые волоски с крупной конечной клеткой. Семя черное, на верхушке б. м. вогнутое. Теста ячеистая, толщиной 30–40 мкм, без сталактитов.

*Dysphania ambrosioides*: Плод около 0.7 мм, толщиной 0.5–0.6 мм, перикарпий 1(2)-слойный, до 15 мкм, но железистые волоски 100–130 мкм. Семя красноватое или черно-красное, теста толщиной 12–15 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. anthelmintica*: Плод около 0.7 мм, толщиной около 0.5 мм, перикарпий 1(2)-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, до 15 мкм, но железистые волоски до 120 мкм. Семя красноватое или черно-красное, теста толщиной 12–15 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. bonariensis* (*Roubieva bonariensis*). Плод широкоовальный, 1.3–1.5 мм, толщиной 0.8–0.9 мм. Перикарпий очень тонкий (6–10 мкм), однослойный, свободный, но прилегающий к семенной коже и отделяющийся при механических воздействиях, имеет крупные многоклеточные железистые волоски с длинной и широкоэллиптической клеткой. Семя красноватое, некилеватое, с вертикальным зародышем. Теста толщиной 20–25 мкм, волнистая, без сталактитов.

*D. botrys*: Плод с продольными белыми полосами, диаметром 0.6–0.8 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий однослойный, очень тонкий, 5–12 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях, мелкопапиллезный с длиной папилл до 20 мкм. Семя черноватое или красно-черное, по краю с килем. Теста толщиной 10–12 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. bhutanica*: Плод диаметром 0.6–0.7 мм, толщиной около 0.5 мм. Перикарпий 1-слойный, очень тонкий, 5–8 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях, с папиллами до 15 мкм. Семя черноватое, по краю с почти незаметным килем. Теста толщиной около 8 мкм.

*D. carinata*: Плод диаметром 0.5–0.6 мм, толщиной 0.3–0.4 мм. Перикарпий 5–7 мкм, 1(2)-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, с папиллами до 15 мкм. Семя красное, без кия. Теста толщиной 8–12 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. chilensis*: Плод красновато-черный, диаметром 1–1.1 мм, толщиной 0.7–0.8 мм. Перикарпий отслаивающийся при механических воздействиях, 1–2-слойный, 7–17 мкм, железистые волоски на нем длиной 100–130 мкм. Семя красноватое, теста толщиной около 20 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. congolana*: Плод диаметром около 1 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий отслаивающийся при механических воздействиях, в сухом состоянии сетчатый, без заметных папилл, в размоченном — неровный, толщиной 15–25 мкм, 1–2-слойный. Семя черноватое, без кия. Теста толщиной около 15 мкм, без сталактитов.

*D. cristata*: Плод диаметром 0.6–0.65 мм, толщиной 0.45–0.5 мм. Перикарпий 3–7 мкм, 1(2)-слойный, отслаивающийся при механических воздействиях, с папиллами разных размеров (самые крупные до 25–30 мкм). Семя красное, килеватое. Теста толщиной 8–12 мкм, волнистая, без сталактитов.

*D. graveolens*: Плод диаметром 0.7–0.8 мм, толщиной 0.6–0.65 мм. Перикарпий однослойный, очень тонкий, 3–7 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях, с папиллами до 25 мкм. Семена черноватые, по краю с килем. Теста толщиной 10–15 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. littoralis*: Плод овальный, длиной 0.35–0.4 мм, толщиной 0.22–0.27 мм. Перикарпий однослойный, очень тонкий, 5–8 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях, без папилл. Семена черноватые. Теста толщиной около 7 мкм, без сталактитов.

*D. multifida* (*Roubieva multifida*). Плод широкоовальный, 0.9–1.2 мм, толщиной 0.65–0.7 мм. Перикарпий очень тонкий (5–10 мкм), однослойный, свободный, но прилегающий к семенной коже и отделяющийся при механических воздействиях, имеет многоклеточные железистые волоски высотой 100–150 мкм с длинной и широкоэллиптической конечной клеткой. Семя красноватое, некилеватое, с вертикальным зародышем. Теста толщиной 15–20 мкм, ровная или едва волнистая, без сталактитов.

*D. nepalensis*: Плод диаметром 0.7–0.8 мм, толщиной около 0.45–0.5 мм. Перикарпий однослойный, очень тонкий, 3–7 мкм, отслаивающийся при механических воздействиях, с папиллами до 25 мкм. Семена черноватые, по краю с небольшим килем. Теста толщиной 15–17 мкм.

*D. procera*: Плод диаметром 0.9–1 мм, толщиной 0.6–0.7 мм. Перикарпий 5–15 мкм, 1(2)-слойный, счищается при механических воздействиях, с папиллами длиной до 25 мкм. Семя темно-красное, некилеватое, с горизонтальным зародышем. Теста 18–20 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. pseudomultiflora*: Плод диаметром около 0.8 мм, толщиной 0.6 мм. Перикарпий 5–15 мкм, 1(2)-слойный, счищается при механических воздействиях, мелкопапиллезный. Семя красноватое, некилеватое. Теста толщиной около 10 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. pumilio*: Плод диаметром около 0.5–0.55 мм, толщиной около 0.35 мм. Перикарпий 5–7 мкм, 1–2-слойный, счищается при механических воздействиях, без заметных папилл. Семя красноватое, килеватое. Теста толщиной 7–10 мкм, ровная, без сталактитов.

*D. schraderiana*: Плод диаметром около 0.8 мм, толщиной 0.55–0.65 мм. Перикарпий 5–15 мкм, 1(2)-слойный, счищается при механических воздействиях, с папиллами длиной до 25 мкм. Семя красноватое, некилеватое, с горизонтальным зародышем. Теста толщиной около 15 мкм, волнистая, без сталактитов.

*D. tibetica*: Плоды овальные (нехарактерный признак рода *Dysphania*), длиной 1–1.1 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий с мамиллами или небольшими папиллами высотой до 13 мкм, отслаивается при механических воздействиях или даже легко рвется, белый, 1–2-слойный, с факультативными включениями гидроцитных клеток (которые не найдены в перикарпии остальных видов рода). Семя светло-коричневое (уникальный признак), без кия, его теста толщиной 3–5 мкм, без сталактитов. Вид характеризуется сразу тремя оригинальными признаками и заслуживает дальнейшего изучения. По форме папилл на поверхности перикарпия *D. tibetica* наиболее близка к *D. botrys*.

*D. tomentosa*: Плод длиной около 1 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий 1(2)-слойный, до 15 мкм (железистые волоски 100–130 мкм), легко отслаивается от семени, обнажая его. Семя темно-красное, без кия. Теста толщиной 13–17 мкм, ровная, без сталактитов.

*Lipandra polysperma*: Плоды диаметром 1–1.2 мм, толщиной около 0.6 мм. Перикарпий 1–2-слойный, толщиной 35–45 мкм, легко разрывающийся, без папилл, но с почти округлыми на поперечных срезах клетками внешнего слоя. Семя черное, без кия. Теста толщиной 25–35 мкм, ровная или слегка волнистая, со сталактитами.

*Micromonolepis pusilla*: Плод диаметром 0.6–0.7 мм, толщиной 0.35–0.45 мм, с 1–2-слойным легко разрывающимся перикарпием толщиной 5–15 мкм (папиллы до 50 мкм). Семя красное, без кия. Теста толщиной 10–15 мкм, ровная или немного волнистая, со сталактитами. Зародыш вертикальный, семядоли косо расположенные.

*Oxybasis antarctica*: Плоды диаметром 0.8–0.9 мм. Перикарпий свободный, 2–3-слойный, легко разрывающийся, толщиной 30–60 мкм, внешний слой без папилл, бесцветный, места отслаивающийся от внутреннего (или внутренних) окрашенных в темные оттенки сло-



ев, которые, в свою очередь, также неплотно прилегают к тесте. Внутренний слой (или оба) окрашен в коричневатые оттенки. Семя овальной формы, длиной около 0.7 мм, толщиной 0.4–0.45 мм, темно-красное. Теста ячеистая, толщиной 12–20 мкм, без сталактитов.

*O. chenopodioides*: Плоды диаметром 0.6–0.9 мм, толщиной 0.35–0.45 мм. Перикарпий свободный, 1–2(3)-слойный, толщиной до 30(40) мкм, неплотно прилегающий и местами отслаивающийся, легко разрывающийся, без папилл. Семя красное, без киля. Теста ровная, толщиной 10–15 мкм, со сталактитами.

*C. glauca* (исследованы плоды с вертикальными и горизонтальными семенами): Плоды диаметром 0.7–0.9 мм, толщиной около 0.4–0.5 мм. Перикарпий 1–2-слойный, толщиной 10–40(50) мкм, без папилл или мамилл, неплотно прилегает к спермодерме и легко отслаивается от нее. Семена красные, без киля. Теста ровная или слабо волнистая, со сталактитами, толщиной у одного типа семян 10–15 мкм, у второго — 17–25 мкм.

*O. gubanovii*: Плоды диаметром 0.6–0.7 мм, толщиной около 0.35 мм. Перикарпий свободный, 1-слойный, толщиной до 3–10 мкм, в сухом состоянии кажется ровным, но при размачивании восстанавливает мамиллятную структуру. Семя красное, сильно вздутое, с резким килем, с трудом отделяется от перикарпия. Теста ровная, толщиной 12–15 мкм, со сталактитами.

*O. macrosperma*: Плоды обратнойцевидные или широкоовальные, длиной 1.2–1.7 мм, толщиной 0.5–0.8 мм (семя диаметром 1–1.3 мм, толщиной 0.45–0.65 мм). Перикарпий свободный, многослойный (число слоев (3–4)5–9-слойный), резко неравный по толщине (на поперечных срезах бугорчатый), толщиной (30)50–130 мкм, неплотно прилегающий и местами отслаивающийся, легко разрывающийся, без папилл. Семя красное, без киля. Теста ровная, толщиной 12–20 мкм, со сталактитами.

*O. micrantha*: Плоды диаметром 0.5–0.7(0.9) мм, толщиной 0.2–0.4 мм, с 1-слойным перикарпием без темного содержимого. В сухом виде перикарпий сотовидный, однако при размачивании восстанавливает мамиллятную структуру. Семя плотно прилегает к перикарпию, красноватое или с черноватым отливом, немного вздутое, с килем. Теста толщиной около 12 мкм, со сталактитами.

*O. rubra*: (исследованы плоды, содержащие семена как с вертикальным, так и с горизонтальным зародышем. Кроме наличия пространственной гетероспермии, структурные отличия на поперечных срезах не выявлены). Плоды диаметром 0.65–0.9 мм (у образца 1 и 2) и 1.1–1.3 мм (у образца 3), толщиной соответственно 0.35–0.45 и около 0.5 мм. Перикарпий свободный, 1–2-слойный, толщиной до 30 мкм (обычно меньше), неплотно прилегающий и местами отслаивающийся, легко разрывающийся, мамиллятный. Семенная кожура красная, ее теста ровная, толщиной 10–15 мкм, со сталактитами.

*O. urbica*: Плоды диаметром 1–1.2 мм, толщиной 0.6–0.7 мм, с папиллообразным свободным перикарпием, клетки которого имеют темное (темно-коричневое) содержимое. Семя черное, без киля. Теста 42–50 мкм, со сталактитами.

*Spinacia oleracea*: Плод диаметром около 3 мм, толщиной 1.2–1.3 мм. Перикарпий 1-слойный, толщиной около 5 мкм, без папилл. Семя светло-коричневое, без киля. Теста толщиной около 15 мкм, без сталактитов.

*Teloxys aristata*: Плоды диаметром 0.7–0.8 мм, толщиной 0.4 мм, перикарпий без папилл, ровный, просвечивающий, прилегает к спермодерме, но при размачивании удаляющийся. Семя черновато-красное, килеватое, теста толщиной 12–15 мкм, без сталактитов.

### **Азиатские таксоны из рода *Oxybasis rubra* — свет в конце тоннеля**

Группа *Oxybasis rubra* (*Chenopodium rubrum*) — одна из наиболее трудных в роде. Она охватывает таксоны, встречающиеся в Евразии и Америке и характеризующиеся наличием сво-

бодных или в разной степени сросшихся белопенчатых листочков околоцветника. Карпологически виды этого рода ранее не изучались. В последнее время показано, что для американского таксона *O. macrosperma*, морфологически схожего с *O. rubra*, характерен многослойный перикарпий, что отличает его от всех остальных представителей рода (Sukhorukov, Zhang, 2013). С другой стороны, евразийские таксоны рода изучены крайне слабо, в частности, круг родства *O. glauca* и, в особенности, *O. rubra*. Среди европейских рас *O. rubra* заслуживает особого внимания забытый, но интересный таксон, именуемый *Chenopodium intermedium* и переведенный совсем недавно в разновидность *Oxybasis rubra* var. *intermedia* (Bock, Tison, 2012), а также гибридогенный, но, видимо, не всегда дающий семена вид *O. schulzeana* (*O. glauca* × *O. rubra*).

В умеренной части Азии сразу два вида стали предметом детального анализа — центральноазиатский вид *O. gubanovii* (Sukhor.) Sukhor. et Uotila, описанный совсем недавно как *Chenopodium gubanovii* (Sukhorukov, 1999), и также забытый, но восстановленный в видовом статусе таксон *O. micrantha* (Trautv.) Sukhor. et Uotila (*Chenopodium micranthum* Trautv.). Весьма неожиданным оказался тот факт, что *Chenopodium micranthum* был описан во второй половине XIX столетия из Челябинской области, на границе Европы и Азии (Trautvetter, 1868), но имеет один из самых широких ареалов в Евразии среди всех маревых (Sukhorukov et al., 2013). Именно *O. micrantha* является «связующим звеном» между *O. urbica* и группой *O. rubra*, поскольку по карпологическим признакам *O. urbica* существенно уклоняется от остальных таксонов рода вследствие наличия папилл на поверхности перикарпия и черного цвета семян. Оба признака нехарактерны для других видов *Oxybasis*, имеющих ровный или мамиллятный перикарпий и красные семена. Тем не менее, в морфологическом отношении (например, форма листьев, околоцветника) *O. micrantha* очень схож с *O. urbica* и ранее часто принимался за него, а по остальным репродуктивным признакам явно тяготеет к группе *O. rubra*. Наиболее надежные отличия между *O. rubra*, *O. micrantha* и *O. gubanovii* проявляются на стадии плодоношения, что подробно отражено в специальной работе (Sukhorukov et al., 2013). Спектр видоспецифичного набора признаков трех близкородственных таксонов представлен в таблице 1. Для сравнения в нее также помещен *O. urbica*.

Таблица 1. Отличия в репродуктивной сфере между азиатскими видами рода *Oxybasis*, имеющими свободный околоцветник.

Признак	<i>O. rubra</i>	<i>O. micrantha</i>	<i>O. gubanovii</i>	<i>O. urbica</i>
Цветки	сидячие, клубочки компактные	на короткой ножке, клубочки расставленные	на короткой ножке, клубочки расставленные	± сидячие, клубочки компактные
Сегменты околоцветника	(4–) 5 лопастей (на терминальных цветках) или 3 (на боковых цветках), нерастопыренные и неизменяющиеся, на спинной части (почти) без кия, средняя жилка не видна на внутренней стороне листочков	4 или 5 сегментов, растопыренные, но неизменяющиеся (обратнойцевидные, на спинке без кия) и удлиненные (ланцетные или обратноланцетные, на спинной части с небольшим бугорком), средняя жилка с внешней и внутренней сторон хорошо заметная	2–4 сегмента, нерастопыренные, но удлиненные при плоде, обратноланцетные или продолговатые, на спинке с закругленным бугорком, средняя жилка изнутри не видна	сегментов 5, редко 4, отчасти растопыренные, неизменяющиеся, овальные, на спинке (в верхней части листочков) иногда немного вздутые, средняя жилка явно видна изнутри

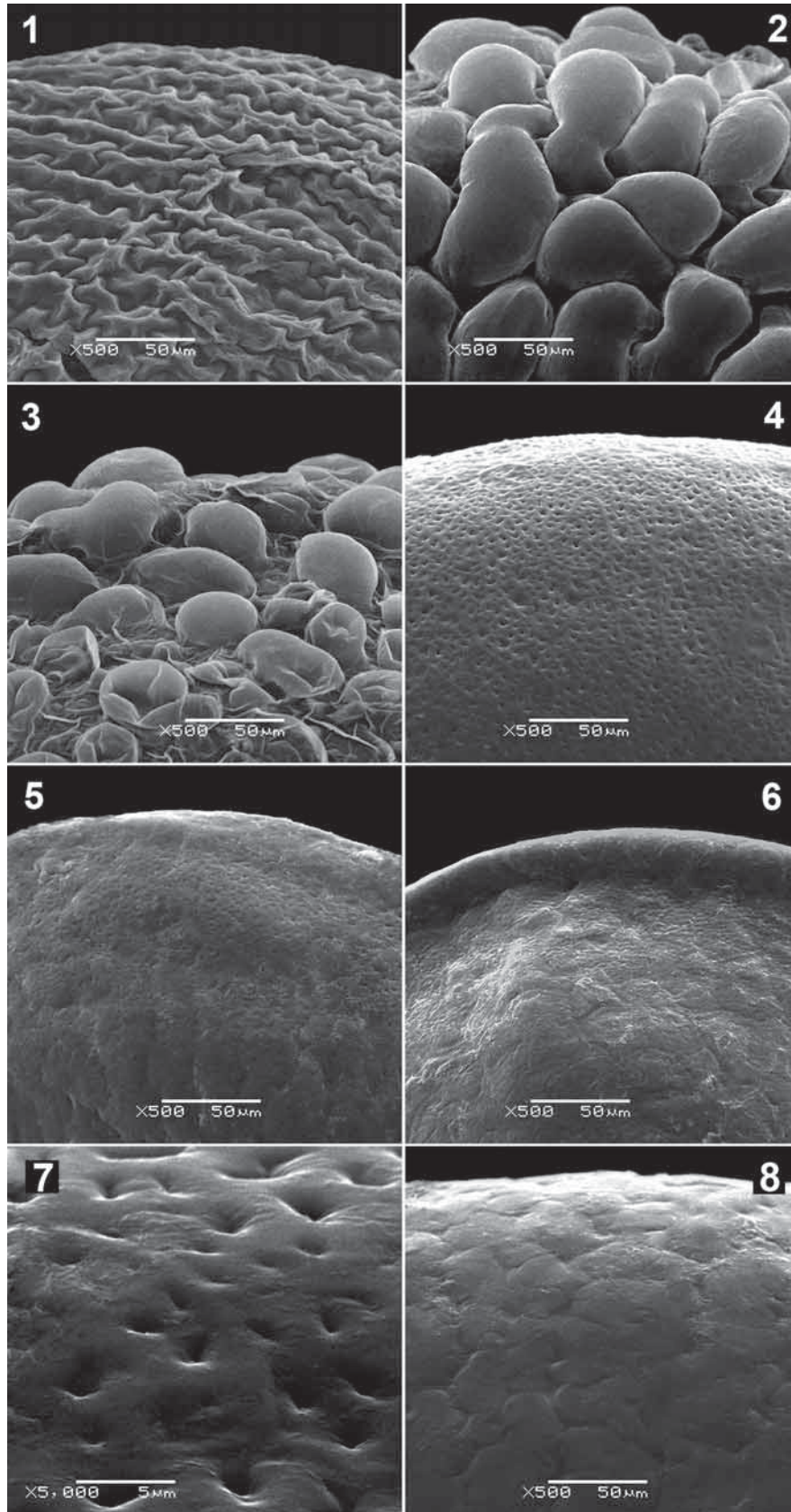
Признак	<i>O. rubra</i>	<i>O. micrantha</i>	<i>O. gubanovii</i>	<i>O. urbica</i>
Перикарпий	неправильно рвущийся; без папилл (Илл.10-1)	сохраняющийся, но удаляющийся при механическом воздействии, в свежем или размоченном состоянии с мамиллами (Илл. 10-2), а в сухом виде — кратеровидный	сохраняющийся, но плохо счищающийся, в свежем или размоченном состоянии с мамиллами (Илл. 10-3), в сухом виде поверхность кажется ровной	сохраняющийся, но легко счищающийся; в свежем или размоченном состоянии с коническими папиллами (Илл. 5-4), а в сухом виде — кратеровидный
Семя	0.6–0.8(–1.1) мм, красное, уплощенное или слегка выпуклое, по краю тупое или острое, теста с мелкоямчатой ультраскульптурой (Илл.10-4)	0.6–0.8 мм, красное или красно-черное, слегка выпуклое, по краю острое или килеватое, теста с мелкоямчатой ультраскульптурой (Илл. 10-5)	0.5–0.7 мм, красное, резко выпуклое (вздутое), по краю острокилеватое, теста с мелкоямчатой ультраскульптурой (Илл. 10-6, 10-7)	1.0–1.2 мм, черное, слегка выпуклое, по краю тупое, теста с редкими ямками (Илл. 10-8)
Зародыш семени	горизонтальный в семенах, формирующихся в терминальных плодах, вертикальный — в семенах боковых плодов	большой частью горизонтальный, редко — вертикальный	почти всегда вертикальный	почти всегда горизонтальный

Наряду с карпологическим был проведен молекулярно-филогенетический анализ группы *O. rubra* и родственных таксонов на основе последовательности ITS1. С этой целью впервые изучены в молекулярно-филогенетическом отношении два вида (*O. gubanovii* и *O. micrantha*) по стандартным методикам (Kimura, 1980; Tamura et al., 2011). Результаты исследования показали, что оба изучаемых вида и по данным молекулярной филогении относятся к роду *Oxybasis*, хотя оба дерева, построенных на основе максимальной парсимонии (MP) и максимального подобия (ML), не полностью конгруэнтны (Илл. 11, 12). Тем не менее, оба дерева — MP и ML — свидетельствуют о принадлежности *Chenopodium gubanovii* и *C. micranthum* к роду *Oxybasis* с высоким индексом поддержки (90% и 99%, соответственно). Внутриродовое деление рода *Oxybasis*, предложенное в самое последнее время (Mosyakin, 2013), нуждается в дальнейшей проработке с привлечением всех его представителей.

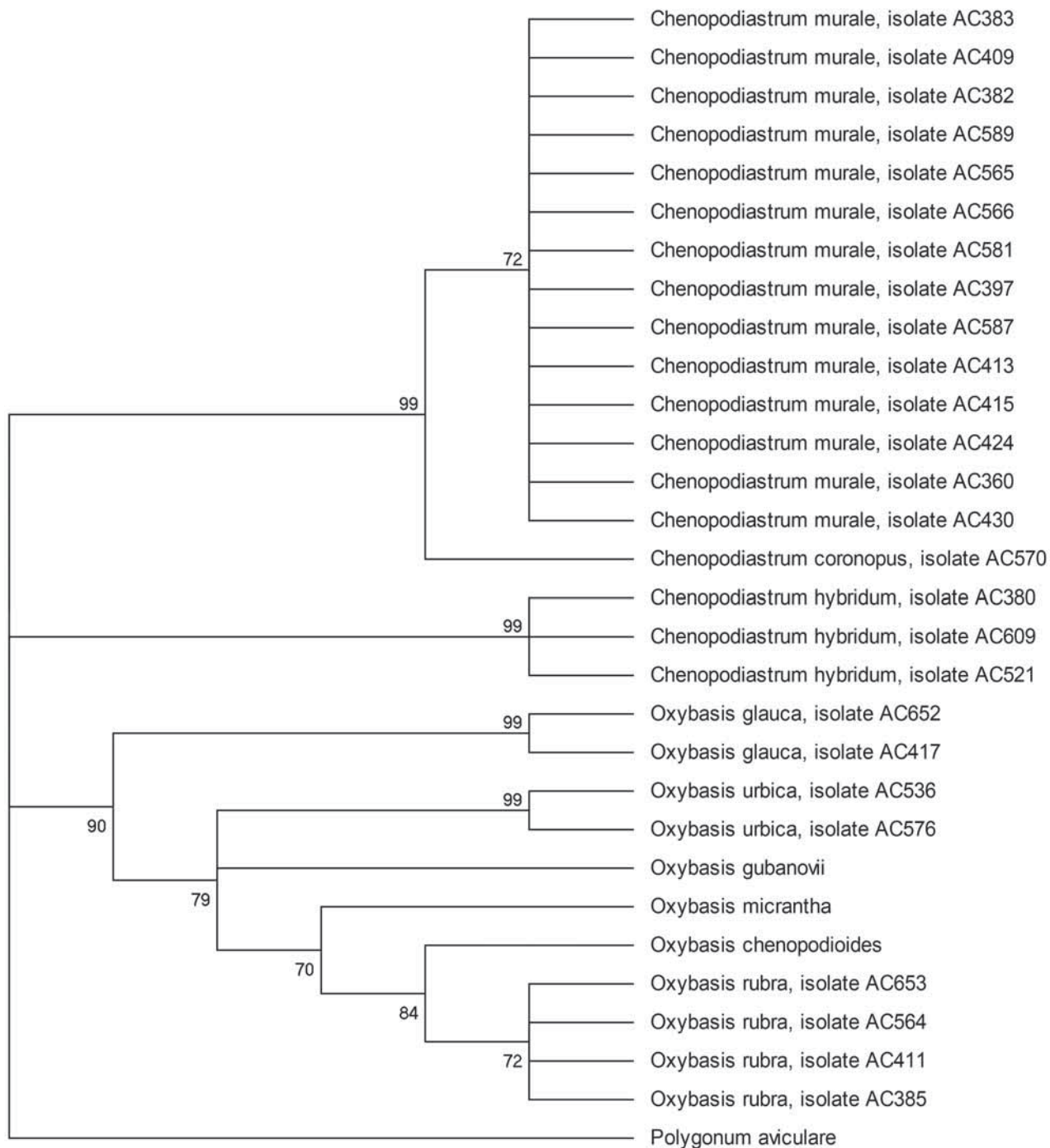
### **Клады *Atriplex* и *Archiatriples***

Круг родства родов *Atriplex* всегда был хорошо очерчен. Основным признаком этой группы считали наличие однополых цветков и двух остающихся при плодах, уплощенных и разрастающихся «прицветничков». Природа таких охватывающих плод образований оставалась не до конца ясной, и первые результаты по изучению формирования соцветий показали, что такие фоллиарные структуры не являются собственно прицветничками, а представляют собой, скорее, парные брактей (Urmí-König, 1981). В последнее время результаты детального изучения флоральной анатомии убедительно показали, что эта прицветникоподобная структура у видов объемного рода *Atriplex* представляет собой два супротивно расположенных



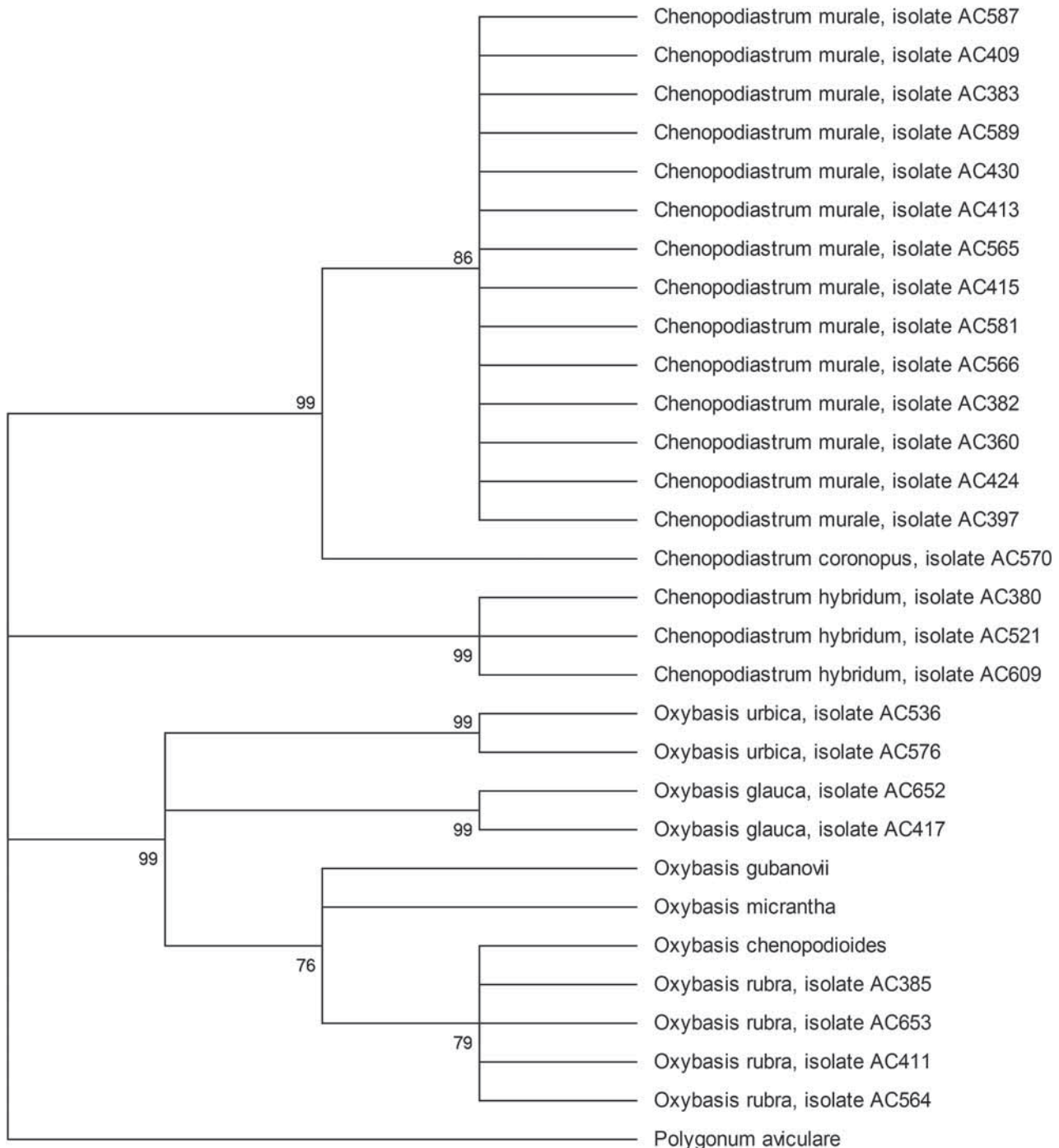


Илл. 10. Ультраскульптура поверхности перикарпия (1–3) и спермодермы (4–8) у близкородственных видов рода *Oxybasis*. 1 (ретикулярная) – *Oxybasis rubra*, 2 (мамиллятная) – *O. micrantha*, 3 (мамиллятная) – *O. gubanovii*, 4 (мелкоточечная) – *O. rubra*, 5 (мелкоямчатая + островатый край семени) – *O. micrantha*, 6 и 7 (ретикулярно-мелкоямчатая + килеватый край семени) – *O. gubanovii*; 8 (ретикулярно-мелкоямчатая) – *O. urbica*. Опубликовано в Sukhorukov et al. (2013).



Илл. 11. Филогенетическое дерево *Oxybasis* на основе анализа МР.

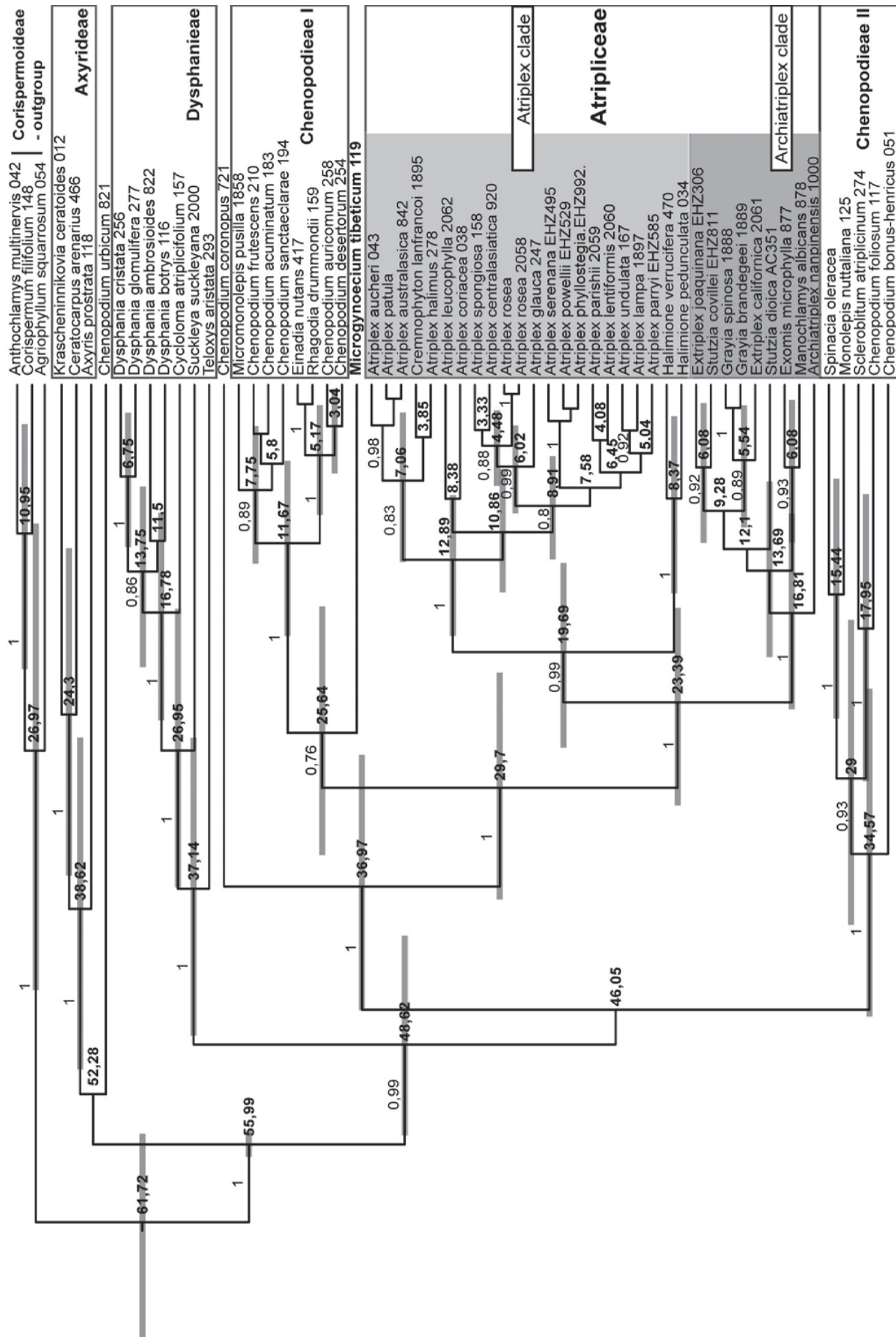
и разрастающихся листочка околоцветника, при одновременном подавлении развития трех остальных примордиев (Flores Olvera et al., 2011). Полностью принимая такое заключение, в настоящей работе для удобства все же используется термин «листовидная обертка», или просто «обертка»: в морфологическом контексте это позволяет отличать собственно актиноморфный околоцветник, состоящий из (почти) одинаковых листочков, и его модификацию из постгенитально измененных примордиев. Такая обертка у ряда представителей *Chenopodioideae* имеет разную форму и консистенцию, характеризуется разной степенью срастания листочков и имеет несомненное диагностическое значение как на видовом, так и более высоких иерархических уровнях (Sukhorukov, 2006).



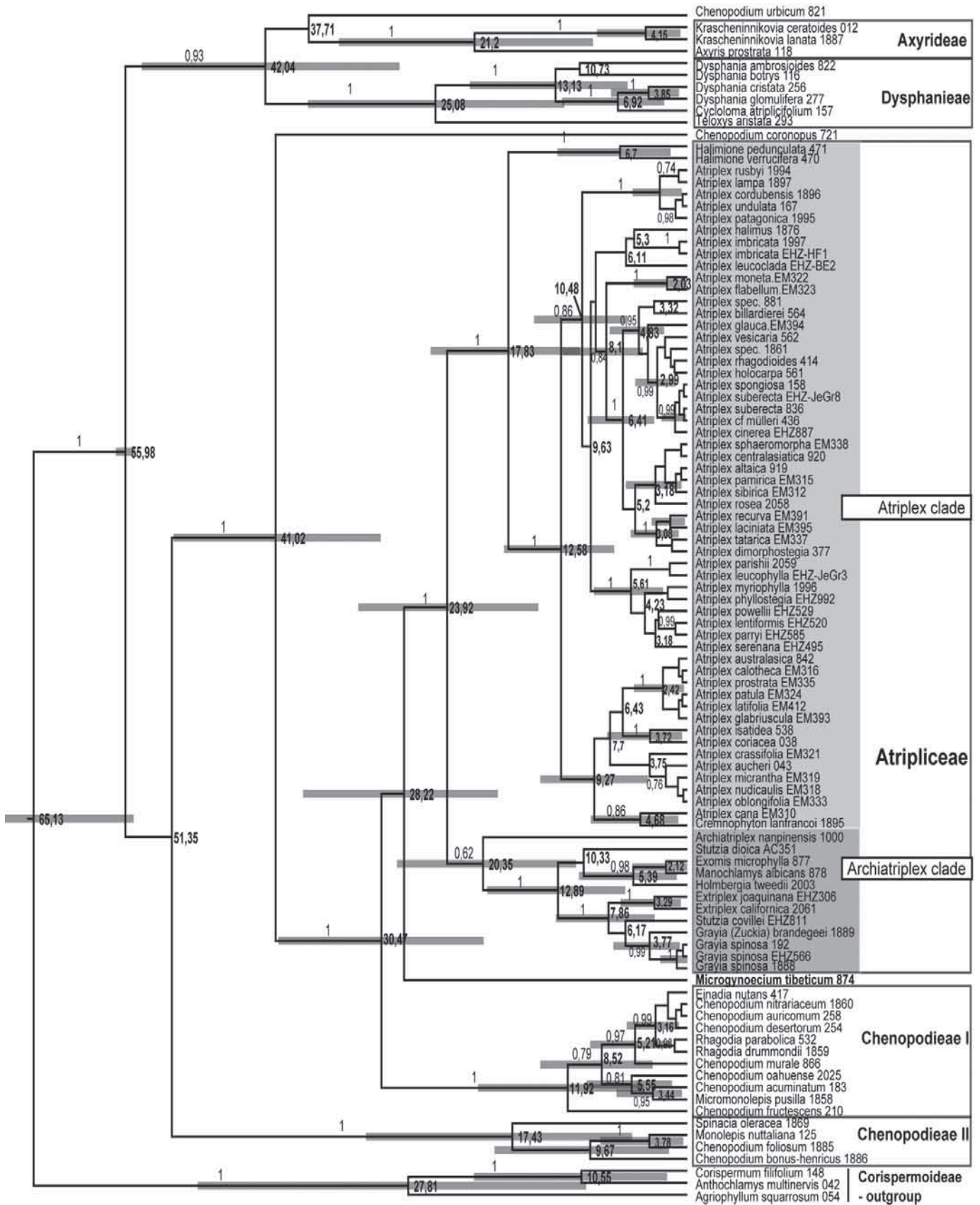
Илл. 12. Филогенетическое дерево *Oxybasis* на основе анализа ML.

Обертка разной формы и консистенции возникла в пределах всего подсемейства *Chenopodioideae* по меньшей мере трижды (Kadereit et al., 2010): собственно в *Chenopodieae* sensu novo (*Atripliceae* s.str., включая клады *Atriplex* и *Archiatriples*), трибе *Axyrideae* (*Krascheninnikovia*, *Ceratocarpus*) и, наконец, в трибе *Anserineae* (род *Spinacia*). Однако если в *Axyrideae* и *Anserineae* число таксонов, имеющих такую обертку, в совокупном отношении весьма ограничено (5–8 видов, в зависимости от понимания их объема), то в кладах *Atriplex* и *Archiatriples* она имеется практически у всех таксонов. Тем не менее, следует особо подчеркнуть, что ее периантная природа не может быть принята для родов *Microgynoecium*, *Archiatriples* и *Proatriplex*, поскольку такая обертка, если следовать заключениям Flores Olvera

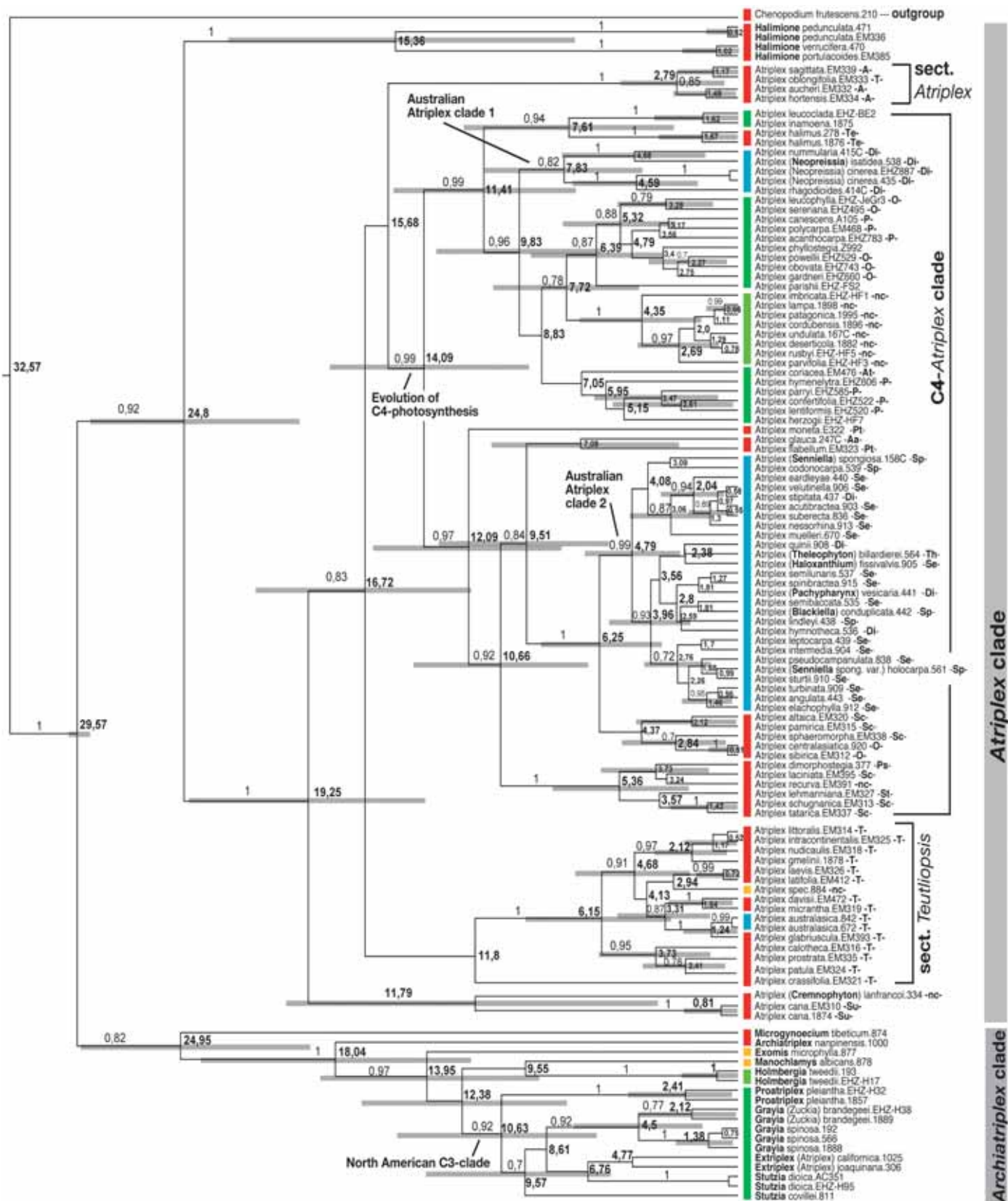




Илл. 13. Упрощенное молекулярное дерево подсемейства *Chenopodioidae*, построенное по результатам сопоставления маркера rbcL (Kadereit et al., 2010).



Илл. 14. Молекулярное дерево подсемейства *Chenopodioideae*, построенное по маркерам *atrB-rbcL*.



Илл. 15. Молекулярно-филогенетическое дерево клад Atriplex и Archiatriples, построенное на основе ITS (Kadereit et al., 2010). Сокращения названий секций: A = sect. Atriplex, At = sect. Atriplicina, Di = sect. Dialysex, O = sect. Obione, P = sect. Pterochiton, Ps = sect. Psammophila, Pt = sect. Pterotheca, Sc = sec. Sclerocalymna, Se = sec. Semibaccatae, Sp = sect. Spongiocarpus, St = sect. Stylosa, Su = sect. Suffruticosae, T = sect. Teutliopsis, Te = sect. Teutlioides, Th = sect. Theleophyton, nc = not classified (таксоны не классифицированы). Из работы Kadereit et al. (2010).



et al. (2011), не гомологична обертке в роде *Atriplex*. В этой связи результаты последней молекулярно-филогенетической ревизии части *Chenopodiaceae* (рода *Atriplex* и агрегатов, ранее относимых в состав *Atripliceae*: см. Kadereit et al., 2010), показали существенные изменения не только в таксономии всей группы, но и отличия в репродуктивной сфере. Наиболее важные таксономические заключения выражаются в следующих основных положениях:

(1) сокращения слагающих трибу родов вследствие отхождения части из них к другим группам подсемейства *Chenopodioideae* (триба *Axyrideae* G. Kadereit et Sukhor., род *Spinacia*: Илл. 13);

(2) монофилии рода *Atriplex* (Илл. 14, 15), виды которого ранее рассматривались в составе сегрегатных родов *Obione* (Gaertner, 1791), *Teutliopsis* (Čelakovsky, 1872), *Cremnophyton* (Brullo, Ravon, 1987) и австралийских *Theleophyton* (Moquin-Tandon, 1849), *Pachypharinx*, *Senniella* и *Morrisiella* (Aellen, 1938 c), что еще раз подтвердило мнение об отсутствии каких-либо существенных морфологических или карпологических отличий между *Atriplex*, с одной стороны, и *Obione* и *Teutliopsis* (Sukhorukov, 2006);

(3) правомочности выделения рода *Halimione* (Aellen, 1938 a): эта клада оказалась сестринской по отношению к кладе *Atriplex* (Илл. 14, 15). Оба таксона — *Halimione* и *Atriplex* — формируют собственную крупную кладу (*Atriplex*), которая, в свою очередь, является сестринской по отношению к кладе *Archiatripex*, объединяющей несколько монотипных или олиготипных родов;

(4) таксономической дивергенции представителей клад *Atriplex* и *Archiatripex* в раннем или среднем миоцене, т.е. 20–10 млн лет назад (Kadereit et al., 2010), с преимущественным расцветом таксонов с обликом *Atriplex*-типа. При этом роды в кладах *Atriplex* и *Archiatripex* не проявляют резко выраженную хорологическую изоляцию. Более того, последнюю кладу формируют таксоны с абсолютно различными и относительно небольшими ареалами (род *Archiatripex* — Центральный Китай; *Holmbergia* — Южная Америка в пределах Аргентины и Чили; *Manochlamys* и *Exomis* — Южная Африка; *Proatriplex* — западные штаты США; *Exatriplex*, *Stutzia* и *Grayia* — разные районы Северной Америки). Род *Atriplex* (не менее 260 видов) распространен на всех материках, но род *Halimione* (3 вида) имеет ареал, связанный с Древним Средиземноморьем.

Карпологические результаты, изложенные работе Kadereit et al. (2010), оказались весьма интересными в отношении дивергенции признаков строения покровов плода и семени между таксонами клад *Atriplex* и *Archiatripex*, и на них следует остановиться более подробно.

### **Клада *Archiatripex***

Карпология видов этой клады рассматривается впервые. Отличия рода *Spinacia*, который ранее включался в состав бывшей трибы *Atripliceae*, в том числе от рода *Atriplex*, даны выше (см. также илл. 16.1, 16.2).

### **Род *Microgynoecium***

Этот род ранее обычно относили к трибе *Atripliceae* (Volkens, 1893; Ulbrich, 1934, etc.). В настоящее время род является, видимо, сестринской ветвью по отношению к родам *Atriplex* и *Archiatripex* (Fuentes-Bazan et al., 2012 a). Род *Microgynoecium* содержит 1 высокогорный вид (*M. tibeticum*), распространенный от Тянь-Шаня до Западных Гималаев. Первоначально его ареал считался типично тибетско-гималайским (Hooker in Bentham et Hooker, 1880), неизвестным во «Флоре СССР» (Ильин, 1936 б), однако находки вида в республиках Средней Азии начиная с середины XX столетия подтверждают его встречаемость в Таджикистане, Кыргызстане и восточном Казахстане (Пратов, 1972). *M. tibeticum* — приземистое однолетнее растение с распластанными побегами и однополыми цветками (мужские цветки с око-

лоцветником, а женские цветки собраны по несколько в компактные соцветия с лопастным кроющим листом при основании (Zhu et al., 2003). Плод весьма необычен тем, что перикарпий по всей поверхности формирует визуально заметные, пузыревидные или ушковидные (в верхней части плода) отслоения от семенной кожуры. Такое явление встречается в семействе *Chenopodiaceae* очень редко: оно отмечено только в некоторых родах разного систематического положения, в частности, в *Archiatriplex* (см. ниже), *Axyris* (*Chenopodioideae*–*Axyrideae*) и *Corispermum* (*Corispermoideae*), но в первом роде отслоения наблюдаются локально (только в верхней части плода). Плоды мелкие, темные (от коричневых до почти черных), перикарпий не отделяется от семенной кожуры, теста семенной кожуры с вертикально расположенными сталактитами, зародыш вертикальный, подковообразный, семядоли *Chenopodium*-типа (ориентированы перпендикулярно оси семени и, соответственно, плода).

В настоящей работе впервые зафиксирован диморфизм плодов и семян. Отличия между двумя типами плодов касаются их размеров, цвета, толщины тесты семенной кожуры и ряда других мелких деталей. С другой стороны, признаки обоих типов плодов отличаются у растений из разных географических локалитетов.

*Типичные образцы, описанные из Гималаев (M. tibeticum s.str.).*

**Плод первого типа** красно-коричневый, длиной 0.9–1 мм, толщиной 0.4–0.5 мм, ушковидные отслоения перикарпия в верхней части плода до 0.1 мм, но есть также мелкие отслоения в его нижней половине. Перикарпий 1-слойный, если клетки без папилл, то около 5 мкм, папиллы конические или треугольные, до 20 мкм. Теста 10–12 мкм (исключая подстилающий, промежуточный между тестой и тегменом слой), крупноволнистая, со сталактитами, тегмен хорошо заметный. **Плод второго типа** темный, длиной 1–1.5 мм, толщиной 0.75–0.8 мм (визуально вздутый), отслоения перикарпия по всей поверхности менее 0.1 мм. Перикарпий 1-слойный, клетки папиллезные, 12–15 мкм. Теста толщиной 20–25 мкм, ровная, со сталактитами. Подстилающего слоя нет.

*Образцы с Тянь-Шаня и Памиро-Алая*

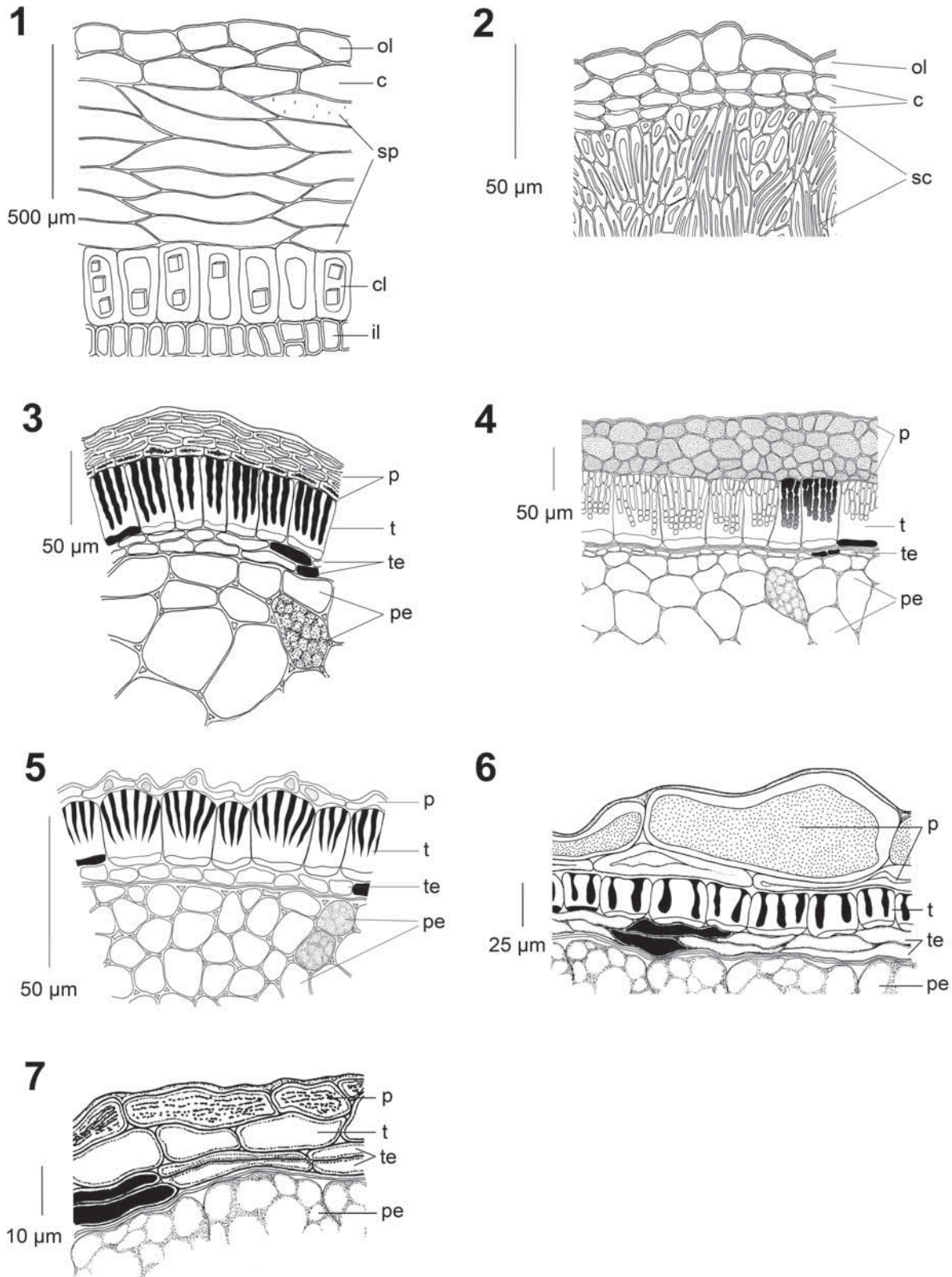
**Плод первого типа** темно-коричневый, длиной 1.2–1.4 мм, толщиной 0.5 мм, ушки в верхней части (как у *Axyris*) до 0.1 мм, есть более мелкие отслоения в других частях плода. Перикарпий 1-слойный, отслаивающийся в разных местах, если клетки без папилл, то около 5–7 мкм, папиллы конические или треугольные, до 20 мкм. Теста 10–12 мкм (подстилающий слой отсутствует), со сталактитами, ровная, тегмен заметен, но мелкий. **Плод второго типа** темный, с толстой семенной кожурой, но невздутый, длиной 1.25–1.6 мм, толщиной 0.55–0.6 мм. Перикарпий 1-слойный, клетки мелкопапиллезные (папилл по сравнению с тибетскими образцами значительно меньше), 5 (и более) мкм. Теста толщиной 22–25 мкм, ровная, со сталактитами. Подстилающего слоя не замечено.

Карпологические отличия между плодами у растений, взятых из Тибета/Гималаев и Памира/Тянь-Шаня, касаются как их цвета и толщины (у плодов первого типа), так и отсутствием подстилающего слоя в семенной кожуре у плодов второго типа. Данные факты могут иметь важное значение для накопления дальнейших сведений по таксономии всего рода, однако материала для соответствующих выводов все еще не хватает.

В целом, род *Microgynoecium* характеризуется среди всех *Chenopodioideae* уникальным признаком, а именно наличием подстилающего (промежуточного), хорошо развитого слоя между тестой и тегменом спермодермы в одном из типов плодов у тибетско-гималайских популяций.

#### Под *Archiatriplex*

Единственный представитель этого рода, открытого лишь несколько десятилетий назад в провинции Сычуань (КНР) и известного только из классического местонахождения (Chu, 1987) — *Archiatriplex nanpinensis* — находится на грани исчезновения и, несмотря на актив-



Илл. 16. Карпология ряда видов триб *Anserineae* и *Chenopodieae* (ex-*Atripliceae*): 1 – Строение обертки у *Spinacia oleracea*, 2 – Строение обертки у *Atriplex fera*. 3 – строение перикарпия и спермодермы у *Holmbergia tweedii*. 4 – То же у *Manochlamys albicans*, 5 –То же у *Proatriplex pleiantha*, 6 – строение перикарпия и спермодермы красного семени у *Atriplex centralasiatica*, 7 – строение перикарпия и спермодермы светло-коричневого семени *Atriplex centralasiatica*. Условные обозначения: для 1 и 2: cl – кристаллоносный слой, il – внутренний слой (обертки), ol – внешний слой обертки (outer layer), c – подстилающие слои (subepidermal layers), sc – склереиды (sclereids), sp – паренхима с порами (sclerenchymatic parenchyma); для 3–7: p – перикарпий (pericarp), t – теста (testa), te – тегмен (tegmen), pe – перисперм (perisperm). Из работы Kadereit et al. (2010).



ные поиски (M. Zhang, личное сообщение), более нигде не найден. Это однолетнее однодольное растение с треугольными, (почти) супротивными листьями и однополыми цветками. Женские цветки скрыты по нескольку в пазухах двух листовидных кроющих листьев, с небольшим пленчатым околоцветником. Карпологиически род практически не изучен, и только недавно удалось получить два плода из типовой коллекции (PE). Плод диаметром около 1.5 мм, округлый. Перикарпий однослойный, толщиной 7–12 мкм, окрашенный в коричневатые тона, с крупными (до 200 мкм) коническими отслоениями от семенной кожуры; клетки мамиллятные, их содержимое с мелкокристаллическим песком. Семя черное, без заметного ультраскульптурного орнамента, с относительно толстой тестой (30–35 мкм), наружная стенка которой откладывает вертикальные сталактиты, и 1–2 слоями тонкого тегмена. Перисперм обильный, эндосперм однослойный, расположенный вокруг зародышевого корешка.

В отношении наличия отслоений перикарпия по всему периметру плода, его плотного прилегания к семенной кожуре *A. nanpinensis* проявляет сходство с *Microgynoecium tibeticum*.

#### Род *Holmbergia*

Положение этого рода среди представителей бывшей трибы *Atripliceae* довольно неожиданно, поскольку единственный представитель этого рода — *H. tweedii* — имеет неразрастающийся 5-членный околоцветник из примерно равных листочков. Плоды считались ягодообразными с окрашенным в красные тона перикарпием (например, Kühn et al., 1993). Это соответствует действительности только отчасти. Наряду с ягодообразными плодами на растении всегда присутствуют плоды с сухим и менее толстым 3–5(6)-слойным сухим перикарпием, который визуально кажется окрашенным за счет просвечивающего семени с красноватой семенной кожурой (Илл. 16.3). Перикарпий *Holmbergia* имеет очень редкую для всего семейства особенность, когда экзокарпий состоит из 2–3 сжатых в тангентальном направлении слоев клеток с несколько утолщенными оболочками. Поскольку плоды, судя по цвету и консистенции перикарпия, распространяются преимущественно орнитохорно, теста семенной кожуры довольно мощная (40–50 мкм), выполняющая, очевидно, защитную функцию.

#### Роды *Manochlamys* и *Exomis*

В последней обобщающей сводке по семейству (Kühn et al., 1993) *Manochlamys* рассматривалась в составе единого рода *Exomis*. Близкое родство этих двух южноафриканских таксонов поддерживается на основании дерева cpDNA (Kadereit et al., 2010). Их морфологические различия проанализированы в цитируемой выше работе (ср. Aellen, 1939 b): (1) Женские цветки *Manochlamys albicans* имеют обертку из двух мясистых и неравных по величине листочков, которые разрастаются и целиком прикрывают плод, и 2–4-лопастный беловатый околоцветник. Женские цветки *Exomis microphylla* с оберткой из двух почти неразрастающихся узколанцетных листочков, а околоцветник редуцирован до тонкого просвечивающего кольца вокруг завязи или состоит из двух супротивных листочкам лопастей такой же консистенции; (2) Соцветие у *M. albicans* безлистное (у *E. microphylla* оно олиственное); (3) Листочки околоцветника мужских или обоеполюх цветков у *M. albicans* спаянные, а у *E. microphylla* — срощенные только в основании.

В дополнение в этим признакам существуют карпологиические отличия между *Exomis* и *Manochlamys*: плод у *M. albicans* имеет довольно толстый перикарпий (25–50 мкм), состоящий из нескольких слоев вздутых изодиаметрических клеток (Илл.16.4), а *Exomis* характеризуется тонким перикарпием, внешний слой которого содержит пузыревидные волоски, с поверхности кажущиеся папиллами.

Интересно отметить, что оба рода имеют тесту семенной кожуры с очень нехарактерными для всего семейства *Chenopodiaceae* прерывистыми сталактитами каплевидной формы.

### Род *Proatriplex*

Этот род включает только один однолетний вид — *P. pleiantha* (Weber) Stutz et G.L. Chu, который имеет обертку из двух листочков, заключающей в себе несколько женских цветков с небольшим пленчатым околоцветником. Weber (1950) описал этот таксон как *Atriplex*, при этом предполагая, что *A. pleiantha* является примитивным представителем рода. Впоследствии резкая морфологическая обособленность вида от остальных видов рода *Atriplex* послужила основанием для выделения особого рода *Proatriplex* (Stutz et al., 1990), статус которого поддержан другими исследователями (Judd, Ferguson, 1999; Kadereit et al., 2010). Этот род также отличается карпологически. Перикарпий плотно прилегает к спермодерме, наружная стенка его единственного паренхимного слоя сильно утолщена. Папилл на поверхности перикарпия нет, имеются только небольшие мамиллы, возникающие из-за выпуклых очертаний наружных клеточных стенок. Семя черное; теста волнистая (что нехарактерно для представителей *Atriplex*), толщиной 20–35 мкм, с косо (не вертикально) направленными сталактитами (Илл.16.5).

### Род *Extriplex*

Этот род выделен в самое последнее время на основе молекулярно-филогенетических исследований и содержит всего 2 вида (*E. joaquinana* и *E. californica*), с распространением на западе Северной Америки (Zacharias, Baldwin, 2010). Надежных морфологических отличий, которые отделяли бы этот род от *Atriplex*, до сих пор не найдено и, судя по всему, ряд групп *Atriplex*, в особенности *A. sect. Teutliopsis*, и род *Extriplex* выработали ряд конвергентных признаков, в частности, однополые цветки и брактееподобную обертку при женских цветках из двух незначительно срастающихся листочков. Однако, в отличие от *A. sect. Teutliopsis*, у *Extriplex* констатирован только один тип семян (Zacharias, Baldwin, 2010).

Карпологически изучен вид *E. californica*. Плод диаметром около 1.5 мм. Перикарпий легко отслаивающийся, толщиной 7–12 мкм, с небольшими папиллами, возникающими в верхней части плода. Семя черное, диаметром около 1.5 мм, без киля, без заметной ультраскульптуры; теста толщиной 30–37 мкм, с вертикальными сталактитами, протопласт ее клеток сжатый. Тегмен из 1 слоя, малозаметный. По анатомическим признакам плода и семени *E. californica* не имеет отличий от видов рода *Atriplex*.

### Клада *Atriplex*

В новом понимании эта кллада содержит всего 2 рода — *Atriplex* и восстановленный род *Halimione*.

### Род *Atriplex*

В настоящее время род *Atriplex* — самый объемный род среди всех *Chenopodioideae* (и, по-видимому, во всем семействе) и насчитывает не менее 260 видов, распространенных по всему миру. Для рода характерны однополые цветки (растения однодомные или двудомные), при этом женские цветки заключены в обертку, которая представляет собой два сильно разрастающихся листочка околоцветника при подавлении роста остальных примордиев (Flores Olvera et al., 2011). Таким образом, в роде *Atriplex* закрепилась резко выраженная модификация околоцветника в сторону формирования более или менее уплощенного антокарпия, который принимает непосредственное участие в диссеминации диаспоры (Сухоруков, 2003в). Плоды по своим размерам (1–3.5 мм) чаще всего меньше длины (диаметра) обертки, но иногда размеры плодов и самой обертки совпадают. Только у трех видов (типовая секция рода) наряду с женскими цветками, заключенными в обертку, имеются двуполые или функционально женские цветки с актиноморфным (4)5-членным околоцветником (Becker, 1913; Медведева, 1991).

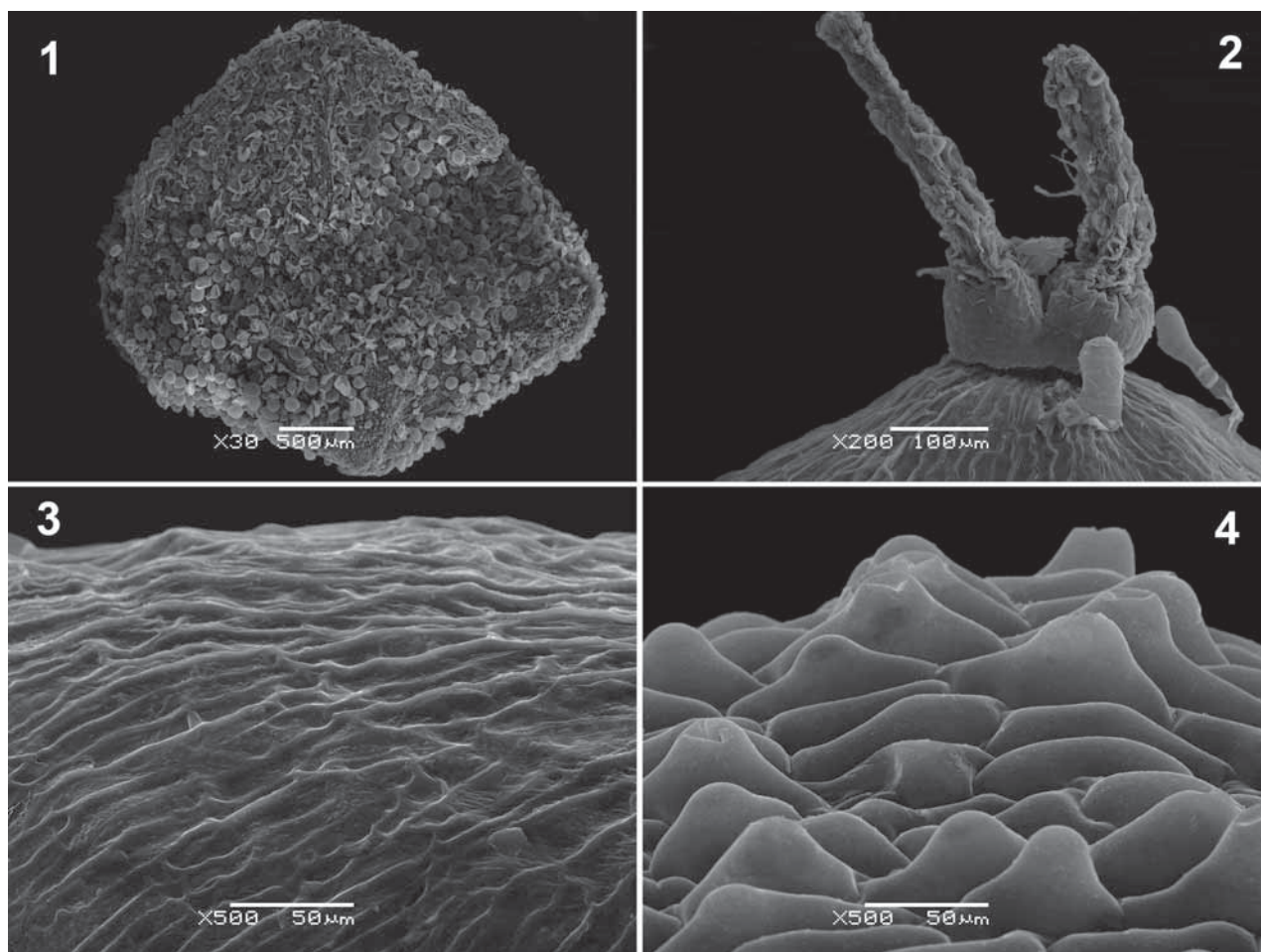
подавляющее большинство видов рода не имеет актиноморфного околоцветника при женских цветках, и плоды заключены только в обертку, строение которой имеет важнейшее таксономическое значение, в том числе характер спаянности двух ее листочков (Sukhorukov, 2006). Признаки строения плода и семени лишь недавно скорректированы у однолетних евразийских представителей *Atriplex*, при этом показано, что все таксоны, произрастающие в пределах умеренной зоны Евразии, характеризуются наличием явной гетероспермии, в том числе в тех группах, где такое явление ранее не отмечено (Sukhorukov, 2006; Илл. 16.6, 16.7). В целом можно сделать следующие заключения применительно к существующей системе всего рода:

(1) Самая глубокая ветвь рода состоит из двух географически изолированных друг от друга видов — полукустарничков *A. cana* (опустыненные степи Азии) и *A. lanfrancoi* (эндемик Мальты, описанный ранее как *Cremnophyton lanfrancoi*: Brullo, Pavon, 1987). Оба они имеют только один (светло-коричневый) тип семян. Семенная кожура очень тонкая, 5–10 мкм, без сталактиотов. Весьма необычно положение зародышевого корешка у *A. lanfrancoi*: при почти свободных листочках обертки корешок направлен вверх, в то время как у всех остальных изученных видов рода существует зависимость степени срастания листочков обертки и положения корешка в семени. Она выражается в смещении кончика корешка семени в верхнее положение при большей степени спаянности листочков охватывающей плод обертки (Сухоруков, 2003в);

(2) Одна из базальных, но монофилетичных и диверсифицированных ветвей *Atriplex* — секция *Teutliopsis* (только однолетники), с распространением преимущественно в Евразии и на супралиторальных Северной Америки — характеризуется наличием явной гетероспермии. При этом, как показано ранее (Сухоруков, 2003; Sukhorukov, 2006), внутриконтинентальные и литоральные таксоны имеют разный цвет семян. Общим для всей секции *Teutliopsis* следует назвать черный, более мелкий тип семян диаметром 1–1.5 мм, теста которых относительно толстая (20–35 мкм) и содержит в наружных стенках своих клеток вертикально расположенные сталактиты. Второй тип семян различается: у внутриконтинентальных видов семя имеет светло-коричневую (или почти желтую) окраску, а у литоральных таксонов — красную. Тем не менее, теста красных семян не содержит сталактиты, а ее толщина по сравнению с тестой черных семян существенно меньше;

(3) Самая крупная клада рода включает не менее 150 представителей с  $C_4$ -синдромом, распространенных на всех континентах ( $C_4$ -*Atriplex* clade: Kadereit et al., 2010). У хамефитов отмечены только однотипные семена, и чаще всего они или красные, или светло-коричневые (Wilson, 1984; Welsh, 2003; Сухоруков, в данной работе). Изученные африканские и евразийские хамефиты также развивают красные семена, и только у средиземноморского вида *A. glauca* и двух Ирано-Туранских таксонов *A. dimorphostegia* и *A. ornata* имеются черные семена. Несмотря на то, что признаки строения семян у многих видов  $C_4$ -клады весьма схожи, следует подчеркнуть, что некоторые мелкие признаки все же могут быть использованы в таксономических целях. Это касается, в частности, плохо изученных африканских хамефитов, которые проявляют определенную морфологическую схожесть друг с другом и часто принимаются за широко распространенный в Средиземноморье (включая Северную Африку) *A. halimus*. Тем не менее, специальные исследования этой группы в Восточной Африке и на островах Индийского океана показали, что восточноафриканские и островные растения по ряду признаков, в том числе карпологических, отличаются от типичных форм *A. halimus*, с которыми их смешивали (Brenan, 1954; 1994). К числу признаков, позволивших сделать ревизию тропических африканских таксонов, с описанием новых для науки видов *A. brenanii* и *A. aellenii*, следует назвать размер самих семян, а также отличия в ультраскульптуре поверхности перикарпия и отсутствие трихом на его поверхности (Sukhorukov, 2012; 2013, см. также Илл. 17). При этом репродуктивные признаки (строение обертки при плодах, поверхность перикарпия) сближают указанные таксоны не с *A. halimus*, а с южноафриканскими видами.



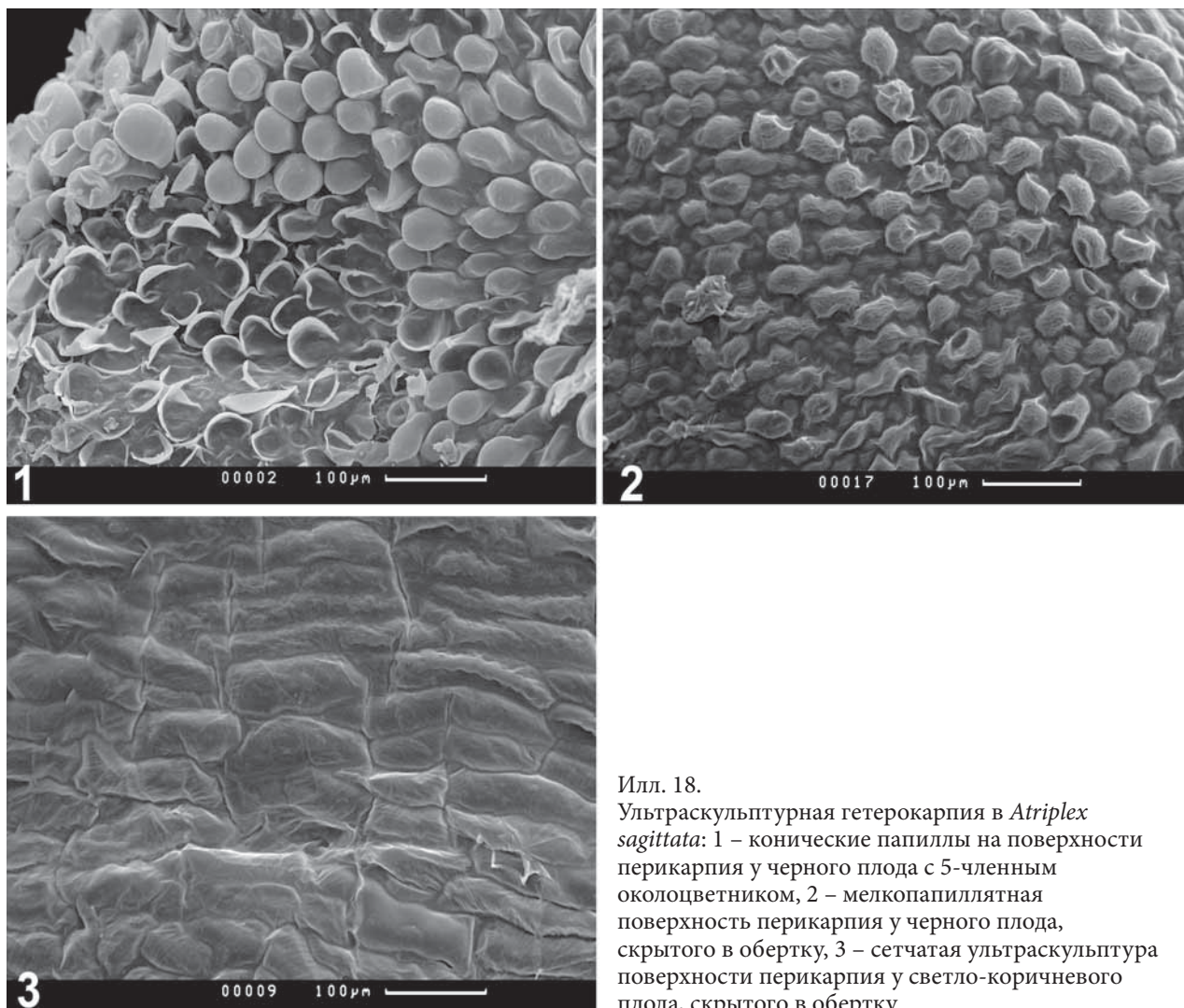


Илл. 17. 1 – Обертка при плодах у *Atriplex halimus*, 2 – Волоски на поверхности перикарпия в верхней части плода (близ стилодиев) у *A. halimus*, 3 – сетчатая ультраскульптура поверхности перикарпия у *A. halimus*, 4 – мамиллярная ультраскульптура поверхности перикарпия у *A. brenanii*. Первоначально опубликовано в Sukhorukov (2012).

Начавшиеся исследования по карпологии южноамериканских полукустарников показали, что цвет семян (красный или светло-коричневый) и толщина тесты также могут иметь диагностическое значение. При этом ни в одном изученном таксоне сталактиты в тесте спермодермы не найдены.

Что касается однолетников из клады с  $C_4$ -синдромом, то диморфизм семян ранее был известен только у двух евразийских видов — *A. megalotheca* (Попов, 1936) и *A. rosea* (Zahavy, 1954). Последующие исследования подтвердили наличие двух типов семян у других родственных таксонов, ранее рассматривавшихся в составе секций *Sclerocalymma* и *Obione* — *A. tatarica*, *A. fominii*, *A. paradoxa*, *A. sibirica*, *A. centralasiatica* и др. (Sukhorukov, 2006). Соотношение числа гетероморфных (красных и светло-коричневых) семян, производимых одной особью, в процентном отношении резко неравное, однако причины такого явления до сих пор не выяснены. Анатомически эти типы семян имеют те же отличия, зафиксированные в черных и светло-коричневых семенах у видов секции *Teutliopsis* (меньшие размеры красных семян при формировании более мощной тесты со сталактитами и, соответственно, крупные размеры светло-коричневых семян при истончении тесты и отсутствии в ее клетках сталактитов);

(4) Типовая секция *Atriplex*, насчитывающая только 4 вида, причем один из них — *A. oblongifolia* — по всем признакам является типичным членом секции *Teutliopsis*, и только результаты молекулярно-филогенетических исследований свидетельствуют в пользу отне-



Илл. 18.  
Ультраскульптурная гетерокарпия в *Atriplex sagittata*: 1 – конические папиллы на поверхности перикарпия у черного плода с 5-членным околоцветником, 2 – мелкопапиллятная поверхность перикарпия у черного плода, скрытого в обертку, 3 – сетчатая ультраскульптура поверхности перикарпия у светло-коричневого плода, скрытого в обертку.

семя этого вида к типовой секции. Для практически всех представителей типовой секции (sect. *Atriplex*) — *A. hortensis*, *A. sagittata* и *A. aucheri* — свойственна как гетерофлория, так и гетероспермия. Гетерофлория выражена только у женских цветков, которые бывают двух типов: с простым, 3–5-членным актиноморфным околоцветником, без уплощенной обертки; и только с оберткой (и в этом случае цветки без актиноморфного околоцветника). Сообразно этому развивающиеся плоды у указанных видов различны по размерам и форме, с наличием ультраскульптурной гетерокарпии (Илл. 18) и разных способов диссеминации диаспор. Такая комбинация женских цветков считалась самой примитивной во всем роде (Медведева, 1991). Тем не менее, первые молекулярные результаты ясно продемонстрировали, что секция *Atriplex*, представители которой формируют два типа женских цветков, является не исходной группой в роде, а представляет собой эволюционную ветвь с новыми уникальными признаками репродуктивной сферы (Schwarz, 2003). Такие цветки производят плоды со следующими типами семян, хорошо описанными Scharlock (1873):

(1) Черные (с красноватым отливом), очень мелкие (1.3–1.8 мм) выпуклые семена в плоде с околоцветником из 3–5 листочков;

(2) Черные (с красноватым отливом), обычно более крупные (1.6–2 мм), выпуклые или, реже, плоские семена в плоде, заключенном только в обертку;

(3) Светло-коричневые, крупные (2.0–3.5 мм), вогнутые семена в плоде, охваченном оберткой.

Кроме этих трех основных типов, растения могут иногда образовывать вертикально или горизонтально ориентированные светло-коричневые семена в плоде с околоцветником; иногда имеются также переходные формы между темными и светло-коричневыми семенами (Cohn, 1914). Стратегия прорастания черных и светло-коричневых семян также существенно различается (Веселова, Кондорская, 1990; Mandák, Rušek, 2001 b).

Триморфизм семян подтвержден анатомически (Веселова, Кондорская, 1990; Сухоруков, 2010) на примере *A. sagittata* (Табл. 2).

Таблица 2. Морфологический и анатомический триморфизм семян у *Atriplex sagittata*.

Семена плодов, заключенных в околоцветник	Семена плодов, заключенных в обертку	
Семена черные, 1.2–1.8 мм в диаметре, выпуклые. Теста семян толщиной 15–25(30) мкм. Зародыш, как правило, горизонтальный. Вес 1000 семян составляет 1.1–1.4 г	Семена черные, 1.6–2.0 мм в диаметре, выпуклые. Теста толщиной 15–20(25) мкм. Зародыш вертикальный. Вес 1000 семян — 1.3–1.6 г	Семена светло-коричневые, 2.0–3.5 мм в диаметре, слегка вогнутые. Теста толщиной 4–10 мкм. Зародыш вертикальный. Вес 1000 семян — 2.7–3.5 г

При этом прослеживается определенный параллелизм, в частности, с *Chenopodium album*, когда в пределах одного растения существует как явная гетероспермия (выработка черных и светло-коричневых семян), так и скрытая разносемянность (черные семена в плодах, заключенных в околоцветник и обертку, имеют схожий размер, вес и толщину тесты). Однако взаимоотношения репродуктивных диаспор представляются более сложными, чем в *Chenopodium s.str.* Во-первых, перикарпий плодов всех трех типов диаспор проявляет только ультраскульптурные (но не анатомические) отличия. В этом отношении вполне правомерно говорить об «ультраскульптурной» гетерокарпии, которая сводится к разной поверхностной орнаментации наружных клеточных стенок внешнего (или единственного) слоя клеток перикарпия. Кроме того, семена *A. hortensis*, *A. sagittata* и *A. aucheri*, кроме структурной гетероспермии характеризуются разной пространственной ориентацией зародыша (черные семена в плодах с околоцветником имеют обычно горизонтальное положение зародыша, а семена в плодах, скрытых в обертке — вертикальное).

В целом многие карпологические признаки рода *Atriplex*, несмотря на разнообразие охватываемой плод обертки, представляются весьма консервативными. Это: (1) однослойный недифференцированный перикарпий, который может быть гладким или мамиллятным, или содержать папиллы (в особенности на поверхности плодов, содержащих черные семена: sect. *Atriplex*, *Teutliopsis*); (2) отсутствие килеватых семян; (3) теста всегда более толстая, чем тегмен, ее протопласт прижат к внутренней периклиальной стенке; (4) зародыш всех или большинства семян вертикально расположенный.

#### Род *Halimione*

Этот род длительное время сводился в синонимы *Atriplex* и восстановлен только в последнее время (Kadereit et al., 2010). Род содержит 3 вида, распространенных большей частью в Древнем Средиземноморье, и все виды играют существенную роль в растительных сообществах (*H. portulacoides* — в составе приморских типов растительности в Средиземноморье, *H. verrucifera* — внутриконтинентальных солонцово-солончаковых формаций, а *H. pedunculata* — в сложении как литоральных, так и пустынно-степных фитоценозов). Все виды имеют серые (но часто оголяющиеся к концу вегетации растений) листья вследствие наличия густого опушения из пузыревидных волосков, однополые цветки (растения только



однодомные) и обертку при женских цветках из практически полностью срастающихся листочков. Aellen (1938 a) впервые отметил тот факт, что у всех видов обертка плотно прилегает к перикарпию и не отделяется от него. Перикарпий очень тонкий, до 10 мкм, обычно однослойный, сложен тонкостенными клетками. Семенная кожура, в отличие от всех видов *Atriplex* s.str., белопленчатая, состоит из 2 одинаковых сжатых слоев клеток (внешний слой не толще внутреннего), а сами клетки не пропитаны дубильными веществами. Зародыш вертикальный, его корешок направлен вверх. Плотное прилегание листочков обертки к перикарпию и очень тонкая семенная кожура из одинаковых слоев клеток отличают этот род не только от *Atriplex*, но и от всех остальных *Chenopodieae*.

### Триба *Axyrideae*

Эта триба, как отмечено выше, выделена из состава трибы *Atripliceae* (= *Chenopodieae* sensu novo) совсем недавно по результатам молекулярного анализа (Kadereit et al., 2010) и содержит всего 3 рода: *Axyris*, *Ceratocarpus* и *Krascheninnikovia*. Морфологически представители трибы отличаются наличием звездчатого опушения, которое более не встречается ни у одного рода клады *Chenopodiaceae*. Для этой группы также характерны раздельнополые цветки (растения однодомные). Два рода (*Ceratocarpus* и *Axyris*) встречаются в аридных и горных районах Азии, юго-восточной и восточной частях Европы, а род *Krascheninnikovia* характеризуется дизъюнктивным распространением в Северной Америке и Евразии. Всего в трибе около 10 видов. Самый крупный род — *Axyris*.

### Род *Axyris*

Род охватывает шесть однолетних представителей с очередными, плоскими и черешковыми листьями, терминальными мужскими колосовидными соцветиями и женскими цветками, собранными по несколько в пазухах брактеев. Каждый женский цветок имеет 2 пленчатых прицветничка и 3-членный пленчатый околоцветник. В последнее время предполагают (Flores Olvera et al., 2011), что прицветнички у *Axyris* могут представлять собой внешний круг листочков околоцветника.

Знания о строении плодов и семян еще десятилетие назад были настолько противоречивы и неточны, что диагностически этот род был одним из самых сложных в семействе. В роде *Axyris* единицей диссеминации являются плоды, обычно снабженные в своей верхней части пленчатыми ушковидными выростами. Плоды большинства видов считались мономорфными, но вариабельными как по форме, размерам, так и по величине и степени выраженности этих ушковидных придатков (например, Ильин, 1930 б; 1936 б; Сидоренко и др., 1968; Голоскоков, 1969; Игнатов, 1988; Ломоносова, 1992; Цвелев, 1996; Zhu et al., 2003). Долгое время считалось, что диморфизм плодов (с их сфероидальными и уплощенными очертаниями) имеется лишь у двух видов — *A. caucasica* и *A. sphaerosperma* (Sommier, Levier, 1900; Ulbrich, 1934). Как ни странно, в изучении морфологии плодов больше преуспели вовсе не систематики или флористы, а агробиологи, занимавшиеся сорняками сельскохозяйственных угодий и мерами борьбы с ними, в частности *A. amaranthoides* — видом, который нередко засоряет посевы в Среднем Поволжье и на Урале (Хребтов, 1939). Однако данные о разнокачественности плодов и семян никогда не использовались в диагностике и таксономии всего рода.

Впервые на наличие морфологической гетерокарпии у *A. amaranthoides* указал Crocker (1906), которую позже подтвердил Becker (1913). Плоды *A. amaranthoides* двух типов — с хорошо развитыми ушковидными выростами и светло-коричневой спермодермой семян, и с малозаметными выростами перикарпия и семенами с темной кожурой. Семена, имеющие светло-коричневую кожуру, имеют хорошую всхожесть после их сбора, а для семян с более темной кожурой свойственно замедленное прорастание (Becker, l.c.; Каменский, 1931; Хреб-

тов, 1939; Котт, 1955; Пискунов, 1968). Наличие морфологически диморфных плодов констатировано Смирновой (1972) также и для *A. hybrida*.

Собственные карпологические исследования, охватившие всех представителей рода (Sukhorukov, 2005), включая новый для науки таксон *A. mira* Sukhor. из Тибета и Гималаев (Sukhorukov, 2011), подтверждают существование явного диморфизма плодов и семян, выражающегося морфологически и анатомически. При этом морфологические признаки плодов являются строго видоспецифичными. Описание структуры плодов и семян дано на примере *A. amaranthoides*.

**Светло-коричневые плоды** (Илл. 19-1). Перикарпий однослойный, состоящий из паренхимных клеток, почти по всей поверхности плотно прилегает к спермодерме и не отделяется от нее. Два крупных пленчатых выроста в форме ушек в верхней части плода представляют собой отслоения единственного слоя перикарпия. У этого типа плодов *A. amaranthoides* отслоения расположены настолько близко, что выглядят единым двулопастным выростом на верхушке плода. Семенная кожура двуслойная, все слои состоят из мертвых таниноносных клеток. Теста светло-коричневая, толщиной 10–20 мкм, тегмен слабо заметный, толщиной не более 5 мкм.

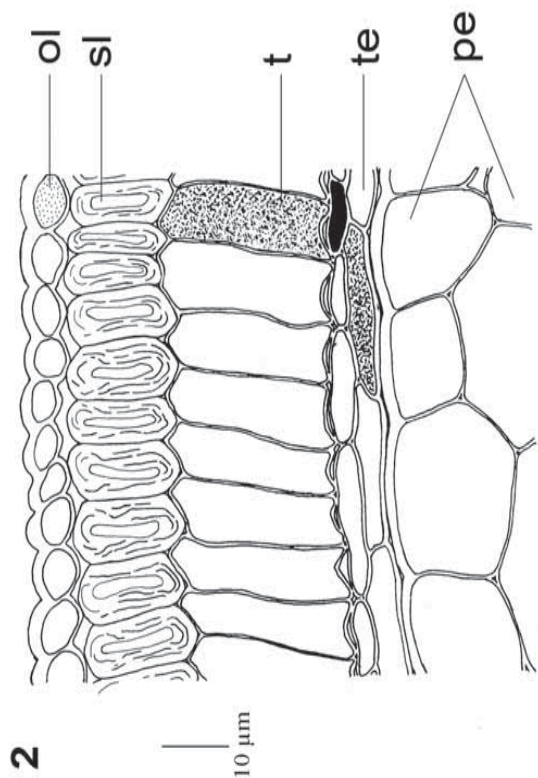
**Темные (черные) плоды** (Илл. 19-2). Перикарпий двуслойный: внешний слой примерно такой же, как у первого типа плодов; нижележащий слой представлен макросклереидами (толщиной 12–20 мкм), вытянутыми параллельно оси плода. Отслоения перикарпия отставленные, в форме двух малозаметных ушек, сформированы клетками внешнего (паренхимного) слоя (слой склереид остается плотно прилегающим к семенной кожуре). Семенная кожура двуслойная, все слои состоят из мертвых таниноносных клеток, ее наружный слой (теста) сложен клетками толщиной 30–45(55) мкм. Тегмен слабо заметный.

Сфероидальные плоды (черного цвета) *A. sphaerosperma* и *A. caucasica* имеют такое же строение, как и темные плоды *A. amaranthoides*, *A. prostrata* и *A. hybrida*, однако отличаются одной важной особенностью: значительной мощностью тесты семян (см. табл. 3).

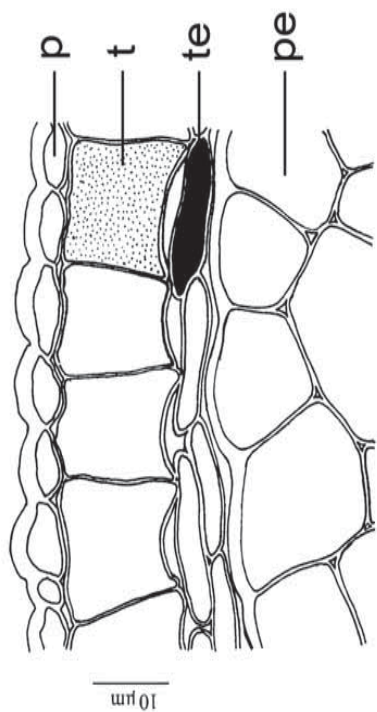
Таблица 3. Толщина тесты у видов рода *Axyris*

Таксоны	Толщина тесты в светло-коричневых плодах (мкм)	Толщина тесты в темных плодах (мкм)
<b>Виды с уплощенными плодами</b>		
<i>A. amaranthoides</i>	10–15(20)	30–45(55)
<i>A. hybrida</i>	10–15	37–50(65)
<i>A. mira</i>	10–15	37–50(60)
<i>A. prostrata</i>	8–15	25–40(50)
<b>Виды с уплощенными (светло-коричневыми или красноватыми) и сфероидальными (темными) плодами</b>		
<i>A. caucasica</i>	12–20(25)	(40)50–90(100)
<i>A. sphaerosperma</i>	12–20(25)	50–90(100–115)

Другой отличительной чертой *A. sphaerosperma* и *A. caucasica* является направленность полостей склереид перикарпия к внутренней периклиальной стенке, в то время как у *A. amaranthoides*, *A. hybrida*, *A. mira* и *A. prostrata* полости узкие по всей длине клеток или расширяются к внешней периклиальной стенке клеток. Наличие сфероидальных плодов и значительная мощность тесты семенной кожуры в этом типе плодов обособляют *A. caucasica* и *A. sphaerosperma* от остальных представителей рода.

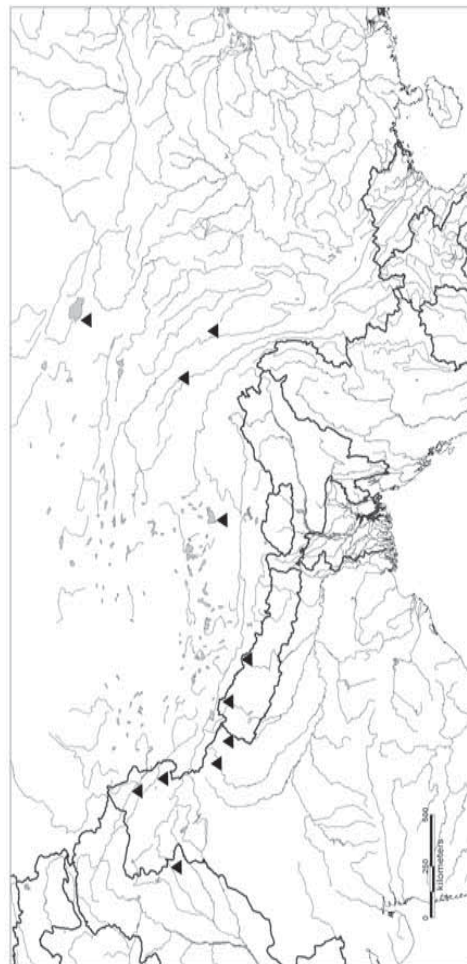


2

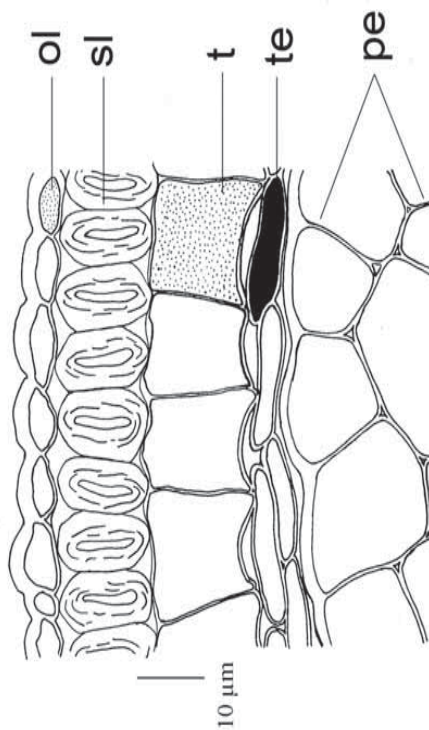


1

4



3



Илл. 19. Поперечный срез плода *Axyris amantifolioides*: 1 – светло-коричневый плод без склерид в перикарпии и с тонкой тестой спермодермы, 2 – черный плод, содержащий склериды в перикарпии, и с толстой тестой спермодермы, 3 – факультативное наличие склерид в красном типе плода у *A. mira*, 4 – распространение *A. mira* в Тибете и Гималаях. Условные обозначения: ol – внешний слой перикарпия (outer pericarp layer), p – перикарпий (pericarp), pe – перисперм (perisperm), sl – слой склерид в перикарпии (sclereid layer in the pericarp), t – теста (testa), te – тегмен (tegmen). Первоначально опубликовано в Sukhorukov (2005; 2012).



Наиболее интересным в карпологическом отношении является *A. mira*. Этот таксон удивителен тем, что склериды в перикарпии отмечены не только в темных плодах (облигатный признак в этом типе плодов у всех представителей рода), но факультативно встречаются и в светлых плодах (Илл.19-3). Такие светлые плоды имеют светло-коричневую окраску в случае отсутствия механической ткани в перикарпии, а при ее наличии цвет плодов меняется на красный. Как правило, большинство просмотренных сборов образуют темные и светло-коричневые плоды, однако ряд образцов, включая голотип, вместо светло-коричневых имеет красные плоды. В очень редких случаях на одном и том же светлом плоде перикарпий смешанного типа: участки с двуслойным (разделенным на паренхиму и склеренхиму) перикарпием перемежаются с однослойным (паренхимным) перикарпием (более подробная информация дана в работе Sukhorukov, 2011). Однако такая структура перикарпия все же не рассматривается в качестве переходного типа плода, поскольку в этом случае и толщина тесты семенной кожуры, возможно, представляла бы собой среднее значение между гетероспермными семенами, чего не зафиксировано.

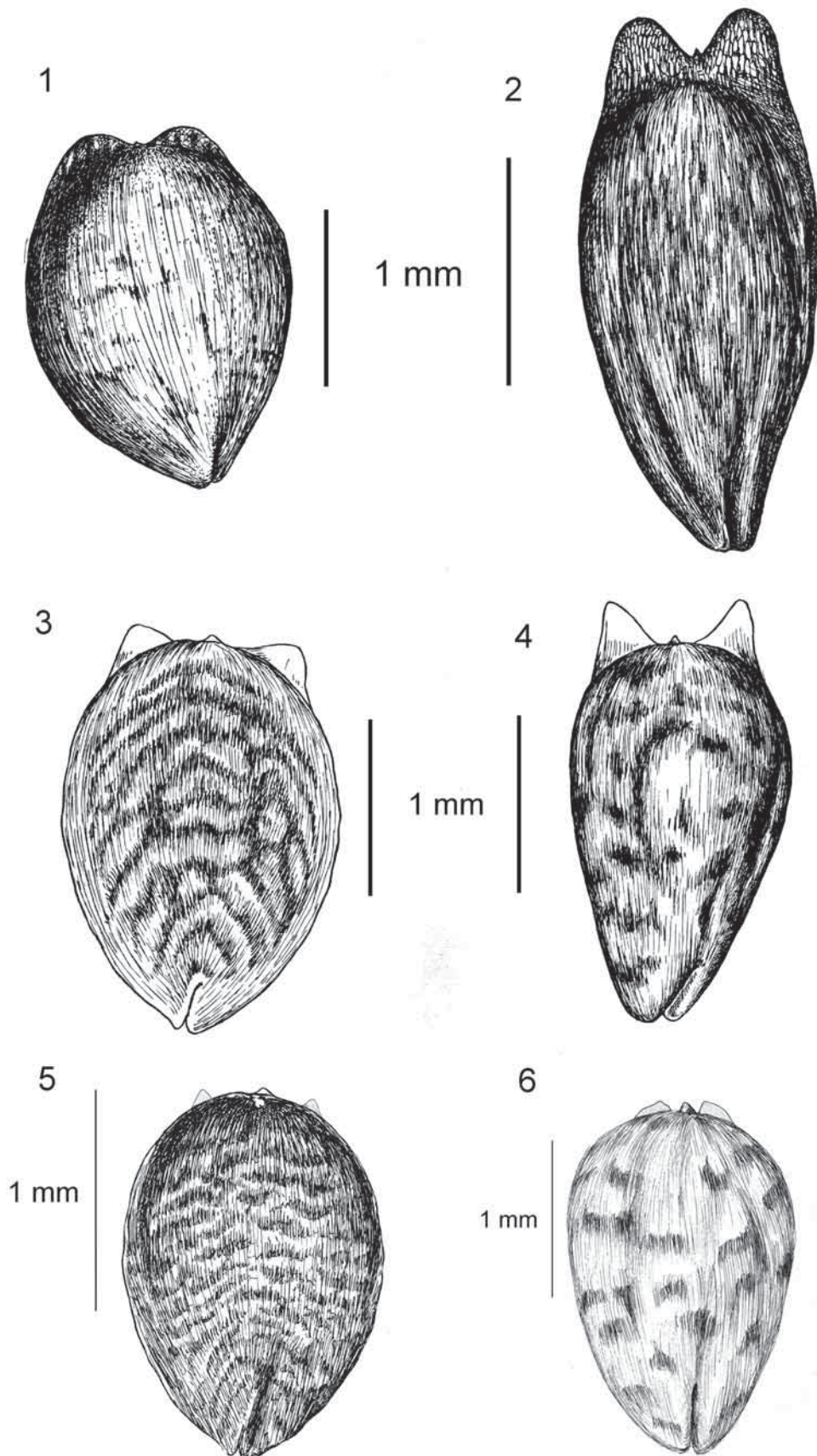
### Карпология видов рода в связи с проблемами диагностики и таксономии

Наибольшее разнообразие представителей рода отмечено в горных областях Центральной Азии: от Алтайской горной страны до северного Тянь-Шаня, где встречается 4 вида: *A. amaranthoides*, *A. hybrida*, *A. prostrata*, *A. sphaerosperma* (Ильин, 1936 б; Грубов, 1966; Ломоносова, 1992). В более южных горных областях, в особенности в Гималаях и на Тибете, таксономия рода *Axyris* и распространение его представителей были плохо изучены. Отсутствие надежных признаков для разграничения видов рода явилось причиной крайне широкого понимания ряда таксонов. Так, *A. hybrida* и *A. prostrata* нередко рассматривали только как разновидности вида *A. amaranthoides* (Hooker, 1890), ареал которого в западных регионах Центральной Азии и в Гималаях представлялся весьма протяженным (Hemsley, 1902; Strachey, Duthie, 1906; Zhu et al., 2003). Несмотря на то, что видовая самостоятельность *A. hybrida* и *A. prostrata* была принята последующими исследователями, неясности в таксономии, диагностике и хорологии оставались. Так, для территории Тибета и Гималаев авторами приводилось разное число видов: от 1 до 3 (Long, 1984, Press et al., 2000, Omer, 2001, Zhu et al., 2003, Yonekura, 2008). Один из видов — *A. villosa*, описанный по скудному фрагменту растения (Moquin-Tandon, 1849), не может относиться к роду *Axyris* вследствие наличия длинных простых волосков (гербарий P!) и явно принадлежит одному из таксонов подсемейства *Camphorosmoideae*, вероятнее всего, к виду *Kirilovia eriantha* Bunge (Hedge, 1997), который сейчас рассматривается в составе рода *Bassia* (*B. eriantha*: Kadereit, Freitag, 2011). Ревизия тибетско-гималайского материала показала, что только один вид — *A. prostrata* достоверно приводится для этой территории. Этот таксон имеет, видимо, самый протяженный естественный ареал во всем роде и довольно обычен во многих районах (Miehe et al., 2009). Вместо *A. amaranthoides* и *A. hybrida*, южный предел распространения которых проходит соответственно по Синдзяню–Цинхаю–Ганьсу–Шаньси–Хэбею и Памиру–Синдзяню–Шаньси (см., в частности, фонды G, K, LE), для Тибета и Гималаев следует приводить *A. mira* (Илл.19-4), хотя нахождение еще одного таксона — *A. sphaerosperma* — подтверждается для горной цепи Каракорума (Dickoré, 1991; см. также сборы в герб. E). Данные заключения о таксономическом составе рода *Axyris* в Гималаях и на Тибете сделано, в первую очередь, на основе детального изучения морфологии и анатомии плодов (Sukhorukov, 2005; 2011). В этих же работах дана лектотипификация всех видов и разновидностей и составлен оригинальный диагностический ключ, основанный на карпологических признаках. В дальнейшем, после ревизии представителей в Гималаях и Ти-

бете (Sukhorukov, 2011), наряду с карпологическими признаками наиболее ценными для диагностики оказались детали опушения растений. Это особенно важно при определении ряда морфологически схожих таксонов на ранних стадиях развития растений (например, пары *A. hybrida*–*A. sphaerosperma*) или в случаях, когда некоторые особи приобретают нехарактерный для себя габитус (*A. prostrata*) вследствие недоразвития (обычно простертых) боковых ветвей на высокогорьях. Наиболее важный признак в опушении растений — длина центрального луча волосков по отношению к боковым лучам. Некоторые вегетативные критерии, применявшиеся ранее, в частности, плотность волосков на листьях или длина мужского соцветия, значительно варьируют. *Axyris koreana* не включен в таблицу: типовой экземпляр (TI: фото!) содержит фрагмент растения, по облику очень схожего с *A. amaranthoides*.

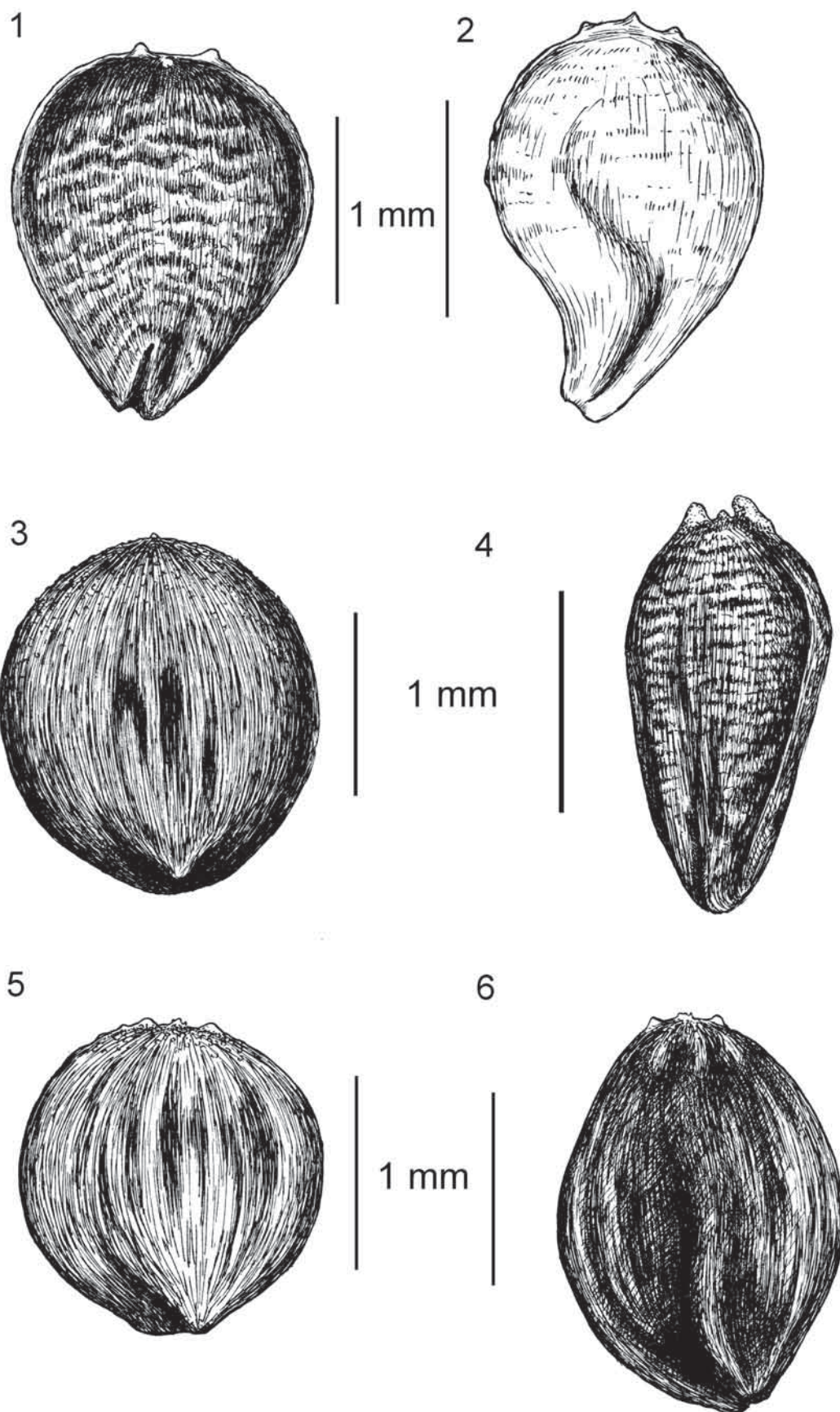
**Оригинальный диагностический ключ для определения видов рода *Axyris***  
(Илл. 20 и 21)

1. Центральный луч некоторых волосков на листьях (особенно на черешках) и на стебле длиной 0.7–2.5(3) мм. Черные плоды (почти) шаровидные, коричневые — уплощенные ..... 2
  - Волоски с длинным центральным лучом локализованы на околоцветнике и иногда присутствуют на стебле. Все плоды сжатые ..... 3
2. Черные плоды диаметром 1.7–1.9 мм. Уплощенные плоды светло-коричневые, длиной 1.8–2.1 мм, с беловатыми продольными полосками, наверху с небольшими ушковидными придатками. — *A. caucasica* (Центральный Кавказ).
  - Черные плоды диаметром 1.4–1.6 мм. Уплощенные плоды темноватые, длиной 1.6–2 мм, почти без полос и наверху с незаметными придатками. — *A. sphaerosperma* (Центральная Азия, Каракорум, Восточная Сибирь).
- 3(1). Растение без выраженного главного стебля. Все ветви (если развиты) лежащие или приподнимающиеся. Черные плоды обратнойцевидные или овальные, длиной 1.8–2.2 мм, в центральной части с едва просматривающимися концентрическими полосками, наверху с очень мелкими отставленными придатками (составляющими  $(1/5)1/7$ – $1/10$  длины плода). Коричневые плоды грушевидные, длиной 1.3–1.8(2.2) мм, с такими же мелкими и отставленными придатками. — *A. prostrata* (Центральная Азия, Южная, Восточная Сибирь, Гималаи, Тибет).
  - Растения с выраженным главным стеблем. Поверхность черных плодов с заметными концентрическими полосками или вовсе без них. Более светлые (красноватые или коричневые) плоды длиной 1.7–3 мм ..... 4
4. Стебель и ветви покрыты волосками с короткими и длинными лучами. Околоцветник густоопушенный. Перикарпий коричневых плодов некоторых экземпляров содержит склереиды, изменяющие окраску плода с коричневой на красноватую. Этот тип плодов имеет отставленные или сближенные ушковидные придатки. Придатки черных плодов едва заметные и всегда отставленные. — *A. mira* (Гималаи, Тибет).
  - Стебель почти по всей длине и ветви покрыты волосками с короткими лучами, волоски с длинным центральным лучом присутствуют только в базальной части стебля. Околоцветник негустоопушенный (волоски обычно заметны в верхней части листочков). Перикарпий коричневых плодов не содержит склереид..... 5
5. Соотношение длины и ширины листовой пластинки 3–5.5:1. Коричневые плоды длиной 2.25–3 мм, их придатки сближены (придачок кажется двулопастным). Поверхность черных плодов гладкая. — *A. amaranthoides* (Центральная Азия, как заносное в Европе, Предкавказье, Северной Америке, на Дальнем Востоке).



Илл. 20. Форма диморфных плодов у видов рода *Axyris*: *A. amaranthoides*: 1 – черный плод, 2 – светло-коричневый плод, *A. hybrida*: 3 – черный плод, 4 – светло-коричневый плод, *A. mira*: 5 – черный плод, 6 – светло-коричневый (или красный) плод.





Илл. 21. Форма диморфных плодов у видов рода *Axyris*: *A. prostrata*: 1 – темный плод, 2 – светло-коричневый плод, *A. caucasica*: 3 – темный плод, 4 – светло-коричневый плод, *A. sphaerosperma*: 5 – темный плод, 6 – светло-коричневый плод.

– Соотношение длины и ширины листовой пластинки 2–3:1. Коричневые плоды длиной 1.8–2.2 мм, их придатки отставленные. Поверхность черных плодов с полуконцентрическими линиями. — *A. hybrida* (Центральная Азия, Южная, Восточная Сибирь).

#### **Общие заключения о карпологии трибы *Axyrideae* в связи с проблемами филогении**

В отличие от рода *Axyris*, карпология которого оказалась весьма интересна и полезна для таксономических выводов, два остальных рода — *Krascheninnikovia* и *Ceratocarpus* — характеризуются упрощенным строением покровов плода и семени (Тахтаджян, 1934; Бутник, 1981). Перикарпий состоит всего из 1 слоя паренхимных клеток (в роде *Krascheninnikovia* перикарпий содержит трихомы — звездчатые волоски), а семенная кожура — из 2 тонких и одинаковых слоев. Гетерокарпия и гетероспермия в этих родах не отмечены, и иногда приводимые отличия в строении «плодов» в роде *Ceratocarpus* в действительности касаются только антокарпия из прицветничков, которые сохраняются при плодах и являются частью единой репродуктивной диаспоры.

В отличие от ранних молекулярно-филогенетических результатов, показавших родство *Axyris* и *Ceratocarpus* (Heclau, Röser, 2008), более детальные исследования свидетельствуют о том, что род *Axyris* является сестринской группой по отношению к *Krascheninnikovia* + *Ceratocarpus* (Kadereit et al., 2010), что не противоречит полученным карпологическим данным.

Присутствие склеренхимы в перикарпии одного (или, реже, обоих) типов плодов *Axyris* является уникальным апоморфным признаком в подсемействе *Chenopodioideae*.

#### **Реконструкция наиболее важных карпологических признаков в *Chenopodioideae* в контексте молекулярной филогении**

Реконструкции подвергнуты 3 признака, которые представляются наиболее важными с таксономической точки зрения (цвет семян, протопласт в клетках тесты, ориентация зародыша). Молекулярно-филогенетические деревья построены по топологии, данной в работе Fuentes-Bazan et al. (2012 a).

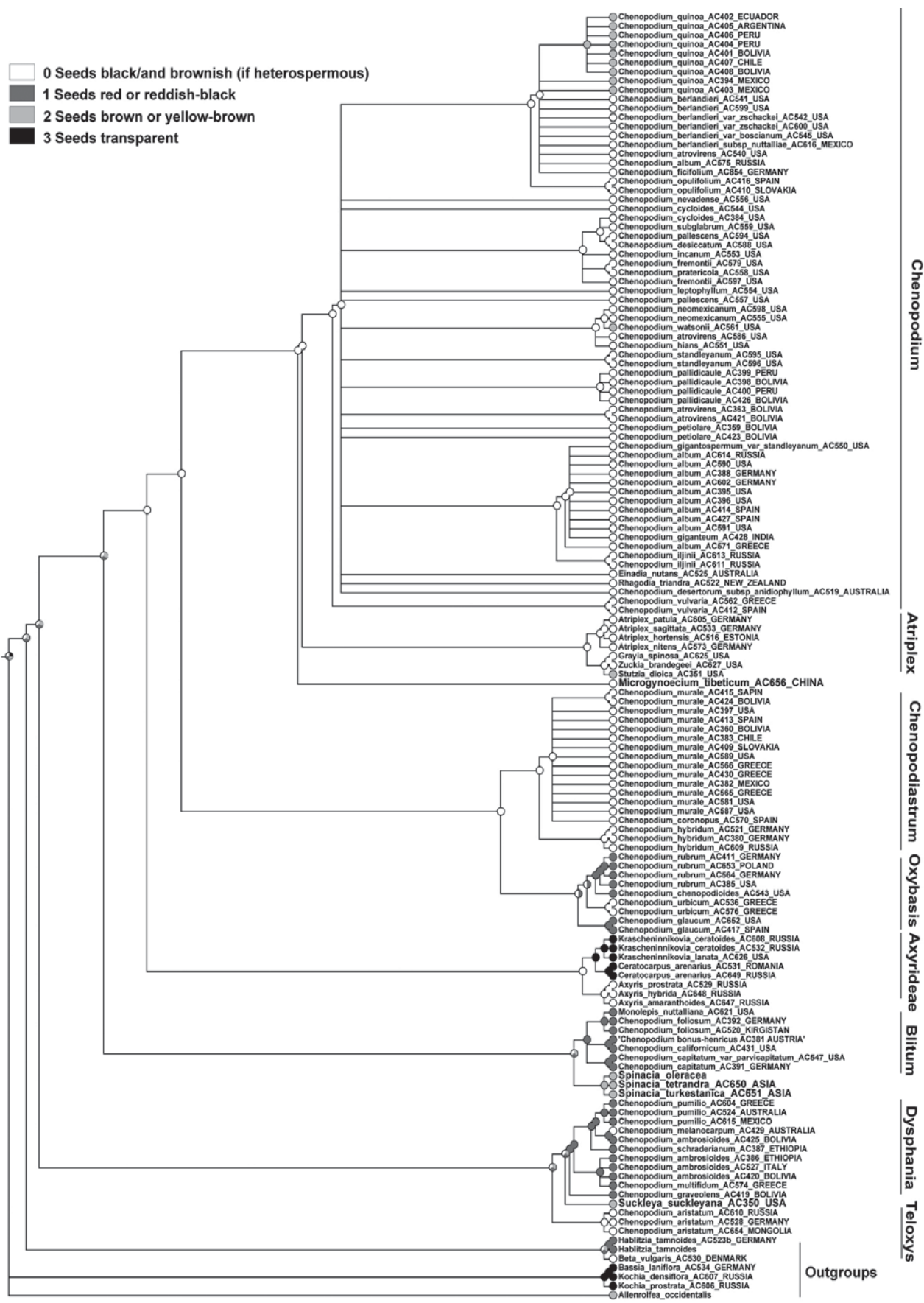
**Цвет семян:** 0 — черный или черный и коричневый (если семена разнотипные на одной особи); 1 — красный или красновато-черный; 2 — светло-коричневый; 3 — практически бесцветный;

**Протопласт в клетках тесты:** 0 — всегда сплюснен вследствие импрегнирования наружной оболочки клеток тесты танинами; 1 — хорошо заметен;

**Ориентация зародыша:** 0 — горизонтальная; 1 — горизонтальная и вертикальная на одном растении; 2 — вертикальная.

**Признак цвета семян. Топология по ITS (внутреннему транскрибируемому участку).** Реконструкция по принципу максимальной парсимонии (MP) показывает, что анцестральное состояние признака в кладах *Atripliceae* + *Anserineae* + *Dysphanieae* + *Axyrideae* неопределенное (Илл. 22). Тем не менее, черные (или черные и светло-коричневые) семена представляются исходным состоянием для всех клад после *Axyrideae*, а красные или красновато-черные семена — для клад *Oxybasis*, *Blitum* и *Dysphania* (гомоплазия в кладе *Habilitzia* как внешней группы). Коричневые семена эволюировали независимо и многократно: некоторые представители *Chenopodium* s.str., *Stutzia dioica*, клада *Spinacia*, *Suckleya suckleyana*, *Allenrolfea occidentalis* (внешняя группа). Признак бесцветности семян является гомоплазией в *Bassia* (внешняя группа) и в *Krascheninnikovia/Ceratocarpus* (клада *Axyrideae*).

**Признак цвета семян. Пластинчатая топология.** Реконструкция MP показывает, что анцестральное состояние признака в кладах *Atripliceae* + *Anserineae* + *Dysphanieae* + *Axyrideae* неопределенное, но черный или черный + светло-коричневый цвет семян являются ан-



Илл. 22. Реконструкция признака цвета семян. Топология по ITS (внутреннем транскрибируемому участку).



цестральным состоянием признака для клад *Chenopodium* + *Atriplex* + *Microgynoecium* + *Chenopodiastrum*, а также для клад *Chenopodium*, *Atriplex* + *Microgynoecium* и *Chenopodiastrum* и одновременно предполагаемой гомоплазией для *Oxybasis urbica* и *Dysphania melanocarpa* (Илл. 23). Красные или красновато-черные семена эволюировали как гомоплазия в кладах *Oxybasis*, *Blitum*, *Dysphania* и, возможно, во всех кладах после *Axyrideae*. Коричневые семена возникли как гомоплазия в родах *Suckleya*, *Stuzia*, трибе *Anserineae* и в некоторых представителях *Chenopodium* s.str. Вследствие наличия коричневых семян у *Allenrolfea* (таксон из внешней группы) все указанные случаи гомоплазии следует трактовать как реверсии. Неокрашенные семена являются гомоплазией в подкладе *Krascheninnikovia* + *Ceratocarpus* (клада *Axyrideae*), а также в кладе *Bassia* incl. *Kochia* (внешние группы).

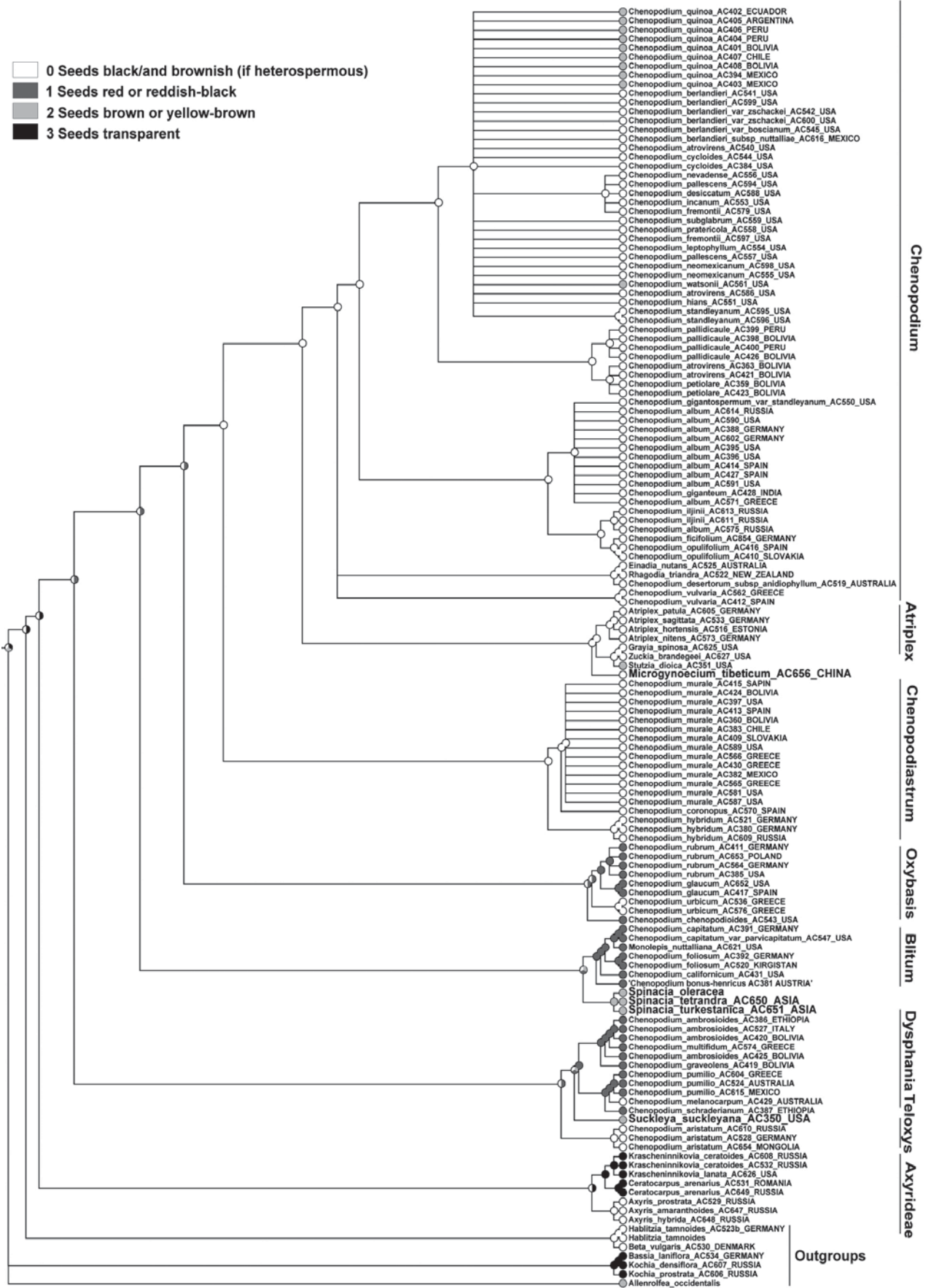
**Признак сжатости протопласта в клетках тесты. Топология по ITS (Илл. 24) и пластидная топология (Илл. 25).** Оба метода реконструкции свидетельствуют о том, что заметный протопласт в клетках тесты является гомоплазией (клады *Krascheninnikovia* + *Ceratocarpus* и *Blitum*). Для большинства *Chenopodioideae* уменьшение полости клеток связано с импрегнированием внешней клеточной стенки танинами и в нередких случаях с отложением сталактитов.

**Признак ориентации зародыша. Топология по ITS.** Реконструкция МР (Илл. 26) показывает, что горизонтальное положение зародыша является анцестральным состоянием для клады *Atripliceae* + *Anserineae* + *Dysphanieae* + *Axyrideae*, однако после *Dysphanieae* он приобрел вертикальное положение, что представляется исходным состоянием для следующих шести узлов (вплоть до предка *Chenopodium* s.str., где произошла последующая реверсия на горизонтальную ориентацию). Признак совместимости обоих (горизонтального и вертикального) состояний в пределах одной особи эволюировал как гомоплазия в многочисленных линиях и, видимо, является анцестральным состоянием для подклады *Oxybasis rubra* + *O. glauca*. Горизонтальное положение зародыша в кладе *Dysphania* — реверсивное (хотя бы у *D. multifida* и *D. melanocarpa*).

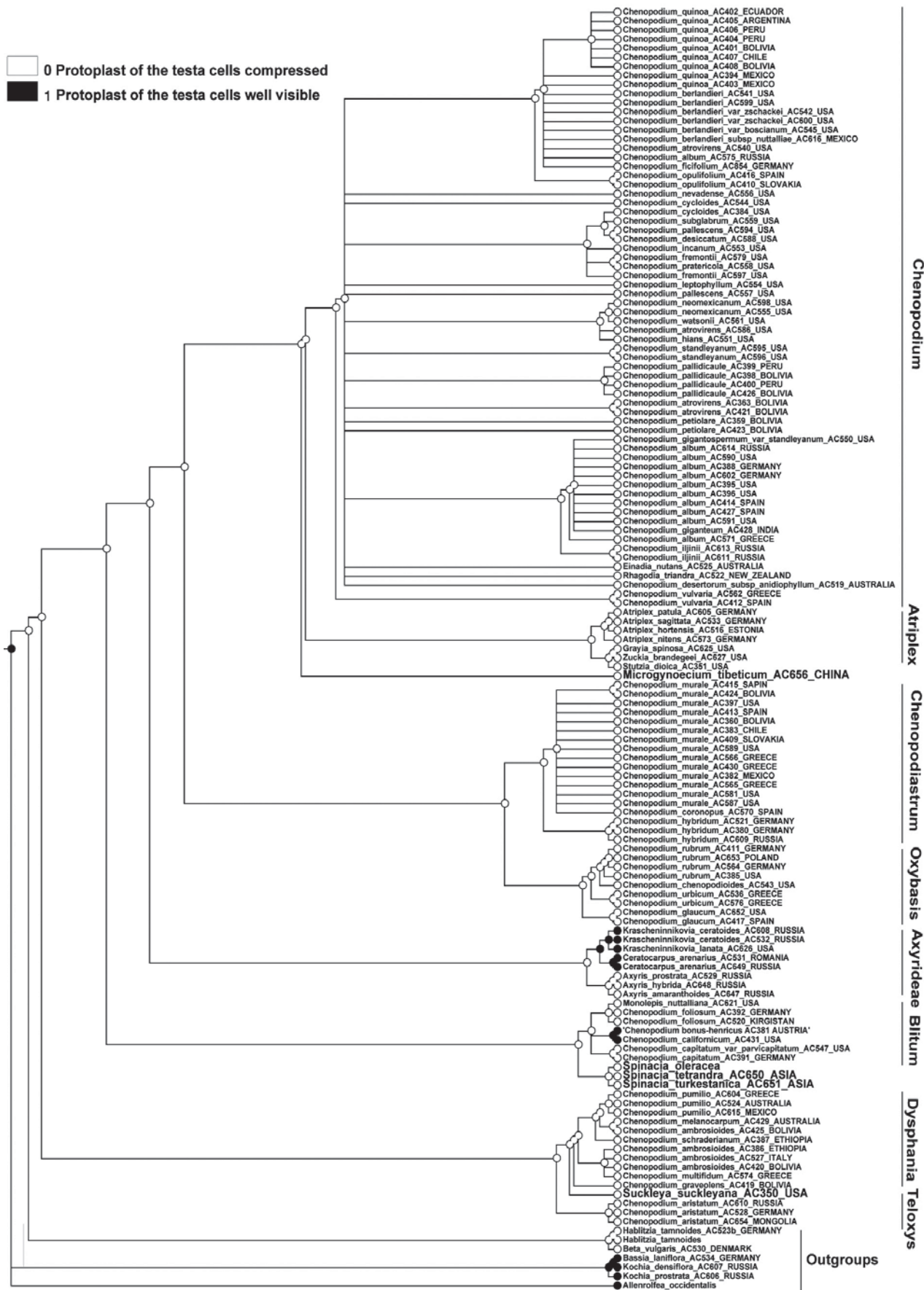
**Признак ориентации зародыша. Пластидная топология.** Согласно этой реконструкции (Илл. 27), анcestor клады *Atripliceae* + *Anserineae* + *Dysphanieae* + *Axyrideae*, а также для клад *Chenopodium*, *Chenopodiastrum*, *Dysphania* и *Dysphania* + *Teloxys* имеет горизонтальный зародыш, а предковое состояние *Axyrideae*, *Anserineae* и *Atriplex* + *Grayia* + *Zuckia* + *Microgynoecium* могло характеризоваться наличием обоих положений зародыша в пределах предковой группы. Анцестральное состояние признака клад *Oxybasis* и *Blitum* неясно. Тем не менее, все типы положения зародыша эволюировали как гомоплазии в ряде крупных групп подсемейства.

### **Общие заключения о дивергенции карпологических признаков в подсемействе *Chenopodioideae***

Согласно последним молекулярным данным, подсемейство делится на несколько клад: трибы *Chenopodieae* (incl. *Atripliceae*), *Dysphanieae*, *Axyrideae* и *Anserineae*. Такое распределение видов поддерживается независимыми исследованиями (Kadereit et al., 2010; Fuentes-Bazan et al., 2012a, 2012b; Bafeel et al., 2012). Несмотря на то, что представители подсемейства *Chenopodioideae* различны по жизненной форме и габитусу, существует комплекс общих признаков, которые позволяют объединить таксоны в одну группу. Среди них - широко используемые в таксономических обработках признаки, например, уплощенные и обычно черешковые листья (за исключением *C. sancti-ambrosii* с вальковатыми листьями), а также агрегация цветков в плотные дихазидальные соцветия (Кондорская, 1983; 1984), именуемые клубочками, хотя в некоторых случаях (ряд представителей трибы *Dysphanieae*) цветки могут быть расположены по одному. Для представителей подсемейства в целом характерны очень мелкие пыльники (длиной 0.2–0.4 мм). Только один карпологический признак присуц представи-

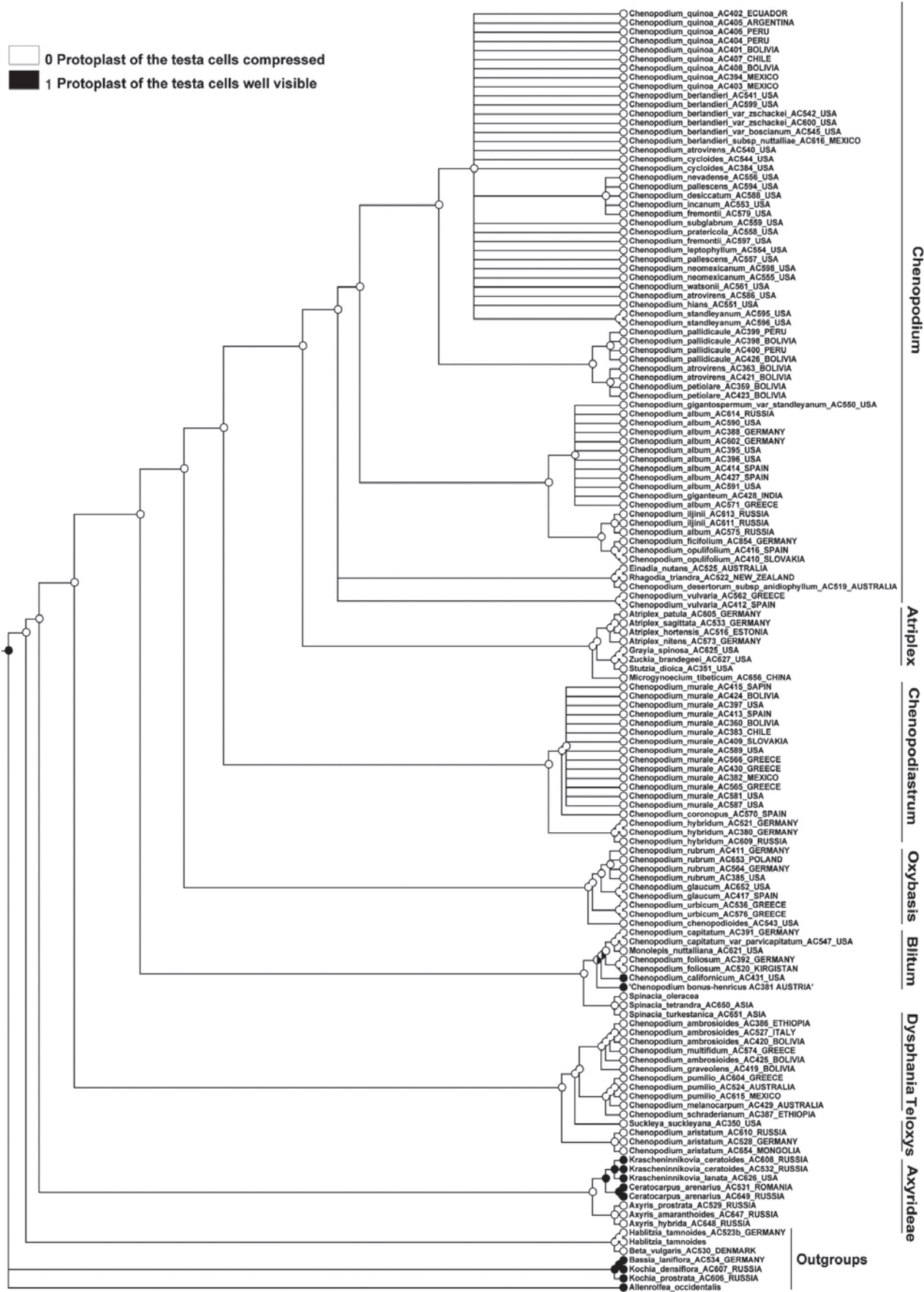


Илл. 23. Реконструкция признака цвета семян. Пластинчатая топология.

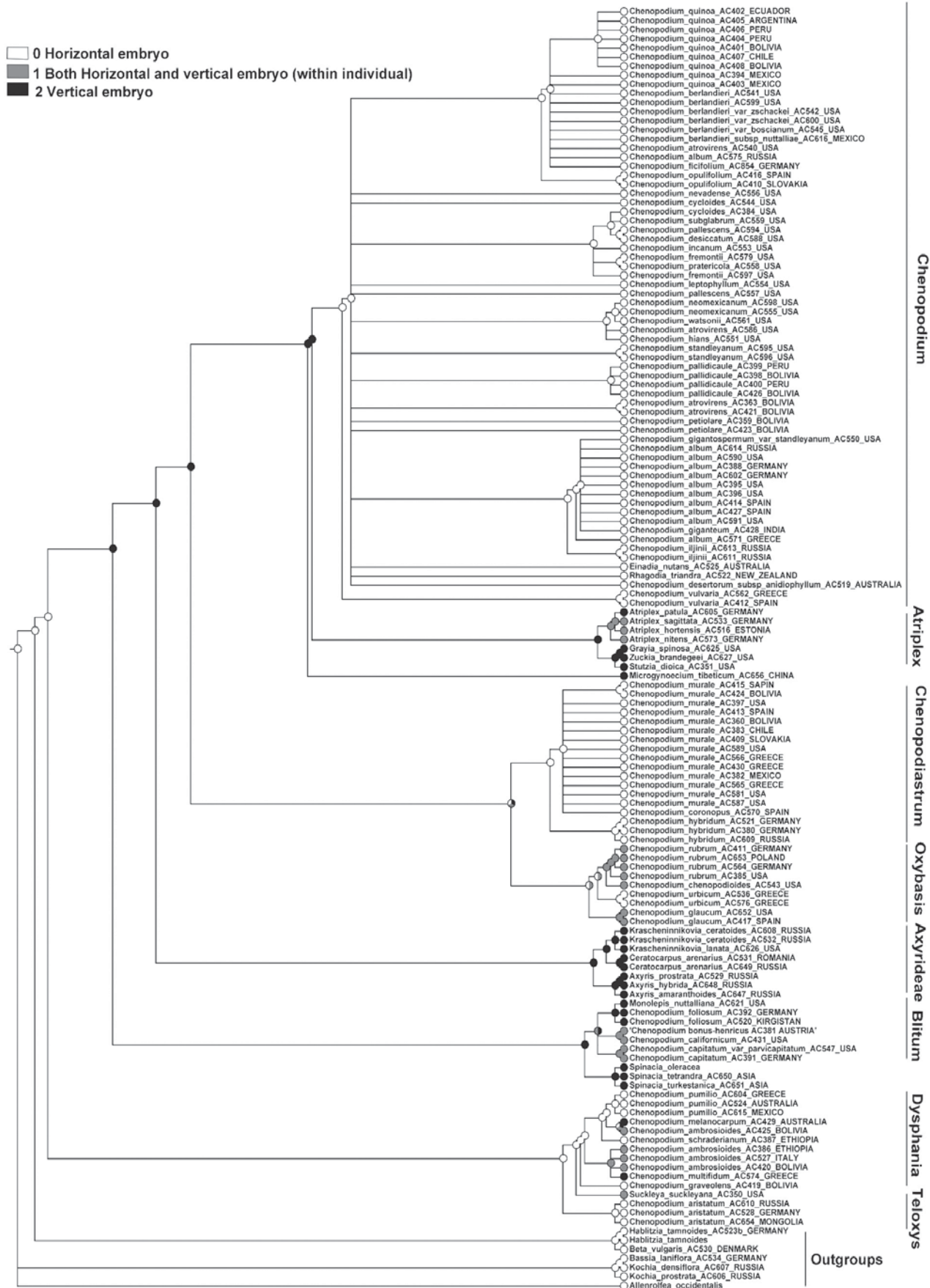


Илл. 24. Реконструкция признака протопласта в клетках тесты. Топология по ITS.

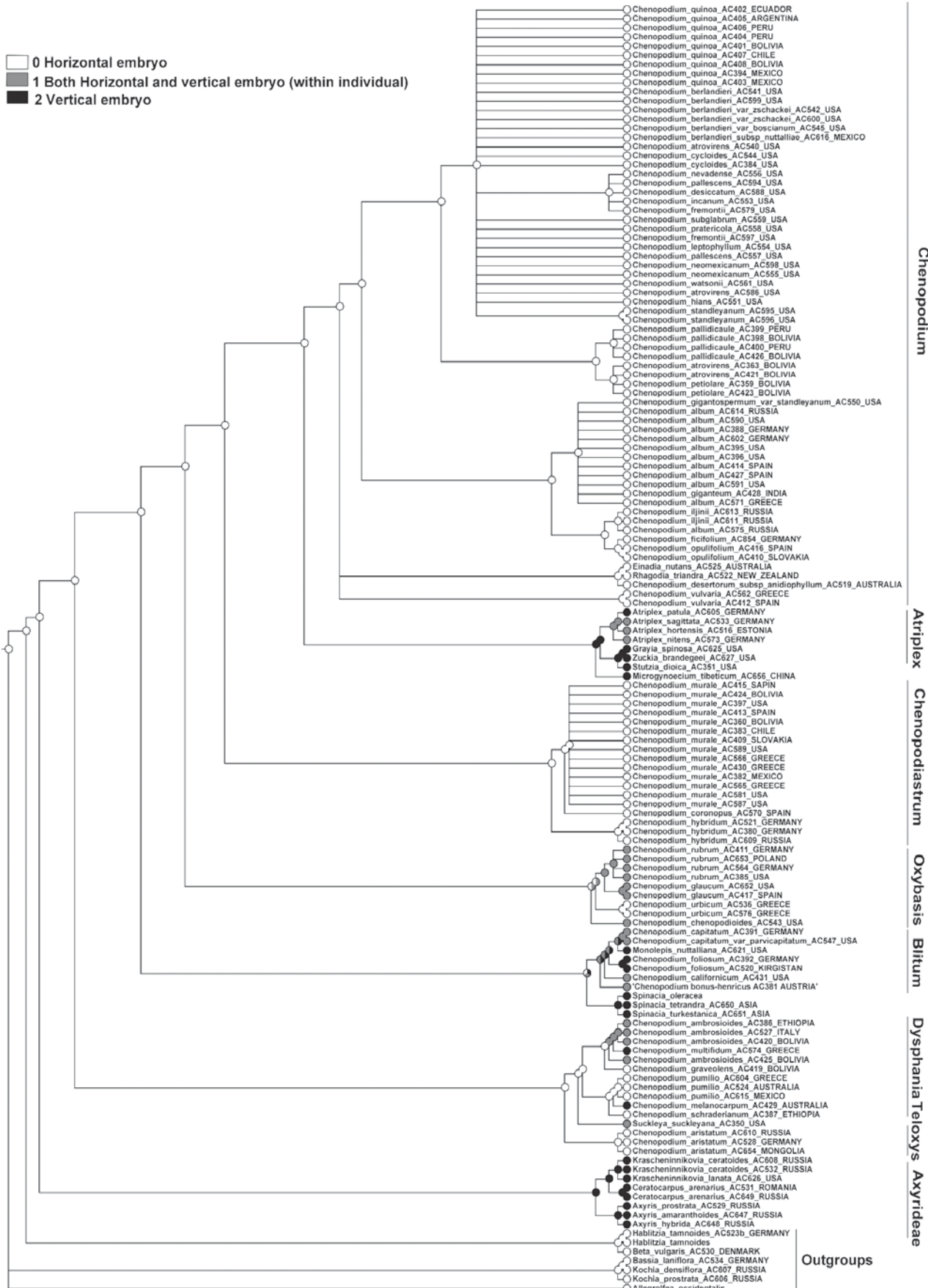




Илл. 25. Реконструкция признака протопласта в клетках тесты. Пластинчатая топология.



Илл. 26. Реконструкция признака ориентации зародыша. Топология по ITS.



Илл. 27. Реконструкция признака ориентации зародыша. Пластинчатая топология.



телям всех четырех групп подсемейства — наличие обильного перисперма в семени. В отношении других признаков покровов плода и семени существует довольно много исключений, поэтому следует говорить о наиболее характерных чертах их развития.

### Перикарпий

Для *Chenopodioideae* в целом присущ одно- или многослойный перикарпий. Обычно он недифференцированный на анатомо-топографические зоны (все *Chenopodieae* incl. *Atripliceae*, а также роды *Krascheninnikovia* и *Ceratocarpus* из трибы *Axyrideae*). Только у рода *Axyris* зафиксировано наличие двуслойного, дифференцированного на паренхимный и склереидный слои перикарпия, причем внутренний склереидный слой клеток всегда имеется у одного из двух типов гетерокарпных плодов, хотя и втором типе плодов зафиксировано факультативное наличие склереид (у *A. mira*: Sukhorukov, 2011). Присутствие склереид представляется, таким образом, уникальным признаком во всем подсемействе *Chenopodioideae*. При этом у *Axyris* наблюдается сцепление между склереидным слоем перикарпия и тестой спермодермы. У остальных представителей подсемейства перикарпий чаще легко разрывается самостоятельно или удаляется при механических воздействиях (Martin, 1946), однако сцепления между перикарпием и спермодермой не наблюдается. Представители рода *Halimione* имеют плотно прилегающий, но не отделяющийся от спермодермы перикарпий.

Одно- или многослойный паренхимный перикарпий представляется анцестральным состоянием признака в подсемействе, с преобразованием в многослойный тип в ряде групп: *Chenopodium* s.str. (ранее признаваемые роды *Rhagodia* и *Einadia*; *Chenopodium* sect. *Skottsbergia*), *Oxybasis macrosperma* и некоторые роды клады *Archiatriplex*. У некоторых представителей это ведет к образованию двух или трех типов плодов, часть из которых становится окрашенной в красные или желтые тона (физиологическая разноплодность) и в сочетании с твердой семенной кожурой, идеально приспособленной для эндозоохории.

### Семенная кожура

Семенная кожура почти у всех таксонов подсемейства относительно толстая с более мощной, чем тегмен, тестой. Такие семена хорошо сохраняются на протяжении длительного времени, и таксономический состав фоссилий *Chenopodiaceae* (см., например, Арбузова, 2005) складывается именно видами с толстой кожурой. Исключение составляют роды *Halimione* (*Chenopodieae* incl. *Atripliceae*), *Krascheninnikovia* и *Ceratocarpus* (*Axyrideae*), у которых семенная кожура недифференцированная на топографические зоны и состоит из двух сдавленных и одинаковых слоев клеток. Теста чаще бывает твердой и темноокрашенной, но в ряде случаев, в особенности в роде *Atriplex*, а также у *Axyris* часто формируется менее мощная и не держащая сталактитов желто-коричневая теста. Обычно семена с темной и светлой тестой сочетаются на одной особи, что позволяет говорить о наличии явной структурной гетероспермии в пределах триб *Axyrideae* (*Axyris*) и по крайней мере части *Atriplex* (Becker, 1913; Cohn, 1914; Zahavi, 1954; Sukhorukov, 2005; 2006; 2011). Напротив, в *Chenopodieae* многие признаки соматического полиморфизма, выражающегося в таких различимых признаках как размер, форма или цвет семян (Baskin, Baskin, 1998) и свойственного многим видам рода *Atriplex*, не заметны или проявляются только у некоторых таксонов. В частности, разносемянность в *Chenopodieae* может также существовать и в скрытой форме. Такая латентная гетероспермия, впервые подтвержденная анатомически для родов *Chenopodium*, *Chenopodiastrum*, *Oxybasis*, *Atriplex* (sect. *Atriplex*), возникла независимо в разных кладах трибы. Явление триспермии, т.е. наличие комбинированных (скрытого и явного) типов гетероспермии, рассматривается в настоящей работе как высшая приобретенная степень гетероморфизма семян в группе, служащая для поддержания банка семян в субстрате.

Другими отличительными направлениями в эволюции строения плодов и семян также являются: (1) тенденция к значительному срастанию стилодиев в столбик у двух видов *Chenopodium* sect. *Skottsbergia* (см. также Skottsberg, 1922); (2) существенное уменьшение размеров семян у австралийских *Dysphania*, что не отмечено ни у одного рода клады *Chenopodiaceae* в целом; (3) формирование килеватости семени и ячеистой поверхности тесты (многие таксоны *Chenopodieae*, в особенности в родах *Chenopodium* s.str., *Chenopodiastrum*, *Oxybasis*); (4) наличие волосовидных, иногда переплетающихся выростов клеток тесты (*Blitum atriplicinum*, *B. nuttallianum*).

#### Основные выводы по карпологии подсемейства *Chenopodioideae*

(1) Подсемейство в целом характеризуется упрощенным строением перикарпия. Только в роде *Axyris* (триба *Axyrideae*) имеет место диверсификация структуры перикарпия на две резко различные анатомические зоны. Многослойный (обычно до 12 слоев) паренхимный перикарпий встречается довольно редко и присущ таксонам разного систематического положения внутри подсемейства: некоторым представителям рода *Chenopodium* s.str., *Oxybasis* (*O. macrosperma*), монотипным родам *Holmbergia*, *Exomis* и *Manochlamys*. Ровная или мамиллярная поверхность перикарпия свойственна родам *Blitum* и *Oxybasis*;

(2) Сетчатая или ямчатая поверхность перикарпия является вторичным признаком, связанным с потерей тургора клетками его внешнего слоя при высыхании зрелых плодов. Таксономические заключения, основанные на описании поверхности без предварительной обработки материала, являются спекулятивными. Во многих родах, в особенности *Chenopodium* s.str., *Chenopodiastrum*, части *Atriplex*, перикарпий имеет папиллезную ультраскульптуру. Для рода *Dysphania* (триба *Dysphanieae*), в отличие от *Chenopodieae*, свойственны трихомы иных форм и размеров, а в роде *Cycloloma* отмечены оригинальные карпологические признаки, в том числе комбинированное опушение из длинных простых и железистых волосков, что более не зафиксировано ни в одном роде *Chenopodiaceae*;

(3) В отличие от ряда таксонов из родов *Chenopodium* s.str. или *Chenopodiastrum*, виды рода *Atriplex* никогда не формируют килеватых семян, а диморфизм семян проявляется в явной форме;

(4) Спермодерма имеет типичное для многих маревых строение и чаще всего характеризуется толстой тестой и тонким тегменом. Тезис об увеличении защитных свойств околоцветника или покровов плода и семени по отношению к зародышу в экстремальных условиях обитания (Бутник и др., 1989) подтверждается лишь отчасти. Более того, у арктического вида *Monolepis asiatica* мощность тесты очень мала. Наличие или отсутствие сталактитов в клетках тесты также может являться хорошим диагностическим признаком. Сталактиты не отмечены для представителей трибы *Dysphanieae* и *Axyrideae*;

(5) Триспермия представляется безусловно приобретенным признаком внутри подсемейства, поэтому ряд групп, в частности, типовая секция рода *Atriplex* не может рассматриваться примитивной, исходя из результатов молекулярно-филогенетического и карпологического анализов;

(6) Длительная сохранность семян в фоссилиях обеспечивается наличием плохо разлагающихся мертвых клеток тесты, поэтому именно представители этого подсемейства чаще всего находят в ископаемых остатках.

### Подсемейство *Betoideae*

#### Общая характеристика подсемейства

Однолетние или многолетние растения, голые или покрытые рассеянными простыми волосками. Листья первого года (если растения многолетние) часто собраны в прикорневую розетку, как и нижние стеблевые листья, черешковые, широкие (овальные, ромбические,

продолговатые). Тип фотосинтеза  $C_3$ . Цветки по 1 или чаще собраны по несколько в клубочковидные соцветия. Околоцветник из 4–5 листочков, у рода *Beta* околоцветники соседних цветков в клубочке обычно срастаются между собой и при плодах твердеют, образуя единую единицу диссеминации (соплодие). Тычинок 4–5. Завязь полунижняя или верхняя. Плод не вскрывающийся или вскрывается крышечкой, односемянный или состоит из нескольких семян. Стилодиев 2–3. Семя с обильным периспермом; зародыш маргинальный, горизонтально расположенный, подковообразный или кольцевой.

Несмотря на небольшой объем подсемейства, его состав также претерпел за последние годы существенные изменения. Доказана правомочность выделения рода *Patellifolia* (Hohmann et al., 2006; Kadereit et al., 2006a), описанного ранее (Williams et al., 1976 sub *Patellaria*, nom. illegit.) и обычно входившего в состав рода *Beta* в качестве отдельной секции (sect. *Procumbentes*). Совсем недавно в *Betoideae* включен традиционный представитель айзовых (*Aizoaceae*) *Tetragonia pentandra* (Thulin et al., 2010). Таким образом, в *Betoideae*, кроме типового рода *Beta*, *Patellifolia* и *Tetragonia pentandra*, входят *Oreobliton*, *Hablitzia*, *Aphanisma* и, по-видимому, *Acroglochis*, который все же считается сестринской ветвью к *Betoideae* s.str. (Hohmann et al., 2006; Kadereit et al., 2006 a). Однако в самое последнее время по поводу отнесения всех *Betoideae* к *Chenopodiaceae* возникли сомнения (Vrijdaghs et al., 2014), но этот аспект проблемы из-за недостаточности представленных в цитируемой работе данных здесь рассматриваться не будет.

Все роды имеют в целом небольшие ареалы и содержат крайне ограниченное число видов или вовсе монотипны. С карпологической точки зрения, состав подсемейства довольно разнороден в отношении положения завязи (полунижняя завязь у *Beta*, *Patellifolia* и *Tetragonia pentandra*, и верхняя — у остальных представителей), возможности вскрывания односемянных плодов (односемянные, легко вскрывающиеся крышечкой плоды характерны для горных родов *Acroglochis* и *Hablitzia*) и наличия типичных соплодий (*Beta*). В карпологическом отношении некоторые данные имеются только для рода *Beta* (Hermann et al., 2007): перикарпий многослойный, твердый, состоит из паренхимы и склеренхимы; семенная кожура сложена более толстой тестой и тонким тегменом («inner testa»). Однако плоды остальных родов анатомически не изучены.

### **Карпология представителей *Betoideae***

#### *Род Hablitzia*

Это многолетняя травянистая лиана, произрастающая на Кавказе. Цветки двуполые, с 5-членным свободным почти до основания околоцветником. Плоды вскрываются крышечкой. Перикарпий толщиной 25–50 мкм, состоит из 4–6 слоев тонкостенных клеток: однослойного экзокарпия, хорошо развитого мезокарпия из округлых в сечении клеток и однослойного тонкого эндокарпия. Протопласт многих клеток эпидермальных слоев содержит танины. Семенная кожура с поверхности блестящая, с почти невыраженной ультраскульптурой; теста толщиной 30–35 мкм, твердая, с утолщенной наружной стенкой, но без заметных сталактивов. Тегмен 2–3-слойный, всегда более тонкий, чем теста, стенки его клеток исчерченные.

#### *Род Oreobliton*

Этот род состоит только из одного вида *O. thesioides*, распространенного в Северной Африке. Плод образован верхней завязью, с остающимся при плодах околоцветником из 5 зеленых и свободных, не опадающих листочков, сферический, диаметром около 1.3 мм, неровный с поверхности, коричневатый. Соплодий не образуется. Эпидермальный слой (из тонкостенных клеток) сильно сжатый в тангентальном направлении; субэпидермальные слои



просматриваются только в выпуклых частях плода; нижележащие слои (4–10, в зависимости от участка) состоят из клеток с полностью склерифицированными оболочками. Вскрытия плода не отмечено. Семя неплотно прилегает к перикарпию, коричневатое, диаметром около 1 мм, на верхушке приплюснутое и даже немного вогнутое, имеет почти одинаковые 2–3 слоя спермодермы общей толщиной не более 12 мкм; стенки и часто полость клеток заполнены танинами. Лестничные утолщения оболочек клеток тегмена на поперечных срезах плохо просматриваются, однако при отделении кожуры от остальной части семени при рассмотрении с внутренней стороны (тегменом кверху) на просвет при значительном увеличении (не менее 400<sup>x</sup>) они становятся более четкими. Клеточная стенка внешнего слоя спермодермы лишь немного утолщена; полости клеток хорошо просматриваются; сталактитов нет.

#### Род *Aphanisma*

Этот североамериканский род с одним видом *A. blitoides*, занимающим небольшой ареал вдоль Калифорнийского залива, имеет одиночные (без образования соплодия), невскрывающиеся или с трудом вскрывающиеся крышечкой плоды диаметром 1.3–1.5 мм, их поверхность неровная. Перикарпий по толщине варьирует от 150 до 260 мкм (первый образец в «Материале и методике») и всего 60–75 мкм (второй образец), состоит из внешнего мамиллярного слоя, 2–3 тонкостенных и сжатых в тангентальном направлении слоев толщиной 15–25 мкм. Самые глубокие (3–5) слои сложены тостостенными клетками, выполняющими функцию механической защиты плода. Семя неплотно прилегает к перикарпию, коричневатое, диаметром около 1 мм, уплощенно-сферическое. Семенная кожура толщиной 12–15 мкм, волнистая, теста 10–12 мкм, легко отделяется 1–2-слойного тегмена, полость клеток тесты хорошо просматривается, заполнена танинами, но без отложений сталактитов. Лестничные утолщения оболочек клеток тегмена на поперечных срезах плохо просматриваются, однако при отделении кожуры от остальной части семени при рассмотрении с внутренней стороны (тегменом кверху) на просвет при значительном увеличении (не менее 400<sup>x</sup>) они становятся четко заметными.

Оба рода — *Oreobliton* и *Aphanisma* — проявляют много общего в строении покровов плода и семени.

#### Род *Patellaria*

Род охватывает 3 однолетних или многолетних вида, распространенных преимущественно в Макаронезии. Плоды одиночные, образованные полунижней завязью, почти сферические, диаметром 3–4.5 мм, с остающейся при плодах чашечкой, обычно вскрывающиеся (крышечкой). Перикарпий неоднороден по консистенции: его нижняя часть (с плотно прилегающей трубкой чашечки) — твердый, а верхний участок (выше прикрепления зубцов чашечки) — несколько мягче. На поперечных срезах граница между чашечкой и перикарпием плода отчетливо заметна. Перикарпий толстый (до 1.3 мм), состоит из двух резко различных топографических зон. Клетки зоны I — очень крупные, диаметром 100–200 мкм, слагают от 4 (в нижней части плода) до 20 (в верхней части плода) рядов. Их стенки лишь немного утолщены, но имеют необычные для многих *Chenopodiaceae* лестничные утолщения. Функция таких клеток может состоять в удержании воды при прорастании семени. Зона II состоит из многочисленных, извилистых в очертании склеренхимных клеток. Толщина этой зоны незначительная в верхней части плода (200–300 мкм), но в его нижней части толщина склеренхимы доходит до 800 мкм. Соответственно, число слоев клеток этой зоны колеблется от 8 до 25. Клетки самых внутренних слоев зоны II содержат крупные монокристаллы. Внутренняя эпидерма перикарпия плохо просматривается. Семя горизонтальное, диаметром около 2.5 мм, уплощенное и сверху вогнутое; спермодерма с более толстой однослойной тестой (толщиной

23–30 мкм), с несколько выпуклыми наружными стенками и танниносодержащим содержимым; тегмен из 2–3 одинаковых тонких слоев совокупной толщиной 5–10 мкм. Оболочки всех клеток тегмена с хорошо просматривающимися лестничными утолщениями.

#### Основные выводы по карпологии подсемейства *Betoideae*

1) Изученные представители делятся на две крупные карпологические группы: роды с моцеллюлярным перикарпием (*Hablitzia*, *Acroglochin*) и гетероцеллюлярным перикарпием (все остальные роды). Несмотря на значительную дизъюнкцию в распространении представителей всего подсемейства, такие пары родов как *Aphanisma* (Северная Америка) и *Oreobliton* (Северная Африка), а также *Hablitzia* (Кавказ, Передняя Азия) и *Acroglochin* (Гималаи) карпологически близки. Весьма интересен тот факт, что на молекулярных деревьях эти пары видов также образуют сестринские клады (Hohmann et al., 2006);

2) Вскрытие плодов крышечкой и полунижняя завязь (у некоторых представителей) являются характерной чертой подсемейства *Betoideae*.

### Подсемейство *Corispermoidae*

#### Общая характеристика подсемейства

Однолетние растения, чаще ветвистые от основания. Опушение, заметное, состоит, по крайней мере, на молодых побегах из ветвистых волосков, иногда растения голые или молодые побеги имеют короткие и искривленные простые трихомы (рода *Anthochlamys*). Листья очередные, сидячие или, реже, короткочерешковые, с изолатеральной анатомической структурой и  $C_3$ -типом фотосинтеза. Цветки по 1 в удлинённых или укороченных колосьях, с прицветником, без прицветничков. Околоцветник из 1–5 свободных пленчатых листочков, без признаков васкуляризации, или вовсе отсутствующий. Плоды мономорфные, с несколько уплощенным в маргинальной части перикарпием (обычно называемым «крылом плода»). Стилодиев 2. Семя с обильным периспермом; семенная кожура плотно прилегает к перикарпию (репродуктивная диаспора — плод). Зародыш семени маргинальный, вертикально расположенный, подковообразный.

Подсемейство насчитывает 3 рода. Род *Corispermum* — тип подсемейства — насчитывает, по минимальным оценкам, 70 видов. Остальные 2 рода — *Anthochlamys* и *Agriophyllum* — являются олиготипными. Происхождение многих таксонов связано с равнинными (семи)аридными и горными районами Евразии.

#### Род *Corispermum*

Форма, размеры плодов и крыла, наличие трихом и/или папилл, а также очертания крыла в области остающихся при плодах стилодиев ранее считались наиболее важными карпологическими признаками для определения видов рода (см., например, Ильин, 1936 б; Мосякин, 1996). В карпологическом отношении представители *Corispermum* детально изучены только в последнее время (Sukhorukov, 2007 a, b; 2008 a; 2010 b, c; Sukhorukov et al., 2014), с рядом таксономических выводов в отношении диверсификации рода.

Для рода *Corispermum* данные по анатомии плодов имелись лишь для нескольких видов. Общий план строения плодов представителей рода, видимо, впервые дан на примере *S. lehmannianum* (Бутник, 1981). У этого вида констатирован перикарпий, состоящий из двух зон: внешние слои имеют тонкостенные клетки, а внутренний слой состоит из одного слоя склерейд. Практически сразу же опубликовано первое сравнительное карпологическое исследование видов (Камаева, 1982) на примере таксонов, произрастающих в Липецкой области. Согласно данным Г.М. Камаевой, анатомически плоды *S. declinatum*, *S. hyssopifolium*,

*C. marschallii* и *C. nitidum* отличаются формой и длиной крыла, а также числом слоев перикарпия в их средней части. Несмотря на всю важность этих работ, существующие знания по анатомическому строению плодов в роде *Corispermum* и их типизации не могут считаться удовлетворительными.

### Карпология рода *Corispermum*

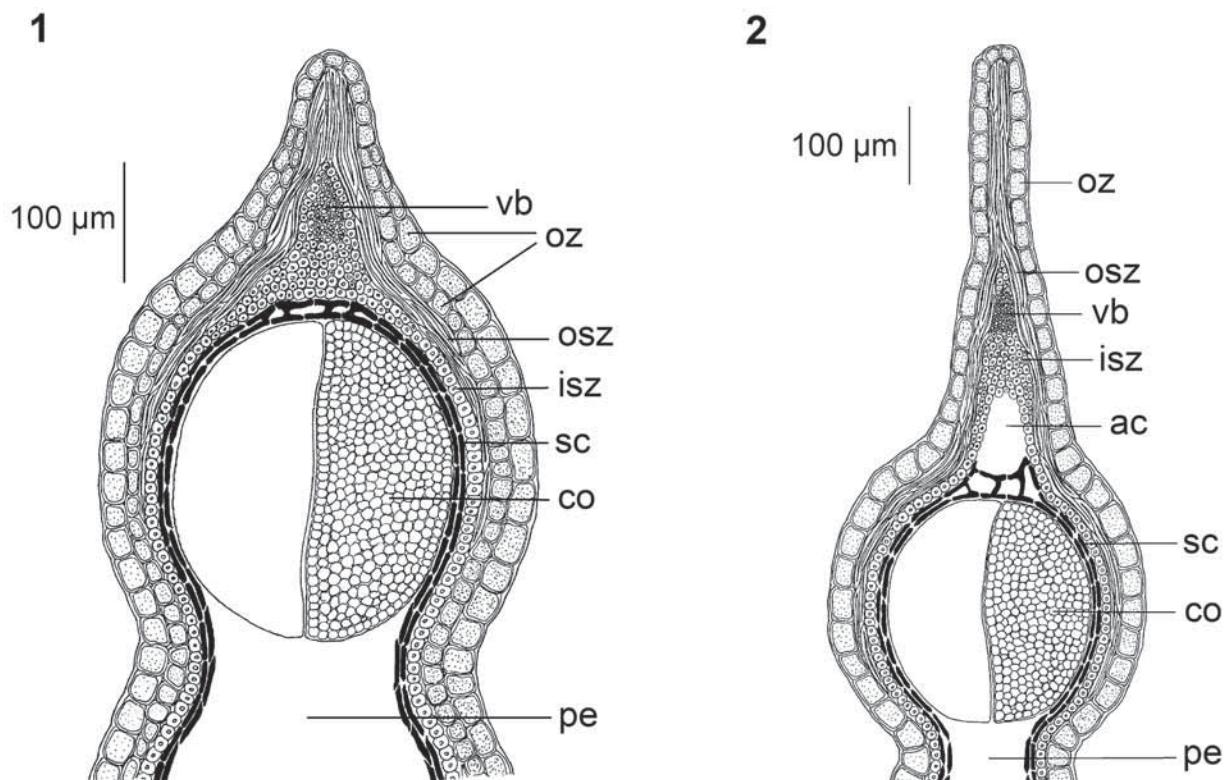
#### Анатомия плодов

Плоды каждого из изученных видов рода *Corispermum* мономорфны и характеризуются единым планом строения. На поперечных срезах перикарпий состоит из двух резко различных анатомо-топографических зон (Илл. 28). Два (реже — три или четыре) наружных слоя (**зона I**) состоят из тонкостенных клеток, обычно имеющих бесцветный протопласт, реже некоторые клетки этой зоны, особенно клетки внешнего слоя, содержат коричневый пигмент (под действием толуидина пигментированное содержимое клеток становится синим). Скопления таких клеток свойственны плодам многих видов: они бывают окрашенными в темно-коричневый цвет («пятна» на поверхности плода), что проявляется у видов многих групп рода, или могут визуалью почти не отличаться от окружающих живых клеток перикарпия (группы *Aralocaspicum* и *Nitidum*). Чаще всего клетки внешнего слоя перикарпия не имеют выростов; ультраскульптура поверхности перикарпия полигональная и ровная (Илл. 29.1) или, реже, полигональная с морщинистой конфигурацией наружных периклиальных стенок (Илл. 29.2). У некоторых видов во внешнем слое перикарпия наряду с изодиаметрическими клетками имеются бугорки или папиллы (*C. rechingeri*, *C. papillosum*, *C. tylocarpum* и др.: Илл. 29.3, 29.4) и/или клетки с ветвистыми, легко опадающими и поэтому нередко незаметными на срезах трихомами (Илл. 29.5, 29.6). Клетки наружного слоя перикарпия на поперечных срезах округлые или прямоугольные, толщиной (12) 20–50 (90) мкм. В отличие от непрерывного и всегда хорошо заметного по периметру плода наружного слоя перикарпия клетки нижележащего(их) слоя(ев) зоны I, как правило, меньшей толщины, они сдавлены или заметны в отдельных участках перикарпия. Однако ряд видов (*C. filifolium*, *C. korovinii*, *C. krylovii*, *C. lehmannianum*, *C. papillosum*, а также нередко у *C. gallicum* и *C. nitidum* aggr.) часто имеет хорошо выраженную в области крыла двуслойную зону I с примерно одинаковыми по толщине клетками.

Расположенные глубже слои перикарпия (**зона II**) сложены механической тканью (склереидами). Толщина клеток у представителей рода составляет 3–7(12) мкм, а число слоев значительно увеличивается от средней части плода к его периферии (крылу). Их разная направленность, впервые показанная лишь в последнее время (Sukhorukov, 2007 b), отчетливо проявляется в крыловидной части плода: *внешние* ряды (обращенные к клеткам зоны I) ориентированы поперечно вертикальной оси плода, а *внутренние* (примыкающие к спермодерме), напротив, — вытянуты по его длине. На поперечных срезах клетки внешних слоев склереид имеют лентовидные очертания, в то время как клетки внутренних рядов — округлые (на продольных срезах внешние ряды склереид соответственно округлые, а внутренние — лентовидные). Крыло плода образовано обеими зонами перикарпия, причем основную роль в его сложении играют клетки зоны II (механической ткани). Несмотря на то, что некоторые виды (*C. orientale* [nom. rejic.], *C. heptapotamicum* и др.) морфологически часто описывают как не имеющие крыла, следует отметить, что в действительности оно всегда существует, но его длина может быть очень мала (от 0.08–0.1 мм).

В средней части плода число слоев механической ткани 1–5(6); внешние слои склереид у многих видов редуцированы, и механическая ткань в этом случае представлена внутренними слоями (от 1 до 4). Однако у ряда таксонов (*C. laxiflorum*, *C. aralo-caspicum*, *C. caucasicum*,



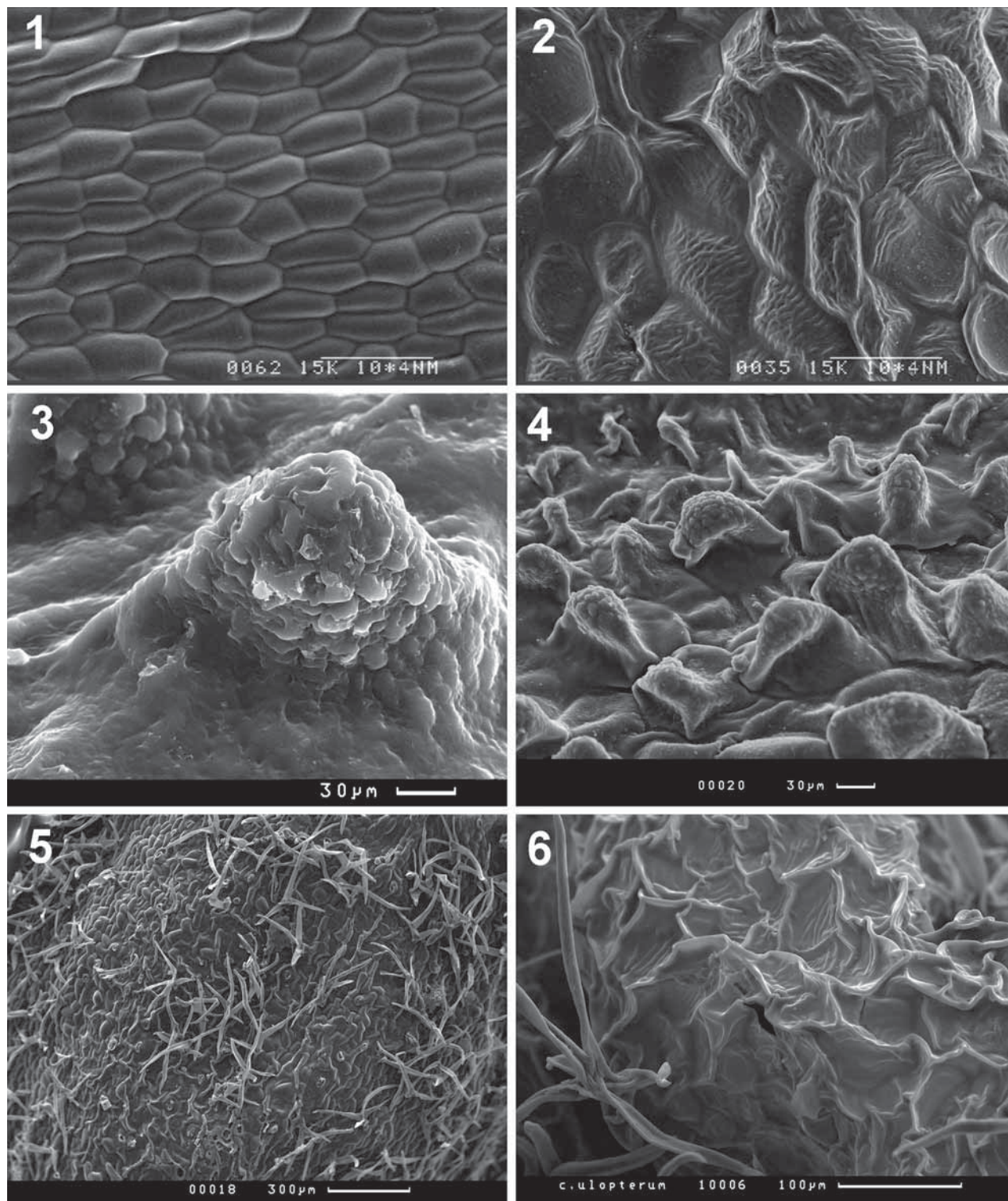


Илл. 28. Строение плода у *Corispermum heptapotamicum* (слева) и *C. macrocarpum* (справа). Условные обозначения: ac – воздухоносная полость (air cavity), co – семядоля (cotyledon), isz – внутренние слои склереид (inner sclereid zone), pe – перисперм (perisperm), sc – семенная кожура (seed coat), osz – внешние слои склереид (outer sclereid zone), oz – внешняя зона перикарпия (outer zone), vb – сосудистый пучок (vascular bundle). Первоначально опубликовано в Sukhorukov (2007 b).

*C. hookeri*) механической ткани в средней части плода нет или она представлена одним (самым внутренним) прерывистым слоем. Таким образом, у указанных видов перикарпий в середине плода состоит из одного (наружного) ряда клеток зоны I. К краю плода (крылу) склереиды, расположенные с обеих его сторон, всегда имеются, а число их слоев заметно возрастает (от 4 до 15). Нередко в крыле между спермодермой и внутренним слоем склереид находится воздухоносная полость, особенно заметная у многих таксонов в верхней и нижней частях плода. У некоторых видов (*C. heptapotamicum*, *C. mongolicum*, *C. pamiricum*, *C. piliferum*) эта полость невыраженная, а у *C. huanghoense*, напротив, она сквозная и очень крупная (диаметром около 400 мкм). Сквозные полости меньшего размера (до 130 мкм) отмечены также у *C. ulopterum*, *C. elongatum*, *C. falcatum*, *C. grubovii*. Дериваты проводящих элементов сохраняются только в крыле между внешними и внутренними слоями склереид.

Чаще всего клетки зоны I по всему периметру плода плотно прилегают к слоям зоны II (или к спермодерме у *C. laxiflorum*, *C. aralo-caspicum*, *C. caucasicum*, *C. hookeri*), но у многих таксонов вне крыловидной части плода внешний слой может отделяться от нижележащего слоя, образуя обычно небольшие (до 70 мкм) полости. Такие отслоения клеток зоны I у подавляющего большинства видов факультативные. Визуально они заметны с поверхности плода как небольшие бугорки. Только у *C. ulopterum* отслоения внешнего слоя перикарпия на поперечных срезах (в том числе в области крыла) облигатные, крупные (до 350 мкм), волнообразные, поэтому морфологически плод кажется бумагообразно смятым.

Считается, что склереиды берут на себя функцию защиты зародыша семени (Netolitzky, 1926; Камаева, 1982). Тем не менее, при отсутствии механической ткани в средней части плода протективная функция в определенной степени переходит к спермодерме.



Илл. 29. Поверхность перикарпия у видов рода *Corispermum*. 1 – *C. filifolium*, 2 – *C. patelliforme*, 3 – *C. rechingeri* (бугорки), 4 – *C. papillosum* (папиллы), 5 – *C. gelidum* (папиллы и ветвистые волоски), 6 – *C. ulopterum* (ветвистые волоски).

Спермодерма плотно прилегает к перикарпию, мощностью (3)5–10 мкм, представлена 1–2 рядами сильно сдавленных, мертвых таниносодержащих клеток с тонкими оболочками. Есть основания полагать, что спермодерма у видов рода сформирована внутренним интегументом семязачатка (Netolitzky, 1926; Wunderlich, 1967). Межклетники между слоями спермодермы обычно незаметны, однако у ряда таксонов различного систематического положения



(*C. hilariae*, *C. intermedium*, *C. ulopterum*) они местами хорошо просматриваются при значительном увеличении. Внутренний слой семенной кожуры изнутри подстилает хорошо выраженная внутренняя кутикула.

На поперечных срезах различия в структуре клеток перикарпия и спермодермы с абаксиальной (выпуклой) и адаксиальной (плоской или вогнутой) сторон плода не выявлены.

Перисперм обильный. Зародыш хорошо сформированный, с двумя семядолями, ориентированными, как правило, параллельно или косо по отношению к вертикальной оси плода (Volkens, 1893). Такое положение семядолей считается редким у представителей семейства (Ulbrich, 1934). Однако признак положения семядолей не следует принимать как родоспецифичный, поскольку при исследовании строения *C. puberulum*, образца *C. "orientale"*, собранного близ озера Кутантал А. Вороновым (MW), и крупноплодных форм *C. chinganicum* (исследованный материал из LE) наряду с косым было обнаружено перпендикулярное положение семядолей по отношению к оси семени и соответственно плода.

Несмотря на то, что строение плодов у представителей рода в целом довольно однородно, при исследовании большого числа видов четко выделяется ряд морфоанатомических групп. Они различаются, главным образом, формой и размерами плодов, числом слоев макросклерид в его средней части, формой крыла, реже наличием волосков и/или папилл, вторичной ультраскульптурой поверхности перикарпия, характером отслоения и толщиной его внешнего слоя.

Изученные виды рода поделены на 13 анатомических групп (см. таблицу 4). В нее вошли также таксоны, которые намечены к описанию как новые для науки виды (они не выделены курсивом).



Таблица 4. Признаки плодов у изученных видов рода *Corispermum*.

№	Вид	Длина плодов (мм)	Форма плода	Толщина плодов (мм)	Толщина внешнего слоя перикарпия (мм)	Папиллы и/или волоски на поверхности перикарпия	Вторичная скульптура поверхности перикарпия	Отслоения наружного слоя перикарпия	Число слоев макросклерид в средней части плода	Форма крыла и его длина на поперечных срезах (мм)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>I. Группа <i>Patelliforme</i></b>										
1	<i>C. patelliforme</i>	3–3.7	округлая	0.5–0.9(1)	(62) 70–90	–	+	небольшие	0–1(2) внешние, 1–2 внутренние	широкотреугольное, 0.15–0.3
<b>II. Группа <i>Ulopterum</i></b>										
2	<i>C. ulopterum</i>	3.5–4.5	широкоэллиптическая (в очертании)	0.6–0.8 (в частях, где нет отслоений перикарпия)	30–50(60)	+ (волоски)	+	волнообразные, до 350 мкм	1–2(3) внутренние	узкотреугольное, 0.65–0.85
<b>III. Группа <i>Puberulum</i></b>										
3	<i>C. puberulum</i>	3.5–4	широкоэллиптическая	0.3–0.55 (в частях, где нет отслоений перикарпия)	(25) 30–50(60)	+ (волоски)	+	волнообразные, до 100–130 мкм	1 внутренний, иногда прерывистый	узкотреугольное, 0.4–0.6
<b>IV. Группа <i>Agalocarpicum</i></b>										
4	<i>C. aralo-carpicum</i>	3.2–4(5)	широкоэллиптическая или округлая	(0,26) 0.4–0.6	(25) 40–65	–	–	небольшие	–	узкотреугольное, 0.6–0.8(1.2)
5	<i>C. lasiflorum</i>	3.2–4.5	широкоэллиптическая или округлая	0.4–0.55	35–50(62)	–	–	небольшие	–	узкотреугольное или треугольное 0.4–0.7
6	<i>C. saucayatum</i>	3–3.5	широкоэллиптическая или округлая	0.4–0.55	25–45(60)	–	–	небольшие	– (иногда 1 внутренний)	(узко)треугольное, 0.3–0.4
<b>V. Группа <i>Nitidum</i></b>										
7	<i>C. amergianum</i>	2.5–3	широкоэллиптическая	0.40–0.55	25–40	–	–	небольшие	1–2 внутренние	треугольное, 0.3–0.45
8	<i>C. nitidum</i> <i>aggr.</i>	2.4–3(3.5)	широкоэллиптическая или округлая	0.3–0.7(0.8)	(20)25–37(50)	–	–	небольшие	(0)1–2 внутренние, реже имеется только внешний слой	треугольное, 0.26–0.4
9	<i>C. filifolium</i>	3.5–5	широкоэллиптическая или округлая	0.35–0.55	(20)25–45(50)	–	–	небольшие	1(2), внутренние	треугольное, (0.5)0.6–0.9
10	<i>C. korovinii</i>	2.5–3.3	эллиптическая	(0,25)0.30–0.52	25–40	+ (волоски)	–	небольшие	1(2), внутренние	треугольное или широкотреугольное, 0.2–0.5
11	<i>C. lehmannianum</i>	2.8–3.5	широкоэллиптическая	0.4–0.65	(20)25–40(50)	–	–	небольшие	1(2), внутренние	треугольное, 0.3–0.5
12	<i>C. papillosum</i>	3–4	(широко)эллиптическая	(0,25)0.35–0.55	(25) 30–50 (папиллы до 90)	+ (папиллы)	–	небольшие	1(2), внутренние	треугольное или узкотреугольное, 0.3–0.65
13	<i>C. techingeri</i>	4–5	широкоовальная	0.45–0.65	40–60 (папиллы до 80)	+ (папиллы)	–	небольшие	1–2, внутренние	узкотреугольное, 0.65–1.1
14	<i>C. ismailicum</i>	3.2–3.5	широкоовальная	0.4–0.55	(25)30–45	–	–	небольшие	1(2), внутренние	узкотреугольное, 0.4–0.6

№	Вид	Длина плодов (мм)	Форма плода	Толщина плодов (мм)	Толщина внешнего слоя перикарпия (мм)	Папиллы и/или волоски на поверхности перикарпия	Вторичная скульптура поверхности перикарпия	Отслоения наружного слоя перикарпия	Число слоев макросклерид в средней части плода	Форма крыла и его длина на поперечных срезах (мм)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>VI. Группа <i>Nerparotamicum</i></b>										
15	<i>C. chinganicum</i>	2,3–3(3,5–4)	эллиптическая	(0,5)0,6–0,8	20–37 (до 50 у крупноплодных форм)	–	–	небольшие	1(2), внутренние	широкотреугольное, 0,1–0,2(0,35)
16	<i>C. nerparotamicum</i>	1,4–2 (2,5)	эллиптическая	0,4–0,55	25–30	–	–	незаметные	1(2), внутренние	широкотреугольное, 0,13–0,26(0,4)
17	<i>C. mongolicum</i>	1,5–2(2,2)	эллиптическая	0,3–0,4(0,55)	25–30(37)	–	–	небольшие	1(2), внутренние	широкотреугольное, (0,08) 0,1–0,15 (0,2)
18	<i>C. ramiicum</i>	2,2–2,7(3)	эллиптическая	0,45–0,6	20–30	–	–	небольшие	1(2), внутренние	широкотреугольное, 0,15–0,25(0,3)
18a	<i>C. ramiicum</i> var. <i>pilosigrum</i>	2,6–3,2	эллиптическая	0,4–0,6	20–30	+	(волоски)	до 80 мкм	1–2, внутренние	широкотреугольное, 0,15–0,3
<b>VII. Группа <i>Piliferum</i></b>										
19	<i>C. piliferum</i>	2,2–2,8	(продолговато-) эллиптическая	(0,6)0,7–0,9	20–28	+	(волоски)	незаметные	0–1 внешние, 3–4 внутренние	широкотреугольное, 0,12–0,22
<b>VIII. Группа <i>Dutrenilii</i></b>										
20	<i>C. dutrenilii</i>	2,8–3,5 (4)	эллиптическая	(0,25)0,3–0,50(0,65)	25–40(50), папиллы до 65	–	–	до 100 мкм	1(2), внутренние	узкотреугольное, 0,45–0,70
21	<i>C. gelidum</i>	3–3,5	эллиптическая	0,45–0,65	20–30	+	(волоски)	небольшие	1 внешний, иногда прерывистый	узкотреугольное, 0,25–0,45
22	<i>C. hilariae</i>	(2,2)2,6–3,2	(широко)эллиптическая	0,50–0,65	(20)25–40(50)	–	–	до 75 мкм	1(2), внутренние	узкотреугольное, 0,3–0,4
<b>IX. Группа <i>Marschallii</i></b>										
23	<i>C. algidum</i>	3,5–4,2(5,5)	(широко)эллиптическая	(0,45)0,6–0,95	12–25(30–37)	–	–	небольшие	0–1(2) внешние, 1(2), внутренние	узкотреугольное или треугольное (0,3)0,4–0,6
24	<i>C. crassifolium</i>	3,5–4,0 (5,0)	(широко)эллиптическая или округлая	0,6–0,9	12–30(35)	–	–	небольшие	0–1(2) внешние, 1–2(3) внутренние	узкотреугольное, 0,45–0,65
25	<i>C. gallicum</i>	2,5–3	(широко)эллиптическая	0,7–0,8	25–38(45)	–	–	небольшие	0–1 внешние, (1)2–3 внутренние	треугольное, 0,25–0,35
26	<i>C. intermedium</i>	3,7–4,5	(широко)эллиптическая	0,8–0,9	18–25(32)	–	–	небольшие	2–3 внешние, 2–3 внутренние	треугольное, 0,3–0,5
27	<i>C. marschallii</i>	3,5–4,8	(широко)эллиптическая	(0,45)0,55–0,9(1)	12–30(37)	–	–	небольшие	(0)1(2) внешние, 1–2(3) внутренние	узкотреугольное, (0,4)0,5–0,8(1,3)
28	<i>C. redowskii</i>	4–5	широкоэллиптическая	(0,4)0,55–0,9	(17)20–35(50)	+	(волоски)	до 85(125) мкм	1–2 внешние, 1–2(3) внутренние	узкотреугольное, 0,4–0,7
29	<i>C. stenopterum</i>	3–4	(широко)эллиптическая	0,55–0,7	17–25	–	–	небольшие	0–1 внешние, 2–3 внутренние	треугольное, 0,25–0,35
30	<i>C. tenuis</i>	5–5,5	широкоэллиптическая	0,5–0,6	20	–	–	небольшие	1–2 внешние, 1–2 внутренние	узкотреугольное, 1–1,2, полости очень крупные
31	<i>C. uralense</i>	2,5–3,2	(широко)эллиптическая	0,6–0,8	(20)25–30(37)	–	–	небольшие	0–1 внешние, 1(2) внутренние	треугольное, 0,15–0,25(0,3)

№	Вид	Длина плодов (мм)	Форма плода	Толщина плодов (мм)	Толщина внешнего слоя перикарпия (µм)	Папиллы и/или волоски на поверхности перикарпия	Вторичная скульптура поверхности перикарпия	Отклонения наружного слоя перикарпия	Число слоев макросклерид в средней части плода	Форма крыла и его длина на поперечных срезах (мм)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>X. Группа <i>Macrocarpum</i></b>										
32	<i>C. elongatum</i>	3–3.7	широкоэллиптическая	0.5–0.7	(25)30–40	–	–	небольшие	1(2) внутренние, иногда прерывистые	узкотреугольное, 0.5–0.7
33	<i>C. kotagovii</i>	3.2–3.7	широкоэллиптическая	0.45–0.7	15–30(37)	–	–	небольшие	0(1) внешний, 1(2) внутренние	узкотреугольное, 0.45–0.65
34	<i>C. macrocarpum</i>	4.5–6	широкоэллиптическая	(0.3)0.4–0.55(0.6)	25–37	–	–	небольшие	0–1 внешний, 0–1 внутренний	узкотреугольное, 0.55–0.9
35	<i>C. navicula</i>	4–5	(широко)эллиптическая	0.75–0.95	20–30(37)	–	–	небольшие	0–1 внутренний, иногда прерывистый	узкотреугольное, 0.3–0.45
36	<i>C. pacificum</i>	3.2–4	широкоэллиптическая	0.4–0.55	(20) 25–35	–	–	небольшие	0–1 внутренний, иногда прерывистый	узкотреугольное, 0.55–0.7
37	<i>C. pallidum</i>	3–3.5	широкоэллиптическая	0.3–0.4	12–25(30)	–	–	небольшие	0–1(2) внутренние	узкотреугольное, 0.3–0.65
38	<i>C. walshii</i>	4–4.5	широкоэллиптическая	0.45–0.65	35–55(62)	–	–	небольшие	1(2) внутренние	узкотреугольное, 0.45–0.6
<b>XI. Группа <i>Declinatum</i></b>										
39	<i>C. bardinonii</i>	3.2–3.8	продолговато-эллиптическая	0.6–0.8	20–37	–	–	до 50 мкм	2–3 внешние, 2–3 внутренние	треугольное, 0.35–0.5
40	<i>C. declinatum</i>	2.8–3.5(4.1)	продолговато-эллиптическая	0.4–0.8	12–30(38)	–	–	небольшие	0–1(2) внешние, 1–2(3) внутренние	треугольное, 0.2–0.3
41	<i>C. gmelinii</i>	3.2–3.8	продолговато-эллиптическая	0.4–0.55	17–25 (папиллы до 70 µм)	+ (волоски и папиллы)	–	до 50 мкм	0(1) внешние, 1–2 внутренние	треугольное, 0.20–0.3
42	<i>C. tylosarum</i>	3–3.5	продолговато-эллиптическая	0.5–0.8	20–37 (папиллы до 55)	+ (папиллы)	–	до 100 мкм	0(1) внешний, 1–2 внутренние	треугольное, 0.1–0.2
<b>XII. Группа <i>Hyssopifolium</i></b>										
43	<i>C. aliaicum</i>	3.5–4	эллиптическая	0.5–0.6	25–35	–	–	небольшие	1–2 внешние, 1–2 внутренние	треугольное, 0.4–0.5
44	<i>C. anatolicum</i>	3.4–4	продолговатая	0.5–0.7	35–45(50)	–	–	небольшие	(2)3–5(6), внутренние	широкотреугольное, 0.15–0.25
45	<i>C. erosum</i>	2.8–3.1	эллиптическая	0.45–0.5	25	–	–	–	1–2(3) внешние, 2(3) внутренние	треугольное, 0.35–0.45
46	<i>C. hyssopifolium</i>	2.5–3	эллиптическая	0.5–0.85	(15)20–30	–	–	небольшие	1–2 внешние, 2–3 внутренние	треугольное, 0.25–0.40 (у образца из Северной Америки крыло широкотреугольное, до 0.15 мм)
47	<i>C. krylovii</i>	2.2–2.7(3)	(широко)эллиптическая	0.45–0.55	25–38	–	–	небольшие	1–2 внешние, 1–2 внутренние	широкотреугольное, 0.2–0.35
48	<i>C. longirostratum</i> (nomen)	3–3.5	эллиптическая	0.65	30–3.7	–	–	–	1–2 внешние, 1–2 внутренние	широкотреугольное, 0.25–0.35



№	Вид	Длина плодов (мм)	Форма плода	Толщина плодов (мм)	Толщина внешнего слоя перикарпия (мм)	Папиллы и/или волоски на поверхности перикарпия	Вторичная скульптура поверхности перикарпия	Отслоения наружного слоя перикарпия	Число слоев макросклерид в средней части плода	Форма крыла и его длина на поперечных срезах (мм)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
49	<i>C. orientale</i> "	2.3–3	эллиптическая	0.35–0.65	25–50	–	–	небольшие	1–2 внешние, (1) 2–3 внутренние	треугольное, 0.16–0.3(0.35)
50	<i>C. leptopterum</i>	3–3.6	(широко)эллиптическая	0.55–0.8	20–45(50)	–	–	до 100 мкм	0–1(2) внешние, 1–2 внутренние	треугольное, 0.4–0.7
51 а	<i>C. sibiricum</i> ssp. <i>sibiricum</i>	3–3.5	эллиптическая	0.70–0.9	(20) 25–40	–	–	небольшие	2–3(4) внутренние	треугольное, 0.35–0.6
51 б	<i>C. sibiricum</i> ssp. <i>baikalense</i>	3–3.5	эллиптическая	0.75–0.9	25–37(50)	–	–	небольшие	(0)1 внешние, 1(2) внутренние	узкотреугольное, 0.25–0.42
51 в	<i>C. sibiricum</i> ssp. <i>jenissense</i>	3–3.5	эллиптическая	0.4–0.55	20–38	–	–	небольшие	0–1 внешние, 1–2 внутренние	треугольное, 0.25–0.35
52	<i>C. schrenkii</i> (nomen)	3–3.5	эллиптическая	0.6–0.65	25	–	–	–	1–2 внешние, 1(2) внутренние	треугольное, 0.15–0.2
<b>XIII. Группа <i>Hookeri</i></b>										
53	<i>C. hookeri</i>	3.5–3.8	(широко)эллиптическая	0.4–0.6	17–30 (35–45)	–	–	небольшие	– (иногда 1 внутренний, прерывистый)	широкотреугольное, 0.13–0.26
<b>Виды с неясным систематическим положением</b>										
54	<i>C. sandelabrum</i>	3.8–4.5	эллиптическая	0.6–0.7	25–37	+ (волоски)	–	волнистые, до 160 мкм	0–1(2) внешние, 2–4 внутренние	треугольное, 0.35–0.45
55	<i>C. chingnicum</i> var. <i>stellipile</i>	4.8–5.2	эллиптическая	0.55–0.7	20–25	+ (волоски)	–	небольшие	0–1 внешние, 2(3) внутренние	треугольное, 0.3–0.5
56	<i>C. diluatum</i>	3.8–4.2	эллиптическая	0.6–0.7	25–37	–	–	небольшие	0–1 внутренние	узкотреугольное, 0.5
57	<i>C. diluatum</i> var. <i>hebecarpum</i>	3.8–4.2	эллиптическая	0.6–0.7	20–30	+ (волоски)	–	небольшие	1–2 внутренние	узкотреугольное, 0.6–0.8
58	<i>C. falcatum</i>	3.8–4.5	эллиптическая	0.45–0.65	(25) 30–50	–	–	небольшие	1–2 внешние, (1)2–3 внутренние	треугольное или узкотреугольное, 0.5–0.8
59	<i>C. grabovii</i>	4–4.7	эллиптическая	0.4–0.6	30–50	–	–	небольшие	0(1) внешние, 1–2 внутренние	треугольное или узкотреугольное, 0.5–0.7
60	<i>C. huanghoense</i>	4.8–5.2	продолговатая	0.75–0.8	20–30	–	–	–	1–2 внешние, 2–3 внутренние	узкотреугольное, 1–1.2
61	<i>C. lhasaense</i>	4–4.5	эллиптическая	0.75–0.85	30–60	–	–	–	1–3 внутренние	Треугольное, 0.65–0.9
62	<i>C. lepidocarpum</i>	4–5	(широко)эллиптическая	0.6–0.75	20–37	+ (волоски)	–	–	1–2 внешние, (1)2–3 внутренние	узкотреугольное, 0.85–1.1
63	<i>C. praecox</i>	3.8–4.5	эллиптическая	0.45–0.65	30–40	+ (волоски)	–	–	0–1 внешние, 1–2 внутренние	узкотреугольное, 0.5–0.7
64	<i>C. pseudofalcatum</i>	4.5–5.5	эллиптическая	0.7–1	12–25	–	–	–	1–2 внутренние	узкотреугольное, (0.7)0.9–1.4
65	<i>C. ruberulum</i> var. <i>ellipsocarpum</i>	4–4.5	эллиптическая	0.5–0.7	25–40	–	–	–	0–1(2) внутренние	узкотреугольное, 0.5–0.8
66	<i>C. retortum</i>	4–5	эллиптическая	0.45–0.65	25–37(50)	+	–	небольшие	1–2 внешние, 2 внутренние	узкотреугольное, 0.6–0.8

*Интерпретация признаков строения плода для диагностики,  
систематики и таксономии видов рода Corispermum*

*Краткий исторический обзор систематики видов рода*

История систематики видов рода *Corispermum* насчитывает несколько этапов. Первая попытка внутривидового деления *Corispermum* предпринята Fenzl (1849), который сгруппировал известные ему виды на две группы: с голыми или опушенными плодами (поставив каждую из них соответственно значком \* или \*\*). Некоторые авторы XIX–первой половины XX вв. (см., например, Moquin-Tandon, 1849; Trautvetter, 1867; Kuntze, 1887; Ascherson, Gräbner, 1913; Ильин, 1936 а) при описании новых видов или в таксономических обработках сближали их преимущественно с широко распространенными таксонами (в особенности с *C. hyssopifolium*, *C. lehmannianum* и *C. marschallii*). Признаки морфологического строения плодов широко использовались и в дальнейшем для классификации представителей рода (Попов, 1959, sine stat. taxon.; Клоков, 1960). Классификация М.В. Клокова была позднее переработана и дополнена (Mosyakin, 1997). До наших исследований именно эта система являлась единственной версией классификации представителей рода. Она основывалась, по большей части, на следующих признаках: наличии околоцветника; форме плодов; степени выраженности крыла в его маргинальной части. Согласно последней систематической сводке (Mosyakin, 1997), наиболее объемна типовая секция рода (**sect. *Corispermum***). Она состоит из ряда подсекций: **subsect. *Corispermum*** (*C. hyssopifolium*, *C. orientale*, *C. chinganicum*), **subsect. *Nitida*** (*C. nitidum*, *C. heptapotamicum* [с сомнением; далее такие виды цитируются с соответствующим знаком вопроса]); **subsect. *Canescentia*** (*C. canescens*, *C. marschallii*); **subsect. *Crassifolia*** (*C. intermedium*, *C. gallicum*, *C. algidum*, *C. crassifolium*, *C. uralense*, *C. maynense*, *C. pacificum*); **subsect. *Aralocaspica*** (*C. aralo-caspicum*, *C. caucasicum*, *C. filifolium*); **subsect. *Lehmanniana*** (*C. lehmannianum*, *C. laxiflorum*, *C. papillosum*, ? *C. ikramii*, ? *C. afganicum*, ? *C. ladakhianum*); **subsect. *Platyptera*** (*C. stenolepis*, *C. macrocarpum*, *C. pallidum*); **subsect. *Pallasiana*** (*C. leptopterum*, *C. sibiricum*, *C. elongatum*, *C. candelabrum*, *C. confertum*, *C. bardunovii*, *C. americanum*, *C. villosum*, *C. welshii*, *C. hookeri*, *C. navicula*). Кроме типовой секции рода (sensu Mosyakin), ранее С.Л. Мосякин (Mosyakin, 1994) выделил еще две секции: **sect. *Declinata*** (*C. declinatum*, *C. tylocarpum*) и **sect. *Patellisperma*** (*C. patelliforme*). Во флористических источниках эта система пока не фигурировала, в т. ч. в крупной обработке рода по Северной Америке (Mosyakin, 2003). В самое последнее время предложена молекулярная филогения некоторых групп рода (Хуе, Zhang, 2011), которая, однако, включает только китайских представителей рода и оставляет много вопросов.

*Перспективы систематики рода Corispermum с точки зрения карпологии*

В процессе карпологического изучения представителей рода (Sukhorukov, 2007) стало очевидно, что спектр признаков, которые могут быть использованы для диагностики или корректировки системы рода, значительно шире. Более того, набор выявленных карпологических отличий среди всех классических критериев, лежащих в основе деления рода, представляется наиболее разнообразным и, как следствие, наиболее надежным. Поэтому для территорий, где представленность групп рода значительна (например, Средняя и Центральная Азия), было бы очень желательно вводить в определительные ключи традиционно неудобные, но важные для диагностики анатомические признаки для разделения морфологически близких, но карпологически далеких таксонов. Возможно, это было бы также полезно для идентификации плодов из фоссильного материала, сохранность которых может обеспечивать наличие механической ткани в перикарпии. Новые карпологические признаки уже предложены в определительных таблицах для современных средне- и нижневолжских видов рода *Corispermum* (Сухоруков, 2006 а). Введение таких дополнительных критериев особенно важно для тех случаев, когда морфотипы плодов имеют зна-

чительное сходство при перекрывании других признаков репродуктивной сферы (*C. uralense* — *C. hyssopifolium*; *C. «orientale»* — *C. chinganicum*, *C. leptopterum* — *C. komarovii* и др.). Подобные дискуссии о принадлежности образцов к тому или иному таксону известны в литературе (Крылов, 1930). Именно сходство морфотипов иногда служило поводом к крайне широкому пониманию объема ряда видов (Ворошилов, 1982 quoad *C. sibiricum* pro syn. *C. macrocarpum*) или предполагало филогенетическое родство некоторых таксонов, карпологически отличных друг от друга (Bunge, 1880; Aellen, 1961; Грубов, 1966). Иногда вопрос систематического положения отдельных видов являлся предметом разногласий. Так, *C. laxiflorum* сближали то с *C. aralo-caspicum* (Ильин, 1929; Мосякин, 1996), что представляется наиболее правильным, то с *C. lehmannianum* (Mosyakin, 1997). С карпологических позиций объединение *C. intermedium* с *C. gallicum* или *C. leptopterum* (Jalas, Suominen, 1980) не подтверждается, и следует согласиться с видовой самостоятельностью каждого из видов (Mosyakin, 1995; Gudžinskas, 2000; Kurtto, 2001). Весьма неясная ситуация складывается с некоторыми широко распространенными и хорошо обособленными таксонами, например, *C. lehmannianum*. На всем протяжении ареала (от Западного Китая до Центрального Ирана) вид оказывается неоднородным как по ширине крыла плода, так и деталям строения носика и его очертаниям на верхушке плода. Растения с необычными для *C. lehmannianum* «корончатыми» плодами встречаются, в частности, в горах Центрального Ирана (HUI).

На основе полученных данных по анатомии плода не подтверждается гипотеза о гибридном происхождении таксона *C. filifolium*, одним из родительских видов которого может быть *C. marschallii* (Мосякин, 1996) — таксона другой карпологической группы. Нуждается в дальнейшем изучении проблема наличия фертильных межсекционных гибридов, указанных в литературе (Клоков, 1960; Aellen, 1979; Strazdinš, 1993). Однако ряд таксонов (*C. calvoborysthenicum*, *C. hybridum*) представляет собой, скорее, морфологические разновидности или формы других видов (соответственно *C. marschallii* и *C. hyssopifolium*).

Ниже предлагается ключ для определения групп рода по совокупности важнейших признаков репродуктивной и вегетативной сфер. Виды с неясным статусом в состав ключа не вошли.

### **Ключ для определения выявленных карпологических групп рода *Corispermum*** (по совокупности важнейших признаков)

1. Отслоения перикарпия (в том числе в области крыла) на всех плодах крупные, (40)60–350 мкм, волнообразные. Вторичная ультраскульптура поверхности перикарпия, как правило, хорошо выраженная, в виде волнообразных складок. Внутренний слой зоны I хорошо заметен по периметру плода. Плоды опушенные. — **Группа *Ulopterum*** (только *C. ulopterum*: Илл. 30.1, 30.2)

– Отслоения перикарпия, если имеются, менее крупные (до 130 мкм), и, как правило, вне крыла ..... 2

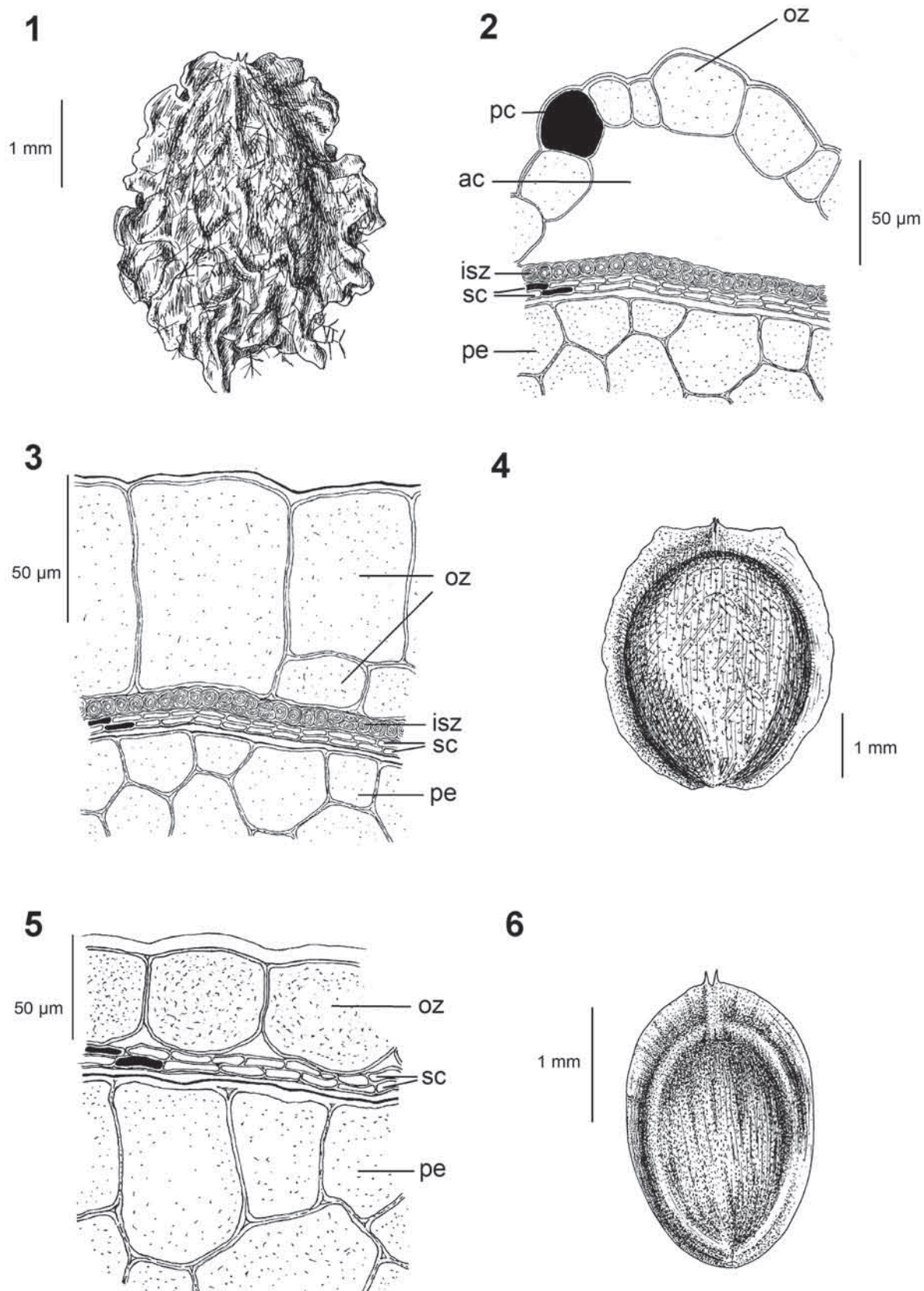
2. Толщина клеток наружного слоя перикарпия (62)70–90 мкм (Илл. 30.3), их наружные стенки с морщинистой ультраскульптурой. Плоды округлые, 3–3.7 мм. Крыло шириной до 0.4 мм, широкотреугольное. Листья очень широкие (до 1.5 см), овально-лопатчатые. — **Группа *Patelliforme*** (только *C. patelliforme*)

– Толщина клеток внешнего слоя перикарпия не превышает 60 (62) мкм, только папиллы (если имеются) могут быть до 90 мкм. Листья шириной до 0.8(1) см ..... 3

3. Отслоения перикарпия высотой до 100–130 мкм. Плоды опушенные, широкоэллиптические, длиной 3.5–4 мм, с узкотреугольным крылом 0.4–0.6 мм. Толщина внешнего слоя перикарпия (25)30–50(60) мкм. — **Группа *Puberulum***

– Отслоения, как правило, меньшей высоты, а если имеются, то плоды голые или имеют узкое крыло..... 4



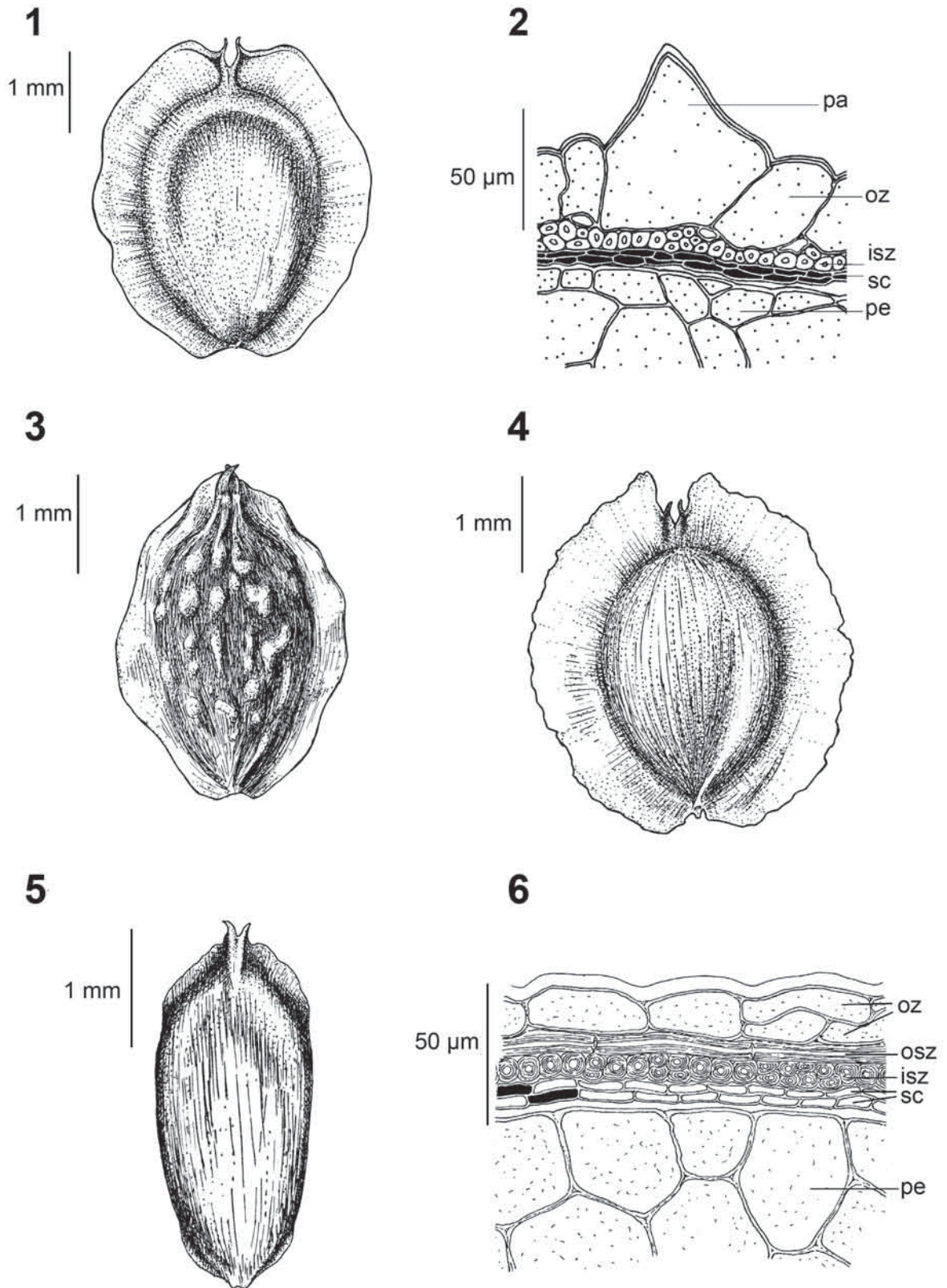


Илл. 30. 1 – плод *C. ulopterum*, 2 – поперечный срез через середину плода *C. ulopterum*, 3 – поперечный срез через середину плода у *C. patelliforme*, 4 – плод *C. aralo-caspicum*, 5 – поперечный срез через середину плода у *C. aralo-caspicum*, 6 – плод *C. chinganicum*.

Условные обозначения: ac – воздухоносная полость (air cavity), isz – внутренние слои склереид (inner sclereid zone), oz – внешняя зона перикарпия (outer pericarp zone), pc – пигментированная клетка (pigment cell), pe – перисперм (perisperm), sc – семенная кожура (seed coat). Первоначально опубликовано в Sukhorukov (2007 b).

4. Средняя часть плода без макросклерейд или, реже, с одним прерывистым внутренним рядом склерейд ..... 5  
 – Средняя часть плода содержит макросклерейды ..... 7
5. Крыло широкотреугольное, до 0.26 мм. Толщина клеток внешнего слоя перикарпия 17–25(30) мкм. — **Группа Hookeri**  
 – Крыло узкотреугольное или треугольное, более 0.3 мм ..... 6
6. Оси соцветия немного изогнутые. Ширина прицветников меньше ширины плода. Толщина клеток внешнего слоя перикарпия 25–55(65) мкм. — **Группа Aralocaspicum** (Илл. 30.4, 30.5)  
 – Оси соцветия прямые. Прицветники примерно равны ширине плода. Толщина клеток внешнего слоя перикарпия (12)20–30(37) мкм. — **Группа Macrocarpum**
- 7(4). Слоев склерейд 1–2(3), как правило, сложенных внутренними рядами (на поперечных срезах округлой формы) ..... 8  
 – Число слоев склерейд от 2 и более, нередко склерейды разной направленности ..... 11
8. Крыло чаще малозаметное, на поперечных срезах в очертании широкотреугольное. Внутренние 1–2 слоя зоны I обычно слабо выраженные. Плоды мелкие, 1.5–3 (редко 3.5–4) мм, эллиптические (Илл. 30.6). Прицветники, как правило, полностью закрывают плоды, но иногда плоды немного шире прицветников. — **Группа Heptapotamicum**  
 – Крыло чаще всего хорошо заметное, на поперечных срезах треугольное или узкотреугольное. Плоды (2)2.5–4 мм ..... 9
9. Прицветники (хотя бы в верхней части соцветия) не полностью прикрывают плоды. Крыло в верхней части плода (в области стилодиев) округлое или с небольшой выемкой (Илл. 31.1); на поперечных срезах треугольное, внутренний слой зоны I перикарпия обычно хорошо развитый (Илл. 31.2). — **Группа Nitidum**  
 – Прицветники полностью прикрывают плоды (ширина прицветника больше ширины плода). Крыло на поперечных срезах узкотреугольное ..... 10
10. Плод длиной до 3.5 мм, крыло в его верхней части треугольное (коронкообразное: Илл. 31-3). На поперечных срезах наружные стенки внешнего слоя перикарпия немного выпуклые; механическая ткань представлена 1–2 внутренними слоями. — **Группа Dutreuilii**  
 – Плод длиной 3.2–6 мм, крыло в его верхней части округлое или с выемкой. На поперечных срезах наружные стенки внешнего слоя перикарпия ровные; механическая ткань представлена как внутренним, так и (иногда) внешним слоем. — **Группа Macrocarpum** (часть видов)
- 11(7). Околоцветника обычно нет. Плоды чаще с волнистым (Илл. 31.4), реже — с цельнокрайним крылом. Крыло на срезах узкотреугольное или, реже, треугольное. Наружный слой перикарпия толщиной чаще 12–25 мкм, его наружные стенки обычно ровные (не выпуклые) — **Группа Marschallii**  
 – Околоцветник всех или почти всех цветков из 1–3 белопленчатых листочков. Крыло (если визуально выражено) цельнокрайнее, на поперечных срезах треугольное или широкотреугольное. Наружные стенки внешнего слоя перикарпия выпуклые ..... 12
12. Крыло почти незаметное, на поперечных срезах широкотреугольное, шириной 0.12–0.22 мм. Плоды опушенные, длиной 2.2–2.8 мм. Механическая ткань в средней части плода представлена внутренними слоями (на поперечных срезах они округлой формы) — **Группа Piliferum** (*C. piliferum*)  
 – Крыло, как правило, хорошо заметное, от (0.1)0.15 мм. Плоды чаще от 2.5 мм длиной. Механическая ткань представлена как внешними, так и внутренними слоями (т.е. имеющими разную направленность) ..... 13
13. Плоды продолговато-эллиптические, их длина превосходит ширину в 2–2.5 раза (Илл. 31.5). Крыло в их верхней части (в области стилодиев) широко треугольное. Наружные стенки внешнего слоя перикарпия резко выпуклые (Илл. 31-6). — **Группа Declinatum**





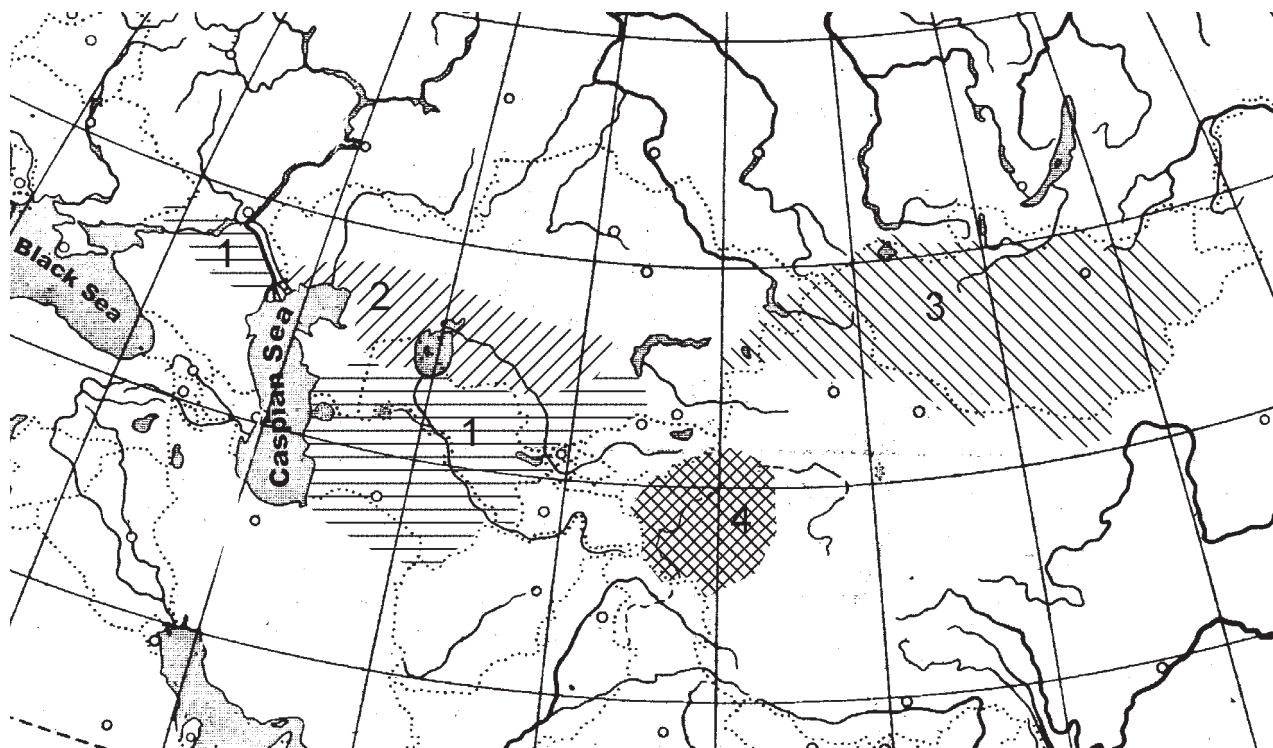
Илл. 31. 1 – плод *C. filifolium*, 2 – поперечный срез через середину плода у *C. nitidum*, 3 – плод *C. dutreuilii*, 4 – плод *C. marschallii*, 5 – плод *C. declinatum*, 6 – поперечный срез через середину плода *C. declinatum*. Условные обозначения: isz – внутренние слои склереид (inner sclereid zone), osz – внешние слои склереид (outer sclereid zone), oz – внешняя зона перикарпия (outer pericarp zone), па – папилла (papilla), пе – перисперм (perisperm), пс – пигментированная клетка (pigment cell), sc – семенная кожура (seed coat). Первоначально опубликовано в Sukhorukov (2007 b).



– Плоды эллиптические или округлые. Крыло в их верхней части округлое, реже с небольшой выемкой. Наружные стенки внешнего слоя перикарпия лишь незначительно выпуклые. — **Группа *Hyssopifolium***

Выявленные карпологические группы до сих пор являются формальными, не имеющими таксономического статуса, однако в настоящее время, до объемной молекулярной ревизии рода, нет оснований производить валидизацию новых надвидовых таксонов. Вместе с тем, предложенная карпологическая классификация видов рода (Sukhorukov, 2007 b) обнаруживает очевидные хорологические особенности ряда групп (Илл. 32). Виды групп *Aralocaspicum* и *Nitidum* явственно тяготеют к Ирано-Туранской флористической области, причем формирование видов из первой группы связано с Арало-Каспийской провинцией. Центральноазиатское происхождение характерно для таксонов групп *Declinatum* и *Heptapotamicum*. Протяженный ареал некоторых представителей рода (в частности, *C. declinatum* и *C. nitidum*) является, несомненно, следствием расширения их области распространения за последние столетия (Ильин, 1928; Станков, Талиев, 1949; Ильин, 1954; Сухоруков, 1999 а), а не результатом мозаичного распространения в пределах их естественного ареала (Скворцов, 1973). Дизъюнктивный ареал имеет группа *Macrocarpum*, хотя два американских таксона несколько отличаются от остальных видов (*C. welshii* имеет более крупные клетки наружного слоя перикарпия, а *C. navicula* выделяется большей толщиной плода). В этой связи интересно мнение Мосякина (2003) относительно возможной плейстоценовой миграции ряда элементов флоры из Евразии в Северную Америку по Берингийскому перешейку. Проблема генезиса видов из родства групп *Marschallii* и *Hyssopifolium* еще требует дополнительного исследования, однако следует отметить четкую приуроченность таксонов к умеренным территориям, расположенным почти исключительно севернее 43° северной широты.

В пределах крупных карпологических групп диагностика отдельных видов по анатомическим признакам возможна не во всех случаях. Наиболее проблематичной представляется де-



Илл. 32. Хорологические особенности ряда формальных групп рода. 1 – ареал группы *Nitidum*, 2 – ареал группы *Aralocaspicum*, 3 – ареал групп *Declinatum* и *Heptapotamicum*, 4 – ареал группы *Dutreuilii*.

лимитация видов *C. marschallii*–*C. intermedium* (группа *Marschallii*), *C. altaicum*–*C. hyssopifolium* (группа *Hyssopifolium*) или *C. nitidum*–*C. nitidulum*–*C. calvum*–*C. insulare*–*C. glabratum* (группа *Nitidum*). И если *C. marschallii*–*C. intermedium* отличаются географическим и экологическим викариатом, то таксоны из группы *Nitidum* — *C. nitidulum*, *C. calvum*, *C. insulare*, *C. glabratum*, описанные Клоковым (1960) с территорий основного ядра центрального вида *C. nitidum*, практически не отличимы ни визуально, ни анатомически. Признаки, данные в обработке украинских представителей *Corispermum* (Скрипник, 1987), на большом материале нередко перекрываются или зависят от стадии онтогенеза растений. В частности, скученность цветков на колосе в верхней части осей у *C. nitidum* s. l. значительно разнится при цветении и плодоношении растений.

Видовой статус *всех* таксонов, указанных в таблице 4, признается в настоящей работе без оговорок. Из наиболее интересных новаций в роде *Corispermum*, предпринятых в последнее время, особо следует остановиться на трех следующих таксонах, поскольку они проявляют определенную связь друг с другом в отношении их длительной и неверной исторической идентификации как «*C. orientale*»:

### **Решение проблем таксономии группы *Corispermum orientale* на основе признаков строения плода**

Эта группа является одной из наиболее сложных в роде. На основе проведенного исследования показано, что такие виды, как *C. heptapotamicum* и *C. chinganicum*, также не имеющие выраженного крыла на плоде, карпологически (и ареалогически) не связаны с группой из родства *C. hyssopifolium* и *C. orientale*. Тем не менее, изучение типового материала *C. orientale* показало, что проблема идентификации этого таксона и круга его родства является одной из самых острых и запутанных в роде.

***Corispermum orientale*** Lam., Encycl. 2: 111 (1786), nom. rejic. [Предложение по отвержению названия, см. Sukhorukov, 2010 d; рекомендовано для отвержения: Report..., 2011].

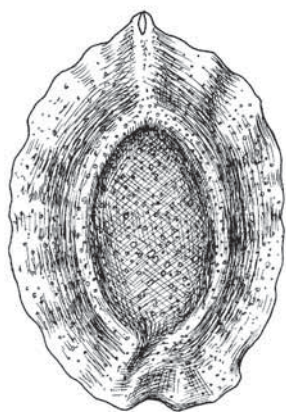
Лектотип не выбран.

Со времени описания вида исследователи ассоциировали это название с растениями, которые морфологически близки к *C. hyssopifolium* L., но не имеют визуально заметного крыла на плоде. Такие формы встречаются в степях и северных пустынях Восточной Европы и Казахстана, проникая на юг вдоль западного побережья Каспийского моря до северного Ирана и Восточного Закавказья. В протологе Lamarck (1786) описал новый вид фразой «*foliis longis angustis linearibus, summitatibus floriferis subpaniculatis*», с дополнительными описательными предложениями на французском языке. Во времена Ламарка это был первый представитель рода с узкими (линейными) листьями. Тем не менее, некоторые из описанных позже видов также имеют линейные листья, поэтому диагноз Ламарка не несет в настоящее время существенной морфологической информации. Сам Ламарк не видел *C. orientale* in situ: в первоописании указано, что растение встречается в Ливане («dans le Levant»), а семена были посланы г-ном Андре («M. André») в Королевский ботанический сад в Париже. После чтения других страниц фолианта (Lamarck, l.c.: pp. 134, 217, 238, 456, 558, 560) становится очевидным, что этим дарителем был Андре Мишо (André Michaux), который путешествовал по Ливану (а скорее, по региону Восточного Средиземноморья по пути в Персию), посылая семенной материал Главному садовнику Ботанического сада (fide: Stafleu, Cowan, 1986; Allorge, 2006). Только один аутентичный гербарный лист *C. orientale* доступен в исторической коллекции Гербария Музея Естественной истории г. Парижа (P-LA). Этот образец содержит небольшую часть растения, собранного при цветении, с незначительным числом незрелых плодов в нижней части соцветия. Этикетка образца следующая: «*Corispermum orientale*. enc. [Encyclopédie] du Levant,

de M. Andre?», P-LA 00381158. Анализ образца показал, что крыло плода *хорошо развито*, и по всем остальным признакам растение относится к анатомической группе *Aralocaspicum sensu mihi*, которая включает *C. laxiflorum*, *C. caucasicum* и *C. aralocaspicum*. Однако ни один представитель рода не был найден на территории современного Ливана или в прилегающих регионах (см., к примеру, Aellen, Hillcoat, 1964; Zohary, 1966; Heller, Heyn, 1994; собств. исслед. автора). Можно только предположить, что коллекция плодов была собрана А. Мишо в Северном Иране, но даже в этом случае точная идентификация образца едва ли возможна, так как в северной части Ирана встречаются два таксона из группы *Aralocaspicum*: *C. aralo-caspicum* и *C. caucasicum*, которые надежно отличаются друг от друга в стадии плодоношения, хотя и незначительно. Кроме того, название *C. orientale* никогда не использовалось в отношении растений с крылатыми плодами, и его применение в отношении одного из двух последних видов может привести к номенклатурному хаосу и противоречит статье 57.1 Международного Кодекса Ботанической Номенклатуры (International code ..., 2006). С другой стороны, консервация названия *C. orientale* с новым типом и его употребление для растений с бескрылыми плодами также нежелательно, поскольку образцы из Восточного Кавказа, Северного Ирана и континентальных пустынь Евразии относятся, по меньшей мере, к трем различным видам с неперекрывающимися ареалами. Находки *C. orientale* в других регионах ошибочны (Mosyakin, 2003; Zhu et al., 2003) или принадлежат к морфологически сходным, но систематически далеким таксонам: в Восточном Казахстане произрастает *C. chinganicum* (Sukhorukov, 2007), в Афганистане — *C. rechingeri* (Sukhorukov, 2008a), в Турции — *C. anatolicum* Sukhor. (Sukhorukov, 2010 b). Вследствие вышесказанного, сохранение названия *C. orientale* не прояснит таксономию некоторых бескрылых представителей рода *Corispermum*. Название некоторых таксонов с бескрылыми плодами еще предстоит выяснить, однако отметим намеченный к описанию еще М.М. Ильиным вид *C. schrenkii* (nomen), который также исследован в карпологическом отношении и может быть действительно описан под этим или другим названием как один из таксонов, родственных *C. orientale sensu auct. non Lamarck*.

***Corispermum rechingeri* Sukhor., Ann. Naturhist. Mus. Wien 110 B: 153 (2008).**

Новый для науки вид, описанный с территории Афганистана (наиболее южного предела ареала всего рода). Голотип: SE-Afghanistan, in arenosis mobilibus deserti Registan, 25-30 km S Kandahar, 31°36' N, 65°47' E, 1000 m s. m., 27.V.1967, К.Н. Rechinger 35330 (W, iso — G). Этот образец приводился Hedge (1997) как *C. orientale*. Это однолетник высотой до 50 см, с рассеянным опушением. Нижние листья продолговатые или ланцетные, длиной до 2 см. Соцветие удлинненное, неискривленное. Листочек околоцветника 1, на верхушке волнистый или выемчатый. Брактеи овальные, немного уже плода (его края визуально просматриваются). Плод длиной 4–5 мм, широкоовальный, с папиллами, по краю явственно крылатый, между остатками стилодиев с небольшой выемкой; крыло волнистое (Илл. 33). Анатомия плодов использована в протологе (Sukhorukov, 2008 a). От *C. papillosum* хорошо отличается более узкими листьями, крупными плодами и бородавчатыми (а не коническими) папиллами на поверхности перикарпия. Распространенный в Афганистане и еще малоизученный таксон *C. afghanicum* Podlech (Podlech, 1975) отличается приземистой формой роста, голыми плодами длиной около 3 мм и приуроченностью к среднему горному поясу (около 3000 м над у. м.). Несмотря на то, что все экземпляры *C. afghanicum* собраны при незрелых плодах, длина которых в действительности может составлять немно-



Илл. 33. Плод *C. rechingeri*.



гим более 3 мм, изучение ультраскульптуры перикарпия показало отсутствие папилл на его поверхности.

***Corispermum anatolicum*** Sukhor., Willdenowia 40(2): 191 (2010).

Новый для науки вид, описанный с территории Турции. Голотип: Anatolia, [Konya prov., Karapinar distr.], 5 km S of Karapinar, 12.VII.1971, J.S. Andersen, C.G. Hansen, A.G. Jensen, R. Macholm 2138 (E), sub *C. filifolium*. Это однолетник высотой до 40 см, листья и ось соцветия густо опушенные. Листья узколанцетные, шириной до 3 мм. Соцветие компактное (сжатое), брактеевые овальные, длиной от 6 мм, полностью прикрывающие плод. Листочек околоцветника 1, тычинок 1–3. Плод длиной 3.5–4 мм, шириной 2–2.5 мм, продолговатый, голый, с незаметным крылом. Анатомия плодов также использована в протологе (Sukhorukov, 2010 b). Этот таксон представляется эндемиком центральной части Анатолии и причислен к анатомической группе *Hyssopifolium*. От всех видов группы отличается крупными плодами и более мощной механической тканью в перикарпии в средней части плода.

Таким образом, следует подчеркнуть, что детальный анализ образцов, ранее идентифицировавшихся как *C. orientale*, и отобранных с них плодов показал существенное различие между растениями разных географических выделов. Само название *C. orientale* отвергнуто как вносящее путаницу в номенклатуру группы, а растения с признаками *C. orientale sensu auct. non Lamarck* до молекулярно-филогенетических исследований пока отнесены к виду *C. hyssopifolium* s.l.

#### Виды с неясным карпологическим статусом

Эти виды, имеющие большей частью ареал в Китае и Монголии, приведены в сводной карпологической таблице отдельно. Возможно, некоторые из них являются близкородственными на основе изученных признаков строения плода. Следует обратить внимание на то, что некоторые разновидности, описанные с территории Китая по признакам опушения плода (Kung et al., 1978; Huang, 1995), по анатомии перикарпия отличаются от типовых образцов (Sukhorukov & al., 2014). Это в особенности касается *C. chinganicum* var. *stellipile* и *C. puberulum* var. *ellipsocarpum*, которые наряду с опушением плодов имеют различные признаки, в частности, число склереид в перикарпии или морфометрические показатели крыловидной части плода. Предварительная филогения китайских представителей рода (Xue, Zhang, 2011) также свидетельствует в пользу обособления этих таксонов от типовых разновидностей *C. chinganicum* и *C. puberulum*.

#### Диверсификация структуры плода в роде *Corispermum*

Сравнительное карпологическое исследование представителей рода показало, что строение плода и семени подчиняется общим закономерностям в отношении топографии слоев перикарпия, наличия крыла плода, тонкой семенной кожуры, расположения семядолей. Вместе с тем, в пределах такого крупного рода существует, как минимум, 13 четко очерченных карпологических групп. Реконструкция эволюции признаков строения плода и семени еще не проведена в связи с недостатком материала для молекулярно-филогенетического анализа.

В роде *Corispermum* существует выраженная тенденция к редукции механической ткани перикарпия в средней части плода. В пользу этого предположения свидетельствует ее обязательное наличие во всех трех родах подсемейства, и преобладание у некоторых ареалогически обширных групп рода *Corispermum* (*Marschallii*, *Declinatum*, *Hyssopifolium*) нескольких слоев перикарпия в средней части плода. Механическая ткань в перикарпии у видов рода выражена, по крайней мере, в маргинальной части плода и составляет в области крыла не менее 4–5 слоев клеток. Однако число тяжей склереид по направлению к середине плода значительно убывает у большинства видов рода, вплоть до полного исчезновения у *C. aralo-caspicum*,

*C. laxiflorum* и некоторых других таксонов. При этом элиминация механических элементов касается чаще всего *внешних*, направленных перпендикулярно оси плода рядов. Происхождение части видов *Corispertum* с явно редуцированными слоями склереид (например, *C. aralo-caspicum*, *C. caucasicum*, *C. filifolium*, *C. laxiflorum* etc.) связано с Арало-Каспийской и Ирано-Туранской флористическими провинциями. Эти таксоны могут рассматриваться как филогенетически молодые образования (Ильин, 1952) исходя как из геологической истории этого региона (Вульф, 1944; Якубов, 1955), так и незначительного ареала многих таксонов в настоящее время (*C. caucasicum*, *C. filifolium*). С другой стороны, тенденция к элиминации механической ткани возникает, видимо, независимо в отдельных группах, хорологически не связанных друг с другом (группы *Aralocaspicum* и *Hookeri*).

Взаимная поддержка карпологических и хорологических результатов представляется вполне очевидной и закономерной. Редукция числа механических слоев в перикарпии, возможно, связана с географическим распределением таксонов. Весьма интересен тот факт, что такое сокращение толщины плода и в особенности защитных покровов плода происходит у видов, встречающихся в песчаных пустынях Средней и Передней Азии. Условия аридного и семиаридного климата в этих регионах предполагают относительно небольшое, но достаточное для быстрого прорастания семян и укоренения проростков количество осадков в феврале–апреле. Собственные опыты по изучению прорастания семян некоторых таксонов *in vitro* (*C. nitidum*, *C. filifolium*, *C. aralo-caspicum*) показали, что оно начинается с вертикального разрыва покровов в центральной части плода, где их твердость минимальна. В условиях аридного климата и слабого водонасыщения песчаных грунтов это обеспечивает успешное прорастание и развитие мощной корневой системы в кратчайшие сроки, что является необходимым фактором сохранения жизнеспособности особи. Особенно это касается эфемероподобных видов (*C. papillosum*, *C. lehmannianum* и др.), цикл развития которых проходит в течение 2–3 месяцев, заканчиваясь, в зависимости от географической широты, в конце мая — первой половине июля.

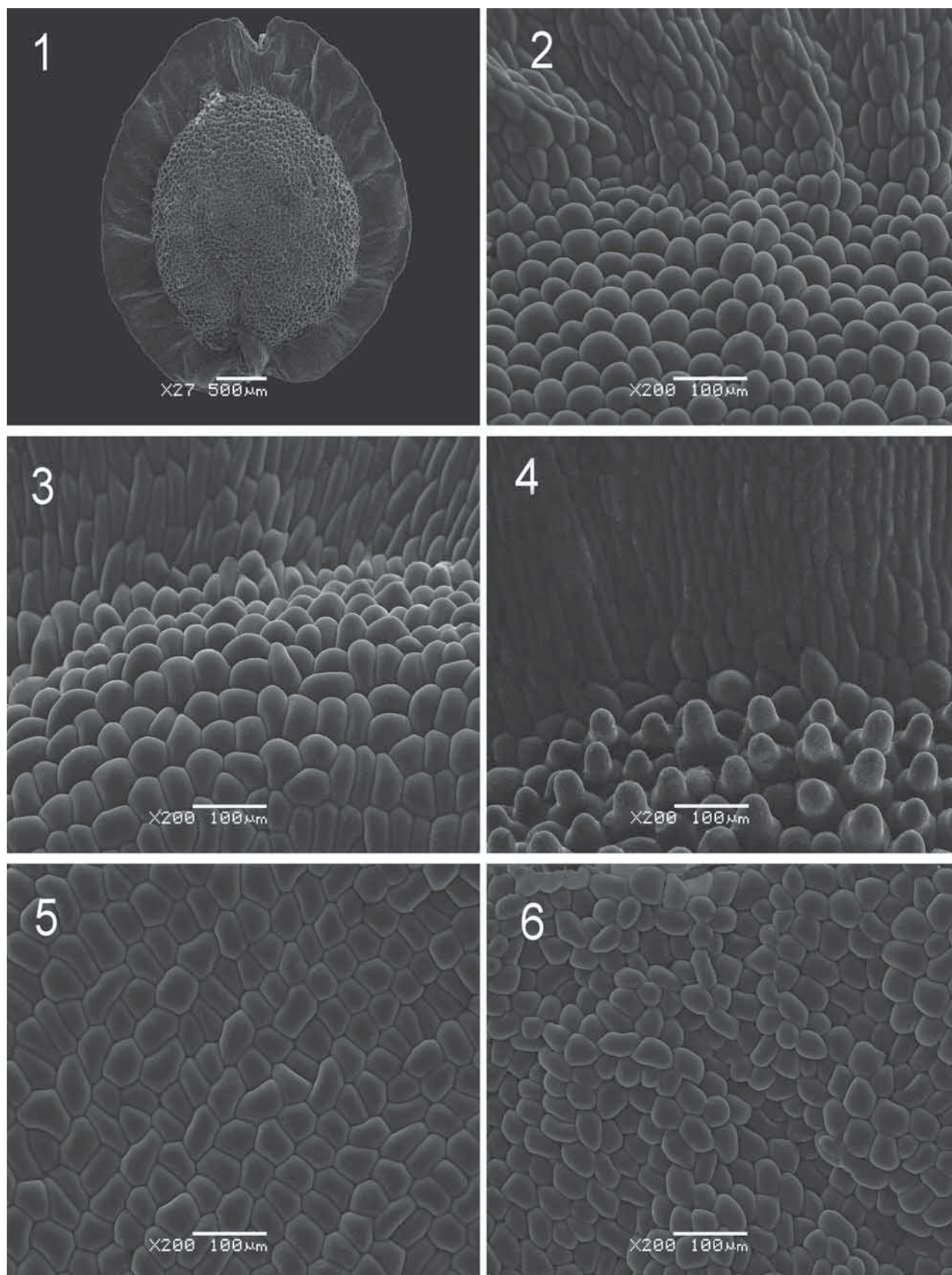
### **Род *Anthochlamys***

Род содержит 5–6 однолетних видов, распространенных в Ирано-Туранской флористической области (преимущественно на территории Ирана). Стебель ребристый или угловатый, голый или только молодые побеги опушены короткими простыми волосками. Листья очерданные, сидячие или почти сидячие, собранные в нижней части стебля. Цветки в простом колосе, с простым околоцветником из 5 белых или розоватых листочков. Тычинок 5. Плод односемянный, округлый, диаметром 2.5–4 мм, с крупной крыловидной оторочкой.

Все известные виды рода подверглись карпологическому анализу (Sukhorukov, 2007 b; Sukhorukov, Konstantinova, 2012).

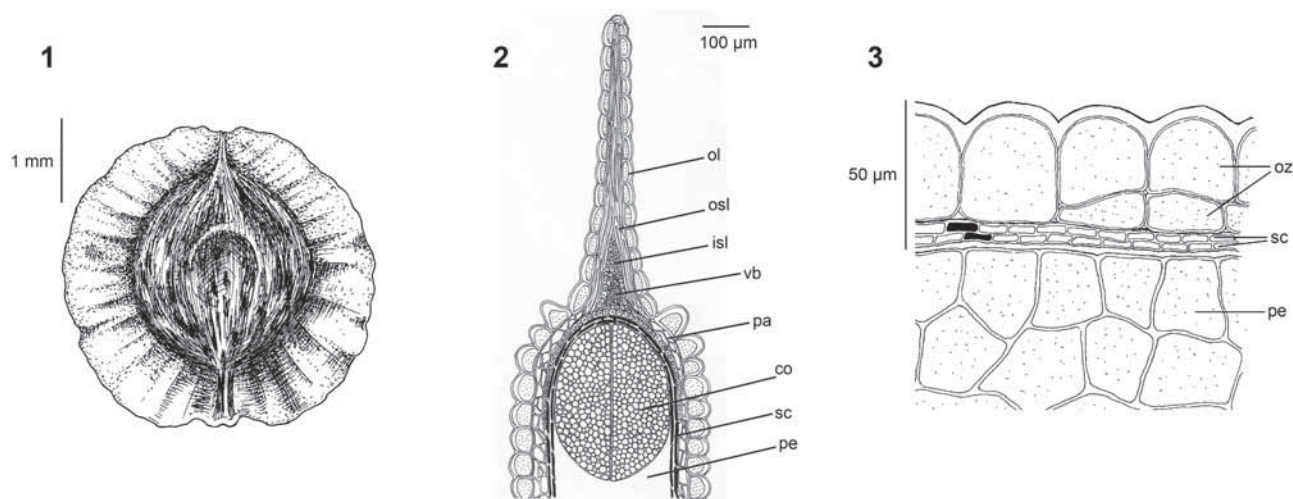
### **Карпологическая характеристика рода *Anthochlamys***

Плоды рода *Anthochlamys* несколько сходны по морфологии с плодами *Corispertum*, но они всегда округлые или широкоовальные (диаметром/длиной 2.5–3.5 мм), цельнокрайние или волнистые (Илл. 34.1, 35.1). Визуально они выпуклые с обеих сторон, всегда с широким маргинальным крылом и редко имеют папиллы или мамиллы на поверхности перикарпия (локализованные в семясодержащей части близ крыла: Илл. 34.2, 34.3, 34.4) или отслоения его внешнего слоя, но в центре плода такие выросты почти незаметны (Илл. 34.5, 34.6). Нижние части стилодиев остаются при зрелых плодах и чаще оказываются погруженными в выемку крыла (такая выемка может быть почти незаметной у *A. rechingeri*). Именно мелкие морфологические признаки структуры плодов считаются очень важными в диагностике близких видов рода (Aellen, 1950; Hedge, 1997).



Илл. 34: 1 – плод *Anthochlamys turcomanica*, 2 – мамиллятная поверхность перикарпия *A. tianschanica* в семоносодержащей части плода (вверху – поверхность перикарпия в области крыла), 3 – то же у *A. multinervis*, 4 – папиллы на поверхности плода *A. polygaloides*, 5 – слабoмамиллятная ультраскульптура перикарпия в центре плода у *A. rechingeri*, 6 – то же у *A. afghanica*.





Илл. 35. 1 – плод *A. tianschanica*, 2 – поперечный срез плода через его краевую часть, 3 – поперечный срез плода *A. tianschanica* через середину плода. Условные обозначения: co – семядоля (cotyledon), isl – внутренние слои склереид (inner sclereid layers), ol – внешняя зона перикарпия (outer pericarp layers), pa – папиллы (papillae), pe – перисперм (perisperm), sc – семенная кожура (seed coat), osl – внешние слои склереид (outer sclereid layers), vb – сосудистый пучок (vascular bundle).

На поперечных срезах перикарпий плода (Илл. 35.2), как и в роде *Corispermum*, состоит из двух зон: внешней зоны (**зоны I**), представленной паренхимными неодревесневающими клетками, и зоны механической ткани (**зоны II**). Число слоев зоны I варьирует в зависимости от топографии плода. В крыле их число составляет обычно 1–2, в семясодержащем (расширенном) участке плода — 1–3. Несколько больше число слоев зоны I (до 5) их на границе крыла и семясодержащего участка. Внешний ряд клеток зоны I в семясодержащей части плода мамиллярный (с полукруглыми или выпуклыми наружными стенками толщиной 6–10 мкм), что обеспечивает рельефность поверхности перикарпия. В месте перехода семясодержащей части плода в крыло у некоторых видов (*A. polygaloides*, *A. rechingeri*, *A. turcomanica*) зафиксированы папиллы, однако в самом крыле клетки обычно менее крупные, с ровными или едва выпуклыми наружными стенками. Клетки внутренних слоев зоны I, если имеются, обычно менее крупные и нередко сдавлены; только у *A. afghanica* внутренние слои зоны I хорошо развиты и по своей мощности немного уступают самому внешнему слою перикарпия. Эта зона перикарпия характеризуется толщиной 30–80 мкм.

Механическая ткань (зона II), представленная склереидами, развита в маргинальной части (крыле) плода. На границе крыла и семясодержащей части склереиды имеют различную направленность. Как и у рода *Corispermum*, внутренние слои, ориентированные параллельно вертикальной оси плода (на поперечных срезах такие клетки округлые), расположены только в основании крыла. Собственно крыло содержит всего 3–6 клеточных слоев, ориентированных перпендикулярно оси плода. В семясодержащем участке механических элементов не наблюдается (Илл. 35.3), или существует единственный слой очень мелких (диаметром до 5 мкм) и плохо просматривающихся клеток склеренхимы. Крыло плода всегда хорошо выраженное (шириной 0.8–1.3 мм), вытянутое, узкотреугольной формы, без воздухоносных полостей.

Семенная кожура плотно прилегает к перикарпию, мощностью (3)5–8 мкм, представлена 2 одинаковыми рядами сильно сдавленных, мертвых таниносодержащих клеток. Перисперм обильный. Зародыш хорошо сформированный, с двумя семядолями, ориентированными параллельно или несколько косо к вертикальной оси плода. В редких случаях, зафиксированных, по крайней мере, у *A. polygaloides* и *A. tianschanica*, положение семядолей на поперечных срезах перпендикулярно оси плода (что обычно у представителей подсемейства *Chenopodioideae*).

Несмотря на общий план строения плодов в роде *Anthochlamys*, виды отличаются некоторыми деталями морфометрии плода и анатомии перикарпия (Табл. 5).

Таблица 5. Признаки строения плода у видов рода *Anthochlamys*

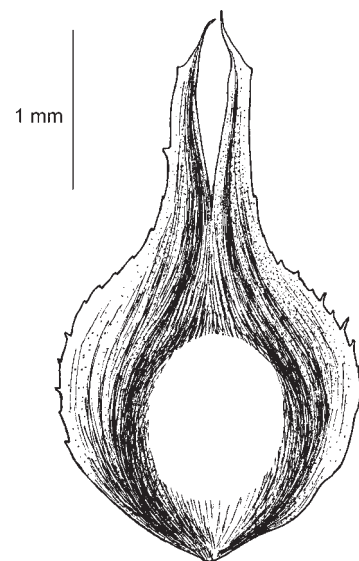
№	Вид	Соотношение длины и ширины плода (мм)	Толщина центральной (семясодержащей) части плода (мм)	Число слоев перикарпия в семясодержащей части плода	Толщина перикарпия в семясодержащей части плода (мкм)	Толщина внешнего слоя перикарпия (мкм)	Очертание наружных стенок внешнего слоя перикарпия	Длина крыла на поперечных срезах (мм)	Толщина крыла (мкм)
1	<i>A. afghanica</i>	2.5–3 x 2.7	0.4–0.5	2–3	55–60	30–40	полукруглые	0.6–0.8	70–100
2	<i>A. multinervis</i>	3–3.5 x 3	0.5–0.65	1–2(3)	45–55	(35)40–50	полукруглые	0.8–1.2	90–130
3	<i>A. polygaloides</i>	3.5–3.7 x 3.5–3.7	0.7	2(3)	40–50(60)	30–45(50)	полукруглые	0.8–1	75–100
4	<i>A. rechingeri</i>	3–3.2 x 3–3.2	0.65–0.8	2(3–4)	50–75	(35)40–60(65)	полукруглые	0.55–0.7	60–75
5	<i>A. tianschanica</i>	3.3–5 x 3–4	0.7–1	2(3)	40–50	30–40(45)	выпуклые или полукруглые	0.7–1.1	60–75
6	<i>A. turcomanica</i>	3.2–4 x 3.2–3.5	0.7–0.9	2(3)	50–85	50–75	полукруглые	0.8–1	75–100

По сравнению с близким родом *Corispermum*, признаки анатомического строения плода слабо диверсифицированы и могут использоваться в таксономии лишь в ограниченной степени. Однако ряд морфологических признаков, в частности, толщина плода, ширина и толщина крыла могут служить дополнительными параметрами для разграничения видов. Плоды *A. rechingeri* и *A. polygaloides* отличаются по своим размерам и морфометрическим показателям крыла, поэтому видовая самостоятельность *A. rechingeri* может быть поддержана. Географическая изоляция *A. tianschanica* от остальных таксонов не послужила толчком к формированию оригинальных карпологических признаков.

#### Род *Agriophyllum*

Это довольно обособленный род (6–7 видов в пустынях Азии) в подсемействе *Corispermoidae* по многим морфологическим признакам: наличию на растении так называемых «дендроидных» волосков (главная ось волосков формирует короткие боковые ветви), отвердеванию хотя бы части листьев и «окончатому» вскрыванию односемянных плодов (Илл. 36). Плоды крупные (длиной 5–10 мм), с 2 длинными сохраняющимися стилодиями, которые нередко имеют дополнительные выросты в виде длинных или коротких зубцов. Такие придатки стилодиев видоспецифичны и играют большую роль в диагностике представителей рода на стадии плодоношения (Ильин, 1936 б). Анатомически плоды ранее не изучались.

Перикарпий имеет такие же зоны, как у *Corispermum* и *Anthochlamys*. Перикарпий состоит из нескольких слоев клеток. В маргинальной части плода самые внешние слои состоят из неодревесневших клеток, внутренние — из клеток с лигнифицированными оболочками (механическая ткань). К центру плода число слоев резко уменьшается, что приводит к разрыву перикарпия в средней части плода. Семенная кожура состоит из 2 слоев, причем теста спермодермы (толщиной около 10 мкм) заметно толще тегмена, желтая, с заметно утолщенной наружной периклиальной стенкой и

Илл. 36. Вскрывшийся окончем плод *Agriophyllum pungens*.

сжатым протоплотом. На поперечных срезах семядоли располагаются перпендикулярно оси семени.

### **Взаимоотношения между родами внутри подсемейства *Corispermioideae***

Это небольшое подсемейство, как сказано выше, состоит всего из 3 родов, два из которых являются олиготипными. Родственные связи между этими родами впервые обсуждены сравнительно недавно на основе молекулярной филогении и морфологии (Kadereit et al., 2003). Молекулярно-филогенетическое исследование показало, что первая клада включает в себя *Anthochlamys* и *Corispermum*, а вторая — *Agriophyllum*. По карпологическим результатам близкое родство первых двух родов бесспорно, и их родовой статус не подлежит сомнению. Впрочем, самостоятельность *Anthochlamys* со времен его опубликования (Fenzl, 1837) никогда не оспаривалась специалистами, хотя первый (и типовой) вид рода *A. polygaloides* изначально описан в роде *Corispermum*, sub *C. polygaloides* Fisch. et C.A. Mey. (Fischer et al., 1835). Хорошим разграничительным признаком между этими представителями семейства служил характер околоцветника и число его листочков. У *Anthochlamys* околоцветник состоит из 5 одинаковых, крупных, белых или розоватых листочков, в то время как род *Corispermum* или не имеет околоцветника, или он состоит из 1, реже 2–3 малозаметных листочков. Некоторые отличия существуют в характере опушения растений: представители *Corispermum* опушены, хотя бы в области соцветия, ветвистыми волосками, а виды *Anthochlamys* характеризуются очень слабым или почти незаметным опушением из простых и ветвистых волосков. Плоды морфологически различны: у *Corispermum* они «дорзивентральные» (выпукло-вогнутые), хотя структурные различия между обеими поверхностями отсутствуют. Анатомическое строение плодов обоих родов, хотя и строится по единому общему плану, имеет несколько четких родоспецифичных и факультативных особенностей (таблицы 6 и 7).

Таблица 6. Родоспецифичные признаки анатомии плода

<i>Corispermum</i>	<i>Anthochlamys</i>
Папиллы, если имеются, присутствуют по всей поверхности плода (кроме крыла). Толщина крыла по направлению к его верхушке убывает постепенно. Переход механических элементов из крыловидной части плода в семясодержащий участок плавный.	Папиллы встречаются редко и зафиксированы только на границе семясодержащего участка и крыла плода. Крыло (кроме основания) почти одинаковое по толщине. Переход механических элементов из крыловидной части плода в семясодержащий участок внезапный.

Таблица 7. Факультативные родовые признаки анатомии плода (свойственные большинству представителей одного из родов, но в некоторых случаях перекрывающиеся)

<i>Corispermum</i>	<i>Anthochlamys</i>
Наружные стенки внешнего слоя перикарпия чаще ровные или слабо выпуклые; сами клетки иногда содержат пигмент. Воздухоносные (крупные или мелкие) полости при основании крыла имеются. Склериды в средней части плода обычно имеются.	Наружные стенки внешнего слоя перикарпия обычно полукруглые; клетки, как правило, без пигмента. Воздухоносные полости при основании крыла невыражены. Склериды в средней части плода отсутствуют.

Предположение о наличии связующего звена между родами *Corispermum* и *Anthochlamys* через *Corispermum patelliforme* или через анцестральных таксонов, близких к этому виду, имеющему, как и представители рода *Anthochlamys*, широколопатчатые или продолговатые листья и довольно крупные плоды (Мосякин, 2003), лишено оснований. Полученные карпологические результаты не подтверждают данную гипотезу. Эти роды, согласно молекулярным



данным (Kadereit et al., 2003), являются сестринскими группами. Род *Anthochlamys*, в отличие от *Corispermum*, имеет дизъюнктивный ареал в пределах Ирано-Турана (различные районы горной Средней Азии, Иран, Афганистан) и занимает явно периферическое положение по отношению к географическому распределению видов рода *Corispermum*.

Род *Agriophyllum* отличается от остальных родов следующими признаками: окончатым вскрыванием плода, более толстой тестой спермодермы и семядолями, которые расположены перпендикулярно оси семени и, соответственно, плода.

### **Основные выводы по карпологии подсемейства *Corispermoideae***

1) Несмотря на указанные различия в строении плодов у *Corispermum* — *Anthochlamys* с одной стороны и *Agriophyllum* — с другой, следует отметить общие закономерности в их структуре. Плод у всех представителей этого подсемейства уплощен, а число слоев перикарпия увеличивается по направлению к краям плода. Семенная кожура у представителей всех родов состоит из 1–2(3) сдавленных слоев. В типовом и наиболее объемном роде *Corispermum* анатомическое строение перикарпия в значительной степени диверсифицировано, и именно микрокарпология может быть наиболее эффективно использована в систематике и диагностике представителей рода, в том числе в решении проблемы скрытых видов. Значительное таксономическое разнообразие рода впервые подтверждено на основе детального изучения таксономически важных признаков строения плода, и признание только «крупных» видов на основе морфологических различий (Бочанцев, Липшиц, 1955) не находит поддержки на основе карпологических результатов;

2) Строение покровов плода существенно отличается от остальных представителей семейства, что выражается в уплощенности плода и образовании крыла разной длины в его маргинальной части.

### **Подсемейство *Suaedoideae***

Подсемейство *Suaedoideae* содержит более 100 видов, и почти все они относятся к типовому роду *Suaeda*. В настоящее время только два рода входят в состав подсемейства — собственно *Suaeda* (не менее 100 видов по всему миру) и *Bienertia* с 3 видами в Ирано-Туране, в то время как *Alexandra* и *Borszczowia* сведены в синонимы типового рода (Kapralov et al., 2006; Schütze, 2008). Все таксоны подсемейства характеризуются вальковатыми или немного уплощенными, мясистыми листьями, с существенными различиями в анатомии листа и типах фотосинтетического метаболизма (Fisher et al., 1997; Schütze et al., 2003; Schütze, 2008). Наряду с наличием кроющего листа парциальные соцветия имеют белопленчатые и обычно небольшие прицветнички. Цветки двуполые, с мясистым 5-членным околоцветником, 5 тычинками и завязью, оканчивающейся 2–4 стилодиями. Число стилодиев (2 или 3–4) имеет таксономическое значение. Завязь верхняя, но иногда околоцветник при плодах приобретает гипантиеобразную (бокальчатую) форму (*Suaeda aegyptiaca*), создающую впечатление ложной полунижней завязи. Плоды невскрывающиеся, однако перикарпий многих таксонов (особенно в плодах с темными семенами) легко разрывается, обнажая семя.

Таксономически наиболее сложен род *Suaeda*. Отличительные признаки близкородственных видов заметны в основном только в стадии плодоношения: это касается очертаний околоцветника, наличия или степени выраженности на нем крыловидных или бугорчатых выростов, наличия структурной гетероспермии, выражающейся в производстве темных (красных или красно-черных) и светло-коричневых семян, диаметра темных семян и их ультраскульптурной орнаментации. Так, давно известно, что поверхность темных семян видов секции (и подрода) *Brezia* характеризуется хорошо заметным полигональным орнаментом (см., например, Ильин, 1930 б; Ильин, 1936 б). В последнее время новые данные по карпологии неко-

торых видов рода затронули строение зародыша, который может быть как в форме плоской спирали (подрод *Brezia*, а также род *Bienertia*) или конусовидной спирали, что отмечено для остальных видов *Suaeda* (Ломоносова, 2009).

#### Новые данные по карпологии рода *Suaeda*

Перикарпий у всех изученных видов *Suaeda* состоит из тонкостенных паренхимных клеток, сложенных в 1–3(5) слоев. Его толщина до 50 мкм, поверхность ровная, без папилл, реже мамиллярная. Обычно перикарпий не сростается с околоцветником. Тем не менее, у *S. linifolia* и *S. paradoxa* (subgen. *Suaeda*, sect. *Schanginia*), а также *S. aegyptiaca* однослойный перикарпий плотно прилегает к околоцветнику и не отделяется от него. Структурной гетерокарпии в пределах одной особи не выявлено, даже в тех случаях, когда растение производит гетероморфные семена. Нередко в клетках перикарпия встречаются кристаллы в форме мелкодисперсного песка или, реже, друз.

Семена у полукустарниковых и некоторых однолетних видов представляются монотипными, однако даже у тех видов, где нет явной структурной гетероспермии, существует пространственная разносемянность, заключающаяся в различном (горизонтальном и вертикальном) положении зародыша (*S. altissima*, *S. aegyptiaca*, *S. californica*, *S. acuminata*). Темные семена существуют практически у всех изученных видов рода, а оба типа — темные (темно-красные или почти черные) и светлые (светло-коричневые) — имеются у ряда однолетних представителей, в особенности у *S. subgen. Suaeda* sect. *Schanginia* (*S. linifolia*, *S. paradoxa*, *S. glauca*) и *S. subgen. Brezia* кроме нового оригинального в отношении ветвеукоренения и супротивного листорасположения вида *S. pulvinata* (Alvarado Reyes, Flores Olvera, 2013), который причислен к последнему подроду, но содержит только темные семена. Теста темных семян толстая, обычно от 25 до 50 мкм (в зависимости от вида, но в подроде *Brezia* около 25 мкм), со сталактитами. Наибольшая по толщине теста (50–55 мкм) зафиксирована у *S. baluchistanica*. Теста светлых семян толщиной 5–10 мкм, без сталактитов. Тегмен во всех типах семян из 1–2 слоев, исчерченный. Различия между семенами, производимыми одним индивидуумом, могут касаться также цвета зародыша. Например, у *S. linifolia* диморфизм семян связан не только с мощностью тесты, но и одновременно с цветом зародыша: в темных семенах зародыш бесцветный, а в светлых (желтых) — зеленый.

Новое важное различие между обоими подкладами касается направленности сталактитов в тесте темных семян. В подроде *Brezia* (кроме *S. australis*) сталактиты направлены вертикально (по отношению к периклиналильным клеточным стенкам), в то время как виды типового подклада характеризуются косо направленными сталактитами.

Несмотря на то, что реконструкций возникновения гетероморфных семян в роде не проводилось, следует отметить, что существующая филогения подсемейства (Schütze et al., 2003) свидетельствует о появлении явной структурной гетероспермии независимо как минимум несколько раз (подклады *Schanginia*, *Schoberia*, *Corniculata*, *Maritima/Prostrata*). Следует также согласиться с мнением М.Н. Ломоносовой (2009) относительно возможности факультативного наличия перисперма в семенах ряда видов *S. subgen. Brezia*, который может сохраняться в маргинальной части семени в виде полос толщиной до 100 мкм. Такое явление отмечено в настоящем исследовании для *S. prostrata*, *S. maritima*, *S. heterophylla* и *S. salsa*.

#### Род *Bienertia*

Этот род наряду с *B. cycloptera* Bunge содержит два недавно описанных вида *B. sinuspersici* Akhani и *B. kavirense* Akhani; при этом *B. sinuspersici* среди всех представителей семейства наиболее активно изучается в физиологическом отношении (Akhani et al., 2005; Lara et al., 2008; Stutz et al., 2014). Карпологически род *Bienertia* выделяется плотным взаимным прилеганием

(«срастанием») околоцветника и перикарпия в нижней половине плода, наличием широкого крыловидного выроста на околоцветнике и гетероморфных семян (Ильин, 1936 б). Тонкая карпология рода также изучается впервые (на примере *B. cycloptera*).

**Светлые** (желтые) **семена** диаметром около 2.5 мм, перикарпий 2–3-слойный, толщиной до 12 мкм, ровный (без папилл или мамилл), из тонкостенных паренхимных клеток, в нижней части плода из более сжатых в тангентальном направлении клеток. Семенная кожура толщиной 8–12 мкм, из 2 одинаковых слоев клеток, все клетки с исчерченными оболочками, без сталактитов.

**Темные** (красно-черные) **семена** меньшего размера (1.7–2 мм), перикарпий 2–4-слойный, ровный, из тонкостенных паренхимных клеток, в нижней части плода из более сжатых в тангентальном направлении клеток. Некоторые клетки содержат мелкие ромбические кристаллы. Семенная кожура дифференцирована на толстую (25–35 мкм), волнистую с поверхности тесту и тонкий, 1–2-слойный тегмен. Клетки тесты содержат вертикальные сталактиты.

#### *Основные выводы по карпологии подсемейства Suaedoideae*

Необходимо подчеркнуть, что по ряду признаков подсемейство *Suaedoideae*, в особенности однолетние таксоны, проявляют гомоплазии со многими *Chenopodioideae*, которые заключаются в наличии однородного паренхимного перикарпия, который чаще всего рвется или счищается при механических воздействиях; структурной и/или пространственной гетероспермии (выработке темных и светлых семян, разному пространственному положению зародыша); сталактитов в тесте темных семян и их отсутствию в тесте светлых семян (если они имеются). В подсемействе *Suaedoideae* сталактиты в форме косой лестницы распространены более широко, чем в *Chenopodioideae* (только несколько таксонов из рода *Chenopodiastrum*). Тем не менее, существует несколько отличий в строении покровов плода и семени у *Suaedoideae*. Кроме двух известных особенностей (скудный перисперм или его отсутствие в зрелых семенах, спиралевидная скрученность зародыша) выявлено еще два карпологических отличия *Suaedoideae*: (1) отсутствие папилл или иных трихом во внешнем слое перикарпия; (2) клетки тесты спермодермы светлых семян не имеют мощную наружную периклиналиную стенку, т.е. стенки клеток примерно равной толщины. При этом оболочки клеток обоих слоев содержат лестничные утолщения. Оба признака — наличие неутолщенной наружной стенки внешнего слоя и лестничных утолщений тегмена обоих слоев — позволяют сделать предположение, что оба слоя спермодермы светлых семян представляют собой производное внутреннего интегумента семени (тегмена), с облитерацией клеток тесты. Однако данное высказывание требует подтверждения эмбриологическими исследованиями.

#### **Подсемейство *Salsoloideae* s.l. (incl. trib. *Camphorosmeae*)**

##### *Общая характеристика подсемейства*

Представители подсемейства *Salsoloideae* гетерогенны по жизненной форме и деталям морфологического строения. Подсемейство представлено терофитами, хамефитами, нанофанерофитами и даже фанерофитами. Чаще всего в подсемействе встречаются полукустарники, кустарники и длительно вегетирующие однолетники, реже деревья. Опушение растений, если имеется, чаще состоит из простых волосков, реже волоски пузыревидные или двуконечные. Листья очередные и/или супротивные, сидячие, шиловидные или вальковатые, в основании, как правило, расширенные, иногда также с небольшим абаксиальным горбовидным выростом (горбиком) в основании или явной перетяжкой листа выше него, очень редко уплощенные, с различным анатомическим строением листа, но обычно со специализированными типами фотосинтетического метаболизма (Вознесенская, 1976 б; Winter, 1981;



Jacobs, 2001; Voznesenskaya et al., 2013). Цветки по 3 в дихазальных соцветиях, формирующих в общем тирсовидные («колосовидные») синфлоресценции, или реже по 1, имеют прицветный лист (прицветник); каждый цветок, как правило, с двумя трансверзально расположенными прицветничками. Околоцветник из (1–4)5 свободных пленчатых листочков, чаще с признаками васкуляризации. Листочки нередко развивают при плодах крыловидные или бугорчатые выросты, облегчающие анемохорную диссеминацию. Плоды сухие, сочные или полусочные. Стилодиев 2, свободных или (реже) срастающихся в столбик. Семена с пленчатой спермодермой, со следами перисперма (и эндосперма) или, напротив, с хорошо развитым периспермом (trib. *Camporosmeae*). Зародыш спирально скрученный или подковообразный, вертикальный, горизонтальный или косо расположенный.

Объем родов в подсемействе не подлежит однозначной трактовке. Еще в конце XX столетия многие роды принимались в широком смысле, например, род *Salsola* L., насчитывавший от 50 до 100 видов (Бочанцев, 1969; Freitag, 1997). В последнее десятилетие, по результатам молекулярно-филогенетического анализа, наметилась четкая тенденция к дроблению ряда объемных родов (Akhami et al., 2007; Wen et al., 2010; Федорова, 2011).

Происхождение почти всех таксонов подсемейства связано с (семи)аридными регионами Азии и севера Африки. Карпологически оригинальным считался род *Anabasis* L.: *A. eriopoda* имеет эпидерму плода, состоящую из нескольких сжатых слоев клеток (Бутник, 1972). Этому интересному роду уделено особое внимание (Sukhorukov, 2008b).

### **Карпология рода *Anabasis* в связи с проблемами систематики и филогении**

Род *Anabasis* L. содержит не менее 30 видов, распространенных в Северной Африке и аридных регионах Евразии. Большинство из них произрастает в пустынях Средней и Передней Азии. Почти все таксоны представляют собой нанофанерофиты и хамефиты, только *A. annua* является терофитом. Представители рода характеризуются мясистыми однолетними побегами, как правило, с редуцированными или очень короткими, шиловидными, супротивно расположенными листьями, в основании которых имеются многочисленные простые волоски. В конце вегетации или в процессе гербаризации однолетние оси легко распадаются на отдельные метамеры, поэтому такие растения нередко называют «членистыми», подчеркивая характерную особенность этого рода и некоторых других представителей семейства *Chenopodiaceae*. Цветки у *Anabasis* в пазухах листьев одиночные или, реже, собранные по 3, с 2 короткими прицветничками (отсутствующими только у *A. ebracteolata*) и 5-членным простым околоцветником. Листочки околоцветника свободные, в двух кругах (3+2), при плодах с хорошо развитыми, вертикально расположенными крыльями, реже такие выросты отсутствуют или развиваются только на листочках внешнего круга. Тычинок 5, чередующихся со стаминодиями. Плоды округлые или широкоовальные, диаметром 2–6 мм, как правило, сочные, с разнообразно окрашенным перикарпием. Завязь содержит один базальный семязачаток. Стилодии в числе 2(3), свободные или в основании сросшиеся. Семя с пленчатой спермодермой, со следами перисперма. Зародыш вертикальный, скрученный на 2–3 оборота, с суббазальным корешком.

### **Объем рода *Anabasis***

Объем рода *Anabasis* до сих пор является предметом дискуссий. Meyer (1829) описал род *Brachylepis* (тип — *B. salsa* C.A. Mey.), представители которого не имеют крыловидных выростов на листочках околоцветника. Немногим позже основан род *Fredolia* Coss. et Durieu (Moquin-Tandon, Cosson, 1862) с одним видом в Северной Сахаре (*F. aretioides* Coss. et Durieu), имеющим подушковидную форму роста. Наконец, близкий род *Esfandiarina* Charif et Aellen (Aellen, 1952) выделен на основании наличия толстых, округлых однолетних побегов, ску-

ченных соцветий и вертикального положения зародыша в семени. Единственный иранский представитель этого рода — *E. calcarea* Charif et Aellen — стал предметом детального изучения в отношении строения вегетативных органов (Bokhari, Wendelbo, 1978). Несмотря на некоторые вариации в анатомическом строении однолетних побегов, авторы в той же работе переместили *Esfandiaria calcarea* в род *Anabasis* (*A. calcarea* (Charif et Aellen) Bokhari et Wendelbo), что было поддержано в дальнейшем (Kühn et al., 1993; Hedge, 1997).

В отношении рода *Brachylepis* С.А. Мей. систематики придерживались диаметрально противоположных позиций. Некоторые авторы XIX–первой половины XX вв. (Moquin-Tandon, 1840; 1849; Fenzl, 1851; Bunge, 1862; Ulbrich, 1934; Aellen, 1949), а также Васильева (1977) допускали его самостоятельность. В крупных флористических или таксономических обработках род *Brachylepis* включался в состав рода *Anabasis* (Volkens, 1893; Ильин, 1936 б; Kühn et al., 1993; Гусев, 1996; Hedge, 1997).

Систематика *Anabasis* s. l. как одного из самых объемных в *Salsoloideae* родов до сих пор строится исключительно на морфологических признаках (Moquin-Tandon, Cosson, 1857; Коровин, 1935; Ильин, 1936 б; Пратов, 1976; Васильева, 1977). Среди них следует назвать наличие или отсутствие прицветничков, степень выраженности листьев, число цветков в пазухе прицветников, наличие папилл на плодах. Однако ограниченный набор используемых признаков все еще не позволяет создать общепринятую систему рода. Результаты молекулярных исследований (Akhani et al., 2007) свидетельствуют о монофилии изученных видов рода *Anabasis* (*A. aphylla*, *A. calcarea*, *A. haussknechtii*, *A. jaxartica*, *A. eriopoda*, *A. eugeniae*), за исключением *A. setifera*, который оказался наиболее близким к некоторым представителям рода *Salsola* и вследствие этого переведен в его состав ( $\equiv$  *Salsola setifera* (Moq.) Akhani et Roalson, nom. inval. non Lag.). В данной работе, до проведения молекулярно-филогенетической ревизии рода, принята широкая концепция понимания рода *Anabasis* s. l. (но исключая род *Fredolia*).

Анатомия плода изучена только у *A. eriopoda* (Бутник, 1972). Околоплодник у этого вида имеет 3–4-слойную эпидерму (экзокарпий). Настоящее исследование несколько дополнено после публикации сравнительного карпологического исследования представителей этого рода (Sukhorukov, 2008 b) и основано на изучении 26 видов, включая также *Fredolia aretioides* ( $\equiv$  *Anabasis aretioides*). Остались неохваченными 4–5 видов, плоды которых найти ни в природе, ни в гербарных фондах не удалось.

### Морфология и анатомия плодов видов рода

Для карпологического описания выбран вид *A. cretacea*, плодоношение которого изучено автором в конце сентября–начале октября в природе. Кроме того, анатомическое строение плодов этого вида типично для большинства представителей рода.

В конце вегетационного сезона *A. cretacea* является одним из эффектных растений в степной и полупустынной зонах Азии и юго-востока Европы вследствие наличия у 3 листочков околоцветника крупных, желтых или красновато-желтых, вертикально расположенных крыловидных выростов, отходящих немного ниже их середины. Иногда 2 внутренних листочка также могут формировать крылья, но они всегда менее развиты, чем крылья наружных листочков. Околоцветник открытый или полуоткрытый, вследствие чего плоды хорошо заметны. Перикарпий незрелых плодов желтый или красновато-желтый, впоследствии красный или карминно-красный (Илл. 37) и затем буреющий. Репродуктивными единицами диссеминации этого растения являются как собственно плод (Илл. 38.1), который при постепенном раскрытии листочков околоцветника опадает на землю (барохорный способ распространения), так и плод с развивающимся крыловидными выросты околоцветником (анемохория).





37.1



37.2





Илл. 37. 1 – Плод *Anabasis articulata*, заключенный в крыловидный околоцветник (Израиль, Мертвое море, I. 2011), 2 – *A. cretacea*, то же (Саратовская область, Озинки, X.2006), 3 – *A. aphylla* – плоды, заключенные в полуоткрытый околоцветник с белыми крыловидными выростами (Калмыкия, окрестности оз. Маныч, IX.2012), 4 – *A. setifera*, то же (Израиль, Мертвое море, XII. 2008). Фото автора.

Отдельные таксоны (*A. jaxartica*, *A. turkestanica*) характеризуются также жизненной формой «перекати-поле».

На поперечных срезах (Илл. 38.2) перикарпий плодов *A. cretacea* состоит из четырех анатомо-топографических зон. Внешняя эпидерма (экзокарпий) из одного слоя толстостенных клеток (толщиной 30–50 мкм). Некоторые клетки содержат очень мелкие призматические кристаллы оксалата кальция. Лежащие глубже слои, условно называемые мезокарпием, сложены двумя типами клеток. Субэпидермальные слои (в числе 2–4) обводненные, состоят из изодиаметрических или вытянутых в радиальном направлении клеток, с маслянистыми включениями в виде сферических гранул. Цвет клеточного сока субэпидермальных слоев желтый. Глубже расположен кристаллоносный слой, клетки которого содержат в полостях мелкозернистые кристаллы невыявленной природы и имеют утолщенные антиклинальные и внутреннюю периклиналиную стенки. Такие клетки имеют на поперечных срезах подковообразную форму (клетки с U-образной оболочкой). Форма таких кристаллоносных клеток схожа с клетками эндодермы первичной коры стеблей. Внутренняя эпидерма (эндокарпий) однослойная, толщиной 7–10(20) мкм, стенки ее клеток равномерно утолщены.

Спермодерма двуслойная, толщиной 10–20 мкм, довольно плотно прилегает к перикарпию и не отделяется от него. Ее клетки сдавленные, обычно окрашены в светло-коричневые тона вследствие накопления в их полостях танинов. Перисперм состоит из нескольких рядов клеток, визуалью малозаметный. Зародыш хорошо развитый, зеленый, с более светлым корешком.

Диморфизм плодов и семян (гетерокарпия и гетероспермия) не зафиксирован.

#### Отличия в морфолого-анатомическом строении плодов представителей рода *Anabasis*

Наиболее важный диагностический признак в морфологии плодов — их диаметр. Мелкие (диаметром 2.0–2.5 мм) плоды имеют *A. annua* и *A. setifera*. Крупными плодами (диаметром 4.0–6.5 мм) отличаются лишь несколько таксонов (*A. eriopoda*, *A. ferganica*, *A. jaxartica*, *A. turkestanica*). Плоды остальных видов характеризуются средними показателями (от 3 до 4.5 мм).

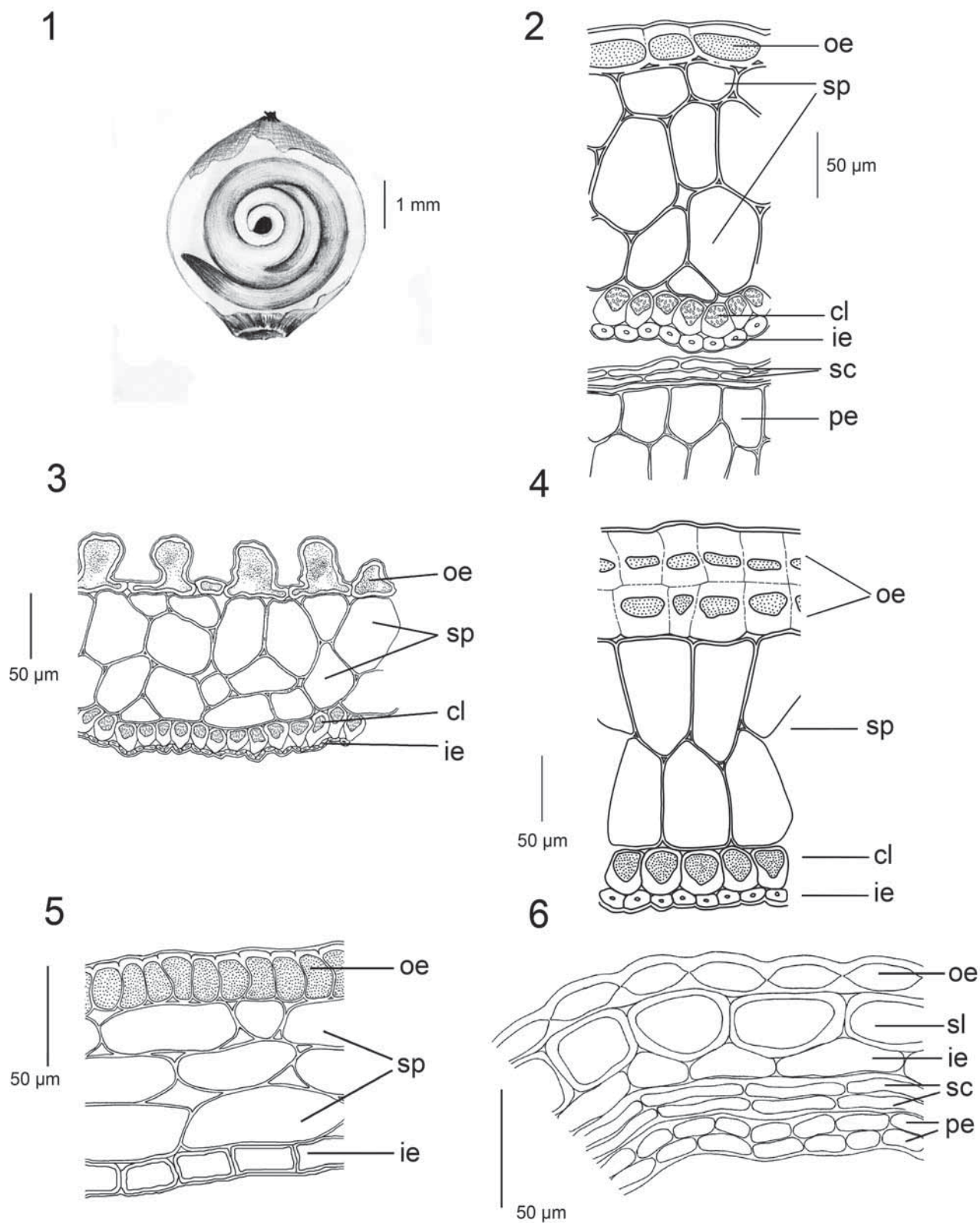
Различия в анатомическом строении плодов касаются большей частью строения наружной эпидермы. Почти у всех видов она однослойная. Многослойная, из 2–4 рядов клеток покровная ткань, трактованная как специализированный признак для плодов всего рода (Бутник, 1981), является исключением и свойственна только трем изученным видам (*A. eriopoda*: Илл. 38-4, *A. jaxartica*, *A. turkestanica*). У некоторых таксонов с однослойной эпидермой имеются папиллы (Илл. 38-3, Илл. 39). Они могут быть коническими (*A. articulata*: Илл. 39-1, *A. ebracteolata*, *A. pelliottii*, *A. prostrata*) или цилиндрическими (*A. annua*, *A. brevifolia*, *A. oropediorum*, *A. setifera*: Илл. 39-2). Папиллы могут существовать на всей поверхности перикарпия (*A. annua*, *A. brevifolia*, *A. setifera*) или локализоваться только в верхней половине плода (все остальные указанные выше таксоны). Однако наиболее интересные эволюционные изменения касаются числа слоев верхней эпидермы.

Субэпидермальные (обводненные) слои перикарпия выражены почти у всех изученных видов. Только у *A. annua* и *A. setifera* они в целом менее развиты; их число составляет 1–2. Плоды этих двух видов могут быть названы сочными лишь условно.

У *A. jaxartica* внутренняя эпидерма бывает двуслойной.

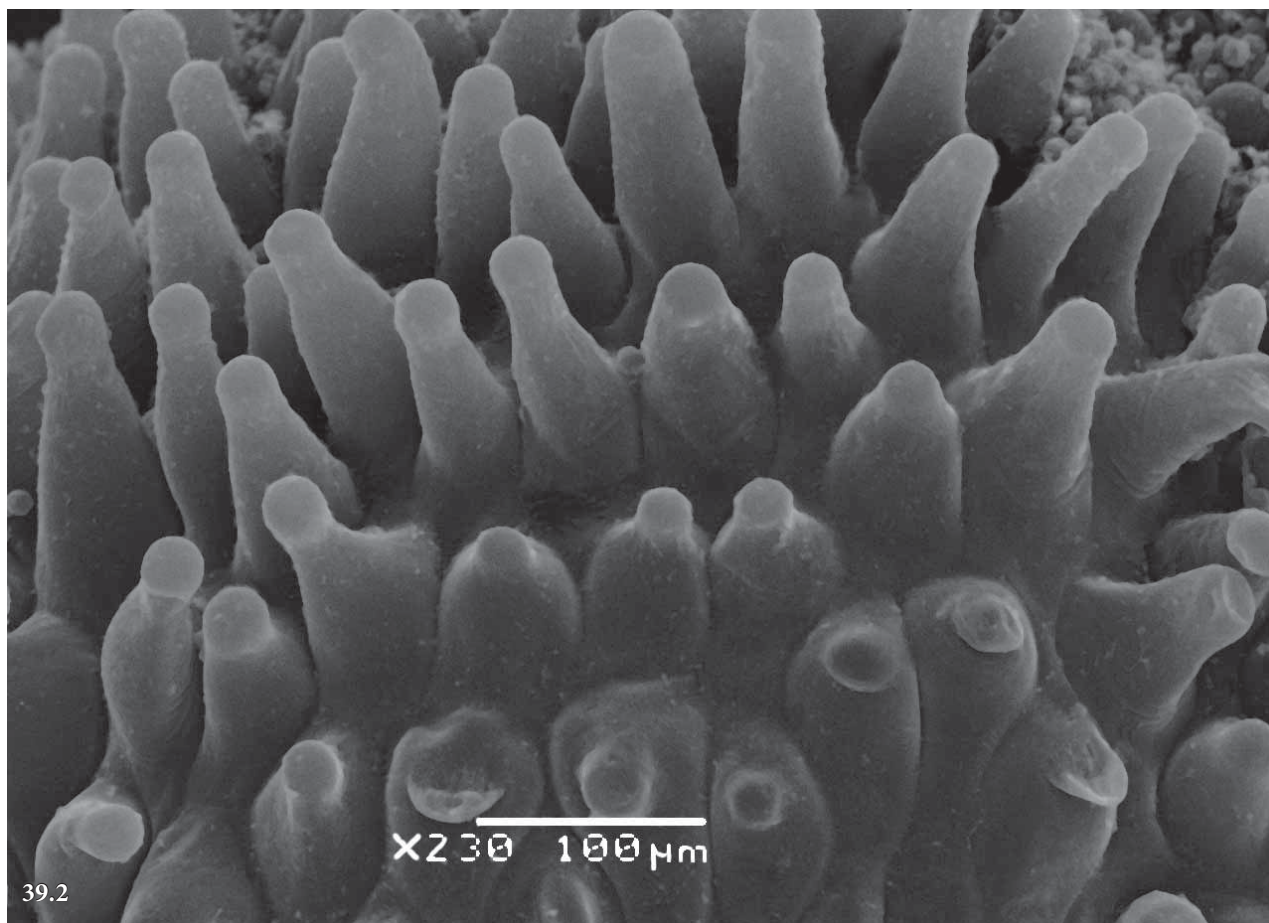
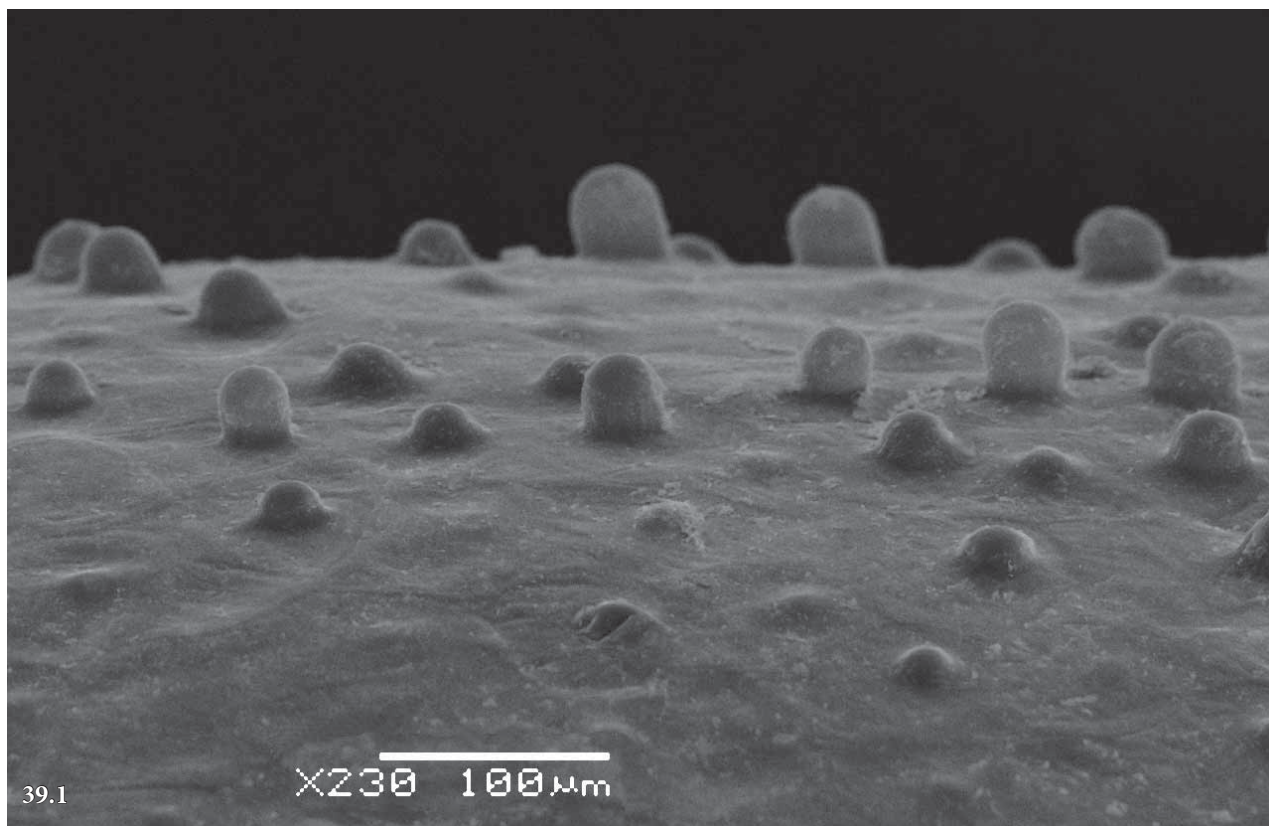
Характерной особенностью многих представителей подсемейства, и в особенности, видов рода *Anabasis* с обводненными плодами, является изменение структуры перикарпия в зависимости от топографии среза. Это особенно заметно у видов с крупными плодами, перикарпий которых характеризуется многослойной эпидермой. При этом описание структуры





Илл. 38: 1 – плод *Anabasis jaxartica*, 2 – поперечный срез плода *A. cretacea*, 3 – поперечный срез плода *A. annua*, эпидерма с папиллами, 4 – поперечный срез плода *A. eriopoda* (эпидерма в верхней части плода двуслойная), 5 – то же, нижняя часть плода, 6 – поперечный срез плода *Petrosimonia brachiata*.  
 Условные обозначения: cl – кристаллоносный слой (crystalliferous layer), ie – внутренняя эпидерма перикарпия (inner pericarp epidermis), oe – внешняя эпидерма перикарпия (outer pericarp epidermis), pe – перисперм (perisperm), sc – семенная кожура (seed coat), sp – субэпидермальная паренхима перикарпия (subepidermal parenchyma).





Илл. 39. 1 – мелкие папиллы на поверхности перикарпия в верхней части плода у *Anabasis articulata*,  
2 – папиллы на поверхности плода *A. setifera*.

плодов у видов рода сделано по срезам в *верхней трети* плода: именно в этой части все слои клеток представлены в максимальной степени. Изменения в строении перикарпия представлены в таблице 8.

Таблица 8. Отличия в строении перикарпия в верхней и нижней частях плода (на примере *A. jaxartica*)

Признаки	Верхняя часть плода (Илл. 38.4)	Нижняя часть плода (Илл. 38.5)
Толщина перикарпия	400–550 мкм	40–80(100) мкм
Наружная эпидерма	многослойная (2–4), толщиной 75–120 мкм	однослойная или двуслойная, толщиной 25–40 мкм
Субэпидермальные слои	вытянуты в радиальном направлении	сжаты в тангентальном направлении
Кристаллоносный слой	хорошо выражен, непрерывный	отсутствует или представлен отдельными клетками

У видов с однослойной эпидермой анатомические различия также выражаются в уменьшении числа субэпидермальных слоев гидратированных клеток и исчезновении кристаллоносного слоя. Таким образом, нижний участок плода, в отличие от его верхней половины, *не может считаться обводненным*, а плоды представителей *Anabasis* (за исключением *A. annua* и *A. setifera*) должны быть отнесены к категории «полуягода» (semibacca). Именно **уменьшение числа слоев перикарпия в средней части плода**, которая традиционно считается наиболее «характерной» для приготовления срезов и их дальнейшей интерпретации, **не позволило ранее констатировать наличие кристаллоносного слоя**, столь важного атрибута структуры перикарпия в подсемействе *Salsoloideae*.

Вариабельность семенной кожуры в зависимости от топографии срезов не отмечена.

Наиболее важные особенности репродуктивной сферы у представителей рода *Anabasis* отражены в таблице 9.

Таблица 9. Признаки репродуктивной сферы у представителей рода *Anabasis* s. l.

№	Виды	Наличие прицветничков	Число цветков в пазухе листа	Наличие крыльев на листочках околоцветника и число листочков, развивающих их	Цвет крыльев	Диаметр плода	Рыльца	Число слоев внешней эпидермы (экзокарпия)	Толщина экзокарпия	Папиллы на плоде	Сочность перикарпия	Цвет плодов
1	<i>A. africana</i>	+	1	+ (3)	б	3.5	т	1	20–37	–	+	нет данных
2	<i>A. annua</i>	+	3	+ (5)	б	2–2.7	н	1	12–25	+	–	пурпурный или оранжевый (И, sub <i>A. micradena</i> )
3	<i>A. aphylla</i>	+	1	+ (3)	б	3–3.5	т	1	30–50	–	+	темно-красный (Z, C)
4	<i>A. articulata</i>	+	1	+ (5)	о	3.5–4	т	1	13–25	+	+	красный (Ро, C)
5	<i>A. brachiata</i>	+	1	+ (5)	о	3–4	т	1	40–65	–	+	коричневый (К)
6	<i>A. brevifolia</i>	+	1	+ (5)	о	2.5–3	н	1	12–25	+	+	красноватый (И sub <i>A. affinis</i> ); желто-коричневый (Z)

7	<i>A. calcarea</i>	+	1	+	(5)	o	3.5–4	т	1	25–40	–	+	красновато-коричневый, пурпурный или оранжевый (H)
8	<i>A. cretacea</i>	+	1	+	(3–5)	o	3.3–4	т	1	30–50	–	+	красный или карминно-красный (C)
9	<i>A. ebracteolata</i>	–	1	–	–	–	3–3.5	н	1	25–40	+	+	желто-бурый (П); оранжевый (C)
10	<i>A. elatior</i>	+	1	+	(3)	o	3.5–4	т	1	35–50 (55)	–	+	желтый или розоватый (И); желто-коричневый или красный (Z)
11	<i>A. eriopoda</i>	+	1	–	–	–	4–6	т	3–4	80–120	–	+	желтый или оранжевый (И; Z); пурпурный, красный или коричневатый (Re)
12	<i>A. eugeniae</i>	+	1	+	(5)	o	3–4	т	1	20–30	+	+	желтый (Ильин, 1938)
13	<i>A. ferganica</i>	+	1	+	(5)	o	4–5	т	1	30–45	–	+	желтый (И)
14	<i>A. haussknechtii</i>	+	1	+	(3)	б	3	т	1	25–40	–	+	нет данных
15	<i>A. hispanica</i>	+	1	+	(5)	б	2.8–3.5	т	1	13–25	+	+	нет данных
16	<i>A. jaxartica</i>	+	1	+	(5)	o	4–6	т	2–3	80–110	–	+	красный (M)
17	<i>A. oropediorum</i>	+	1	+	(5)	o	2.5–3	н	1	25–45	+	+	нет данных
18	<i>A. pelliotii</i>	+	1	+	(5)	o	4–4.5	т	1	30–45	+	+	темный (K)
19	<i>A. prostrata</i>	+	1	+	(5)	o	3–3.5	т	1	12–20	+	+	нет данных
20	<i>A. salsa</i>	+	1	–	–	–	3–3.5	т	1	25–40	–	+	красный (И); желто-коричневый или красноватый (Z)
21	<i>A. setifera</i>	+	3	+	(5)	o	2–2.5	н	1	10–15	+	–	зеленый и красный (D); красный (C)
22	<i>A. syriaca</i>	+	1	+	(3)	o	3–3.5	т	1	30–45	–	+	красный (C)
23	<i>A. tianschanica</i>	+	1	+	(5)	o	3–3.5	т	1	20–35	–	+	нет данных
24	<i>A. truncata</i>	+	1	+	(5)	o	2.5–3	т	1	20–45	–	+	желто-коричневый (И)
25	<i>A. turkestanica</i>	+	1	+	(5)	o	3.5–5	т	2–3	75–100	–	+	желто-бурый или коричневатый (K)
26	<i>Fredolia aretioides</i> ( <i>Anabasis aretioides</i> )	+	1	+	(5)	o	2.2–2.8	н	1	25–50	+	+	нет данных

Сокращения в таблице. Рыльца: н — нитевидные; т — толстые; цвет крыльев листочков околоцветника: б — белый или желтоватый (изредка у *A. setifera* красноватый); о — окрашенный (красный или коричневатый).

Некоторые данные по цвету плодов, который также может быть важным диагностическим признаком в ряде групп рода, взяты из следующих источников: И — Ильин (1936); К — Кинзикаева (1968); М — Махамов (in Sukhorukov, 2008b); Му — Мусаева (1979); П — Пратов (1972); Р — Рожановский (1952); С — Сухоруков (Sukhorukov, 2008b, или данные впервые приведены в настоящей работе); H — Hedge (1997); Re — Rechinger (1977); S — Sukhorukov (2002); Z — Zhu & al. (2003).

Данные таблицы позволяют сделать следующие заключения:

1) Наиболее близкими по строению плода таксонами являются *A. annua* – *A. setifera*, *A. jaxartica* – *A. turkestanica* – *A. eriopoda* ( $\equiv$ *Brachylepis eriopoda*), *A. aphylla* – *A. hausknechtii*, *A. brachiata* – *A. calcarea* ( $\equiv$ *Esfandiarina calcarea*);

2) Объединение *A. ferganica* с *A. jaxartica* (Кинзикаева, 1964) представляется нецелесообразным;

3) По совокупности карпологических признаков наибольшие отличия от остальных изученных видов обнаруживают *A. annua* и *A. setifera*;

4) *Fredolia aretioides* при относительно небольшой длине плода (в отличие от видов *Anabasis*, плоды у которых узкояйцевидные) имеют относительно толстые наружные и вну-



тренные периклиальные стенки внешней эпидермы перикарпия (20–50 мкм). Такое утолщение оболочек клеток эпидермального слоя вполне обычно у видов *Anabasis*, имеющих большой диаметр плода (3–6 мм), однако у *A. annua* и *A. setifera* с мелкими плодами толстых оболочек не отмечено.

#### Наиболее важные морфолого-анатомические признаки для будущей ревизии представителей рода *Anabasis*

Наиболее важными для диагностики и систематики видов рода *Anabasis* s.l. представляются следующие группы морфолого-анатомических признаков:

(1) Жизненная форма: нанофанерофиты, хамефиты, каудексные хамефиты, терофиты;

(2) Признаки строения вегетативной сферы. В этой группе наряду с рядом макроморфологических признаков большое значение имеют анатомические особенности структуры однолетних побегов: толщина и число слоев эпидермы, наличие гиподермы. Накопленные частные данные по строению эпидермальных покровов годичных побегов довольно обширны (Olufsen, 1912; Келлер, 1931; Рожановский, 1952; Клышев, 1961; Fahn, Dembo, 1964; Тутаюк, Халилова, 1967; Вознесенская, 1976 а, б; Bokhari, Wendelbo, 1978; Мусаева, 1979; Бутник и др., 1991, 2001; Smail-Saadoun, 2005; Барыкина, Чубатова, 2005; Ghadi et al., 2006, Сухоруков, Байков, 2009);

(3) Строение репродуктивной сферы, в частности, особенности структуры внешней эпидермы перикарпия (Sukhorukov, 2008b).

В дополнение к указанным позициям необходимо учесть также хорологические особенности представителей рода (Ильин, 1946 а; Махмудова, 1990; Heller, Heyn, 1994). Вследствие хорошей проработанности некоторых вышеуказанных признаков и их эволюционной направленности следует дать некоторые общие заключения об объеме рода *Anabasis*.

#### Объем рода *Anabasis* с учетом морфолого-анатомических и карпологических результатов

Род *Brachylepis* (*B. salsa*, *B. eriopoda*, *B. ebracteolata*). Следующие признаки использовались для выделения этого рода: отсутствие крыльев на листочках околоцветка (Meyer, 1829, 1833), нитевидные рыльца, меньшая длина тычинок и соотношение длины околоцветник–тычинки и околоцветник–плод (Васильева, 1977). Однако почти все указанные параметры не являются родоспецифичными. У некоторых *Anabasis* с бескрылыми листочками околоцветника (*Brachylepis* s. str.) плоды, действительно, значительно длиннее неразрастающихся листочков околоцветника. Тем не менее, у *A. jaxartica* околоцветник при плодах также может быть значительно короче плода. Наблюдения над *A. articulata* в Израиле (окрестности Эйн-Геди и Эйн-Бокека, 2007–2013 гг.) показали, что длина тычинок значительно превышает длину околоцветника, что, возможно, является приспособлением к ветроопылению. Нитевидные стилодии иногда встречаются у представителей рода с крылатыми диаспорами (*A. brevifolia*, *A. oropediorum*). По анатомии эпидермы однолетних осей или плодов представители *Brachylepis* не отличаются от подавляющего большинства видов *Anabasis* (Sukhorukov, 2008 b; Сухоруков, Байков, 2009), а *Anabasis* (*Brachylepis*) *eriopoda* имеет более мощную 3–4-слойную эпидерму, схожую с таковой у *A. jaxartica* или *A. turkestanica*. Таким образом, существует только один признак, разграничивающий *Brachylepis* и *Anabasis*, — наличие или отсутствие крыловидных выростов на листочках околоцветника.

Род *Esfandiarina*. Округлая форма однолетних побегов и вертикальное положение зародыша в семени, выделенные ранее как родоспецифичные признаки (Allen, 1952), являются типичными признаками для рода *Anabasis* в целом. Исследование гербарного материала по *Esfandiarina calcarea* не показало наличие «скрученных соцветий», а искривление формы ре-

продуктивных побегов вполне обычно при сушке образцов многих членистых таксонов. По изученным признакам анатомического строения осевых органов эти роды также не отличаются от *Anabasis* s. str.

Под *Fredolia*. Фундаментальные работы Hauri (1912) и Killian (1939) свидетельствуют в пользу обособления этого рода от *Anabasis* (Табл. 10). Чередование одно- и многослойной эпидермы на стебле является уникальным признаком во всем семействе *Chenopodiaceae*.

Таблица 10. Морфолого-анатомические отличия между родами *Anabasis* s.l. и *Fredolia*.

<i>Anabasis</i> (incl. <i>Esfandiarina</i> , <i>Brachylepis</i> )	<i>Fredolia</i>
Подушковидная форма роста отсутствует. Листья редуцированы до влагалищ, короткие или (реже) хорошо выраженные, едва сросшиеся в основании. Эпидерма стебля и развитых листьев по всему периметру одинаковая (однослойная или многослойная). Пыльники с едва заметным надсвязником или без него. Плоды округлые или широкоовальные. Стилодии свободные или в основании сросшиеся. Распространение: Центральная и Западная Азия, Северная Африка (Средиземноморье), южная Испания.	Растения образуют плотные подушки. Листья хорошо выраженные, сросшиеся на заметном протяжении. Многослойные участки эпидермы стеблей и нижней части листьев чередуются с однослойными участками (Hauri 1912). Пыльники с надсвязником. Плоды узкоовальные. Стилодии сросшиеся на большем протяжении. Распространение: Северная Сахара.

Кроме указанных выше признаков, различия между этими родами выявлены на биохимическом уровне (Ramaut et al., 1984).

Данные Killian (1939) о субтерминальном положении зародышевого корешка в семени *Fredolia aretioides* представляются ошибочными; как и в роде *Anabasis*, корешок в семени у *F. aretioides* расположен суббазально.

Эволюционно-морфологический анализ ряда признаков и построение предварительной филогении представителей рода и близких таксонов (*Haloxylon*, *Hammada*, *Arthrophytum*, *Girgensohnia*), проведенный с помощью филогенетического метода SYNAP (Байков, 1996), показал следующие основные результаты (Сухоруков, Байков, 2009):

(1) Род *Anabasis* целесообразно рассматривать в широком объеме, включая роды *Brachylepis* и *Esfandiarina*;

(2) Такие виды, как *A. eriopoda* (*Brachylepis eriopoda*), *A. jaxartica*, *A. turkestanica*, по признакам жизненной формы, общей морфологии, анатомии однолетних осей и плода проявляют близкое родство;

(3) *A. aphylla*, *A. salsa* (*Brachylepis salsa*) и *A. elatior*, несмотря на ряд морфологических различий, оказались кладистически близкими таксонами.

Эти интересные выводы поддерживаются и предварительными результатами молекулярной филогении (Masson, личн. сообщ.), которые свидетельствуют о монофилии всего рода (включая не только *Brachylepis* и *Esfandiarina*, но, предварительно, даже род *Fredolia*) и наличия близкого родства между *A. annua* — *A. setifera*, *A. jaxartica* — *A. eriopoda* (*A. turkestanica* не вовлечен в молекулярный анализ), *A. aphylla* — *A. hausknechtii* — *A. salsa* — *A. elatior*; *A. brachiata* — *A. calcarea*.

### **Изучение других таксонов подсемейства *Salsoloideae* s. str.**

К концу вегетации охватывающие плод листочки околоцветника у многих таксонов *Salsoloideae* развивают крыловидные выросты или бугорчатые придатки, что может рассматриваться как приспособление к анемохорному распространению диаспор. Часто такие крылья перед полным созреванием плодов окрашены в белые, красные или желтоватые тона и

при диссеминации становятся коричневыми. Для отдельных таксонов показан диморфизм диаспор (Zappetini, 1953; Yamaguchi et al., 1990; Kothe-Heinrich 1993; Rilke, 1999). В этом случае крыловидные выросты на листочках околоцветника могут быть выражены в разной степени, вплоть до полной их редукции. Нередко такой «бескрылый» околоцветник становится деревянистым (*Halogeton*, некоторые виды *Salsola*). С гетерофлорией связаны разные (чаще барохорный и анемохорный) типы распространения плодов.

Сами плоды иногда могут быть по всей поверхности (*Anabasis* sp. div., *Neocaspia foliosa*, *Ofaiston monandrum*) или хотя бы в верхней части ярко окрашенными в малиновый или пурпурный цвета, в том числе у тех таксонов, которые традиционно считаются «сухими» (*Caroxylon inerme*, *Kali tamariscina*, *K. tragus*, *Noaea mucronata*, *Petrosimonia* sp. div.). Однако ни собственные наблюдения, ни литературные источники (кроме персонального сообщения И.Ф. Момотова [в: Бутник, 1991] о склевывании птицами плодов *Nanophyton*) не подтверждают их эндозоохорный перенос. Сомнения в эндозоохории представителей этого подсемейства действительно существуют: при отсутствии механических элементов в перикарпии или твердой спермодермы плоды, скорее, будут полностью переварены в пищеварительном тракте животных, что влечет за собой неминуемую гибель зародыша. Этот парадоксальный факт отсутствия связи между сочностью и окраской, с одной стороны, и эндозоохорией с другой, пока не поддается объяснению. Справедливости ради следует отметить, что немногие представители *Salsoloideae* обнажают свои плоды. Это касается большей частью некоторых видов *Anabasis* (особенно тех представителей, околоцветник которых не развивает крыловидных выростов), а также *Neocaspia foliosa*. Остальные таксоны подсемейства имеют при плодах полуоткрытый или закрытый околоцветник. Однако даже в закрытом околоцветнике, по многочисленным наблюдениям автора в разных районах Евразии, плод часто в своей верхней части окрашен или содержит включения, обеспечивающие красноватые или желтоватые оттенки на зеленом фоне.

В диагностических ключах и таксономических обработках (например, Бочанцев 1976; Цвелев, 1993) плоды нередко делят на две категории: сухие или сочные. Такой подход не отражает специфику строения плодов многих *Salsoloideae*. В «сочных» плодах субэпидермальные (обводненные) слои хорошо прослеживаются только в верхней его части, а в нижней половине они обычно не выражены. В максимальной степени такая неравномерность в развитии обводненных слоев проявляется, к примеру, у *Neocaspia foliosa*: верхняя половина плода (не содержащая семени) сочная, оранжевая, а нижняя (содержащая семя с горизонтальным зародышем) — необводненная, зеленого цвета. Наименьшей обводненностью характеризуются плоды *Agathophora*, *Girgensohnia*, *Halothamnus* и, в особенности, *Petrosimonia* (сухие плоды).

Несмотря на наличие некоторых результатов по анатомическому строению покровов плодов и семян у *Salsoloideae* s.str. (Бутник, 1981; 1991; Нигманова, Пайзиева, 1973; Werker, Manu, 1974; Жапакова, 1979; Бутник, 1979), они до сих пор не были ни правильно описаны, ни обобщены. Это особенно касается наличия клеток с U-образными оболочками, которые впервые выявлены для подсемейства и *Chenopodiaceae* в целом только в последнее время (Sukhorukov, 2008 b). Перикарпий подавляющего большинства изученных в рамках данного исследования родов *Salsoloideae* (*Arthrophytum*, *Caroxylon*, *Fadenia*, *Sevada*, *Haloxylon*, *Hammada*, *Girgensohnia*, *Kali*, *Lagenantha*, *Nanophyton*, *Noaea*, *Petrosimonia*, *Salsola* s. str., *Seidlitzia*, *Xylosalsola*) в отношении расположения и выраженности топографических зон не отличается от строения околоплодника представителей рода *Anabasis*. Тем не менее, некоторые таксоны характеризуются интересными особенностями в строении перикарпия. У *Noaea minuta* клеточные оболочки кристаллоносного слоя равномерно утолщенные («О-образные клетки»). Наибольшее отличие демонстрируют представители родов *Halothamnus*, *Fadenia*, *Sevada* и *Lagenantha*, которые выделяются наличием в верхней



части плода 1–6 слоев механических элементов (соответственно брахисклереид у первых двух родов или склеренхимы), расположенных глубже субэпидермальных слоев. При этом у *Halothamnus* механические элементы в верхней трети плода занимают наибольшую толщину, например, у видов *H. auriculus* и *H. bottae*, у которых при общей толщине перикарпия в верхней части плода (0.4 мм) слои брахисклереид занимают 75% объема (около 0.3 мм). Этот впервые обнаруженный признак наличия механических элементов — еще одно дополнение к характеристике этих родов, виды которых нередко описывались в составе рода *Salsola* (Bieberstein, 1808; Stapf, 1903; Brown, 1909). В особенности это касается *Halothamnus* — одного из сегрегатных родов, отличавшегося от *Salsola* s. l. плоскими рыльцами и деревянистым околоцветником (Бочанцев, 1981; Kothe-Heinrich, 1993). Восточноафриканский монотипный род *Fadenia* отличается от всех исследованных таксонов следующими признаками: крупные клетки склеренхимы расположены в субэпидермальном слое диффузно, а кристаллоносный слой имеет крупные призматические кристаллы. Несмотря на то, что изначально род *Fadenia* описан как новый представитель подсемейства *Suaedoideae* (Aellen, Townsend, 1972), его принадлежность к *Salsoloideae* подтверждена морфологически (Botschantzev, 1975) и, позднее, молекулярными исследованиями (Akhanian et al., 2007). При этом *F. zygophylloides* представляется наиболее близким к кладе *Salsola*, что привело к новой номенклатурной комбинации (sub *Salsola zygophylloides* (Aellen et Townsend) Akhanian). Однако вопрос отнесения *Fadenia zygophylloides* к роду *Salsola* нуждается в уточнении, поскольку среди однолетних видов *Salsola*, включая тип рода — *S. soda*, перикарпий не имеет механической ткани. В этом отношении четыре таксона — признанные в родовом статусе *Halothamnus* и *Lagenantha* и все еще слабо изученные роды *Fadenia* и *Sevada* — имеют не только общие детали строения перикарпия, выражающиеся в наличии механической ткани в его внутренних слоях, но и схожую (кустарниковую) жизненную форму и общее происхождение (южная Аравия и область Африканского Рога), хотя дивергенция рода *Halothamnus* связана в основном с Ирано-Тураном. В целом близость родов *Lagenantha* (incl. *Choriptera*, *Gyroptera*), *Fadenia* и *Sevada*, при отсутствии детальной молекулярной филогении, подтверждается не только морфологическими признаками (Botschantzev, 1975; Boulos et al., 1991), но и анатомическим строением перикарпия и спермодермы.

*Xylosalsola arbuscula* и *Cornulaca monacantha* характеризуются значительным утолщением клеточных стенок субэпидермальных слоев перикарпия в верхней части плода, что придает плоду определенную твердость. *Sedlitzia rosmarinus* и *Iljinia regelii* имеют довольно мощную (25–40 мкм) наружную периклиналиную стенку внешней эпидермы перикарпия. В противоположность *S. rosmarinus*, остальные исследованные виды, ранее относимые к *Seidlitzia* (Akhanian et al., 2007), имеют тонкие клеточные оболочки внешней эпидермы. У *Girgensohnia* и многих видов *Salsola*, *Caroxylon* и *Kali* субэпидермальные слои в верхней части перикарпия развиты значительно слабее, чем у *Anabasis*. В роде *Petrosimonia* перикарпий состоит из почти одинаковых (2–3) слоев паренхимных клеток; клетки с U-образными оболочками рассеянные и нередко малозаметные (Илл. 38.6). Кристаллоносные слои с неравным утолщением клеточных оболочек также плохо выражены у *Xylosalsola arbuscula*.

Очень тонкая (толщиной в несколько микрон), прозрачная, состоящая из 2 недифференцированных слоев семенная кожура является характерным признаком всех *Salsoloideae*. Сохранность банка семян в почве у представителей этого подсемейства крайне незначительна и составляет обычно 1, максимум 2(3) года (Редченко, 1956; Schwinghamer, van Acker, 2008; Zaman et al., 2010; Baskin et al., 2014). Карпологически это связано с тонкими покровами перикарпия и спермодермы, которые не способны защитить зародыш от высыхания в условиях аридного климата. Именно по причине тонких покровов плоды *Salsoloideae* ни разу не были отмечены в ископаемых остатках (Mulder, 1999; Арбузова, 2005).

### Триба *Camphorosmeae*

Эта группа, с наибольшим таксономическим разнообразием в Австралии, по результатам молекулярно-филогенетического анализа также оказалась в составе *Salsoloideae* s.l. (Kadereit et al., 2003; Karjalov et al., 2006). Карпологически данная триба, иногда рассматриваемая в составе собственного подсемейства *Camphorosmoideae*, выделяется наличием хорошо развитого перисперма в семени и подковообразного (не спирально скрученного) зародыша. Эти отличия действительно существенные, однако некоторые признаки покровов плода и семени у изученных представителей свидетельствуют о близости трибы к *Salsoloideae* s.str. Признаки *Salsoloideae* s.str. и трибы *Camphorosmeae* проанализированы в таблице 11.

Таблица 11. Карпологические отличия между *Salsoloideae* s.str. и *Camphorosmeae*.

Признак	<i>Salsoloideae</i> s.str.	триба <i>Camphorosmeae</i>
Степень прилегания перикарпия к спермодерме	плотно прилегают друг к другу и не отделяются	перикарпий неплотно прилегает к спермодерме и счищается при механических воздействиях
Перикарпий	толстый, обычно не менее 25 мкм, как минимум из 4 слоев (обычно их больше)	тонкий, из 3–4 слоев, менее 25 мкм
Поверхность перикарпия	ровная или папиллезная	ровная
Наличие U-образных клеток в перикарпии	обычно имеются (малозаметные в роде <i>Petrosimonia</i> )	обычно имеются
Наличие механической ткани в перикарпии	факультативно в некоторых родах	–
Слои семенной кожуры	2 (почти) одинаковых, обычно прозрачных слоя из клеток с тонкими или незначительно утолщенными оболочками	теста из вздутых, но тонкостенных клеток, тегмен часто облитерирован
Перисперм	отсутствует	имеется
Зародыш	спирально скрученный	подковообразный

Общими признаками у *Camphorosmeae* и остальных *Salsoloideae* являются: (1) обычно дифференцированный перикарпий и наличие U-образных клеток с мелкокристаллическим содержимым. Такие клетки найдены не только в перикарпии, но также в околоцветнике некоторых видов рода *Bassia* (Akhani, Khoshravesh, 2013); (2) тонкая (толщиной в несколько микрон) семенная кожура.

#### Основные выводы по карпологии подсемейства *Salsoloideae*

Несмотря на ряд вариаций в строении перикарпия у представителей *Salsoloideae*, необходимо отметить следующие карпологические закономерности и особенности:

- 1) перикарпий состоит из нескольких, обычно дифференцированных на анатомо-топографические зоны слоев клеток;
- 2) 2–3(4)-слойная внешняя эпидерма перикарпия трех видов *Anabasis* представляется апоморфным признаком во всем подсемействе;
- 3) присутствие в перикарпии почти у всех таксонов заметных (по крайней мере, в верхней части плода) кристаллоносных клеток с U-образными оболочками;
- 4) семенная кожура состоит из (почти) одинаковых тонкостенных клеток;
- 5) отсутствие в перикарпии и семенной кожуре макросклерид и мощных танниносодержащих слоев. Вследствие этого покровы плода и семени менее устойчивы к внешним воздей-

ствиям и, в отличие от ряда представителей *Chenopodioideae*, не могут быть найдены среди ископаемых остатков (Sukhorukov, 2008 b).

б) в состав подсемейства однозначно подлежат включению роды *Sevada* и *Fadenia*, которые ранее отнесены к *Suaedoideae* (Ulbrich, 1934; Aellen, Townsend, 1972).

### Подсемейство *Salicornioideae*

Это подсемейство насчитывает около 15 родов и менее 100 видов (Kadereit et al., 2006), распространенных по всему миру. Многие виды играют активную роль в сложении приморских растительных сообществ, особенно в Австралии, где число таксонов видового ранга составляет не менее трети от общего числа видов подсемейства (Shepherd et al., 2004). Таксоны *Salicornioideae* хорошо узнаются в природе вследствие значительной редукции листьев, которые чаще всего представлены влагалищами или очень короткими выростами, расположенными супротивно или очередно. Однако видовая диагностика, если представленность таксонов в определенной флоре значительна, бывает крайне затруднена из-за метаморфозов околоцветника, очень мелких цветков, плодов и семян.

### Карпологические признаки *Salicornioideae*

*Salicornioideae* — единственное подсемейство, которое карпологически было довольно полно изучено до недавнего времени (Shepherd et al., 2005). В этой работе показано, что многие роды отличаются по ряду признаков строения семени: цвету семени, его рельефу (включая наличие папиллообразных или волосовидных выростов клеток тесты), толщине тесты, выраженности перисперма, пространственной ориентации и степени изогнутости зародыша.

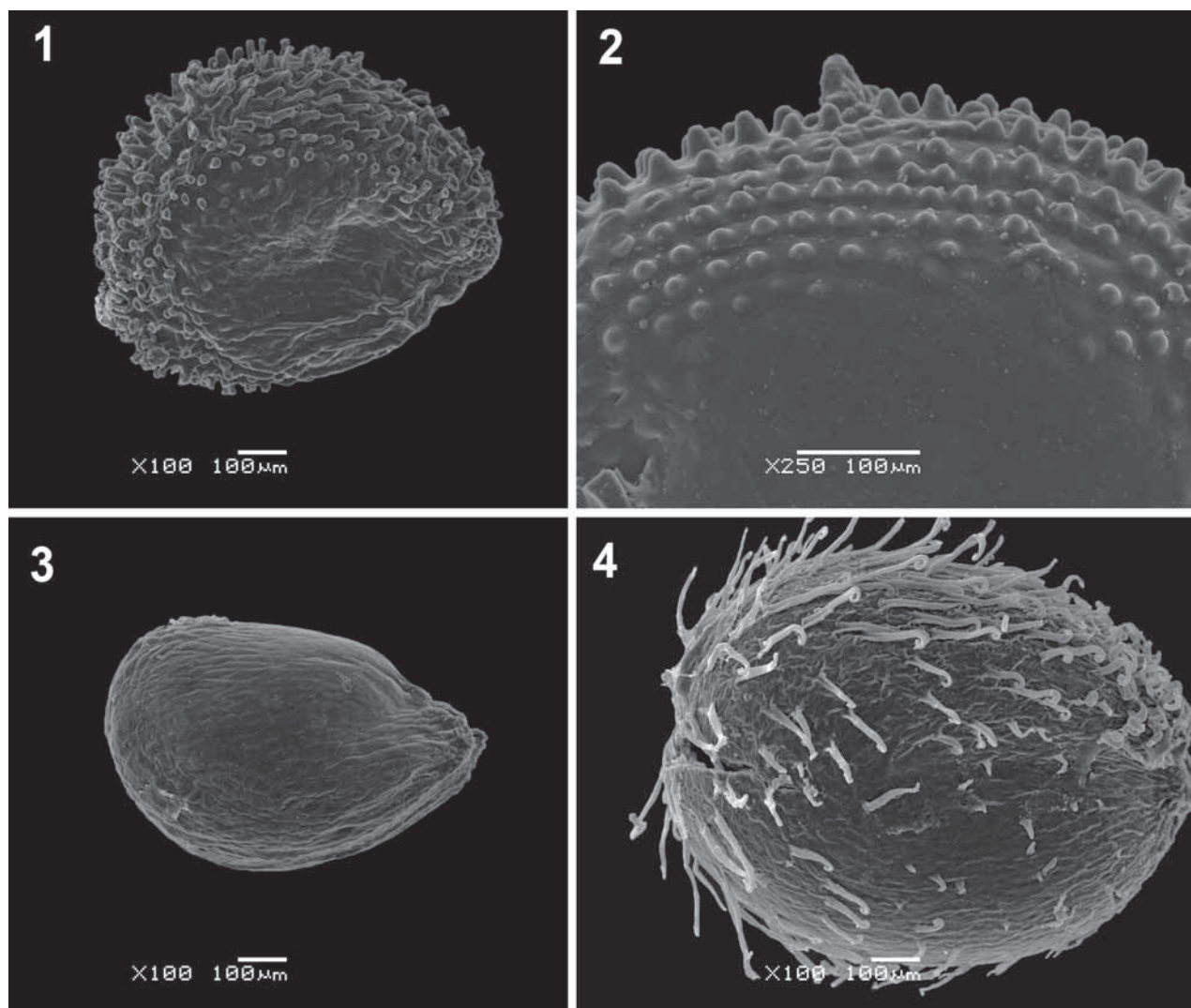
В контексте сравнения с другими *Chenopodiaceae* подсемейство *Salicornioideae* действительно проявляет следующие анатомические отличия (выявленные автором на основе анализа евразийских и североафриканских таксонов, число которых составляет не менее 25). Они дополняют информацию из работы Shepherd et al. (2005).

(1) **Околоцветник.** У большинства *Salicornioideae* он состоит из 3 листочков, которые могут быть как свободными, так и спаянными до верхушки. У *Halopeplis*, *Halostachys*, *Halocnemum* околоцветник Г-образный, белый, довольно толстый (300–600 мкм), из срастающихся доверху (первые два рода) или свободных листочков (*Halocnemum*) и состоит из нескольких (3–6) слоев тонкостенных клеток. Клетки мезофилла вздутые. Анатомически резко выделяется околоцветник родов *Salicornia* и *Sarcocornia*, мезофилл которого сложен большей частью крупными клетками с лестничными утолщениями оболочек (гидроцитными клетками), что может рассматриваться как новый признак для характеристики этой клады. Отделение спаянного околоцветника с содержащимся плодом от плодоложа происходит путем неправильного разрыва перикарпия в нижней части плода (*Halopeplis*, *Kalidium*, *Salicornia*, *Sarcocornia*); при этом околоплодник обычно остается внутри, а семя легко отделяется от окружающих покровов.

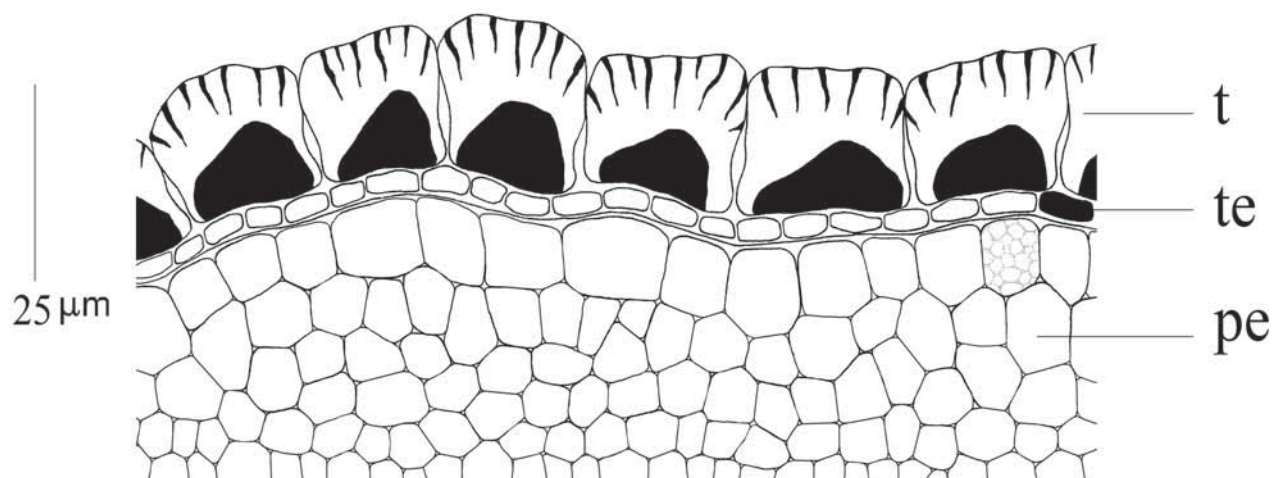
(2) **Плод.** У представителей евразийских и африканских таксонов плод состоит из 1–2 го-моцеллюлярных тонких слоев. При отрывании плодов от материнского растения перикарпий в нередких случаях (у представителей *Kalidium*, *Salicornia* и *Sarcocornia*) легко разрывается, в особенности в нижней части плода, и остается вместе с околоцветником. У цитированных выше родов перикарпий плотно прилегает к околоцветнику и самостоятельно не отделяется от него. Напротив, у рода *Microcnemum* перикарпий легко рвется, и к моменту диссеминации пленчатый перикарпий часто не сохраняется.

(3) **Семя.** Признаки морфологии семени часто недооцениваются в систематике, однако их набор чаще оказывается родоспецифичным. Теста семян нередко сложена папиллообразными (с резко выгнутой наружной стенкой) или мамиллообразными клетками, и такие выросты на поверхности семенной кожуры иногда принимались за папиллы на околоплоднике, например





Илл. 40. Поверхность семян некоторых евразийских представителей *Salicornioideae*: 1 – *Halopeplis amplexicaulis* с папиллообразными выростами семенной кожуры, 2 – *H. perfoliata* с мамиллятными выростами семенной кожуры по одному краю семени, 3 – *Halostachys belangeriana* с ровной поверхностью семенной кожуры, 4 – *Salicornia europaee* с волосовидными, закрученными на верхушке выростами семенной кожуры.



Илл. 41. Поперечный срез через семя *Microcnemum coralloides*. Условные обозначения: pe – перисперм (perisperm), t– теста (testa), te– тегмен (tegmen).

у видов *Kalidium* (Ильин, 1930 б). Они могут присутствовать как по всему периметру семени, так и в строго определенных местах (Илл. 40). У видов *Halopeplis* они чаще локализованы только по одну краю семени в том месте, где располагается зародыш (за исключением образца *H. rugmaea* из Ирака, у которого папиллы располагаются по всему периметру спермодермы), у *Halocnemum* — по обоим краям семени. У *Salicornia* и *Sarcocornia* выросты длинные (до 100 мкм) и узкоконические, на верхушке крючкообразно загнутые. Их функция не выяснена, однако не исключено, что такие протуберанции способствуют закреплению легкого по весу семени в субстрате. Толщина тесты у многих родов примерно равна однослойному тегмену (без учета выростов наружной клеточной стенки тесты) или значительно превышает его (*Arthrocnemum*, *Microcnemum*). Отложения танинов в форме почти вертикально расположенных сталактитов в наружной клеточной стенке тестального слоя отмечены у *Arthrocnemum* и *Microcnemum*.

Зародыш кольцевой или полуизогнутый (Г-образный), иногда почти прямой (Shepherd et al., 2005). Перисперм в зрелом семени присутствует или практически незаметный (у *Salicornia* и *Sarcocornia*).

Выявленные признаки строения семени приведены в таблице 12.

Таблица 12. Признаки строения семян у представителей *Salicornioideae*, встречающихся в умеренной Евразии и Северной Африке.

Таксон	Длина (диаметр) (мм)	Цвет	Мощность тесты, соотношение ее толщины с тегменом	Поверхность тесты спермодермы	Наличие сталактитов в тесте	Зародыш	Перисперм
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	1	черный	20-25 мкм, существенно толще тегмена	мамиллятная	+	Г-образный, вертикальный	+
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	0.7	светло-коричневый	< 10 мкм, слои одинаковые	гладкая (в центральной части семени) и в форме папилл (по краям)	–	Г-образный, вертикальный	+
<i>Halopeplis perfoliata</i> , <i>H. amplexicaulis</i> , <i>H. rugmaea</i>	0.7–0.8	светло-коричневый	< 10 мкм, слои одинаковые	гладкая (в месте прилегания перисперма) и в форме папилл (со стороны зародыша), у <i>H. rugmaea</i> — по всему периметру семени	–	Г-образный или слегка изогнутый, вертикальный	+
<i>Kalidium foliatum</i>	0.9–1	светло-коричневый	< 10 мкм, слои одинаковые	в форме папилл	–	подковообразный, вертикальный	+

<i>Microcnemum coralloides</i>	0.9–1	бу-ро-крас-ный	20-25 мкм, существенно толще тегмена	мамиллятная по всему периметру	+	немного согнутый	следы
<i>Salicornia sp. div.</i>	0.7–0.8	свет-ло-ко-ричне-вый	< 10 мкм, слой одина-ковые	в форме во-лосков	–	Г-образный, вертикаль-ный	следы
<i>Sarcocornia fruti-cosa</i>	0.7–0.8	свет-ло-ко-ричне-вый	< 10 мкм, слой одина-ковые	в форме во-лосков	–	Г-образный, вертикаль-ный	следы

### Основные выводы по карпологии подсемейства *Salicornioideae*

(на основе приведенных результатов и анализа работы Shepherd et al., 2005)

1) Объединение родов *Sarcocornia* и *Arthrocnemum* (Ball, 1964; Saadeddin, Doddema, 1986) не поддерживается как молекулярной филогенией (Kadereit et al., 2006 b), так и карпологи-ческими результатами вследствие существенного различия в строении семенной кожуры, а также отсутствия гидроцитных клеток в околоцветнике у *Arthrocnemum*;

2) Роды *Salicornia* и *Sarcocornia* имеют схожие признаки строения покровов околоцветни-ка, плода и семени;

3) Мамиллятная или папиллятная теста семенной кожуры, выявленная не только у евра-зийских родов, но и других таксонов подсемейства, отмечена только в *Salicornioideae*.



## ГЕТЕРОДИАСПОРИЯ И ЕЕ СВЯЗЬ С ГЕТЕРОАНТОКАРПИЕЙ И ДИМОРФИЗМОМ ПЛОДОВ И СЕМЯН

Этот раздел освещает некоторые важные теоретические проблемы репродуктивной биологии, диссеминационного спектра растений и раскрывает связь между некоторыми явлениями, которые представляются дискуссионными в современной карпологии.

### Репродуктивные диаспоры: возможности диссеминации

#### Подсемейство *Chenopodioideae* и *Suaedoideae*

Типы репродуктивных диаспор у представителей этих подсемейств одинаковы: (1) плод, заключенный в околоцветник; (2) собственно плод и (3) семя вследствие разрыва перикарпия. Возможности диссеминации плода с околоцветником по сравнению с самим плодом как единицы диссеминации у большинства таксонов представляются ограниченными вследствие отсутствия на фоллиарных структурах крыловидных или цепляющихся выростов. Такой околоцветник может легко отделяться от плода в субстрате. Тем не менее, у ряда представителей *Chenopodioideae* околоцветник становится мясистым и способствует эндозоохории (род *Blitum*), а у двух видов *Spinacia* единицей диссеминации является соплодие, снабженное шиловидными выростами (эпизоохория).

#### Подсемейство *Betoideae*

Типовой род подсемейства часто формирует соплодия; при этом они образуются вследствие срастания листочков околоцветника соседних цветков. Такие соплодия нередко распадаются на отдельные диаспоры (плоды с прирастающим к перикарпию околоцветником). В роде *Oreobliton* соплодий не образуется, и единицей диссеминации являются плоды с неотделяющимся от перикарпия околоцветником. Многие таксоны подсемейства характеризуются вскрыванием плода крышечкой, однако его вскрывание происходит, видимо, не всегда (например, в роде *Aphanisma*), и сфероидальные легкие плоды могут легко перекачиваться по субстрату или удерживаться некоторое время на поверхности воды.

#### Подсемейство *Corispermoidae*

В пределах подсемейства *Corispermoidae* существуют два типа репродуктивных диаспор. Репродуктивной единицей диссеминации представителей *Corispermum* и *Anthochlamys* является собственно *плод*. В этом случае плод уплощенный, невскрывающийся, по краю снабженный непрерывным крыловидным выростом; перикарпий плотно прилегает к спермодерме. Иногда такой тип диаспоры трактуют как плод, окруженный «брактеолярным покрывалом» (Бутник, 1991). Однако в таком «покрывале» признаков фоллиарной структуры не наблюдается, в отличие, например, от диаспор *Ceratocarpus arenarius* (Тахтаджян, 1934) из подсемейства *Chenopodioideae*. Плоды обоих родов, имея небольшие размеры и вес, способны довольно легко перекачиваться по субстрату и рассеиваются анемохорно.

В морфологическом и диссеминационном отношении выделяются плоды видов рода *Agriophyllum*. Плоды видов *Agriophyllum* обладают редкой во всем семействе *Chenopodiaceae* s. str. особенностью: они вскрываются адаксиально или, чаще, с обеих сторон и образуют более или менее округлое, неправильное в очертании отверстие. Этот способ вскрывания

иногда называют «окончатым» (*dehistentia fenestralis*: см. Каден, 1964 а, б; Смирнова, 1972). Таким образом, репродуктивными единицами диссеминации в этом роде является как *плод*, так и *семя*.

### **Подсемейство *Salsoloideae* s. str.**

Наиболее часто встречающиеся типы репродуктивных диаспор — *плод, заключенный в околоцветник*, и собственно *плод*. Первый тип очень характерен для подсемейства в целом: многие представители развивают на листочках околоцветника (близ его середины или, реже, в основании или около верхушки) крыловидные выросты. Такие придатки, очевидно, облегчают расселение растений с помощью ветра, поскольку география большинства представителей приурочена преимущественно к аридным областям Евразии с несомкнутым растительным покровом. Перикарпий плодов не отделяется от спермодермы, поэтому само по себе семя никогда не является средством диссеминации. У некоторых таксонов существуют иные типы распространения диаспор: в роде *Kali*, который содержит однолетние виды, очень обычно формирование так называемых «клубочков» из двух заметных при препарировании цветков. Снаружи эти клубочки охвачены жесткой оберткой из срастающихся в нижней половине и твердеющих при плодах прицветников. Такие образования в числе от 2 до 10 развиваются в пазухах листьев нижней формации перед полным разворачиванием осей соцветия и быстро опадают. У представителей подсемейства с редуцированными листьями «членики» (узел с междоузлием) легко отделяются от растения и опадают на землю, с возможностью отделения от них плода или плода с околоцветником.

### **Подсемейство *Salicornioideae***

Распространение отдельными члениками очень характерно для этого подсемейства. Тем не менее, в большинстве случаев свободный или спаянный околоцветник легко опадает или обламывается в своей нижней части. В роде *Halostachys* или *Halocnemum* наиболее распространенный тип диаспоры — *плод с околоцветником*, который затем легко разывается в основании (с одновременным полным или частичным разрывом перикарпия) и освобождает семя. В родах *Salicornia* и *Sarcocornia* такой отрыв околоцветника с плодом в трехцветковых цимах обычно прослеживается в двух боковых плодах, в то время как терминальный плод может быть спаянным с осью соцветия и отделяться от нее не сразу после плодоношения растения.

Таким образом, представители всего семейства формируют не один тип репродуктивных диаспор, и ряд проблем, связанных с диссеминацией, до сих пор слабо освещался в литературе, о чем будет сказано ниже.

## **Гетеродиаспория**

Карпологическая терминология содержит весьма многочисленный набор определений, касающихся диссеминационных возможностей растительных организмов. Некоторые из ботанических выражений и слов до сих пор не имеют строгого этимологического базиса, как следствие этого, они нередко трактуются по-разному, создавая трудности при рассмотрении ряда проблем репродуктивной биологии. К числу таких понятий относится термин «гетеродиаспория», неизвестный в русских ботанических сводках (см., к примеру, Левина, 1981; Брагина, Батыгина, 2000; Меликян, Девятов, 2001). В мировой литературе он используется ограниченно. Такие авторы как Müller-Schneider, Lhotska (1971), Kigel (1995), Teppner (2001), Rheedee, Rooyen (1999) понимают гетеродиаспорию как наличие на одной особи двух или не-

скольких, морфологически разных, репродуктивных (в основном, надземных) типов диаспор. Mandák (1996), Bonn, Poschlod (1998), Eichhorn (1999), Wang et al. (2010) считают гетеродиаспорию понятием более высокого иерархического уровня (нем.: Oberbegriff) для обозначения диморфизма плодов и семян в пределах одного растения. Pijl (1969: p. 82) соединяет эти трактовки воедино: «... ordinary heterodiaspory (heterocarpy and heterospermy) with both kinds of diaspores functioning in dispersal, albeit dispersal by different methods...» («обычная гетеродиаспория (гетерокарпия и гетероспермия) характеризуется двумя типами диаспор, участвующих в расселении, но расселение происходит разными способами»).

Такое несоответствие в изложении понимания гетеродиаспории побудило предпринять специальное исследование со следующими целями:

- 1) Предложить этимологически и практически обоснованное применение термина «гетеродиаспория» в репродуктивной биологии;
- 2) Проследить возможную связь между гетеродиаспорией и гетероантокарпией/диморфизмом плодов и семян на примере ряда представителей семейства *Chenopodiaceae*.

### Гетеродиаспория и ее сущность

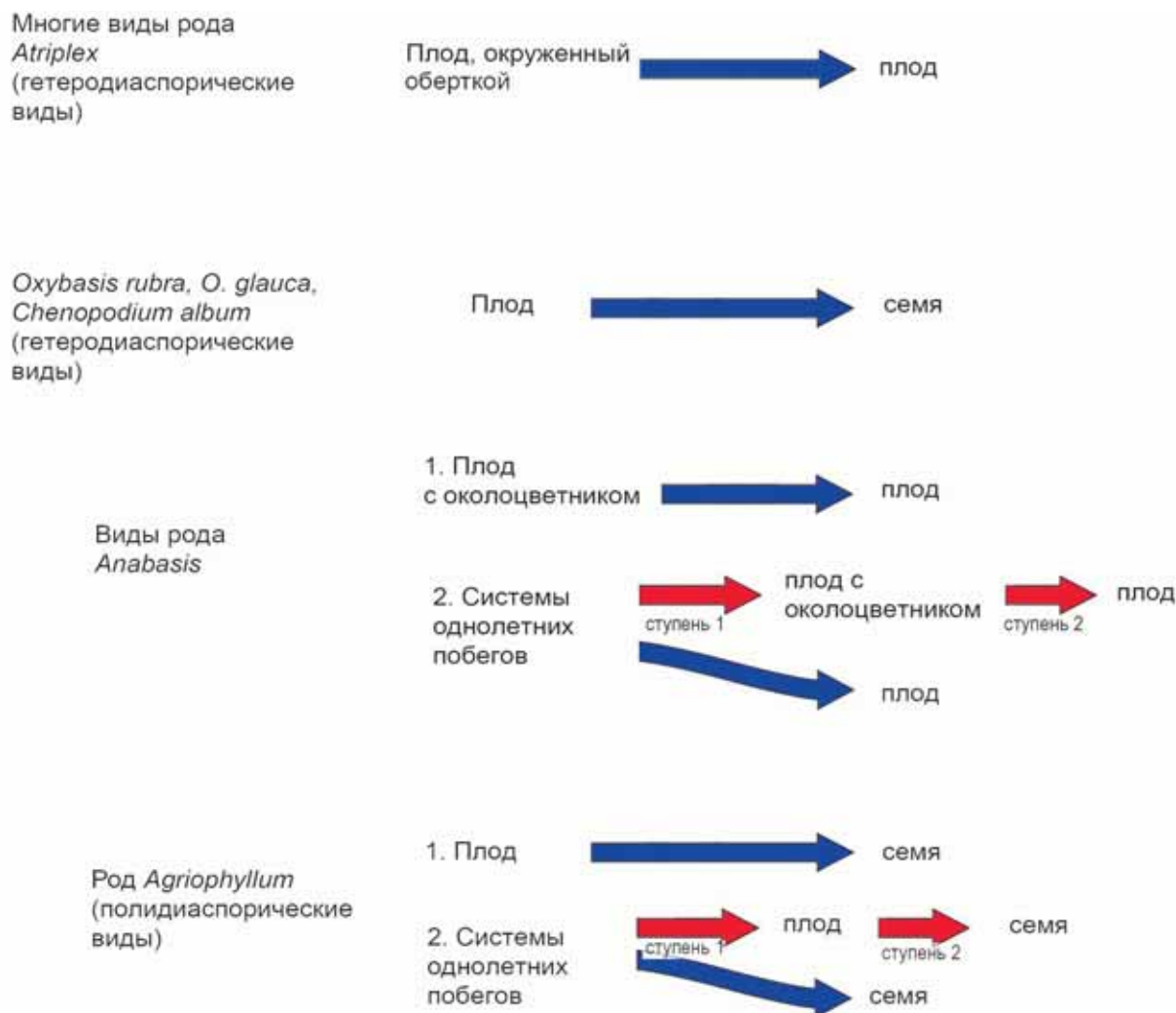
Широко используемое в настоящее время понятие «диаспора» (от греч.: *diaspeiro* – распространять), впервые введенное Р. Сернандером (, *Verbreitungseinheit*': Sernander 1906; , *Diaspore*': Sernander, 1927), служит для обозначения всех (репродуктивных и вегетативно отделяющихся) единиц расселения цветковых растений. Под гетеродиаспорией (от греч.: *heteros* – один из двух; второй) этимологически следует понимать наличие двух разнотипных диаспор. При этом речь идет о естественно отделяющихся единицах; и длительно живущие органы, способствующие вегетативному размножению (к примеру, корневища), не рассматриваются в качестве диаспоры. Этот термин следует отличать от гетероспории (Vogellehner, 1983; Hickey, King, 2000).

Гетеродиаспория характеризуется сочетанием двух любых единиц расселения. Один из самых наглядных примеров этого явления — *Potentilla anserina* L. (*Rosaceae*) с двумя возможностями диссеминации (*орешки* и *молодые особи*, возникающие из почек столонов и естественно отделяющиеся после укоренения от материнского растения). Наряду с надземными диаспорами многие виды способны развивать подземные, легко отделяющиеся органы размножения, например, боковые луковичи (*Ornithogalum*, *Gagea* и многие представители *Allium*). Гетеродиаспория может возникать в пределах одного плода, например, у *Platystemon californicus* Benth. (*Papaveraceae*), с апокарпным гинецеом (плод – олиголистовка). В данном случае диаспорами являются *семена*, выпадающие из периферически расположенных, вскрывающихся плодолистиков, и собственно (невскрывающиеся) *плодики*, лежащие в медианной части плодоложа и содержащие только одно семя (Hannan, 1980). При большем числе (3–4) единиц расселения может применяться термин «полидиаспория» (от греч.: *polys* – много), также не рассматривающийся здесь как «надпонятие» для гетерокарпии или гетероспермии (Müller, 1955).

У каудексных хамефитов *Anabasis jaxartica* (Bunge) Benth. ex Volkens и *A. turkestanica* Korovin (*Salsoloideae*) существует три типа диаспор: (1) плод с развивающимся крыловидные выросты околоцветником; (2) собственно плод (выпадающий из околоцветника); (3) однолетние системы побегов, обламывающиеся поздней осенью, перекатывающиеся по субстрату и рассеивающие диаспоры первого и второго типов. Основными единицами расселения являются первые два типа диаспор, третий — занимает соподчиненное положение и при определенных обстоятельствах может быть факультативным.

При гетеро- или полидиаспории сочетаются, как правило, различные (биотические и/или абиотические) способы рассеивания диаспор (дипло- или полихория), что наиболее ча-





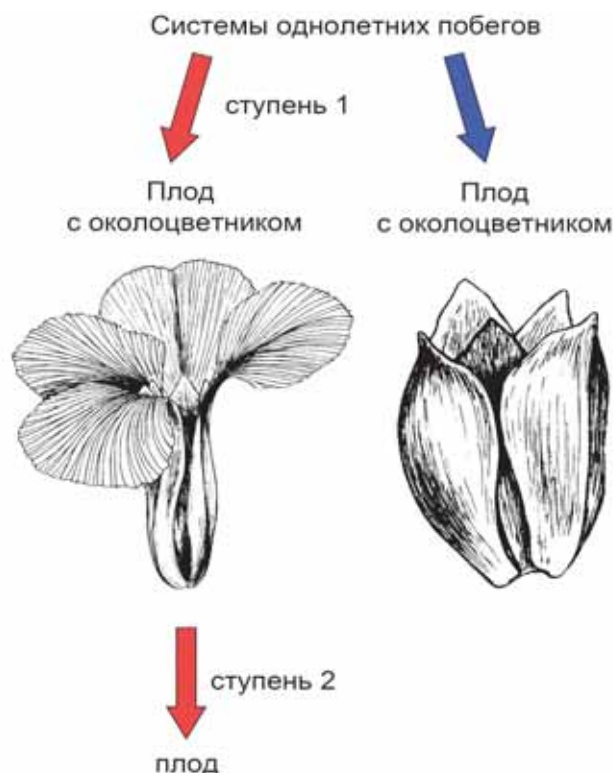
Илл. 42. Преобразование диаспор у некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae*. Синие стрелки – одноступенчатое преобразование диаспор; красные – двуступенчатое преобразование диаспор.

сто встречается у степных и пустынных растений. У вышеупомянутых представителей рода *Anabasis* анемохорно распространяются первый и третий типы диаспор, а барохорный способ диссеминации свойствен для второго типа. При этом полихория играет большую роль как в заселении видом новых пространств и экологических ниш (Левина, 1980), так и в его удержании в существующих условиях обитания (Zohary, 1937; Ellner, Shmida, 1981). С разными способами диссеминации связано быстрое или, соответственно, замедленное прорастание семян (Venable, Lawlor, 1980; Olivieri, Berger, 1984).

#### Связь гетеродиаспории с гетероантокарпией и диморфизмом плодов и семян

Понятия «гетерокарпия» и «гетероспермия» употребляются в данной работе только в отношении разнотипных плодов и, соответственно, семян. В большинстве случаев речь идет о морфолого-анатомическом диморфизме, т. е. плоды или семена различаются внешним обликом (включая ультраскульптурные особенности их поверхности) и внутренней структурой. Физиологические или биохимические различия, как правило, также существуют (Werker, Manu, 1974), однако обычно выпадают из поля зрения по причине их недостаточной изученности, в том числе в пределах семейства *Chenopodiaceae*.

Здесь специально сделан упор на расшифровку понятий «гетерокарпия» и «гетероспермия», поскольку в последние два десятилетия многие специалисты под этими терминами понимают



Илл. 43. Трансформации диаспор у *Halogeton glomeratus*.

гетерогенность не только плодов или семян, но и окружающих плод покровов (см., например, Freitag et al., 2009). Чтобы показать различия в строении антокарпия, особенно часто встречающегося в порядке *Caryophyllales* у представителей *Chenopodiaceae* и *Nyctaginaceae*, применяется все еще редкий термин «гетероантокарпия». Она может касаться не только морфогенетически разных фоллиарных образований (к примеру, околоцветника или прицветников), но и разнокачественности однотипной структуры на растении. Чаще всего это касается околоцветника как наиболее обычного типа антокарпия. Однако, если морфологически диморфизм антокарпия обычно хорошо заметен, то анатомически он исследован у единичных таксонов (Bisalputra, 1960; Wilson, 1974; Yamaguchi et al., 1990).

В отношении связи гетеродиаспории с гетероантокарпией и диморфизмом плодов и семян следует рассмотреть две принципиально различные возможности.

### 1. Переход одной диаспоры в другую диаспору

Такой принцип диссеминации часто имеет место у представителей *Chenopodiaceae* (Otto, 2002). В таких преобразованиях участвует только одна репродуктивная единица (реже — их несколько). На Илл. 42 представлены их наиболее обычные метаморфозы. У некоторых видов из рода *Beta* образуются соплодия, которые иногда могут распадаться на отдельные плоды вместе с остающимся при плодах околоцветником (такое превращение описывается вектором «соплодие→плод»). В этом ступенчатом процессе связи между гетеродиаспорией, с одной стороны, и гетероантокарпией и диморфизмом плодов и семян, с другой, не существует, поскольку исходная и конечная диаспоры неравноценны.

Производная диаспора у некоторых видов *Atriplex* (преимущественно из секций *Atriplex* и *Teutliopsis*) возникает при выпадении плода из свободных или срастающихся в нижней половине листочков обертки (простой или одноступенчатый процесс преобразования диаспоры). Факультативно может проходить следующий этап превращения одной диаспоры в другую

(плод→семя); при этом такой метаморфоз протекает как эндозоохорно (Kozłowski, 1972), так и механически (путем разрыва тонкого перикарпия в субстрате). Этот сложный, ступенчатый процесс образования новых типов диаспор характерен также для представителей рода *Agriophyllum*, когда оторвавшиеся от земли *надземные части* растения при перекачивании рассеивают *плоды* (ступень 1), которые уже на земле вскрываются и освобождают *семя* (ступень 2). Однако процесс может протекать и одноступенчато, причем по разным векторам, а именно: системы однолетних побегов→семя (плод вскрывается на самом растении, перикарпий остается в пазухе прицветника или опадает уже без семени) или плод→семя (в данном случае системы побегов не участвуют в диссеминации).

## 2. Две независимые друг от друга репродуктивные диаспоры

Иной способ возникновения гетеродиаспории свойствен однолетнику с жизненной формой «перекасти-поле» *Halogeton glomeratus*, у которого явный диморфизм околоцветника (антокарпия) выявлен через столетие после его описания (Zappettini, 1953). У этого таксона диссеминационные возможности подчиняются другим закономерностям. Околоцветник у *Halogeton* диморфный (Илл. 43). Первый тип характеризуется листочками околоцветника, полуоткрытыми при плодах и имеющими близ своей верхушки хорошо развитые крыловидные выросты. Анатомически, согласно результатам исследования автора, такой околоцветник на поперечных срезах состоит из 2–3 слоев клеток с едва одревесневающими стенками. Такая диаспора легко распространяется ветром вследствие наличия крыловидных выростов на околоцветнике. Околоцветник второго, ателехорного типа — с прижатыми листочками, плотно охватывающими плод, — не имеет выростов (или содержит их зачатки) и содержит под наружной эпидермой многорядные волокна. Диаспора в форме «бескрылого» околоцветника более тяжелая, и радиус ее дисперсии представляется пространственно ограниченным. Для семян плодов, заключенных в «крылатый» и «бескрылый» околоцветник, показаны некоторые отличия на физиологическом уровне (Williams, 1960).

Гетеродиаспорический вид *Ceratocarpus arenarius* характеризуется двумя типами диссеминации. Основным типом диаспоры служит *плод, заключенный в два срастающихся между собой прицветничка*, средние жилки которых продолжены в шиловидный вырост. Кроме того, само растение (системы побегов) способно отрываться от субстрата и рассеивать репродуктивные диаспоры. Блукет (1931) различает две крайние морфологические формы охватывающих плод прицветничков: расположенные в нижних узлах прицветники не имеют шиловидных образований, а вышележащие — всегда снабжены подобными выростами. Анатомически типы антокарпия также несколько разнятся (Тахтаджян, 1934), однако собственно плод или семя представляются мономорфными. Диморфизм антокарпия хорошо выражен также у ряда видов  $C_4$ -клады рода *Atriplex* (*A. centralasiatica*, *A. paradoxa*, *A. belangeri*), когда один тип обертки при плодах имеет небольшие выросты на ее спинной части (по всей видимости, способствующие эпизоохории) а второй тип (с гладкой оберткой) более подходит для абиотической диссеминации. Таким образом, у *Halogeton*, *Ceratocarpus* или *Atriplex* существует гетерогенность антокарпия, возникшего из однотипного листового образования (околоцветника или обертки).

Чаще диморфизм антокарпия связан с разнотипными фолиарными структурами. Широко распространенное в лесной зоне «железнодорожное» растение *Kali collina* (*Salsola collina*) развивает два типа диаспор с разным антокарпием. Первая диаспора — *плод с околоцветником* (антокарпий — околоцветник), вторая — так называемый *клубочек*, состоящий из двух цветков; в последнем случае антокарпий представляет собой сложное образование из кроющего листа «клубочка», прицветников и прицветничков. Гетерокарпия и гетероспермия в этих разных диаспорах не отмечены.



Особенно интересны корреляции гетеродиаспории с гетероантокарпией и диморфизмом плода и семени у однодомного (но полигамного) вида *Atriplex sagittata* из типовой секции рода. «Репродуктивная гетерогенность» у этого таксона известна давно (Scharlock, 1873 sub *A. nitens*). При этом гетероантокарпия выражается в том, что одни (женские или обоеполые) цветки — с актиноморфным околоцветником, а другие (только женские) цветки охвачены оберткой, листочки которой срastaются в базально-медианной части. Из цветков, имеющих нормальный околоцветник, формируются плоды, содержащие семена с темной кожурой и горизонтальным зародышем, а из цветков, скрытых в обертке, — плоды с темными и светло-коричневыми семенами, зародыш которых расположен вертикально. Гетеродиаспория представлена следующими вариантами: первый тип диаспор — собственно *плоды*, легко выпадающие из околоцветника или (значительно реже) из обертки (Веселова, Кондорская, 1990). В этом случае антокарпий (актиноморфный околоцветник) остается на растении и, таким образом, не участвует в диссеминационном процессе. Второй единицей расселения является *плод, заключенный в обертку*. В одном случае диаспоры распространяются барохорно и ателехорно, во втором — анемохорно, но на некоторое, обычно небольшое расстояние (топохорно: в понимании Zohary, 1962).

Факультативная гетероантокарпия известна у некоторых видов секции *Teutliopsis* рода *Atriplex*, когда наряду с плодами, заключенными в обертку, иногда возникают плоды с нормальным околоцветником (Кондорская, 1984; Gustafsson, 1986; Медведева, 1996). При этом единицами расселения по-прежнему являются *плод с оберткой*, сам *плод* (выпадающий из прицветников или околоцветника) и *семя* (как результат двухступенчатого процесса высвобождения диаспор вследствие опадения из обертки плода и последующего разрыва перикарпия).

### Монодиаспория

В противоположность гетеро- или полидиаспории существует необходимость в принятии термина «монодиаспория» (от греч.: *monos* — один), когда растение производит только один тип (обычно репродуктивных) диаспор (Сухоруков, 2010). При этом единственный тип диаспоры (плод или семя) не всегда может быть мономорфным. Так, диаспора (семянка) многих представителей семейства *Asteraceae* обычно характеризуется ди- или триморфизмом (Becker, 1913; Grimbach, 1914). У маревых такой особенностью обладают, к примеру, виды монодиаспорического рода *Axyris* с *плодом* в качестве единицы расселения. Однако сами плоды гетерокарпны и гетероспермны (Crocker, 1906; Sukhorukov, 2005); см. также табл. 13.

Таблица 13. Морфологический и анатомический диморфизм в структуре плода в роде *Axyris* (на примере *A. amaranthoides*)

«Черные» плоды	«Светло-коричневые» плоды
Крыловидные придатки плода в числе 2, отстоящие друг от друга. Перикарпий двухслойный: его внешний слой образован паренхимными клетками, внутренний — склереидами. Теста спермодермы мощная, толщиной 30–50 мкм, темно-коричневая (визуально – черная).	Крыловидные придатки плода двулопастные. Перикарпий однослойный, из паренхимных клеток; механическая ткань отсутствует. Теста спермодермы тонкая, 10–25 мкм, светло-коричневая.

Другой пример — *Atriplex tatarica* и многие другие родственные таксоны, которые также имеют один тип диаспоры — *плод, охваченный оберткой* из срastaющихся на большем протяжении листочков. При этом у плодов зафиксирована ультраскульптурная гетерокарпия (Sukhorukov, 2006), а также явная морфологическая и анатомическая гетероспермия (Zahavy, 1954; Sukhorukov, l.c.).

### Скрытая гетероспермия у монодиаспорических растений

Значение скрытой гетероспермии (*'cryptic seed heteromorphism'*) для систематики и эволюции изучено в недостаточной степени (Silvertown, 1984; Imbert, 2002). Как и в случае явной гетероспермии, скрытый семенной диморфизм связан с разным положением и хронологически определенным развитием цветков (и плодов) в парциальном соцветии (Venable, 1985) и проявляется только в структурном и физиологическом (но не физиономическом) отношении (Sukhorukov, Zhang, 2013). В семействе *Chenopodiaceae* такое явление зафиксировано, по меньшей мере, у некоторых таксонов из родов *Chenopodium*, *Chenopodiastrum* и *Oxybasis* (Сухоруков, 2008а; Sukhorukov, Zhang, 2013). В частности, у *Chenopodiastrum hybridum* семена плодов, возникающих из летних терминальных, получающих приоритетное развитие цветков дихазального соцветия (Кондорская, 1983, 1984), имеют тесту толщиной 75–110 мкм. Появляющиеся позднее латеральные (а также осенние терминальные) цветки производят плоды, семена которых обладают более тонкой (30–50 мкм) тестой. Однако в обоих случаях единицей диссеминации является плод, т.е. *C. hybridum* является монодиаспорическим растением.

Резюмируя терминологический аспект проблемы, можно заключить, что гетеродиаспория и монодиаспория представляют собой понятия, характеризующие *диссеминационный спектр* растительных организмов и *типы диаспор*. Сами диаспоры могут быть репродуктивными и вегетативными, реже — комбинированными. Гетероантокарпия, гетерокарпия или гетероспермия касаются структурных особенностей репродуктивных диаспор, но не всегда имеют связь с гетеродиаспорией. Выработка разных типов диаспор и их ступенчатый переход из одной диаспоры в другую связаны не только с сохранением семенного банка вида и закреплением потомства на конкретном местообитании вблизи от материнского растения, что постулировалось ранее (Ellner, Shmida, 1981), но и с необходимостью пространственных миграций популяций вида, что, в свою очередь, способствует увеличению его ареала.

### Основные выводы по исследованию покровов плода и семени в семействе *Chenopodiaceae*

Еще на заре развития эволюционной биологии была высказана справедливая мысль о том, что принадлежность растений к одному и тому же виду определяется не только морфологией (Krause, 1899). В последнее время изучение скрытого видового разнообразия, в том числе *Chenopodiaceae*, особенно активно проводится с привлечением молекулярной систематики (Kadereit et al., 2012b). Результаты карпологического исследования наглядно показывают, что в ряде случаев проблемы скрытых или морфологически плохо диагностируемых видов могут быть также решены на основе изучения покровов плода и семени. В этом отношении показателен род *Corispermum*, в котором гомоплазии морфологических признаков распространены достаточно широко при существенной диверсификации структуры перикарпия. Значительная гетерогенность признаков строения плода и семени обнаружена в пределах некогда сборного рода *Chenopodium*, и новые выявленные признаки существенно дополняют описание многих линий *Chenopodioideae*.

Результаты настоящего исследования показывают, что в пределах всего семейства существует несколько крупных групп (клад) подсемейственного ранга, и все они выделяющихся набором специфичных карпологических признаков (*Betoideae*, *Chenopodioideae*, *Corispermoidaeae*, *Suaedoideae*, *Salicornioideae*, *Salsoloideae*), приведенных в Таблице 14. Воссоздание эволюции ряда признаков в подсемействе *Chenopodioideae* молекулярно-филогенетическим методом не противоречит общепринятым анатомическим закономерностям развития клеточных струк-

тур (живая клетка→мертвая клетка), однако свидетельствует о реверсии некоторых признаков к их исходному состоянию (в частности, вторичное пространственное уменьшение пропитки наружной клеточной стенки тесты танинами и тем самым увеличение полости клеток у *Blitum bonus-henricus* или *B. californicum*).

Специальное изучение разнокачественности плодов и семян свидетельствует о независимом и неоднократном возникновении этого явления у однолетних представителей *Chenopodiaceae*. Впервые выделены два типа гетероспермии — пространственная и структурная. В пределах структурного типа гетероморфизма семян наряду с возникновением явной гетероспермии подтверждено наличие скрытого подтипа, который выражается в различной толщине тесты спермодермы. В трибе *Chenopodieae* в кладах *Chenopodium* s.str. и *Atriplex* как минимум дважды эволюировала триспермия, то есть наличие сразу трех типов семян в пределах индивидуума. При возникновении трех типов семян явная и скрытая формы их гетероморфизма комбинируются.



Таблица 14

	<i>Chenopodioideae</i>	<i>Betoideae</i>	<i>Salsoloideae</i>	<i>Corispermoideae</i>	<i>Suaedoideae</i>	<i>Salicornioideae</i>
<b>Характерные карпологические признаки подсемейств</b>						
Репродуктивные диаспоры	- плод, заключенный в фоллиарные образования (антокарпий), - собственно плод, - семя (вследствие неправильного разрыва перикарпия)	- соплодие, - плод - семя (в случае вскрывания плода крышечкой)	- плод, заключенный в околоцветник - собственно плод. плоды невскрывающиеся	- плод (невскрывающийся или правильно вскрывающийся (окоцеум))	- плод, заключенный в фоллиарные образования (антокарпий), - собственно плод - семя (вследствие неправильного разрыва перикарпия)	- плод, заключенный в фоллиарные образования (антокарпий), - собственно плод - семя (вследствие неправильного разрыва перикарпия)
Завязь	верхняя	полунижняя (вследствие ее погружения в цветоложе) или верхняя	верхняя	верхняя	верхняя	верхняя
Перикарпий	не сростается с фоллиарными структурами; однослойный или многослойный, тонкостенный	нередко сростается с околоцветником; толстый, многослойный	не сростается с фоллиарными структурами; всегда многослойный, дифференцированный на топографические зоны (обычно вырженные в верхней трети плода), а именно: 1) внешняя, обычно однослойная эпидерма, 2) паренхима, 3) U-образные клетки с мелкокристаллическим песком в полостях, 4) внутренняя эпидерма	не сростается с фоллиарными структурами; всегда многослойный, на поверхности часто содержится мамиллы, папиллы или ветвистые волоски. Дифференцированный на две топографические зоны (паренхиму и склеренхиму). Имеется четкая тенденция к увеличению числа механических элементов в маргинальной части плода с образованием более или менее выраженного крыла	не сростается с фоллиарными структурами; 1-3-слойный, тонкостенный	не сростается с фоллиарными структурами; однослойный или многослойный, тонкостенный

	<i>Chenopodioideae</i>	<i>Betoideae</i>	<i>Salsoloideae</i>	<i>Corispermoideae</i>	<i>Suaedoideae</i>	<i>Salicornioideae</i>
Спермодерма	теста однослойная, мощная; тегмен 1–2-слойный	теста однослойная, мощная; тегмен тонкий, 1–2-слойный	состоит из двух тонких, прозрачных, одинаковых или почти одинаковых слоев	состоит из двух тонких, но заполненных танинами, одинаковых или почти одинаковых слоев, реже (у <i>Agriophyllum</i> ) внешний слой более крупный	теста однослойная, мощная; тегмен тонкий, 1–2-слойный	теста однослойная, мощная; тегмен тонкий, 1–2-слойный; тонкие, примерно одинаковые по толщине
Поверхность тесты	ровная или ячеистая	ровная	ровная	ровная	ровная	ровная, мамиллятная или папиллятная
Сталактиты (отложения танинов) в клетках тесты	часто имеются	имеются	нет	нет	часто имеются (вертикальные или косые)	имеются, если теста мощная
Перисперм	есть	есть	есть/нет	есть	нет или имеются следы перисперма в темных семенах	есть/только в виде следов
Зародыш	кольцевой	кольцевой	кольцевой или спирально скрученный	кольцевой	спиральный	кольцевой или Г-образный
Положение зародыша в семени	горизонтальное или вертикальное	горизонтальное	горизонтальное, вертикальное или косое	вертикальное	горизонтальное или вертикальное	горизонтальное или вертикальное
Гетерокарпия	не выявлена или касается ультраструктуры перикарпия	не выявлена	не выявлена	не выявлена	не выявлена	не выявлена
Структурная гетероспермия	имеется тенденция к формированию гетероморфных типов семян	не выявлена	не выявлена	не выявлена	У однолетних видов	не выявлена

	<i>Chenopodioideae</i>	<i>Betoideae</i>	<i>Salsoloideae</i>	<i>Corispermioideae</i>	<i>Suaedoideae</i>	<i>Salicornioideae</i>
	<p>диапора - соплодие (некоторые виды <i>Spinacia</i>); перикарпий со звездчатými волосками (<i>Krascheninnikovia</i>), плотно прилегает к антокарпию и не отделяется от него (<i>Halimione</i>, <i>Seratocarpus</i>), многослойный (<i>Spinacia</i>, некоторые виды <i>Chenopodium</i>, <i>Oxybasis</i>), дифференцированный на анатомо-топографические зоны (<i>Spinacia</i>, один из двух типов плодов рода <i>Achuris</i>); спермодерма из одинаковых тонких слоев (<i>Halimione</i>), без сталецитов (<i>Halimione</i>, все виды трибы <i>Dysphaniaceae</i> и <i>Achurideae</i>); теста с волосвидными выростами (некоторые виды рода <i>Blitum</i>); зародыш прямой (многие виды <i>Dysphania</i>); семена с вертикальным зародышем или оба — горизонтальное и вертикальное положения зародыша могут присутствовать на одном растении.</p>	<p>срастания околоцветника с перикарпием нет (<i>Acroglochin</i>, <i>Arhanisma</i>).</p>	<p>присутствие макролеид в перикарпии (<i>Lagepantha</i>, <i>Halothamius</i>) между U-образными клетками и внутренней эпидермой; U-образные клетки отсутствуют, так как клеточные стенки одинаковой мощности (<i>Fadenia zygochloides</i>, <i>Noaea minuta</i>); внешняя эпидерма, а в редких случаях внутренняя эпидерма перикарпия состоит из нескольких слоев (3 вида рода <i>Anabasis</i>).</p>	<p>резко отличающихся частей признаков нет</p>	<p>плотное прилегание околоцветника к перикарпию (хотя бы в нижней части плода) без возможности отделения (<i>Bienertia</i> и некоторые виды рода <i>Suaeda</i>).</p>	<p>одревеснение перикарпия у некоторых австралийских таксонов; внешний слой семенной кожуры с волосовидными выростами (<i>Salicornia</i>, <i>Sarcocornia</i>).</p>



## КАРПОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВНЕШНИХ ПО ОТНОШЕНИЮ К *CHENOPODIACEAE* КЛАД ЦЕНТРАЛЬНЫХ КАРИОФИЛЛИД

Включение этого раздела представляется оправданным в отношении ряда серьезных вопросов, связанных с последними результатами молекулярно-филогенетических исследований по объему всего порядка и его отдельных групп:

1) Каковы карпологические взаимоотношения *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae* s.str. в контексте их более близкого (по молекулярно-филогенетическим данным), чем ранее предполагалось, родства?

2) Как происходила эволюция карпологических признаков в центральных Кариофиллидах, в особенности в группах с односемянными плодами, и как протекало их формирование в кладе *Chenopodiaceae*?

3) Имеет ли эта клада уникальные признаки, не отмеченные в иных линиях центральных Кариофиллид, и есть ли новые карпологические особенности, присущие порядку в целом и кругу родства *Chenopodiaceae*?

Такое масштабное исследование в пределах всех *Caryophyllales* проводится впервые не только для порядка, но и для всех Магнолиофитов.

### Общие сведения об объеме порядка и карпологических признаках его групп

Порядок *Caryophyllales*, согласно The Angiosperm phylogeny group (2009), является частью Двудольных («core Eudicots») и содержит, по меньшей мере, 12000 видов, распространенных по всему миру (Schäferhoff et al., 2009). Результаты молекулярно-филогенетических исследований показывают, что порядок делится на две большие клады. Первая клада, называемая центральными Кариофиллидами («core Caryophyllales», «Caryophyllids»), включает семейства, которые были отнесены к порядку в его прежнем (традиционном) объеме на основании данных морфологии, эмбриологии, строения осевых органов, биохимии и карпологии (*Caryophyllaceae*, *Amaranthaceae* s.str., *Chenopodiaceae*, *Cactaceae*, *Nyctaginaceae* и т.д.). Вторая клада носит название Полигониды («non-core Caryophyllales», «Polygonids») и содержит *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*, *Droseraceae* и несколько мелких семейств. В Кариофиллидах известно около 30 семейств, и семейственный статус не менее трети из них подтвержден только в последнее время на основании данных молекулярной филогении (см., например, Cuénoud et al., 2002; Brockington et al., 2009). Представители порядка чрезвычайно разнообразны по габитусу (Илл. 44, 45), однако большинство из них приобрело следующие отличительные признаки: (1) присутствие беталаиновых пигментов (Rettig et al., 1992; Clement et al., 1994; Cuénoud et al., 2002; Brockington et al., 2011); (2) аномальное вторичное утолщение осевых органов (Solereider, 1899; Тимонин, 2011); (3) П-тип («p-type») ситовидных элементов (Behnke, Turner, 1971; Mabry, 1977; Behnke, 1993); (4) сходная структура андроцея и общие эволюционные тенденции его трансформаций (Ronse de Craene, 2013); (5) морфология пыльцевых зерен (Nowicke, Skvarla, 1977; Nowicke, 1996); (6) изогнутый (кампилотропный или анатропный) семязачаток (Maheshwari, Pullaiah, 1975); (7) семенная кожура, сформированная экзотестой и эндотегменом, с приоритетным развитием экзотесты (Netolitzky, 1926; Wunderlich, 1967;









Илл. 44. 1 – *Polycnemum arvense* (Amaranthaceae), 2 – *Drymaria cordata* (Caryophyllaceae), 3 – *Claytonia sibirica* (Montiaceae), 4 – *Rivina humilis* (Riviniaceae). Фотографии автора: 1 – Белгород, 2011 г., 2 – Центральный Непал, долина Катманду (как заносное и расселившееся растение), 2012 г., 3 – Великобритания, Баллок (как заносное и расселившееся), 4 – оранжереи Королевского ботанического сада г. Эдинбурга.









Илл. 45. 1 – *Alluaudia procera* (*Didiereaceae*), 2 – *Commicarpus plumbagineus* (*Nyctaginaceae*), 3 – *Mesembryanthemum crystallinum* (*Aizoaceae*), 4 – *Sesuvium portulacastrum* (*Aizoaceae*). Фотографии автора, Израиль (1 – Ботанический сад Эн-Геди, 2 – северо-западная оконечность Мертвого моря, 3 – побережье Средиземного моря в г. Нетания, 4 – Эйв-Бокек, культивируемое растение).



Corner, 1976); (8) хорошо развитый перисперм и потеря эндосперма в зрелом семени (Rosen, 1927; Веселова, 1990), а также сходная анатомия проростков (Hill, de Fraine, 1912).

Число семян в плоде является одним из наиболее важных характеристик в Кариофиллидах. Среди многосемянных плодов особенно часто встречаются коробочки как вскрывающийся тип плода (*Montiaceae*, *Molluginaceae*, *Aizoaceae*, *Stegnospermataceae*, *Portulacaceae*, *Talinaceae*, *Limeaceae*, часть *Lophiocarpaceae*, *Caryophyllaceae* и *Amaranthaceae*). В иных случаях многосемянные плоды не вскрываются, а представляют собой ягоды, возникающие из завязи, плодоложа и окружающих фолиарных структур (*Cactaceae*), или же схизокарпии, разъединяющиеся на односемянные (*Gisekiaceae*, *Limeaceae*) или многосемянные мерикарпии (*Caryophyllaceae*: род *Wilhelmsia*). Односемянные плоды характерны для *Simmondsiaceae*, *Rhabdodendraceae*, *Asteropeiaceae*, *Physenaceae*, *Chenopodiaceae*, *Microteaceae*, *Nyctaginaceae*, *Petiveriaceae*, *Rivinaceae*, *Seguieriaceae*, *Anacampserotaceae*, *Sarcobataceae*, *Basellaceae*, *Achatocarpaceae*, *Agdestiaceae*, *Didiereaceae*, почти всех *Amaranthaceae* s.str., а также для части *Caryophyllaceae* и *Lophiocarpaceae* (*Lophiocarpus*). Они, как правило, сухие и невскрывающиеся. Полностью или частично (в своей верхней части) сочные плоды встречаются только в *Achatocarpaceae*, некоторых *Rivinaceae*, *Chenopodiaceae* (особенно в трибе *Salsoleae*) и *Amaranthaceae* (*Bosea*, *Deeringia*). Плоды нередко опадают вместе с антокарпием (например, с брактеей или остающимся околоцветником), который может развивать крыловидные или бугорчатые выросты, способствующие телехорной диссеминации (анемохории или эпизоохории). Эти фолиарные структуры иногда окрашены и содержат водоносную ткань (*Chenopodiaceae*: часть видов *Blitum*, *Enchylaena*; *Basellaceae*: род *Basella*), имитируя мясистый перикарпий (Moquin-Tandon, 1849; Volkens, 1893). Присутствие охватывающих плод структур в сочетании с недостаточными наблюдениями до сих пор приводят к ошибкам в описании морфологии плодов. В двух случаях такие кажущиеся простыми проблемы решены только в последние десятилетия. Плод *Ullucus* (*Basellaceae*) длительное время считали сочным (Bentham, Hooker, 1880; Volkens, 1893), хотя в действительности он сухой (Rousi et al., 1988). Для многих *Salsoloideae* (*Chenopodiaceae*) термин «полуягода» («semibasca») является наиболее подходящим вследствие мясистости плода в его верхней половине (Sukhorukov, 2008 b). В то же время вопрос правильного названия диаспор *Sarcobatus* (*Sarcobataceae*) с крыловидными выростами все еще не решен окончательно: их называют то настоящим плодом (Lindley, 1845), то плодом, заключенным в чашечковидный околоцветник (Seubert, 1844; Baillon, 1887; Nelson, 1909), то «перриантом» в кавычках (Hils et al., 2003).

Детальная анатомия перикарпия и семенной кожуры в односемянных плодах до сих пор исследована чрезвычайно плохо. Это справедливо не только для небольших групп центральных Кариофиллид, по которым фактически нет никаких данных, но также и для крупных семейств: *Amaranthaceae* или *Nyctaginaceae*. Представители *Caryophyllaceae*, напротив, привлекли наибольшее внимание в отношении исследования возможных эволюционных направлений типов плодов. В особенности это касалось возникновения односемянных типов как одной из наиболее интересных проблем. Обсуждение этого вопроса началось еще более 100 лет назад (Vierhapper, 1907: p. 96) и неожиданно привело к абсолютно противоположным заключениям. На основе эмбриологических результатов, которые получили широкое признание (Rohweder, 1970; Девятов, Ермилова, 2002; Девятов и др., 2003), считалось, что признаки строения плода и семени претерпевали упрощение (Табл. 15). Другой эволюционный тренд, напротив, мог быть связан с усложнением строения перикарпия и спермодермы, что впервые высказано еще Eckardt (1955) и поддержано Friedrich (1956). В настоящее время невскрывающиеся или неправильно вскрывающиеся плоды в *Caryophyllaceae* рассматривают как анцестральное состояние признака в базальных кладах *Corrigioleae* (*Corrigiolaceae*) и *Paronychieae* (*Caryophyllaceae* s.str.) с дальнейшей радиацией в сторону образования многосемянных плодов, свойственных большинству *Caryophyllaceae* (клада *Plurcaryophyllaceae*: см. Greenberg, Donoghue, 2011).



Таблица 15. Традиционный взгляд на эволюционные направления в изменении структуры плода и семени в *Caryophyllaceae* (Девятков, Ермилова, 2002)

Инициальные признаки	Возможные промежуточные состояния	Финальные признаки
Околоцветник (чашечка) без гипантия, плод — коробочка; гинецей синкарпный (с септами между локулами; перикарпий с выраженными топографическими зонами; семязачатки многочисленные; теста семенной кожуры скульптурированная	Лизис септ; гинецей лизикарпный (с одной центральной колонкой, на которой размещены многочисленные семязачатки)	Имеется гипантий; абортирование колонки; гинецей псевдомономерный; плод сухой, односемянный, невскрывающийся; перикарпий редуцированный до 1–2 недифференцированных на зоны паренхимных слоев клеток; семязачаток один с базальной плацентацией вследствие редукции центральной колонки; теста семенной кожуры без заметной ультраскульптуры

### Карпологическая структура представителей центральных Кариофиллид

Базальные линии ('Earlier Diverging clades')

Представители самых глубоких узлов Кариофиллид — монотипные семейства *Rhabdodendraceae*, *Simmondsiaceae*, *Physenaceae* и *Asteropeiaceae*, распространенные в субтропических и тропических областях Земли, явственно демонстрируют нехарактерный для всего порядка набор карпологических признаков: всегда четкое деление перикарпия на несколько топографических зон, его массивность и необычность строения семенной кожуры, которая также состоит из многих одинаковых слоев, т.е. нет дифференциации на толстую экзотесту и тонкий эндотегмен.

#### *Rhabdodendraceae*

Это монотипное семейство с несколькими видами, встречающимися в Центральной Америке. Его современное систематическое положение внутри Кариофиллид было неожиданно предсказано еще несколько десятилетий назад после глубоких анатомических и палинологических исследований (Prance, 1968). Молекулярно-филогенетические исследования располагают род как сестринскую группу по отношению к остальным центральным Кариофиллидам (Cuénoud et al., 2002; Brockington et al., 2009, 2011). Тем не менее, все без исключения данные, касающиеся морфолого-анатомических особенностей *Rhabdodendron* (Prance, 1968; 1972; Puff, Weber, 1976; Behnke, 1977; Wolter-Filho et al., 1989), свидетельствуют о том, что род резко отличается от остальных *Caryophyllales*. Это также касается структуры плода. Стилодий у видов рода всегда оказывается расположенным в латеральной позиции (явление анакростилии) и, таким образом, ось плода смещена в горизонтальную плоскость. Перикарпий состоит из трех топографических зон, типичных для костянок (Бобров и др., 2009), а именно, экзокарпий с утолщенными клеточными стенками; мезокарпий с тангентально вытянутыми клетками паренхимы и очень твердая косточка (эндокарпий), сложенная каменистыми, заполненными танинами клетками. По сравнению с другим родом — *Simmondsia* (*Simmondsiaceae*) — в паренхиме мезокарпия нет включений механических элементов. Семенная кожура коричневая и очень тонкая, из 3–4 слоев, при этом все слои примерно равные, включая наружный слой клеток, а оболочки всех клеток имеют лестничные утолщения. Несмотря на то, что такие утолщения очень свойственны семенной коже многих Кариофиллид, они встречаются, как правило, исключительно в самых внутренних слоях — тегмене. Семя находится в горизонтальном положении, но в действительности оно вертикальное вследствие смещения оси плода. Зародыш занимает всю полость семени; питательной ткани нет.

### *Simmondsiaceae*

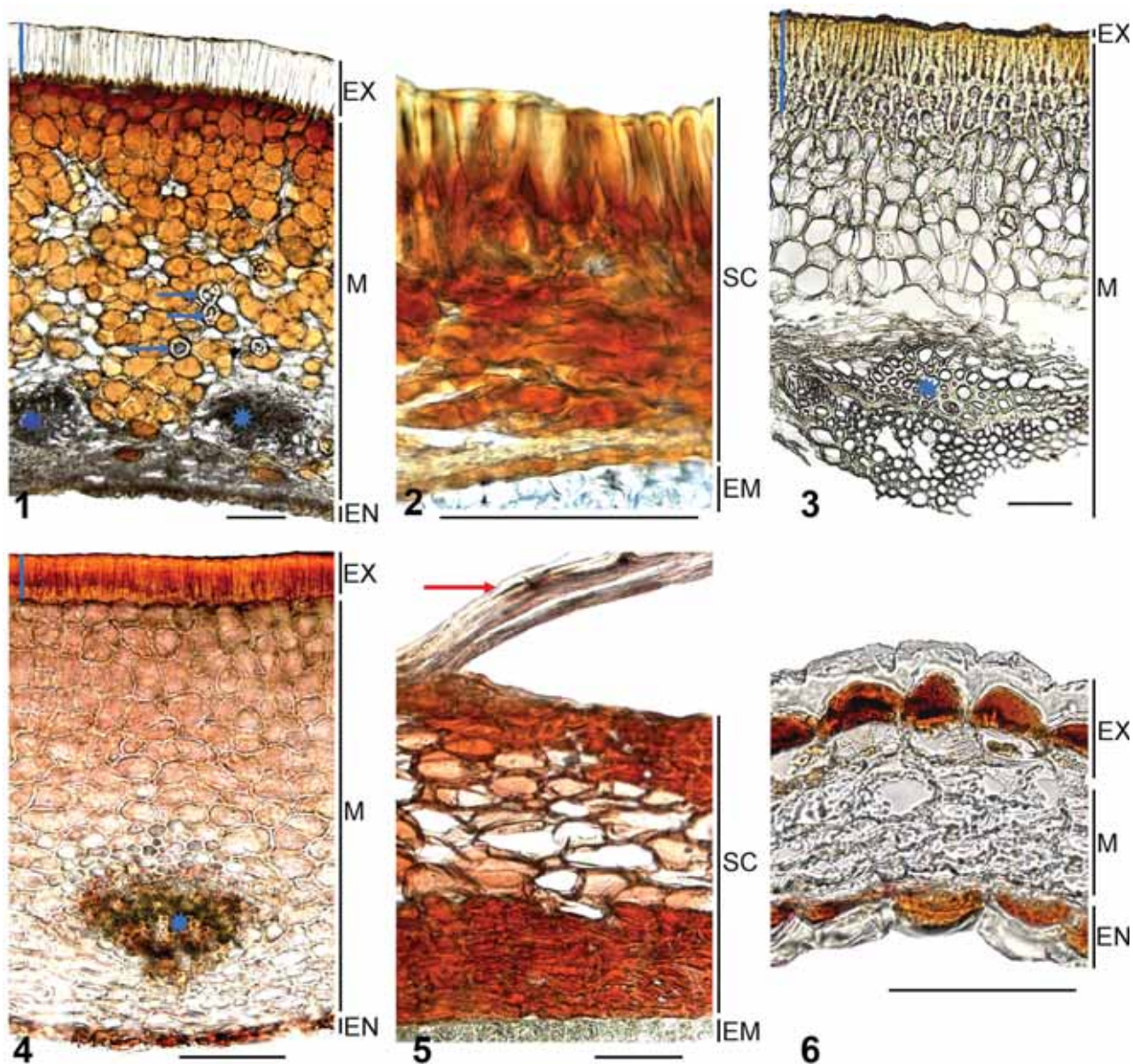
Это семейство состоит из монотипного рода с видом *Simmondsia chinensis*, имеющим узкий ареал в пустыне Сонора (Köhler, 2003). Первоначально вид описан как китайский представитель рода *Vixus* (Link, 1822). Систематическое положение семейства было до недавнего времени неопределенным (например, Müller, 1869; Reveal, 1992; Fay et al., 1997; Meimberg et al., 2000), но многие признаки *Simmondsiaceae* не соответствуют представителям *Vixaceae* или *Euphorbiaceae*, с которыми сближали симмондсиевые (Wunderlich, 1967; Меликян, 1968; Schmid, 1978; Behnke, 1982; Thakur, Patil, 2011). В настоящее время *Simmondsiaceae* перенесли в одну из самых глубоких клад молекулярно-филогенетического дерева центральных Кариофиллид (Cuénoud et al., 2002; Brockington et al., 2009). Анатомия осевых органов *Simmondsia chinensis* сходна с таковой у других базальных представителей центральных Кариофиллид и считается примитивной среди Двудольных (Carlquist, 2002).

Анатомия покровов плода и семени очень необычна. Во-первых, у *Simmondsia* плод характеризуется непостоянным (1–3) числом семян. Несмотря на то, что он традиционно считается односемянным (Петрова, 1991; Бобров и др., 2009) или только с одним дополнительным рудиментарным семязачатком (Wiger, 1935), настоящее исследование показало факультативное наличие 2 или даже 3 нормально развитых семян в плодах, взятых из питомника в окрестностях г. Беер-Шевы (Израиль). Эпидерма перикарпия состоит из одного слоя радиально вытянутых склереид (Илл. 46.1). Сферические клетки расположенной глубже паренхимы (толщиной 0.7–1.3 мм), большинство из которых пропитано танинами, образуют, по меньшей мере, 15 хаотических слоев. В нижней части этой зоны к паренхиме примешиваются брахисклереиды. Следующая зона (небольшой толщины) состоит из нескольких слоев смятых, тангентально вытянутых и неимпрегнированных танинами клеток с тонкими стенками. Внутренняя эпидерма перикарпия содержит сферические таниноносные клетки. Оба интегумента семени представлены примерно 20 слоями (Wunderlich, 1967), и их клетки заполнены танинами. Самый внешний слой спермодермы имеет рассеянные, короткие многоклеточные волоски. Собственные исследования подтверждают данные по изученной ранее структуре спермодермы (Wunderlich, 1967; Schmid, 1978; Меликян, 1968; Петрова, 1991) с некоторыми дополнениями: (1) с абаксиальной стороны семени число слоев спермодермы увеличивается и (2) ее внешний слой может состоять как из радиально вытянутых, так и сферических на поперечных срезах мелких (8–12 мкм) клеток. Особенности семенной кожуры выражаются как в ее существенной толщине (от 200 мкм), так и в наличии нескольких топографических зон (тяжи склеренхимы; рыхло расположенные слои мезотесты и внутренняя эпидерма: Илл. 46.2). Полость семени полностью заполнена прямым зародышем, расположенным вертикально по отношению к плоскости семени и соответственно плода, без питательной ткани. Толстые и диверсифицированные покровы плода и семени, присутствие танинов во многих органах (Schmid, 1978) и наличие большого количества жидкого воска в семенах (Gentry, 1958), отличают *Simmondsia* от подавляющего большинства представителей центральных Кариофиллид. Род нередко культивируется в сухих субтропиках из-за присутствия в семенах жидкого воска, имеющего огромный спрос в парфюмерной промышленности («масло жожоба»).

### *Physenaceae* u *Asteropeiaceae*

Оба монотипных мадагаскарских семейства с односемянными плодами только недавно включили в состав *Caryophyllales* (Morton et al., 1997). Комбинированный анализ по маркерам *rbcL/matK* показал их положение среди самых глубоких клад Кариофиллид, при этом *Physenaceae* и *Asteropeiaceae* являются сестринскими группами (Cuénoud et al., 2002). Как и у *Simmondsia*, строение древесины обладает более примитивными чертами, чем у остальных Кариофиллид (Carlquist, 2006). То же самое можно сказать в отношении строения перикар-





Илл. 46. Анатомия перикарпия и семенной кожуры *Simmondsiaceae*, *Physenaceae* и *Macarthuriaceae*: 1, 3, 4, 6 – поперечные срезы через перикарпий, 2, 5 – поперечные срезы через семенную кожуру. (1, 2) *Simmondsia chinensis*, голубые стрелки обозначают включения брахисклерид, вертикальная линия показывает слой склерид; проводящие элементы перикарпия выделены звездочкой. (3) *Physena madagascariensis*, вертикальные голубые линии показывают слои склерид, сосудистый пучок отмечен звездочкой. (4, 5) *Physena sessiliflora*, вертикальная голубая черта показывает слой склерид, сосудистый пучок отмечен звездочкой, а красная стрелка – волосок. (6) *Macarthuria australis*. Условные обозначения: em – зародыш (embryo), en – эндокарпий (endocarp), ex – экзокарпий (exocarp), m – мезокарпий (mesocarp), sc – семенная кожура (seed coat). Масштаб = 100 мкм.

пия: он очень толстый (0.4–0.6 мм у *Physena madagascariensis*, 0.6–0.8 мм у *Ph. sessiliflora*, и более 1 мм у *Asteropeia*) и состоит из многих слоев, поделенных на две зоны — механической ткани и паренхимы. У обоих исследованных видов *Physena* самый наружный слой (экзокарпий) представлен радиально вытянутыми склереидами с кристатными полостями клеток; глубже расположены 20 и более слоев склеренхимы (Илл. 46-3, 4). Перикарпий *Asteropeia densiflora* характеризуется несколькими равными по мощности слоями механической ткани, с танинодержащими клетками. У *A. multiflora* экзокарпий радиально вытянут, а несколько лежащих глубже слоев также состоят из склерифицированных, но округлых на поперечных



срезах клеток. Под слоями механической ткани расположена мощная зона паренхимы, в которой имеются включения проводящих элементов.

В центре плода *A. multiflora* имеется колонка с несколькими семязачатками. Тем не менее, все виды обоих семейств характеризуются односемянными плодами, с абортацией остальных немногочисленных семязачатков (Takhtajan, 2009). Семенная кожура очень толстая (от 350 мкм) и состоит из многих слоев, клетки которых импрегнированы танинами. Строение спермодермы у всех видов очень схоже с таковым у *Simmondsia chinensis*, но в мезотестальных слоях *Physena madagascariensis* отмечены хорошо выраженные воздухоносные полости, а клетки экзотесты *P. sessiliflora* имеют волосовидные выросты (Илл. 46.5). Спермодерма видов *Asteropeia* намного тоньше и имеет 2–5 неравных по мощности слоев, клетки которых также заполнены танинами. Зародыш семени прямой, с изогнутыми складчатыми семядолями; питательная ткань (эндосперм?) в процессе развития семени почти полностью расходуется.

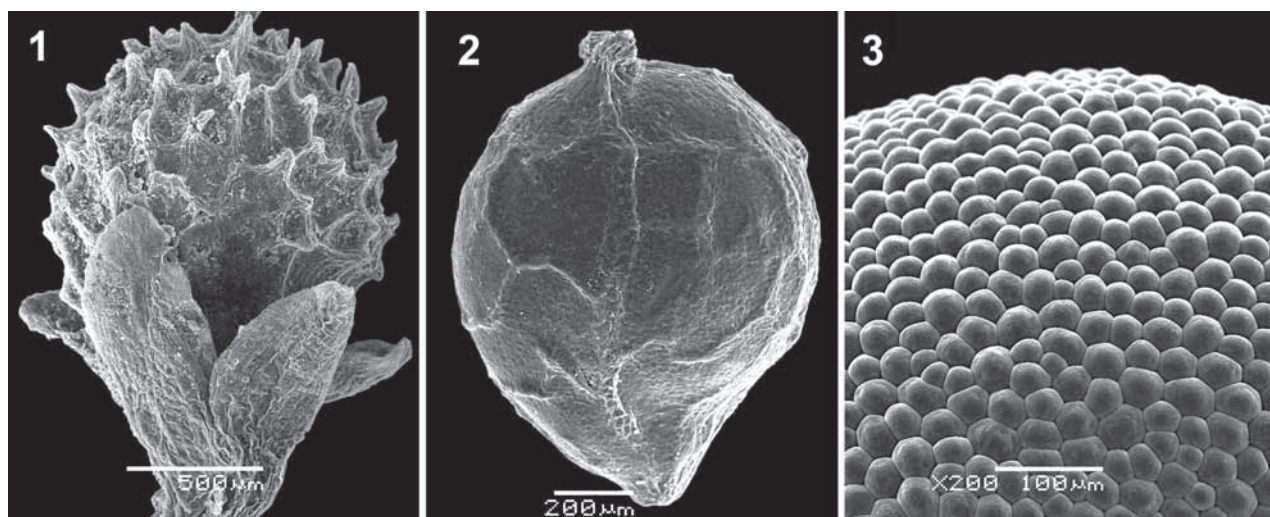
### Род *Macarthuria*

*Macarthuria* — эндемичный австралийский род, содержащий около 10 травянистых или полукустарниковых видов. Систематическое положение рода среди Кариофиллид было неясным (см. Lepschi, 1996). Большинство авторов считало род частью *Molluginaceae* (например, Behnke et al., 1983), с некоторыми отклонениями от общей характеристики семейства, в том числе присутствием фуникулярного ариллуса (Endress, Bittrich, 1993). В настоящее время род включают в одну из базальных линий центральных Кариофиллид, сестринскую по отношению к ‘Globular inclusion clade’ (Brockington, 2009; Christin et al., 2011; Brockington et al., 2009; 2013). Статус *Macarthuria* в ранге собственного семейства *Macarthuraceae*, основанного на данных молекулярной филогении, будет предложен в специальной работе (Sukhorukov et al., submitted). Перикарпий видов рода (Илл. 46.6) также имеет упрощенное строение: между толстостенной внешней и внутренней эпидермами расположена 2–4-слойная паренхима. Оболочки клеток экзокарпия особенно утолщены у *M. australis* (12–20 мкм), а содержимое клеток заполнено танинами. Семена у изученных таксонов черные, с гладкой тестой, с толстой 1-слойной экзотестой (30–50 мкм) и едва заметным 1–2-слойным тегменом.

### *Microteaceae*

Это небольшое семейство описано совсем недавно (Schäferhoff et al., 2009) и включает только один род с несколькими видами, распространенными в тропической части Америки. Плоды всех таксонов мелкие (1–3 мм), невскрывающиеся и односемянные. Некоторые виды содержат на поверхности перикарпия остробугорчатые или шиповидные выросты, что побудило выделить из состава *Microtea* новый род *Ancistrocarpus* (Kunth, 1817), с одним видом *A. maupurensis*, у которого такие выросты особенно длинные. Несмотря на то, что детальной молекулярной филогении семейства еще не существует, наличие или отсутствие выростов (Илл. 47.1, 2) представляется строго видоспецифичным признаком. Изученные таксоны имеют в целом одинаковые карпологические черты: (1) паренхимный перикарпий, (2) толстую тесту семенной кожуры и (3) тонкий тегмен с лестничными утолщениями клеточных стенок. Зародыш в вертикальном положении, изогнутый или (у *M. maupurensis*) почти прямой.

В зависимости от положения *Microteaceae* или *Macarthuraceae* на филогенетических деревьях (каждое из семейств может рассматриваться как сестринская группа к кладам AAC+CC и Globular Inclusion clade: Brockington et al., 2009; Sukhorukov et al., submitted), они являются первыми типичными представителями Кариофиллид в отношении карпологических признаков: (1) плоды и семена малого размера (1.5–5 мм), (2) семенная кожура состоит из мощной (30–50 мкм) 1-слойной (экзо)тесты и едва заметного 1–2-слойного тегмена, (3) перисперм семени занимает центральное положение, а изогнутый зародыш — периферическое.



Илл. 47. 1 – *Microtea debilis*, плод, заключенный в околоцветник, 2 – *Microtea portoricensis*, плод, 3 – *Telephium imperati*, ультраскульптура поверхности семени. Масштаб: 500 мкм (1), 200 мкм (2), 100 мкм (3).

#### Клада AAC + CC

Эта крупная кладка (*Achatocarpaceae* — *Amaranthaceae* — *Chenopodiaceae* + *Caryophyllaceae* — *Corrigiolaceae*) выделена как самостоятельная в самое последнее время (Sukhorukov et al., submitted) как сестринская по отношению к другой крупной кладке — «глобулярной» ('Globular Inclusion clade').

#### Клада *Caryophyllaceae* — *Corrigiolaceae*

Клада *Caryophyllaceae* — *Corrigiolaceae* (incl. *Illecebraceae*) включает примерно 2200 видов, распространенных по всей Земле (Bittrich, 1993), и является одной из базальных, но в высшей степени диверсифицированных линий среди Кариофиллид (Cuénoud & al., 2002), хотя и с архаичными чертами в строении осевых органов (Carlquist, 1995). Бывшая классификация Гвоздичных на три подсемейства, основанная на репродуктивных признаках, сейчас представляется устаревшей (Smitsen et al., 2002; Fior et al., 2006). Согласно самым последним исследованиям (Greenberg, Donoghue, 2011), таксоны с невскрывающимися или неправильно вскрывающимися односемянными плодами (*Corrigioleae* = *Corrigiolaceae*, *Paronychieae* и отчасти *Polycarpaceae*), входят в состав базальных клад, а появление многосемянных коробочек из односемянных плодов — обычный тренд во многих *Pluricaryophyllaceae*. С другой стороны, во всех кладах *Caryophyllaceae* s.str. существует тенденция к редукции числа семян, когда из многих семязачатков в плоде только один развивается в семя (см., например, Rohweder, 1970; Schiman-Czeika, 1987), но эта черта прослеживается исключительно редко в терминальных группах *Caryophyllaceae* (*Caryophylleae*: *Acanthophyllum*, *Scleranthopsis*, некоторые *Saponaria* и *Sileneae*: *Silene ampullata*). В действительности, число семян в плоде, например, в *Saponaria osymoides* может составлять от 1 до 4 (Шулц, 1989). Гипотеза об анцестральном типе односемянных плодов противоречит данным эмбриологии, которые свидетельствуют в пользу формирования односемянных плодов из многосемянных (Девятов, Ермилова, 2002; Shamrov, 2012), с редукцией центральной колонки плода, перегородок синкарпного гинецея и числа семян. Следует отметить, что колонка и (нередко) септы присутствуют только в терминальных кладах семейства (*Caryophylleae* и *Sileneae*). Возникновение как септ, так и колонки до сих пор не ясно, однако существуют данные о том, что появление септ и их срастание с колонкой — постгенитальные явления (Rohweder, 1965). Таким образом, парадигма относительно перехода синкарпии в лизикарпию может быть реинтерпретирована в отношении многих таксонов

семейства, а происхождение колонки может быть связано с удлинением фуникулусов и их частичным срастанием в колонку, которая обычно не доходит до верхушки плода. Несмотря на то, что вопрос формирования колонки и септ нуждается в серьезном изучении, есть смысл привести новые и необсуждавшиеся ранее в литературе данные о разнообразии строения перикарпия и семени в *Caryophyllaceae*, основанные, во многом, на собственных исследованиях.

Самая глубокая клада в семействе — *Corrigoleae* (иногда выделяемая в состав собственного семейства *Corrigiolaceae* Dumort.), состоящая из двух родов — *Corrigiola* и *Telephium* (Harbaugh et al., 2010; Greenberg, Donoghue, 2011). Эти представители по некоторым признакам (филлотаксису, ушковидным прилистникам, необычно толстому перикарпию) считались изолированными от остальных *Caryophyllaceae*, что побудило некоторых авторов описать собственные монотипные семейства или сблизить оба рода с *Molluginaceae* (см. более подробную информацию в Gilbert, 1987). В *Corrigiola* и *Telephium* плод имеет три более или менее выраженных ребра, что также несвойственно представителям *Caryophyllaceae* s.str. *Corrigiola andina* и *C. africana* характеризуются почти сферическими плодами с небольшими выступающими гранями на их верхушке, однако в целом для рода *Corrigiola*, насчитывающего не менее полутора десятков видов по всему миру, такая гранистость плодов очень характерна (Иконников, 1995). Другая особенность обоих родов состоит в практически полной склерификации толстого перикарпия, состоящего из многих (7–10) слоев клеток. Исключение составляет *Telephium imperati* с 2(3) склерифицированными внешними слоями перикарпия. Слои (в числе 1–3, реже — 5) с нелигнифицированными клетками замещают склеренхиму глубже; в зрелых плодах эта зона не всегда выражена вследствие ее облитерации. *Corrigiola* и *Telephium* отличаются друг от друга типом плода: у первого рода плоды невскрывающиеся и односемянные, а *Telephium* формирует многосемянную коробочку. Таким образом, каждый род базальной клады *Corrigoleae* характеризуется своим типом плода, и образование многосемянных коробочек (без септ и колонки) наблюдается уже в самом глубоком узле клады CC, а не только начиная с трибы *Paronychieae*, как считалось ранее (Greenberg, Donoghue, 2011). Примечательно, что при прорастании семян ореховидный плод *Corrigiola* сохраняет локулицидное («реберное») вскрывание перикарпия (Rohweder, 1970).

Перикарпий представителей *Caryophyllaceae* s.str. менее многослойный (обычно до 7 слоев), а склерификация затрагивает только эпидермальный слой или, реже, 2–3 субэпидермальных ряда клеток (как у *T. imperati*). Более тонкий перикарпий с такой топографией (склеренхима снаружи, паренхима — внутри) имеется в плодах *Sileneae* (Rohweder, Urmi, 1978), *Sperguleae*, в роде *Ortega* (*Polycarpaeae*), *Schiedea* (*Scleranthaeae*), а также в односемянных плодах *Minuartia hamata* (*Sagineae*), *Acanthophyllum* (*Caryophylleae*), *Cometes* (последний род пока не вовлечен в молекулярно-филогенетический анализ, поэтому его положение на деревьях неясно) и до сих пор малоизученный, но морфологически хорошо обособленный монотипный род *Scleranthopsis*, схожий с видами *Acanthophyllum* (Rechinger, 1967). Второй случай зональной дифференциации перикарпия заключается в склерификации клеточных оболочек его внутренних слоев, что особенно заметно на срезах, сделанных в верхней части плодов (*Scleranthaeae*: *Scleranthus*). Склерификация клеточных оболочек полностью отсутствует у большинства представителей с односемянными плодами (*Herniaria*, *Anychia*, *Gymnocarpus*, *Pteranthus*, некоторых *Paronychia*, см. также Rohweder, Urmi, 1971), или же самый внутренний слой (из 2 или 3 слоев клеток перикарпия) представлен клетками с толстыми антиклинальными и внутренней периклиальной стенками (U-образные клетки), без мелкодисперсного кристаллического содержимого (*Herniaria* sp. div.). Из всех представителей трибы *Paronychieae*, которая относится к базальной группе *Caryophyllaceae* s.str., типовой род *Paronychia*, видимо, полифилетичен (Greenberg, Donoghue, 2011) и неоднороден по некоторым признакам морфологии плода и семени (Ocaña et al., 1997). Большинство видов, согласно нашим новейшим исследованиям, включая типовой вид *P. argentea*, имеет 1–2-слойный



перикарпий, однако *P. kurdica*, *P. capitata* и *P. chlorothyrsa* характеризуются паренхимной верхней и нижней эпидермой, но склерифицированным средним слоем (мезокарпием), содержащим призматические кристаллы (Сухоруков и др., 2014, в печати). Из этих двух таксонов только *P. chlorothyrsa* включен в молекулярно-филогенетический анализ (Greenberg, Donoghue, 2011) и вместе с *P. kapela* образует внутри *Paronychieae* кладу, сестринскую по отношению к родам *Herniaria* и *Philippiella*. В перикарпии *Paronychia chionaea* найден U-образный слой клеток с мелким кристаллическим песком, и присутствие таких клеток необычно для всего семейства. Паренхимный перикарпий *Illecebrum verticillatum* состоит из клеток с исчерченными оболочками.

Признаки строения семян в семействе разнообразны морфологически и анатомически. Килеватые семена встречаются редко и найдены, к примеру, у *Telephium imperati* и видов *Herniaria*. В базальной кладе *Corrigioleae* (*Corrigiolaceae*) поверхность семян может быть как гладкой, с одинаковыми по толщине тестой и тегменом (*Corrigiola*), или явственно мамиллярной (Илл. 47.3), с толстой тестой и тонким тегменом (*Telephium*). Первый тип семян с ровными покровами семени характерен для *Paronychieae* и *Scleranthae* (*Scleranthus*), в то время как рельефная (мамиллярная, ячеистая или резко выпуклая) теста спермодермы обычна для представителей триб *Sperguleae*, *Arenarieae*, *Alsineae*, *Caryophylleae* и *Sileneae*, плоды которых чаще всего представляют собой многосемянные коробочки. Тем не менее, у некоторых таксонов с односемянными плодами (*Caryophylleae*: *Acanthophyllum*), возникшими в результате уменьшения числа семян до одного (реверсия в кладе *Caryophyllaceae* — *Corrigiolaceae*), теста чаще всего сохраняет мамиллярную ультраскульптуру. *Stellaria monosperma*, также имеющая односемянный тип плода, характеризуется ровными очертаниями тесты по сравнению с другими (многосемянными) видами рода. Все односемянные виды семейства имеют вертикально расположенный зародыш, и у большинства таксонов он изогнутый. Тем не менее, следует согласиться с мнением Pal (1952), что (почти) прямой зародыш часто встречается в *Caryophyllaceae* (например, *Achyronychia*, *Pteranthus*, *Illecebrum*, *Pollichia*). Третий тип формы зародыша отмечен нами у *Spergula arvensis* — он скручен на полтора оборота.

#### Клада AAC (*Achatocarpaceae* – *Amaranthaceae* – *Chenopodiaceae*)

##### *Achatocarpaceae*

Это семейство содержит два американских рода — *Achatocarpus* (около 15 видов) и монотипный род *Phaulothamnus*. Это двудомные кустарники с цельнокрайними листьями и мелкими пазушными цветками. Плоды — беловатые ягоды небольшого размера, при сушке чернеющие. Первоначально оба рода рассматривались в составе *Phytolaccaceae*, но с неясным таксономическим статусом внутри семейства (Walter, 1906; 1909). Тем не менее, особое строение древесины (Carlquist, 2000) и отсутствие вторичного утолщения осевых органов (Solereder, 1899) свидетельствуют в пользу выделения обоих родов в особое семейство *Achatocarpaceae*, предложенное Heimerl (1934). При этом *Achatocarpus* и *Phaulothamnus* демонстрируют сходный габитус, общий план строения цветка и одинаковую скульптуру пыльцевых зерен (Bortenschlager et al., 1972; Skvarla, Nowicke, 1982). То же самое касается и карпологических признаков, впервые изученных в настоящей работе. Перикарпий состоит из 4 топографических зон: (1) внешняя 3–5-слойная эпидерма, (2) многослойная водоносная паренхима, (3) 1–2 слоя U-образных клеток с мелким кристаллическим содержимым, (4) 1-слойная внутренняя эпидерма. Семя имеет мощную тесту и тонкий тегмен (с исчерченными клеточными стенками). Зародыш в вертикальном положении, перисперм хорошо заметный и содержит сложные крахмальные зерна. Такой тип отложения крахмала, по-видимому, более не найден в Кариофиллидах. В дополнение к этому уникальному признаку Ахатокарповые являют-

ся первой линией в кладе ААС, представители которой имеют перикарпий с многослойной внешней эпидермой и U-образные клетки с мелкодисперсным кристаллическим содержимым. Указанный тип эпидермы перикарпия — крайне редкое явление в Кариофиллидах, зафиксированное также в двух родах *Chenopodiaceae-Chenopodioideae*: *Holmbergia* (Kadereit et al., 2010) и *Salsoloideae*: некоторые виды *Anabasis* (Sukhorukov, 2008 b).

#### *Amaranthaceae s.str.*

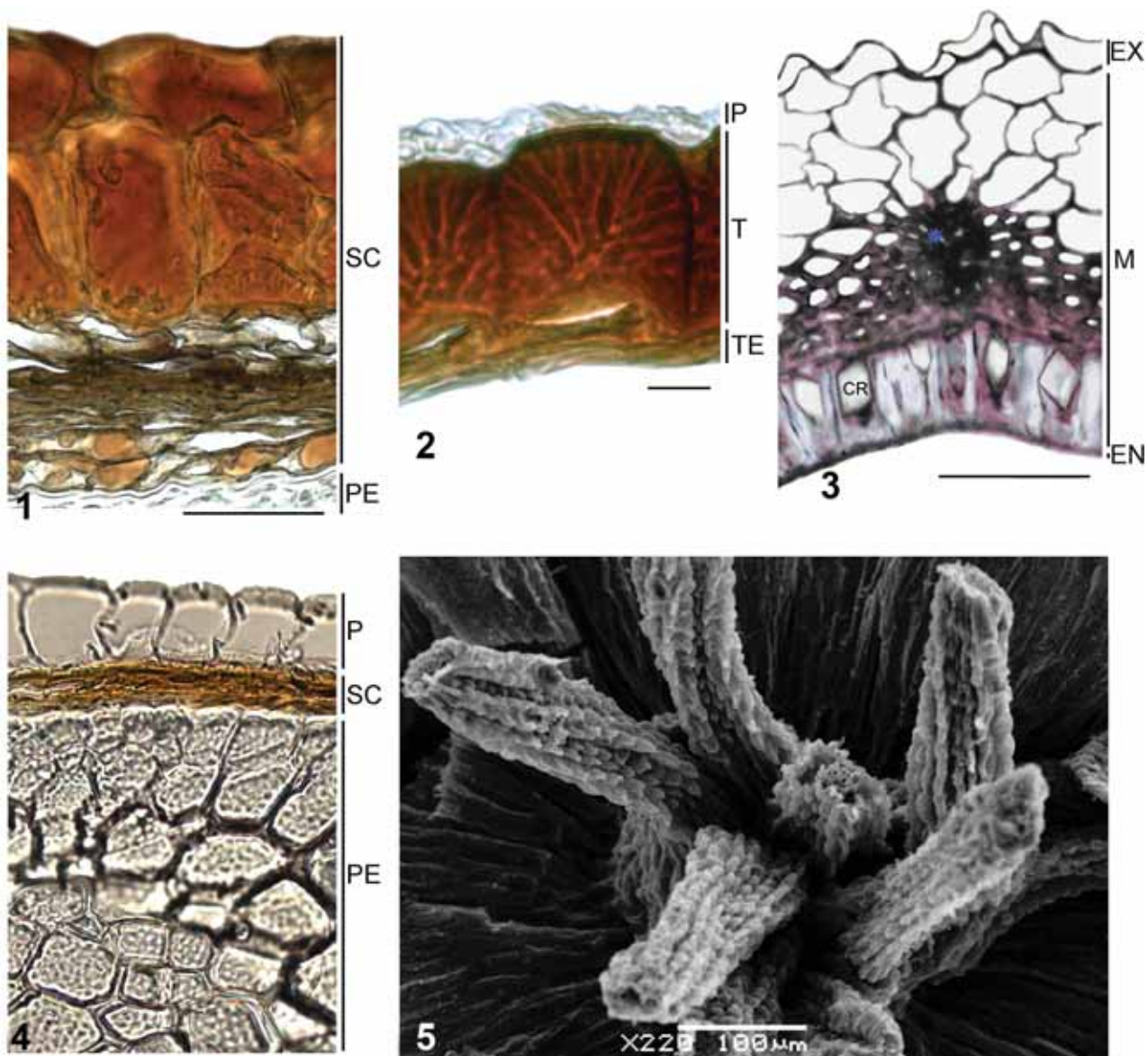
Это одно из наиболее диверсифицированных в таксономическом отношении семейств в порядке *Caryophyllales* (не менее 800 видов), распространенных большей частью в тропических регионах Земли. *Amaranthaceae* является сестринской кладой по отношению к *Chenopodiaceae* (Kadereit et al., 2003) и в силу этого оба семейства нередко рассматриваются в составе *Amaranthaceae s.l.* как приоритетного названия. Тем самым изучение карпологических признаков амарантовых как наиболее близкой группы к маревым представляет наибольший интерес. Почти все виды *Amaranthaceae s.s.tr.* отличаются наличием односемянных плодов с одним исключением — у видов трибы *Celosieae* развиваются большей частью многосемянные вскрывающиеся плоды. Как ни странно, *Amaranthaceae* крайне плохо исследованы в отношении анатомического строения плодов и семян. Costea et al. (2001) исследовали перикарпий нескольких видов рода *Amaranthus* и выявили наличие 4–8-слойного перикарпия, состоящего из клеток с нелигнифицированными оболочками, причем во внутренних слоях (мезокарпии) нередко содержатся крупные воздухоносные полости. В роде *Chamissoa*, который близок к *Amaranthus*, перикарпий содержит между экзокарпием и эндокарпием однослойный лигнифицированный мезокарпий (Oyama et al., 2010). Семена у видов *Amaranthus* обычно темные, с мощной гладкой тестой, но иногда встречаются светло-коричневые семена, причем оба типа могут быть в пределах одного растения (Федорова, 1997).

В настоящей работе карпология семейства изучена более детально. Система *Amaranthaceae* дана согласно результатам Müller et Borsch (2005), которые в целом подтверждаются более поздними исследованиями (Sage et al. 2007; Ogundipe, Chase, 2009).

**Базальные ветви *Amaranthaceae*** (подсемейство *Polyscemoideae*, роды *Bosea* и *Charpentiera*)

**Подсемейство *Polyscemoideae*.** Эта группа, традиционно относимая к *Chenopodiaceae*, лишь недавно включена в *Amaranthaceae* (Kadereit et al., 2003; Sage et al., 2007; Masson, Kadereit, 2013), хотя, справедливости ради, следует указать на то, что *Polyscenum* относили к Амарантовым еще 150 лет назад в известной работе Й.Ф. Шура (Schur, 1866). Сейчас *Polyscemoideae* состоит из 4 небольших родов с различными ареалами: *Nitrophila* в Америке, *Polyscenum* в Евразии и Северной Африке, *Hemichroa* и *Surreya* в Австралии. В настоящей работе изучены *Polyscenum* и *Hemichroa*, и многие признаки (очертания перикарпия, степень его прилегания к семенной кожуре и др.) у этих представителей существенно разнятся. Тем не менее, и *Polyscenum*, и *Hemichroa* имеют тонкий, гомоцеллюлярный перикарпий и черные семена с более или менее мощной тестой, содержащей сталактиты (Илл. 48). У *H. pentandra* очертания семян очень необычны: одна сторона имеет киль, а вторая — со сглаженным (закругленным) краем.

**Род *Bosea*.** — Род содержит три кустарниковых вида с дизъюнктивными и локальными ареалами в Северо-Западных Гималаях (*B. amherstiana*), на Кипре (*B. cypria*) и Канарских островах (*B. yervamora*). Несмотря на существенный разрыв ареала рода, различий в карпологических признаках почти не наблюдается. Плоды представляют собой ягоды красного цвета с многослойным перикарпием, разделенным на следующие зоны: (1) внешняя однослойная эпидерма, (2) мощная водоносная паренхима, (3) U-образные клетки с мелкодисперсным кристаллическим содержимым и (4) внутренняя эпидерма. Несмотря на отсутствие данных по распространению плодов *Bosea* птицами (Meikle, 1985; Townsend, 1993), плоды, вероятно,



Илл. 48. Карпологическое строение представителей *Amaranthaceae* s.str. Поперечные срезы (1-4). 1 – *Boreo yervatora* (семенная кожура), 2 – *Polycnemum arvense* (перикарпий и семенная кожура), 3 – *Pleuropterantha revoilii* (перикарпий), синей звездочкой обозначен сосудистый пучок, 4 – *Achyranthes bidentata* (перикарпий и семенная кожура), 5 – базально расположенные несросшиеся семяножки *Celosia trigyna*. Условные обозначения: cr – кристаллы (crystals), en – эндокарпий (endocarp), ex – экзокарпий (exocarp), m – мезокарпий (mesocarp), p – перикарпий (pericarp), pe – перисперм (perisperm), sc – семенная кожура (seed coat), t – теста (testa), te – термен (tegmen). Масштаб: 100 мкм (1, 3-5), 10 мкм (2).

хорошо приспособлены к эндозоохории вследствие как аттрактивности перикарпия, так и толстой (30–100 мкм) тесты семенной кожуры (Илл. 48). Выраженных сталактитов в наружной оболочке тесты не обнаружено. Зародыш у двух видов изогнутый, но у *B. yervatora* он почти прямой. Карпологические результаты вместе с иными (не молекулярно-генетическими) данными (Bramwell, 1976; Kull, Kühn, 1978) поддерживают принадлежность рода *Boreo* к комплексу *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*, а не к семейству *Anacardiaceae*, что предложено Kunkel (1975), с совершенно иными карпологическими признаками (Плиско, 1996).

Топография перикарпия, выявленная у *Boreo*, в целом характерна для большинства представителей семейства. Чаще всего отличия касаются мощности субэпидермальной паренхимы и очертаний оболочек клеток с кристаллами (если кристаллоносный слой присутствует).



**Род *Charpentiera*.** — Род содержит 8 древовидных видов с локальными ареалами в Полинезии (Sohmer, 1972). В настоящей работе изучено два вида. Их плоды имеют сухой 4–5-слойный (*C. obovata*) или более толстый (6–10 слоев у *C. australis*) перикарпий, но с такой же топографией, как у представителей рода *Bosea*. Семена имеют мощную (50–60 мкм) тесту со сталактитами во внешней периклиальной стенке клеток и сдавленный протопласт. Зародыш часто недоразвит (Sohmer, 1973).

**Клада *Amaranthoids* (*Amaranthus*, *Chamissoa*, *Pleuropterantha*).** — Представители типового рода *Amaranthus* часто имеют неровные очертания перикарпия, с мезокарпием, сложенным неплотно лежащими, радиально вытянутыми паренхимными клетками, образующими 3–8 слоев (Costea et al. 2001). Плоды *Chamissoa altissima* также характеризуются немногослойным перикарпием из 4–5 слоев клеток, но субэпидермальные слои без крупных межклетников. В дополнение к раннему исследованию (Oyama et al., 2010) следует подчеркнуть, что склеренхимный ряд клеток (самый внутренний слой мезокарпия), расположенный над часто малозаметным эндокарпием, состоит из крупных U-образных клеток, заполненных мелкодисперсным кристаллическим содержимым. Мезокарпий *Pleuropterantha revoilii* выделяется наличием клеток, имеющих клетки с равноутолщенными (О-образными) оболочками и ромбическими кристаллами внутри (Илл. 48). Такой тип кристаллов не найден у *Amaranthus* или *Chamissoa*, однако клетки с кристаллическим песком также встречаются во внутреннем слое мезокарпия некоторых изученных видов *Amaranthus* (например, *A. muricatus*, *A. viridis*), что особенно заметно на срезах в верхней части плода. В целом можно констатировать, что все 3 рода имеют сходную структуру перикарпия, отличающуюся только в деталях.

Семена *Amaranthus* и *Chamissoa* столстой тестой, содержащей сталактиты. У *Pleuropterantha* семенная кожура тонкая, из 2–3 равных и тонких слоев, без сталактитов в тесте. У некоторых видов *Amaranthus* имеется явная гетероспермия (Федорова, 1997) с преобладанием одного (темного или светлого) типа семян. Светлые (желто-коричневые) семена не имеют сталактитов в клетках тесты.

**Клада *Achyranthoids* (*Achyranthes*, *Centemopsis*, *Cyphocarpa*, *Mechowia*, *Cyathula*, *Pandiaka*, *Sericocotopsis*, *Sericostachys*, *Pupalia* изучены в настоящей работе).** — Перикарпий по своей структуре соответствует общей топологии *Amaranthaceae*: (1) паренхимный экзокарпий, (2) субэпидермальная паренхима (присутствующая факультативно, если слоев перикарпия более двух), (3) кристаллоносный слой с U-образными клеточными стенками, с мелкодисперсным содержимым или несколькими небольшими призматическими кристаллами и (4) хорошо заметная внутренняя эпидерма. В редких случаях вместо клеток с U-образными стенками имеются клетки с полностью склерифицированными оболочками, а полости включают несколько призматических кристаллов (*Mechowia*). Только у *Achyranthes* найден гомоцеллюлярный перикарпий (Илл. 48). Семенная кожура почти у всех представителей тонкая, коричневатая, но толщина тесты превосходит толщину тегмена примерно в два раза, или же оба слоя спермодермы равные по толщине. Содержимое клеток спермодермы хорошо просматривается. Исключение составляет *Pupalia lappacea* — семена у этого вида красные, а теста значительно толще тегмена.

**Клада *Aervoids* (Исследованы *Aerva* и *Ptilotus*).** — Оба рода в целом соответствуют по карпологическим признакам группе *Achyranthoids* (перикарпий разделен на несколько топографических зон). Семенная кожура у *Aerva* толще, 12–25 мкм, теста со сжатым протопластом и сталактитами.

**Подсемейство *Gomphrenoideae* (Изучены *Gomphrena*, *Blutaparon*, *Froelichia*, *Alternanthera*, *Tidestromia* и *Pseudoplantago*).** — Строение покровов плода и семени также сходно с таковыми у *Achyranthoids*. Перикарпий состоит из 2–3, реже многих (*Froelichia gracilis*) слоев, но кристаллоносный слой представлен клетками с О-образными (равносклерифицированными) оболочками и ромбическими монокристаллами в протопласте, в редких случаях клетки с

мелкодисперсными кристаллами (*Blutaparon*). Клетки с U-образными стенками зафиксированы у *Tidestromia oblongifolia*. Род *Digera*, не включенный пока в молекулярный анализ, также близок к *Gomphrenoideae*. Семенная кожура не отличается от таковой в *Achyranthoids*, но у *Digera* она плотно прилегает к перикарпию.

**Триба *Celosieae*** (*Celosia*, *Hermbstaedtia*, *Deeringia*, *Pleuropetalum*). — Эта группа амарантовых выделяется наличием вскрывающихся плодов, содержащих 2–8 семян (но и в этом случае плаценты прикреплены базально: Илл. 48). Односемянные плоды в редких случаях наблюдались на некоторых экземплярах видов рода *Celosia* (Schinz, 1893). Такая редукция числа семян не является исключением: факультативно односемянные плоды также найдены при анализе образцов *Hermbstaedtia glauca*. По строению перикарпия роды *Celosia*, *Hermbstaedtia* и *Deeringia* близки к *Achyranthoids*. Оба исследованных вида *Deeringia* с резко различными ареалами (азиатский вид *D. amaranthoides* и мадагаскарский эндемик *D. mirabilis*=*Dendroportulaca mirabilis*) по строению покровов плода и семени одинаковы, и перевод малагасийских таксонов из *Dendroportulaca* (*Portulacaceae*) в *Amaranthaceae*–*Celosieae* на основе данных молекулярной филогении (Applequist, Pratt, 2005) поддерживается карпологическими результатами. У *Pleuropetalum pleiogynum* формирование ягодообразных плодов обусловлено обводненной субэпидермальной паренхимой, а самые внутренние 2(3) слоя паренхимы (как часть мезокарпия) имеют неокрашенное содержимое клеток, оболочки которых заметно утолщены. Эндокарпий у всех видов представлен тонкой эпидермой. Семена схожи с семенами *Amaranthus*: теста толстая и содержит сталактиты.

#### Комплекс *Chenopodiaceae*–*Amaranthaceae*: карпологические сходства и различия

Как отмечалось выше, оба семейства образуют одну кладу, и среди всех *Caryophyllales* они обнаруживают наибольшее родство, причем эти связи также явственно проявляются на морфологическом и анатомическом уровнях, в частности, в наличии особого типа ситовидных пластинок (Behnke, 1976). Большое сходство имеется в морфологии пыльцевых зерен (Nowicke, Skvarla, 1979; Borsch, 1998). Оба семейства обнаруживают много общего и в карпологическом отношении. Особое сходство в карпологическом плане существует между *Chenopodioideae* (большинство представителей трибы *Chenopodieae*) и видами рода *Amaranthus* (недифференцированный паренхимный перикарпий; семена с твердой тестой, содержащей сталактиты), а также между *Salsoloideae* и *Achyranthoids*. В двух последних группах оно выражается в топографически дифференцированной структуре перикарпия в верхней части плода (в нижней половине плода перикарпий обычно содержит нелигнифицированные клетки, расположенные в один или несколько рядов). Структура перикарпия в верхней части плода выражается в его дифференциации на ряд анатомо-топографических зон: (1) внешняя эпидерма; (2) субэпидермальная паренхима; (3) клетки с U-образными стенками и кристаллами в протопласте и (4) внутренняя эпидерма. Функция клеток с U-образными стенками и кристаллическим содержимым, найденных в *Salsoloideae* s.l. (*Chenopodiaceae*) и у большинства амарантовых, до сих пор не совсем ясна, однако, как предполагается, они могут защищать зародыш от влияния сильной солнечной радиации, преломляя излучение (Struwig et al., 2011a). Однако по сравнению с *Amaranthaceae* s.str. одиночные призматические кристаллы в U-образных клетках впервые найдены в настоящем исследовании только у вида *Fadenia zygophylloides* (= *Salsola zygophylloides*; *Salsoloideae* s.str.). Несмотря на то, что призматические кристаллы в клетках редко встречаются в вегетативных органах *Amaranthaceae* s.str. (Metcalfе, Chalk, 1950), или кристаллы откладываются в форме песка (Bramwell, 1976), они обычно присутствуют в U- или O-образных клетках перикарпия многих групп семейства. Эта особенность также присуща роду *Pleuropterantha*, который изначально включался в *Chenopodiaceae* (Franchet, 1882 sub *Salsolaceae*), а также загадочному китайскому представителю *Baolia bracteata*, известному только из одного местонахождения близ границ про-

винций Сычуань и Ганьсу (Kung et al., 1978). Присутствие мелких бело пленчатых прилистников и анатомия плода не подтверждают включение рода в трибу *Chenopodieae*, что было предложено ранее (Zhu, 1979). Тем не менее, перенесение *Baolia* в пределы подсемейства *Polycnemoideae* как части семейства *Chenopodiaceae* (Zhu, 1988), которое, в свою очередь, в настоящее время рассматривается в составе *Amaranthaceae* s.str. (Kadereit & al. 2003; Masson, Kadereit, 2013), не поддерживается с карпологических позиций, исходя из двух фактов: резкой ячеистости перикарпия, что обуславливается разрывом тонкой наружной стенки клеток его внешнего слоя, и присутствием монокристаллов в клетках внутренних слоев перикарпия.

Второе различие между *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae* s.str. касается возникновения в первом семействе семян с горизонтально расположенным зародышем, что не отмечено в остальных группах в пределах Кариофиллид. Многие представители *Chenopodiaceae*, включая *Chenopodioideae*, *Salsoloideae*, *Suaedoideae* (Ильин, 1936б; Sukhorukov, Zhang, 2013) характеризуются, кроме того, наличием пространственной гетероспермии в пределах одного индивидуума.

#### Клада 'Globular Inclusion clade'

##### *Sarcobataceae*

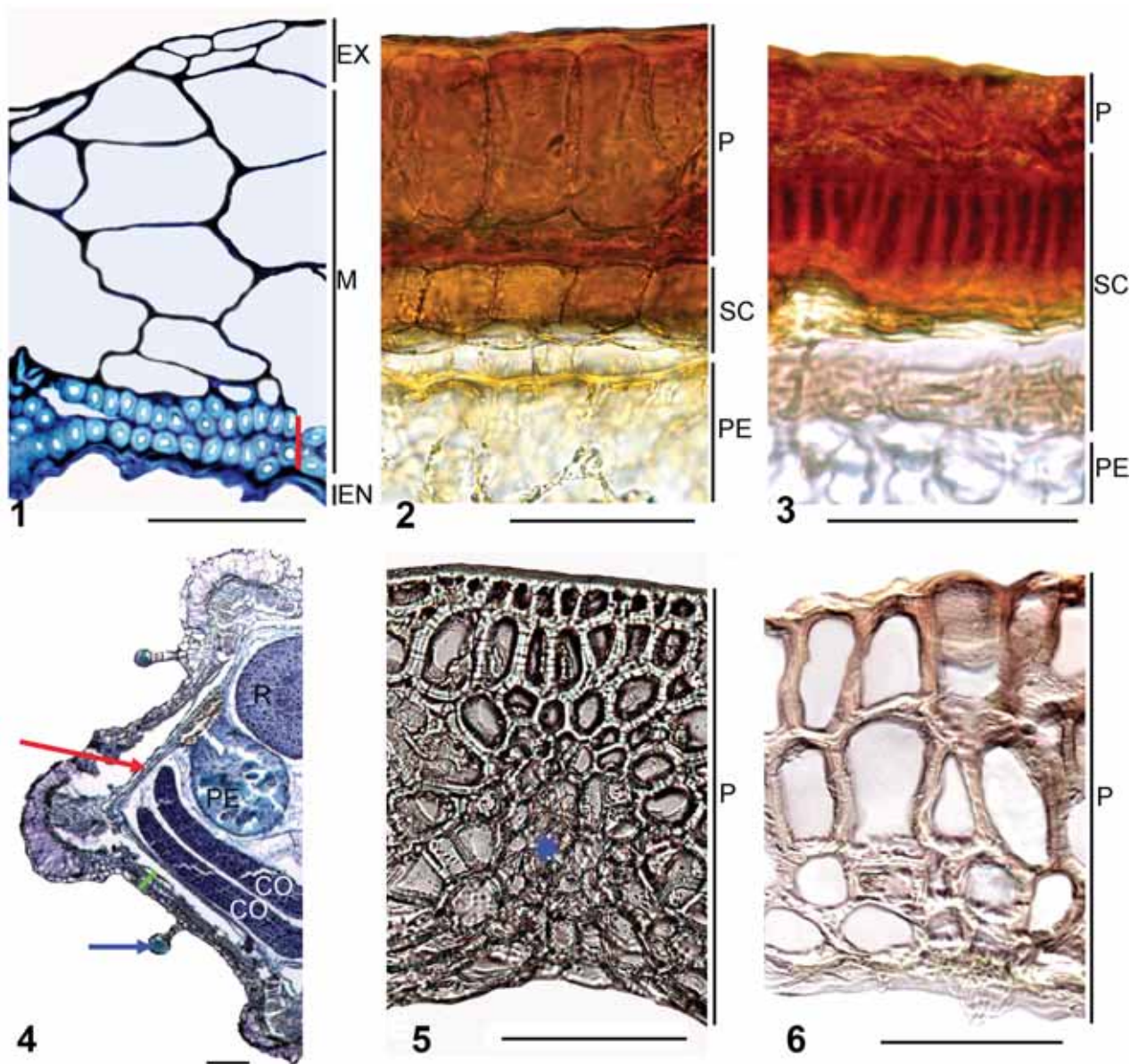
Это монотипное семейство, содержащее два морфологически схожих кустарниковых вида в Северной Америке (Sanderson et al., 1999), описано Behnke (1997) вследствие наличия особого типа ситовидных пластинок. Позже собственный семейственный статус поддержан на основании данных молекулярной филогении (Cuénoud et al., 2002). Тем не менее, некоторые современные авторы (Hils et al., 2003; Фалькович, Ковалев, 2007; Камелин, 2011) все еще включают *Sarcobatus* в состав семейства *Chenopodiaceae*, что предлагали ранее (например, Britton, Brown, 1913; Ulbrich, 1934). *Sarcobatus*, согласно мнению автора (в наст. работе), представляет собой уникальный случай во всех Кариофиллидах, когда перикарпий развивает при плодоношении растений *радиальное* крыло близ середины плода, которое может быть единым или состоять из двух фрагментов. Кроме того, анатомически перикарпий *Sarcobatus* отличается от всех групп *Chenopodiaceae* (Бутник, 1981, 1991; Sukhorukov, 2005, 2007 b, 2008 b; Sukhorukov, Zhang 2013). Исключая крыловидный вырост, который сложен несколькими ровными рядами склерейд с длиной клеток от 1 мм, перикарпий ребристый, уплощенный в нижней половине (до места отхождения крыла) и вследствие ребристости неравный по толщине: 100–125 мкм в ребрах и всего 50–60 мкм между ними. В ребрах имеется хорошо развитая проводящая ткань. Перикарпий дифференцирован на несколько топографических зон (Илл. 49-1): (1) одноклеточную эпидерму с Т-образными, звездчатыми и простыми трихомами; (2) паренхиму, клетки которой содержат друзы; (3) механическую ткань из 1–2 слоев клеток, которые расположены параллельно оси плода; (4) внутреннюю эпидерму (ее клетки нередко содержат короткие цилиндрические выросты). Семенная кожура 2-слойная, прозрачная, из одинаковых тонких уплощенных слоев клеток (или внешний слой в ребрах может содержать крупные вздутые клетки), плотно прилегает к перикарпию, но не срастается с ним. Зародыш вертикальный, спирально скрученный на два оборота. Перисперм визуально не заметен, но при большом увеличении он оказывается представленным в виде двух маргинальных слоев клеток. Вследствие скрученности зародыша и отсутствия перисперма род часто сближался с *Chenopodiaceae-Salsoloideae*.

Несмотря на то, что *Sarcobataceae* принадлежит к так называемой «рафидной» кладе ('raphide clade' sensu Brockington et al., 2009; 2013), в перикарпии найдены кристаллы солей только в форме друз.

##### *Nyctaginaceae*

Это семейство состоит большей частью из североамериканских представителей (около 400 видов), с немногочисленными видами в Африке, Азии и Австралии (Meikle, 1979; Miller,





Илл. 49. Карпологическое строение представителей Globular Inclusion clade: 1 – *Sarcobataceae*, 2–4 – *Nyctaginaceae*, 5 – *Basellaceae*, 6 – *Didiereaceae*. 1 – перикарпий *Sarcobatus baileyi* (волоски на поверхности перикарпия не показаны), красная вертикальная линия обозначает механическую ткань, 2 – перикарпий и семенная кожура *Colignonia scandens*, 3 – *Cryptocarpus pyriformis*, то же; 4 – *Boerhavia diffusa*, половинка плода с антокарпием. Голубая стрелка указывает на железистый волосок; красная – на перикарпий и семенную кожуру, зеленая линия показывает строение антокарпия в межреберных участках, 5 – перикарпий *Tourneria hookeriana* (звездочкой отмечен проводящий пучок), 6 – перикарпий *Calyptrotheca taitensis*.

Условные обозначения: со – семядоля (cotyledon), ен – эндокарпий (endocarp), ех – экзокарпий, (exocarp) м – мезокарпий (mesocarp), р – перикарпий (pericarp), ре – перисперм (perisperm), r – зародышевый корешок (radicula), sc – семенная кожура (seed coat). Масштаб: 100 мкм (1, 4–6), 50 мкм (2–3).

1996). Наиболее характерный признак *Nyctaginaceae* — наличие непадающей нижней части околоцветника, которая, как правило, разрастается и полностью охватывает плод. Такая обертка, или антокарпий, обычно содержит включения в виде особых слизевых вместилищ (Grubert, 1982; Le Duc, 1994; Mahrt, Spellenberg, 1994). В противоположность антокарпию, строение которого имеет существенное значение для целей систематики (Standley, 1911; Heimerl, 1934; Vogle, 1974; Struwig et al., 2011 b), покровы плода и семени представляются менее диверсифицированными. Этот вывод сделан нами на основе изучения 54 видов семейства, относящихся к разным трибам в их современном понимании (Douglas, Spellenberg, 2010).

Перикарпий сухой, ровный, в редких случаях ребристый (*Guapira graciliflora*), без папилл, иногда содержит звездчатые волоски (представители трибы *Leucastereae*), 1–2(3)-слойный, реже — многослойный, но недифференцированный на топографические зоны, плотно прилегает к семенной кожуре. Согласно данным эмбриологии, тонкий однослойный перикарпий в *Nyctaginaceae* является следствием облитерации всех внутренних слоев стенки завязи (Kajale, 1938; da Rosa, al., 2002). Тем не менее, некоторые роды характеризуются зрелым перикарпием, состоящим из нескольких или многих слоев прозрачных или коричневатых клеток вследствие отложений танинов в протопласте и(или) клеточной оболочке. Мощным, 5–12-слойным паренхимным перикарпием в зрелых плодах отличаются роды *Bougainvillea* (триба *Bougainvilleae*) и *Andradea* (*Leucastereae*). Такой же многослойный перикарпий формируется у бессемянных плодов *Bougainvillea glabra*, которая широко культивируется вне естественного ареала (например, в Гималаях или Средиземноморье). У *Andradea* в перикарпии отмечены проводящие пучки. Такая проводящая ткань не обнаружена в остальных изученных родах семейства. У представителей трибы *Boldoeae* перикарпий резко неровный, состоит из меньшего (2–6) числа слоев мертвых, заполненных танинами клеток со включениями идиобластов с рафидами (*Salpianthus purpurascens*, видимы невооруженным глазом как небольшие белые полосы), или же рафиды откладываются в особых клетках между перикарпием и спермодермой (*Salpianthus aequalis*). Многослойный перикарпий факультативно отмечен в одном из изученных образцов *Pisonia aculeata*.

Почти все *Nyctaginaceae* во многих вегетативных органах откладывают кристаллы в форме рафид (Metcalfe, Chalk, 1950; Willson, Spellenberg, 1977; Bittrich, Kühn, 1993; Lopez, Caletto, 2002; Chen, Wu, 2007; Chew, 2010), и их наличие в перикарпии, спермодерме или клетках зародыша также является нормой.

Семенная кожура состоит из 2–4 тонких слоев, сформированных обоими интегументами (тестой и тегменом), но часто слои равны по своей мощности, или же теста немного толще тегмена. Только у представителей триб *Colignonieae* и *Boldoeae* семенная кожура описана как твердая (Heimerl, 1934). В этой связи интересно отметить, что структура семенной кожуры этих базальных групп семейства неравноценна (Илл. 49.2, 49.3). *Boldoa*, *Salpianthus* (*Boldoeae*) и *Cryptocarpus pyriformis* (не включенный в молекулярный анализ, но карпологически наиболее близок к *Boldoa*) имеют черные семена, со сталактитами во внешней периклиальной стенке тесты. Наличие таких отложений у *Boldoa*, *Salpianthus* и *Cryptocarpus*, как и у представителей *Chenopodiaceae* и части *Amaranthaceae* s.str., уменьшает объем содержимого клеток до узкой полосы, прижатой к внутренней периклиальной стенке. Такие сталактиты известны в тесте спермодермы только у указанных трех родов (наст. исслед.). Спермодерма видов *Colignonieae* и *Leucastereae*, хоть и состоит из нескольких крупноклеточных слоев, отличается значительной хрупкостью. Остальные таксоны семейства имеют тонкую семенную кожуру с тангентально вытянутыми клетками тесты и тегмена.

Зародыш вертикальный и обычно изогнутый; перисперм чаще имеется. Только в трибе *Pisonieae* в ее современном объеме (Douglas, Spellenberg, 2010) семена имеют прямой зародыш, занимающий весь объем семенной полости. Слегка согнутый и маленький зародыш найден в *Colignonia scandens*. Рафиды в семядолях отмечены у видов рода *Commicarpus*.

Среди Кариофиллид семейство выделяется тремя карпологическими особенностями: (1) присутствием рассеянных рафид в клетках перикарпия, семенной кожуры и зародыша у многих представителей семейства. Такие идиобласты ранее зафиксированы в клетках тесты некоторых видов рода *Abronia*, но принимались за включения алейроновых зерен (Wilson, 1975); (2) очень тонким (Илл. 49-4), однослойным, толщиной до 3 мкм, перикарпием, который у большинства видов семейства плотно прилегает к семенной кожуре и не отделяется от нее, (3) двулопастным или состоящим из двух разделенных частей периспермом (если он со-

храняется к моменту созревания семени). Цельный перисперм зафиксирован только в родах *Boldoa*, *Salpianthus* и *Cryptocarpus* (триба *Boldoeae*).

Согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям (Douglas, Manos, 2007), триба *Leucastereae* является базальной кладой семейства, а триба *Boldoeae* — сестринской по отношению ко всем остальным представителям семейства. Следуя этой системе, можно сделать следующие предварительные выводы относительно изменения структуры плода и семени в *Nyctaginaceae*: (1) наиболее важные отличия в карпологической структуре касаются базальных клад семейства (*Leucastereae*, *Boldoeae*), (2) потеря перисперма в семени и формирование прямого зародыша характерны только для трибы *Pisonieae*, (3) многослойный перикарпий сохранился, кроме базальных клад *Leucastereae* и *Boldoeae*, только в *Bougainvilleae*.

### *Basellaceae*

Это небольшое семейство, содержащее 4 рода (*Basella*, *Ullucus*, *Anredera*, *Tournonia*), с центрами разнообразия в тропических регионах, преимущественно Нового Света. В карпологическом отношении специального уточнения требует консистенция и структура плода у представителей рода *Basella*, который часто рассматривается как сочный (Поддубная-Арнольди, 1982; Федотова, 1991), но в действительности является сухим. Сочность диаспоры обеспечивается плотно прилегающей к плоду оберткой из прицветников и околоцветника, которая при плодах становится яркоокрашенной (Franz, 1908; Lacroix, 1986; Perrier de la Bâthie, 1950). Экзокарпий у *Basella* представлен слоем склерифицированных клеток, содержимое которых может быть также слегка окрашенным в розовые тона (Maheshwari, Pullaiah, 1975). У *Basella alba* и *B. rubra* клетки экзокарпия вытянуты в радиальном направлении, однако у *B. paniculata* экзокарпий и наружный слой мезокарпия состоит из склерифицированных, но не удлиненных клеток. Следующие 2–4 слоя клеток мезокарпия обычно сложены нелигнифицированными клетками, хотя в некоторых участках имеются волокна, вытянутые параллельно оси плода. Эндокарпий из тонких клеток, нередко слущивающийся. Семенная кожура плотно прилегает к перикарпию и содержит несколько слоев с более толстым слоем экзотесты (Федотова, 1991). Примечательно, что сравнительно тонкие оболочки клеток экзотесты и эндотегмена всегда пропитаны танинами, что можно рассматривать как важный карпологический признак для всего рода.

В остальных родах сильно вытянутых клеток экзокарпия не найдено. У *Anredera brachystachya* и *A. scandens* экзокарпий также состоит из склеренхимы, а внутренние слои — из клеток с тонкими оболочками. *A. cordifolia*, ранее относимая к роду *Boussingaultia* (*B. gracilis*), а в настоящее время на основе молекулярно-филогенетических исследований рассматриваемая в составе рода *Anredera* (Nyffeler, Eggli, 2010), имеет только тонкостенные клетки перикарпия. Такая же топография перикарпия (но с резко неравным числом его слоев, вызванного ячеистостью плода) обнаружена в *Ullucus tuberosus*. *Tournonia hookeriana* имеет полностью склерифицированный околоплодник (Илл. 49.5).

Общие карпологические признаки для *Basellaceae* таковы: (1) плоды сферической формы, (2) наличие таниновых отложений в клеточных стенках тесты (в роде *Basella* такое же импрегнирование характерно для клеточных оболочек эндотегмена); (3) зародыш семени скручивается на 1.5–2 оборота (Nyananyo, Olowokudejo, 1986).

### *Didiereaceae*

В новой, современной трактовке семейство *Didiereaceae* охватывает не только малагасийские роды *Didierea*, *Alluaudia* или *Decarya*, но и южно- и восточноафриканские роды *Ceraria*, *Calyptrorhiza* и *Portulacaria* (Applequist, Wallace, 2000; 2003). Несмотря на то, что плоды всех представителей считались односемянными, включая *Calyptrorhiza* с необычным типом



вскрытия плода снизу вверх (McNeill, 1974), у *Calyptrorhiza somalensis* обнаружены также плоды с 2–3 развитыми семенами. Два рода (*Didierea*, *Decarya*) отличаются трехгранными очертаниями плодов, очень схожими с таковыми у многих *Polygonaceae*, а два изученных вида рода *Ceraria* имеют уплощенные плоды, с трихомами на поверхности экзокарпия. Общая топография перикарпия схожа почти у всех представителей за исключением рода *Ceraria*: один или несколько склеренхимных слоев снаружи и смятые (иногда сдувающиеся и поэтому практически незаметные) слои тонкостенной паренхимы (Илл. 49.6). Однослойная склеренхима (экзокарпий) характерна для *Didierea*, *Alluaudia* и *Decarya* (subfam. *Didiereiodeae*), в то время как *Calyptrorhiza* (*Calyptrorhizoideae*) характеризуется несколькими лигнифицированными наружными слоями клеток. Два изученных в настоящей работе вида рода *Ceraria* резко отличны от остальных представителей по анатомии околоплодника: у *C. namaquensis* имеется многослойный (7–10 слоев тонкостенных клеток) перикарпий с длинными простыми волосками, его самые внутренние 1–2 слоя в маргинальной части плода состоят из склеренхимы с крупными воздухоносными полостями; *C. longipedunculata* характеризуется 3–4-слойным перикарпием из тонкостенных клеток, экзокарпием с рассеянными железистыми волосками, и мезокарпием, клетки которого заполнены танинами.

Семена содержат ариллус (за исключением *Ceraria*), без перисперма; зародыш вертикально расположенный. Семенная кожура часто довольно мощная, особенно у видов рода *Calyptrorhiza*, иногда с хорошо сохраняющимися слоями между экзотестой и эндотегментом. Оболочки клеток эндотегмена имеют лестничные утолщения.

#### *Карпология когорты Phytolaccaceae, в особенности таксонов с односемянными плодами*

В настоящее время это семейство считается полифилетичным, а многие его группы располагаются на разных уровнях филогенетических деревьев Кариофиллид (Brown, Varadarajan, 1985; Rettig et al., 1992; Cuénoud et al., 2002; Schäferhoff et al., 2009; Lee et al., 2013). В частности, подсемейство *Rivinoideae* (*Rivinaceae* s.str.), роды *Gallesia*, *Seguieria* (*Seguieriaceae*), *Petiveria* (*Petiveriaceae*), *Lophiocarpus*, *Corbichonia* (*Lophiocarpaceae*), *Stegnosperma* (*Stegnospermataceae*), *Limeum* (*Limeaceae*) представляются хорошо обособленными от *Phytolaccaceae* s.str. Согласно последней работе (Brockington et al., 2013), в кладе 'Rivinoideae', объединяющей таксоны только с мономерным гинецеом, род *Seguieria* является сестринской группой по отношению к родам *Gallesia*, *Petiveria*, *Monococcus* и группе родов с сочными плодами (*Rivinaceae* s.str.). Близкое родство *Rivinaceae* s.str. и *Petiveriaceae* также подтверждается результатами анатомического изучения осевых органов (Jansen et al., 2000).

#### *Lophiocarpaceae*

Оба рода семейства — *Lophiocarpus* (около 12 видов в Южной Африке) и *Corbichonia* (2 вида в Южной и Восточной Африке, один из которых — *C. decumbens* — также встречается в Аравийской флористической провинции) входят в отдельную кладу и не являются кругом близкого родства по отношению к *Phytolaccaceae* s.str. или *Molluginaceae* (Cuénoud et al., 2002). На основании результатов молекулярной филогении они позже были выделены в состав отдельного семейства *Lophiocarpaceae* (Doweld, Reveal, 2008). Тем не менее, данные предыдущих исследований в ряде семейств Кариофиллид показали, что оба рода проявляют существенные взаимные различия по эмбриологическим признакам (Narayana, Lodha, 1963; Eckardt, 1974; Nakki, 2013), морфологии цветка (Friedrich, 1956; Eckardt, 1974), типу плода (многосемянная коробочка в *Corbichonia* и односемянный невскрывающийся плод в *Lophiocarpus*), наличию или отсутствию ариллуса (соответственно *Corbichonia* и *Lophiocarpus*), характеру

очертаний тесты спермодермы, которая может быть ячеистой (*Lophiocarpus*) или содержать вытянутые папилловидные выросты (Hassan et al., 2005). Существуют и иные отличия между *Lophiocarpus* и *Corbichonia*, которые выявлены в настоящей работе (Таблица 16).

Таблица 16. Дополнительные карпологические различия между *Lophiocarpus* и *Corbichonia*

Признаки	<i>Lophiocarpus</i>	<i>Corbichonia</i>
Перикарпий	бородавчатый (Илл. 50-1), иногда даже ребристый, состоит полностью или в большинстве участков из тонкостенных клеток, сложенных в 4–10 слоев (такой разброс объясняется неровностью поверхности перикарпия: Илл. 50-2)	ровный, внешние ряды клеток с лигнифицированными оболочками, самые внутренние слои с тонкостенными клетками; число слоев несколько меньше (от 4 до 8)
Теста спермодермы	ячеистая, как правило, толщиной от 20 до 50 мкм (только у <i>L. latifolius</i> около 80 мкм), с вертикальными сталактитами (Илл. 50-2)	синусовидная, на поперечных срезах клетки треугольные, толщиной около 50 мкм, с небольшими бородавочками («папиллами») на верхушке, сталактиты косые (Илл. 50-3)

Вследствие значительных различий между обоими родами их объединение в одно семейство требует дополнительных исследований.

#### *Rivinaceae*, или клада '*Rivinoideae*'

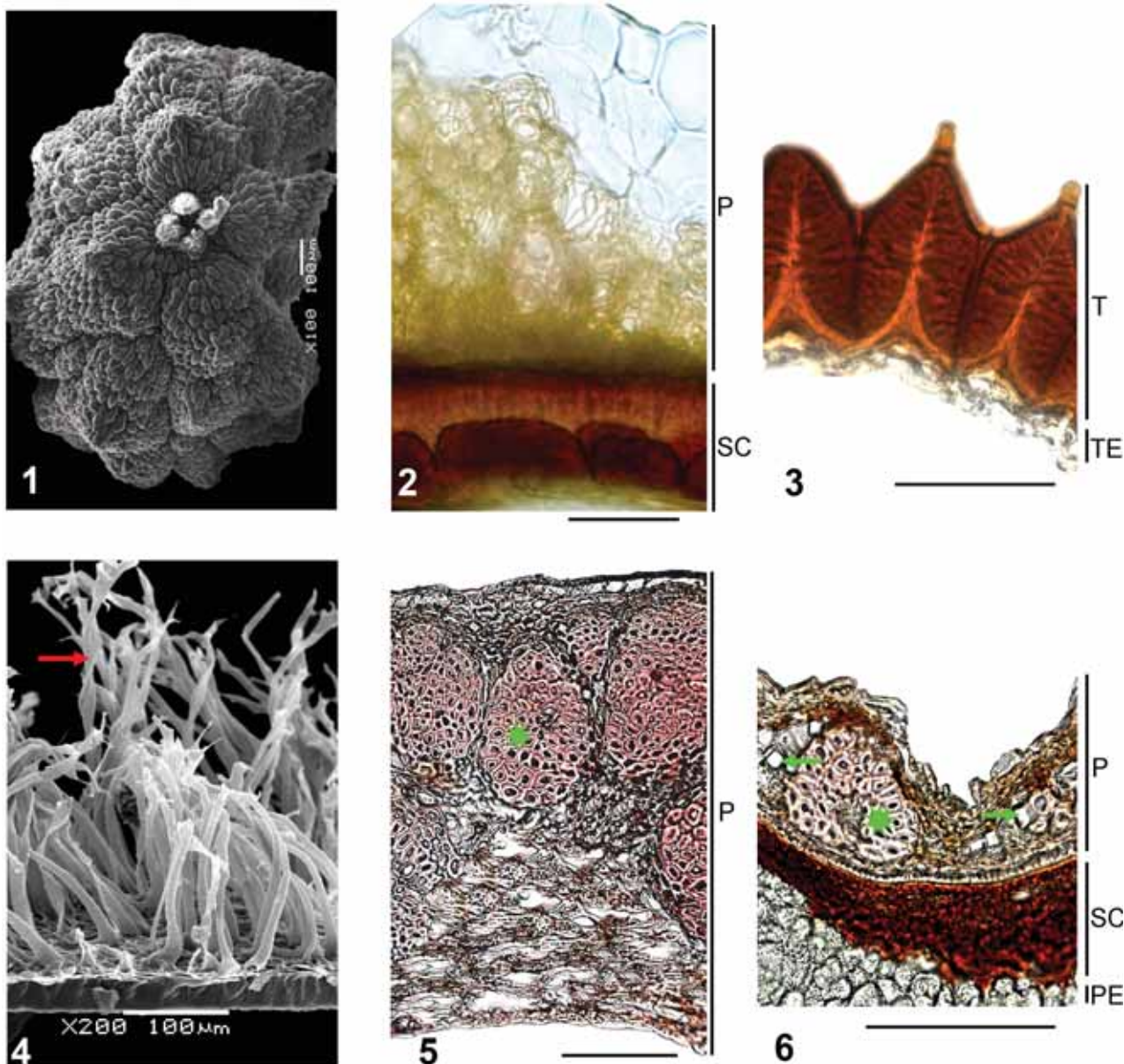
(*Rivina*, *Trichostigma*, *Hillieria*, *Petiveria*, *Gallesia* и *Sequiaria* исследованы в настоящей работе)

Эта клада охватывает представителей, имеющих только один плодолистик в гинецее (Cuénoud et al., 2002; Brockington et al., 2013). На основе молекулярно-филогенетических результатов эти таксоны не относятся к семейству *Phytolaccaceae* s.str., которое характеризуется мультикарпеллятным гинецеем. Тем не менее, *Rivina humilis* — один из наиболее изученных в эмбриологическом и карпологическом отношениях видов — проявляет большое сходство с родом *Phytolacca* (Netolitzky, 1926; Joshi, Rao, 1933; Kajale, 1954; Меликян, 1986).

Представители клады по строению покровов плода и семени явственно делятся на две большие группы. Первую составляют роды *Rivina*, *Trichostigma* и *Hillieria* с более или менее выраженным сочным, гомоцеллюлярным перикарпием и мощной тестой спермодермы (*Rivinaceae* s.str.). У многих видов *Rivina* найдена необычная теста с волосовидными выростами (Илл. 50-4). Во вторую группу объединяются таксоны с сухим перикарпием, который состоит из нескольких анатомо-топографических зон (внешняя эпидерма, слои тонкостенной паренхимы, мощная склеренхимная обкладка (Илл. 50-5, 50-6), внутренняя 1–3-слойная паренхима), и тонкой спермодермой из примерно равных рядов клеток (*Petiveria*, *Sequiaria*, *Gallesia*). *Petiveria* (*Petiveriaceae* s.str.) и остальные два рода *Sequiaria* и *Gallesia* (*Sequiariaceae* s.str.) проявляют отличия по нескольким признакам. Плоды *Petiveria* оканчиваются 4 резко отогнутыми вниз остями, что может рассматриваться как приспособление к эпизоохории. Виды *Sequiariaceae* имеют уплощенный, крыловидный стилодий, способствующий анемохории. Перисперм семени хорошо заметен только у *Petiveria*, но почти полностью расходуется у *Sequiaria* и *Gallesia*. Зародыш прямой со складчатыми семядолями (*Petiveria*) или изогнутый в *Sequiariaceae*.

#### *StegnospERMataceae*

Это монотипное семейство с 4–5 видами встречается в тропических областях Латинской Америки. Многие признаки отличают *StegnospERMataceae* от *Phytolaccaceae* s.str.: строение осевых органов (Carlquist, 1999; Behnke, 1976), цветка (Hofmann, 1973), семязачатка и пыльцевых



Илл. 50. Карпологическое строение представителей Globular Inclusion clade: 1–3 – *Lophiocarpaceae*, (4) *Rivinaeae*, 5 – *Segueriaceae*, 6 – *Petiveriaceae*. 1 – поверхность плода на СЭМ *Lophiocarpus tenuissimus* (вид сверху), 2 – перикарпий и семенная кожура *Lophiocarpus burchellii*, 3 – семенная кожура *Corbichonia decumbens*, 4 – игловидные выросты тесты *Rivina brasiliensis* (показаны красной стрелкой), 5 – *Segueria aculeata* (звездочкой отмечена одна из механических обкладок), 6 – *Petiveria alliacea* (зеленые стрелки показывают кристаллы в клетках, а звездочка – механическая обкладка). Масштаб: 100 мкм (1, 4–6), 50 мкм (2–3). Условные обозначения: p – перикарпий (pericarp), pe – перисперм (perisperm), sc – семенная кожура (seed coat), t – теста (testa), te – термен (tegmen).

зерен (Камелина, Проскурина, 1985), наличие двугнездной коробочки, содержащей 1–2 семени в каждом гнезде, и ариллуса (Corner, 1976). Створки коробочки кожистые (от 300 до 600 мкм толщиной) и состоят из следующих анатомо-топографических зон: (1) однослойная, паренхима из толстостенных, радиально вытянутых клеток, (2) несколько рядов тонкостенных паренхимных клеток и (3) 4–8-слойные, тангентально вытянутые волокна. Семена имеют типичное для Кариофиллид строение, характеризующаясь толстой тестой (толщиной около 100 мкм) с хорошо различимым содержимым клеток, и тонким терменом, оболочки клеток которого имеют лестничные утолщения.



Молекулярно-филогенетические и карпологические исследования все же не подтверждают примитивность рода внутри Кариофиллид, что предложено Hofmann (1977).

### *Limeaceae*

Единственный род семейства состоит примерно из 28 видов, распространенных в тропических регионах Старого Света. Плод — двухгнездная синкарпная коробочка, и в каждом гнезде содержится по одному семени. Перикарпий *Limeum indicum* состоит из 3 анатомо-топографических зон: (1) нескольких внешних слоев сжатых в тангентальном направлении неодревесневших клеток, (2) 3–4 внутренних слоев склеренхимы и (3) внутренней эпидермы из сильно сжатых клеток, стенки которых окрашены в коричневые тона. Полости клеток зоны 2 обычно содержат ромбические монокристаллы. Семя неплотно прилегает к перикарпию. Семенная кожура тонкая, прозрачная, из 2 примерно одинаковых слоев клеток, с сильно исчерченными оболочками и хорошо заметными полостями. Сталактитов нет. Зародыш изогнутый, вертикальный. Перисперм обильный.

## Сравнение карпологических признаков *Chenopodiaceae* и изученных внешних групп *Caryophyllales*

### Разнообразие карпологических признаков односемянных плодов представителей *Caryophyllales*

28 карпологических признаков, выявленных в односемянных плодах, были изучены в сравнительном отношении. Каждый из них описан с учетом всех возможных вариаций (см. Таблицу 17). В число признаков не вошло положение завязи: среди представителей с односемянными плодами только часть *Chenopodiaceae-Betoideae* имеет полунижнюю завязь (у всех остальных таксонов порядка, за исключением *Aizoaceae*, она верхняя).

1. Стилодии: 0 — (почти) свободные; 1 — срастающиеся на большем протяжении в столбик, или стилодий один;

Срастание стилодиев в столбик особенно характерно для *Amaranthaceae*, частичное срастание имеет место в ряде групп *Chenopodiaceae*.

2. Средний диаметр плода (без учета стилодиев или столбика): 0 — 0.3–0.6 мм; 1 — 0.7–1.6 мм; 2 — 1.6–3 мм; 3 — более 3 мм;

Среди базальных Центросеменных преобладают семейства с крупными (1–2 см) плодами, но многие клады порядка, в особенности ACC+CC, часть *Molluginaceae*, *Montiaceae*, *Nyctaginaceae* (Globular Inclusion clade) имеют мелкие плоды. Тем не менее, увеличение размеров плодов (до 20 см в длину!) особенно заметно в *Sactaceae* и части *Nyctaginaceae* (*Neea*, *Guapira*, *Pisonia*).

3. Соотношение длины/толщины плода: 0 — почти равное (плоды сферические или почти сферические); 1 — длина существенно превышает толщину (плоды уплощенные);

Сферические плоды особенно характерны для *Basellaceae*, однако во многих других семействах (в частности, *Chenopodiaceae*) сферические плоды — не редкость.

4. Вскрытие плода: 0 — вскрытие в специальном участке; 1 — вскрытия нет, или перикарпий неправильно рвущийся;

Вскрытие односемянных плодов — редкость. Однако его, видимо, не следует трактовать как атавизм, некогда связанный с наличием многосемянных типов плодов. Последующие реконструкции показывают, что односемянные плоды во многих семействах исходны, а вскрытие плодов вторично.

5. Прилегание перикарпия к семенной кожуре: 0 — прилегает неплотно, покровы легко отделяются; 1 — перикарпий счищается при механических воздействиях; 2 — перикарпий плотно прилегает к семенной кожуре или срастается с ним;

Для ряда семейств (*Basellaceae*, *Nyctaginaceae*, часть *Amaranthaceae*) плотное прилегание перикарпия к спермодерме — характерный признак.

Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<b>Earlier Diverging clades</b>																												
<b>Simmondsiaceae</b>																												
Simmondsia chinensis	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	4	0	0	2	1	3	0	3	2	1	1	0	0	2	1	1
<b>Rhabdodendraceae</b>																												
Rhabdodendron cubense	1	3	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	5	0	0	2	0	1	1	0	2	1	0	1	0	2	1	1
Rhabdodendron amazonicum	1	3	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	5	0	0	2	0	1	1	0	2	1	0	1	0	2	1	1
<b>Physenaceae</b>																												
Physena madagascariensis	1	3	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	3	2	1	0	0	0	2	1	1
Physena sessiliflora	1	3	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	3	2	1	1	0	0	2	1	1
<b>Asteropeiaceae</b>																												
Asteropeia densiflora	1	3	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	2	1	1
Asteropeia multiflora	1	3	0	1	1	3	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	2	1	1
<b>Microteaceae</b>																												
Microtea debilis	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	7	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	0	0
Microtea paniculata	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	1	0	2	0	0
Microtea maypurensis	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	5	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	1	0
<b>AAC+CC clade</b>																												
<b>Achatocarpaceae</b>																												
Achatocarpus bicornutus	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
Achatocarpus hasslerianus	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
Achatocarpus praecox	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
Achatocarpus nigricans	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
Achatocarpus microcarpus	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
Achatocarpus oaxacanus	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
Achatocarpus pubescens	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
Phaulothamnus spinescens	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	2	0	0
<b>Chenopodiaceae</b>																												
<b>Chenopodioideae</b>																												
Suckleya suckleyana	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	2	0	0
Chenopodium quinoa	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium atrovirens	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium boscianum	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium album	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium ficifolium	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium nevadense	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Chenopodium pratericola	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium fremontii	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium giganteum	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium iljinii	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium anidiophyllum	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Chenopodium vulvaria	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0

Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Chenopodium murale	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
Chenopodium coronopus	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
Chenopodium hybridum	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	1	0	0	0	0	
Chenopodium sanctae-clarae	1	2	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	
Oxybasis chenopodioides	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	
Oxybasis rubra	0	1	1	1	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	
Oxybasis urbica	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
Oxybasis glauca	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	
Blitum virgatum	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	
Blitum bonus-henricus	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	
Blitum californicum	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	0	
Blitum capitatum	0	1	1	1	2	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0	1	0	2	0	
Proatriplex pleiantha	0	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	
Manochlamys albicans	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	
Holmbergia tweedii	0	3	0	1	1	1	1	0	2	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	
Chenopodium nutans	0	2	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	
Dysphania ambrosioides	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	
Dysphania pumilio	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	
Dysphania graveolens	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	
Dysphania multifida	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	1	2	0	
Dysphania schraderiana	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	
Teloxys aristata	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	
Dysphania tibetica	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	
Archiatriplex nanpinensis	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	
Monolepis nuttalliana	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	1	0	2	0	
Atriplex hortensis	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	
Spinacia oleracea	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	2	0	
Atriplex flabellum	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	1	2	0	0	0	1	0	2	0	
Atriplex patula	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	2	0	
Microgynoecium tibeticum	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	
Atriplex sagittata	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	
Grayia spinosa	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	2	0	
Krascheninnikovia ceratoides	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	4	0	0	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	1	2	0	
Ceratocarpus arenarius	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	
Axyris prostrata	0	2	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	2	0	
Axyris amaranthoides	0	2	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	2	0	
Scleroblitum atriplicinum	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	2	0	
Halimione portulacoides	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	
Cycloloma atriplicifolium	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	
<b>Betoideae</b>																												
Aphanisma blitoides	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	
Hablitzia tamnoides	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	
Oreobliton thesioides	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	0	
Beta vulgaris	0	3	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	
<b>Camphorosmeae</b>																												
Bassia laniflora	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	0	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	
Bassia prostrata	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	0	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	
Enchylaena tomentosa	0	3	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	



Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<b>Corispermoidae</b>																												
<i>Agriophyllum squarrosum</i>	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Corispermum ulopterum</i>	0	3	1	1	2	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Corispermum hyssopifolium</i>	0	3	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Corispermum puberulum</i>	0	3	1	1	2	0	0	2	0	0	1	4	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Anthochlamys polygaloides</i>	0	3	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	1	2	0	0
<b>Salsoloideae</b>																												
<i>Anabasis aphylla</i>	0	3	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	2	1
<i>Anabasis jaxartica</i>	0	3	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	2	1
<i>Anabasis setifera</i>	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	3	1	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	2	1
<i>Kali tamariscina</i>	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	2	1
<i>Halothamnus glaucus</i>	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	2	1
<i>Halothamnus bottae</i>	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	2	1
<i>Lagenantha gillettii</i>	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	2	1
<i>Fadenia zygophylloides</i>	1	2	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	2	1
<b>Suaedoideae</b>																												
<i>Suaeda salsa</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	2	0	2	3	0	0	1	0	0	2	1
<i>Suaeda altissima</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	2	1
<i>Suaeda monoica</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	2	1
<i>Suaeda linifolia</i>	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2	3	0	0	1	0	2	2	1
<i>Suaeda nigra</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	1
<i>Suaeda aralocaspica</i>	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	2	0	0	2	0	0	1	0	2	2	1
<i>Suaeda australis</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1
<b>Salicornioideae</b>																												
<i>Sarcocornia fruticosa</i>	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1	0	0	2	1	1
<i>Tecticornia lepidosperma</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	2	3	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>Halostachys belangeriana</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	2	1	0	0	1	2	1	0
<b>Sarcobataceae</b>																												
<i>Sarcobatus baileyi</i>	0	3	1	1	1	0	2	0	0	0	1	5	3	0	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	2	1
<i>Sarcobatus vermiculatus</i>	0	3	1	1	1	0	2	0	0	0	1	5	3	0	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	2	1
<b>Amaranthaceae s.str.</b>																												
<b>Polycnemoideae</b>																												
<i>Polycnemum arvense</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	0
<i>Hemichroa pentandra</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0
<b>Bosea lineage</b>																												
<i>Bosea cypria</i>	1	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Bosea amherstiana</i>	0	2	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	3	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Bosea yervamora</i>	1	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	3	2	1	0	0	0	2	1	0
<b>Charpentiera lineage</b>																												
<i>Charpentiera australis</i>	1	3	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
<i>Charpentiera obovata</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	3	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
<b>Amaranthoids</b>																												
<i>Amaranthus blitum</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
<i>Amaranthus muricatus</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
<i>Amaranthus viridis</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0

Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>Chamissoa altissima</i>	1	3	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0
<i>Pleuropterantha revoilii</i>	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	3	2	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<b>Celosieae</b>																												
<i>Celosia trigyna</i>	0	3	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
<i>Deeringia mirabilis</i>	0	2	0	0	n/a	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	n/a	0	0
<i>Deeringia amaranthoides</i>	0	3	0	0	n/a	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0
<i>Pleuropetalum sprucei</i>	0	3	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	n/a	0	0
<i>Pleuropetalum pleiogynum</i>	0	3	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	n/a	0	0
<i>Hermbstaedtia glauca</i>	0	3	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
<b>Aerovoids</b>																												
<i>Aerva lanata</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Aerva sanguinolenta</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
<i>Aerva javanica</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
<i>Ptilotus fusiformis</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	3	3	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<b>Achyranthoids</b>																												
<i>Achyranthes porphyristachya</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Achyranthes bidentata</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Centemopsis gracilentia</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	3	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Cyphocarpa angustifolia</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	6	3	1	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Mechowia grandiflora</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	6	3	2	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Pandiaka heudelotii</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Cyathula capitata</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Cyathula tomentosa</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Sericostachys scandens</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Sericocomopsis pallida</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Pupalia lappacea</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	0	0
<b>Gomphrenoideae</b>																												
<i>Gomphrena dispersa</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Blutaparon vermiculare</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	3	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Blutaparon portulacoides</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	3	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Alternanthera pungens</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	3	2	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Alternanthera nodiflora</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	2	0	0
<i>Tidestromia oblongifolia</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	2	0	0
<i>Froelichia gracilis</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Froelichia drummondii</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Pseudoplantago friesii</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<b>Incertae sedis</b>																												
<i>Berzelia glauca</i>	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	3	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Allmania nodiflora</i>	1	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Digera muricata</i>	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	3	2	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Quaternella confusa</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Saltia papposa</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Baolia bracteata</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	3	2	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<b>Corrigiolaceae</b>																												
<i>Corrigiola litoralis</i>	0	1	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Corrigiola capensis</i>	0	1	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0

Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>Corrigiola africana</i>	1	2	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Corrigiola telephiifolia</i>	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>Corrigiola andina</i>	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	3	0	0
<i>Telephium orientale</i>	0	3	1	0	n/a	2	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	n/a	0	0
<i>Telephium imperati</i>	0	3	1	0	n/a	2	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	3	1	2	0	0	0	0	n/a	0	0
<b>Caryophyllaceae</b>																												
<b>Paronychieae</b>																												
<i>Gymnocarpus przewalskii</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	6	0	0	0	2	0	0	1	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Gymnocarpus decandrus</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Paronychia kurdica</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	7	3	2	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Paronychia chlorothyrsa</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	7	3	2	0	2	0	1	3	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Paronychia capitata</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	3	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Paronychia amani</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Paronychia chionaea</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	3	1	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Paronychia arabica</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	6	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Paronychia argentea</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Achyronychia cooperi</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>Herniaria olympica</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Herniaria hirsuta</i>	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Herniaria glabra</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Anychia capillacea</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	1	2	0	0
<b>Polycarpaeae</b>																												
<i>Illecebrum verticillatum</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>Drymaria cordata</i>	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1	3	0	2	1	0	0	0	n/a	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	1	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	3	0	2	1	0	0	0	n/a	1	0
<b>Sperguleae</b>																												
<i>Spergula arvensis</i>	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	3	1	2	1	1	0	0	n/a	2	0
<i>Spergularia salina</i>	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	1	1	2	4	2	2	1	1	1	0	n/a	0	0
<b>Sagineae</b>																												
<i>Sagina procumbens</i>	0	2	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	n/a	0	0
<i>Minuartia verna</i>	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	3	0	2	1	0	0	0	n/a	1	0
<i>Minuartia hamata</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	2	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Drypis spinosa</i>	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<b>Scleranthaeae</b>																												
<i>Scleranthus perennis</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	3	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	3	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Scleranthus neglectus</i>	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	3	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Scleranthus polycarpus</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<i>Schiedea globosa</i>	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	3	0	2	1	0	0	0	n/a	0	0
<i>Honckenya peploides</i>	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	n/a	0	0
<i>Wilhelmsia physodes</i>	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	n/a	0	0
<b>Alsineae</b>																												
<i>Stellaria monosperma</i> var. <i>japonica</i>	0	3	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
<b>Sileneae</b>																												
<i>Silene tatarica</i>	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	3	1	2	1	0	0	0	n/a	0	0
<i>Silene vulgaris</i>	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	3	1	2	1	0	0	0	n/a	0	0



Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<b>Caryophylleae</b>																												
Saponaria prostrata	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0
Saponaria ocymoides	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	3	2	2	0	0	0	0	n/a	0	0
Acanthophyllum borsczovii	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	3	0	2	1	0	0	0	2	0	0
Acanthophyllum paniculatum	0	3	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	3	0	2	1	0	0	0	2	0	0
Acanthophyllum coloratum	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	2	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<b>Incertae sedis</b>																												
Pollichia campestris	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0
Pteranthus dichotomus	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	0
Cometes abyssinica	1	3	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	3	0	0	3	1	2	1	0	0	0	2	1	0
Ortega hispanica	1	1	0	0	n/a	2	1	n/a	0	1	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	n/a	1	0
<b>Globular Inclusion clade</b>																												
<b>Macarthuriaaceae</b>																												
Macarthuria neocambrica	0	2	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	6	0	0	0	0	0	3	1	2	1	0	1	1	n/a	0	0
Macarthuria australis	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	6	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	n/a	0	0
<b>Stegnospermataceae</b>																												
Stegnosperma cubense	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	8	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	1	1	n/a	0	0
Stegnosperma halimifolium	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	8	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	1	1	n/a	0	0
<b>Lophiocarpaceae</b>																												
Lophiocarpus burchellii	0	1	0	1	1	3	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
Lophiocarpus dinteri	0	0	0	1	2	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
Lophiocarpus latifolius	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	2	0	0
Lophiocarpus tenuissimus	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
Corbichonia decumbens	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	1	1	n/a	0	0
Corbichonia rubriviolacea	0	3	0	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	1	1	n/a	0	0
<b>Rivinaceae</b>																												
Hillieria latifolia	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	3	2	0	0	1	0	2	0	0
Trichostigma octandra	1	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	1	0	2	0	0
Rivina purpurascens	1	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	1	0	2	0	0
Rivina humilis	1	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	1	1	0	2	0	0
Rivina brasiliensis	1	3	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	3	2	0	1	1	0	2	0	0
<b>Petiveriaceae</b>																												
Petiveria alliacea	0	3	1	1	2	1	1	0	0	0	1	7	3	0	0	2	0	1	0	0	3	0	0	1	0	2	1	0
<b>Seguieriaceae</b>																												
Gallesia gorazema	1	3	1	1	2	0	3	0	0	1	1	6	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1
Seguieria aculeata	1	3	1	1	2	0	3	0	0	1	1	1	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1
<b>Basellaceae</b>																												
Anredera scandens	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1
Anredera cordifolia	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1
Anredera floribunda	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1

Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Anredera brachystachya	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1	3	0	2	1	0	1	0	2	0	1
Basella paniculata	0	3	0	1	2	3	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	2	1
Basella alba	0	3	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	2	1
Tournonia hookeriana	0	2	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	2	1
Ullucus tuberosus	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	2	1	0	1	0	3	0	1
<b>Didiereaceae</b>																												
Decarya madagascariensis	1	2	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	1	1	2	0	1
Didierea trollii	0	3	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	2	0	1
Calyptrotheca taitensis	1	3	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	2	0	1
Alluaudia comosa	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	2	0	1
Alluaudia ascendens	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	2	0	1
Ceraria namaquensis	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	1	6	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1
Ceraria longipedunculata	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	2	1	1	0	0	2	1	0	1	0	2	0	1
																	0											
<b>Nyctaginaceae</b>																												
<b>Leucastereae</b>																												
Reichenbachia hirsuta	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	1
Andradea floribunda	1	3	0	1	0	1	1	0	0	0	1	4	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	1
<b>Boldoaceae</b>																												
Boldoa purpurascens	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
Salpianthus aequalis	1	2	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
Cryptocarpus pyriformis	1	1	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0
<b>Colignoniaeae</b>																												
Colignonia scandens	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	2	1	0	0	0	2	1	0
<b>Bougainvilleaeae</b>																												
Bougainvillea campanulata	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
Bougainvillea praecox	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
Bougainvillea glabra	1	3	1	1	2	1	2	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<b>Pisonieae</b>																												
Neea spruceana	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
Pisoniella glabrata	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	1	1
Pisonia aculeata	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	0	2	1	0	0	0	2	1	1
Pisonia umbellifera	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	1	2	1	0	1	0	2	1	1
Guapira obtusata	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
Guapira opposita	1	3	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
Guapira psammophila	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
Guapira discolor	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
Guapira graciliflora	1	3	1	1	2	3	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
<b>Abronieae</b>																												
Abronia latifolia	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	2	1	0
<b>Phaeoptilineae</b>																												
Phaeoptilum spinosum	1	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<b>Boerhaviinae+Nyctagininae</b>																												
Allionia incarnata	1	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
Oxybaphus nyctagynus	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
Boerhavia cordobensis	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
Boerhavia deserticola	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0

Таксон/признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>Boerhavia repens</i> subsp. <i>repens</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Boerhavia hereroensis</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Boerhavia erecta</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Boerhavia coccinea</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Boerhavia palmeri</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Boerhavia diffusa</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Cyphomeris gypsophiloides</i>	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus plumbagineus</i>	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus boissieri</i>	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus sinuatus</i>	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus arabis</i>	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0
<i>Commicarpus decipiens</i>	1	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus chinensis</i> subsp. <i>natalensis</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus fallacissimus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus helenae</i> var. <i>helenae</i>	1	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus pilosus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus squarrosus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Commicarpus pentandrus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Mirabilis himalaica</i>	1	3	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Mirabilis albida</i>	1	3	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Mirabilis jalapa</i>	1	3	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Mirabilis alipes</i>	1	3	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Mirabilis odorata</i>	1	3	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Mirabilis prostrata</i>	1	3	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Acleisanthes chenopodioides</i>	1	2	1	1	2	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0
<b>Molluginaceae</b>																												
<i>Adenogramma mollugo</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	1
<i>Adenogramma littoralis</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	2	0	0
<i>Mollugo verticillata</i>	0	3	1	0	n/a	1	2	n/a	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	n/a	1	0
<b>Внешняя группа</b>																												
<i>Polygonum aviculare</i>	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
<i>Limonium perfoliatum</i>	1	3	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1
<i>Drosera rotundifolia</i>	0	3	1	0	n/a	1	1	n/a	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1

6. Перикарпий: 0 — крылатый (крыло морфологически и анатомически отличается от семязодержащего участка плода); 1 — некрылатый; 2 — (хотя бы в верхней части плода) трехгранный; 3 — ребристый;

Наличие крыловидных выростов перикарпия — очень редкое явление в порядке, и «крылатость» диаспоры связана с разрастанием охватывающих плод фоллиарных структур. Крыловидные выросты на плоде выявлены только в *Chenopodiaceae-Corispermioideae*, *Sarcobataceae* и *Seguieriaceae*. Ребристость перикарпия характерна, в основном, для *Corrigiolaceae* и *Didiereaceae*.

7. Крыло перикарпия: 0 — выражено только в маргинальной части; 1 — не выражено; 2 — выражено по радиусу; 3 — существует в верхней части плода (представляет собой разрастающуюся часть стилодия);



Крыловидные выросты плода формируются в *Chenopodiaceae-Corispermioideae*, *Sarcobataceae* и *Seguieriaceae* по-разному, параллелизм нет.

8. Отслоения перикарпия от спермодермы: 0 — визуально незаметны (но при увеличении могут быть заметными); 1 — отслоения ушковидные, присутствуют в верхней части плода; 2 — отслоения бывают в разных частях плода;

Заметные отслоения перикарпия характерны для ряда *Chenopodiaceae*: части *Corispermum*, *Axyris*, *Microgynoeicum* и *Archiatriplex*.

9. Консистенция перикарпия: 0 — плод сухой; 1 — есть тенденция к мясистоности и окраске плода (реже — перикарпий прозрачный, беловатый);

Эволюция этого признака реконструирована ниже. В целом, мясистые плоды возникают в порядке редко.

10. Очертания перикарпия: 0 — ровные (не ячеистые или рельефные); 1 — явно ячеистые или с бородавочками;

11. Число слоев перикарпия: 0 — 1–2(3) слоя; 1 — более 3 слоев (по крайней мере, у части плодов на растении);

Эволюция этого признака реконструирована ниже.

12. Внешний слой перикарпия: 0 — с папиллами (хотя бы в верхней части плода или у одного из типов плодов, если имеется гетерокарпия); 1 — ровный, без папилл или только с мамиллами; 2 — с железистыми трихомами; 3 — с железистыми и простыми трихомами; 4 — со звездчатыми трихомами; 5 — с простыми и двувильчатыми трихомами; 6 — с простыми волосками; 7 — с коллетерами;

У представителей порядка наиболее часто встречается ровный перикарпий или перикарпий с папиллами. Выросты в виде волосков или железок достаточно редки (*Simmondsiaceae*, *Amaranthaceae*, некоторые *Chenopodiaceae*, *Physenaceae*).

13. Топография перикарпия: 0 — нет резких различий в топографии перикарпия (все клетки тонкостенные или толстостенные, реже — все слои склеренхимные, или присутствует только один слой перикарпия; 1 — перикарпий дифференцирован на тонкостенную паренхиму (внешние слои) и склеренхиму (внутренние слои); 2 — перикарпий дифференцирован на склеренхиму сверху и тонкостенную паренхиму снизу; 3 — перикарпий дифференцирован на: (а) внешнюю тонкостенную эпидерму; (b) тонкостенные субэпидермальные слои (могут быть иногда редуцированы); (с) механические элементы с одинаково утолщенными стенками или в форме U-образных клеточек с неравными клеточными стенками, протопласт клеток обычно содержит кристаллы; (d) внутреннюю эпидерму (в редких случаях облитерированную); 4 — перикарпий дифференцирован на: (а) внешние слои, представленные склереидами; (b) паренхиму, с включениями брахисклереид; (с) смятую паренхиму; (d) внутреннюю эпидерму; 5 — перикарпий дифференцирован на: (а) 1 или несколько слоев с толстыми оболочками; (b) тонкостенную паренхиму; (с) брахисклереиды, заполненные танинами (плод представляет собой типичную костянку); 6 — перикарпий дифференцирован на (а) толстостенную внешнюю эпидерму, (b) тонкостенную паренхиму и (с) толстостенную внутреннюю эпидерму; 7 — перикарпий дифференцирован на: (а) тонкостенную паренхиму, сложенную одним или несколькими слоями, (b) склеренхиму из одного или нескольких слоев, (с) — тонкостенные слои (или слой один); 8 — перикарпий дифференцирован на: (а) склеренхиму, (b) тонкостенную паренхиму, (с) многослойные волокна.

Эволюция этого признака реконструирована ниже.

14. Кристаллоносный слой с утолщенными клеточными оболочками в перикарпии: 0 — отсутствует; 1 — присутствует в форме клеток с U-образными стенками (протопласт таких клеток содержит мелкодисперсный кристаллический песок или небольшие призматические кристаллы); 2 — присутствует в виде клеток с равноутолщенными стенками и крупными призматическими монокристаллами в протопласте; 3 — присутствует в виде клеток с равноутолщенными стенками, но кристаллы в виде песка;

Кристаллоносный слой чаще всего встречается в кладе ААС.

15. Экзокарпий: 0 — однослойный; 1 — 2–5-слойный;

Многослойный экзокарпий — редкий признак (только клада AAC).

16. Цвет семени: 0 — черный или чернющий и коричневый (при гетероспермии); 1 — красный или красновато-черный; 2 — коричневый или светло-коричневый; 3 — прозрачный (семена бесцветные); 4 — красный и коричневый (гетероспермия);

Все базальные Центросеменные имеют коричневые или черные семена. Цвет семян довольно разнообразен у представителей порядка, однако бесцветные семена встречаются редко.

17. Киль на семени: 0 — отсутствует или едва выражен; 1 — есть один или два килья;

Наличие килевидных семян свойственно некоторым *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae* (*Amaranthus*), в богатом по числу представителей семействе *Nyctaginaceae* килеватые семена не отмечены.

18. Семенная кожура: 0 — явно дифференцирована на толстую тесту и тонкий тегмен; 1 — нет явной дифференциации, или все слои тонкие и одинаковые; 2 — на растении имеются оба типа 0 и 1 (структурная гетероспермия); 3 — дифференцирована на несколько топографических зон;

Базальные клады порядка имеют состояние признака 3. Нулевое состояние довольно обычно в порядке, однако в обоих кладах AAC+CC и Globular Inclusion clade состояния 0 и 1 — наиболее часто встречающиеся.

19. Рельеф (экзо)тесты: 0 — ровный или волнистый; 1 — ячеистый; 2 — с длинными коническими выростами; 3 — мамиллятный или папилловидный; 4 — сочетает типы 0 и 2 (гетероспермия);

Наиболее обычное состояние — ровный или волнистый рельеф тесты. Состояния 2–4 чаще встречаются в кладе AAC+CC.

20. Толщина тесты: 0 — до 20(25) мкм (по крайней мере, у большинства семян на растении); 1 — от 20 до 50(60) мкм; 2 — есть оба типа 0 и 1 вследствие наличия структурной гетероспермии; 3 — более 50 мкм;

Для семейства *Nyctaginaceae* в целом тонкий внешний слой спермодермы наиболее типичен.

21. Сталактиты в клетках тесты: 0 — ориентированы вертикально (присутствуют в черных и красных семенах); 1 — ориентированы косо; 2 — отсутствуют; 3 — присутствуют у одного типа семян и отсутствуют у другого типа (гетероспермия);

Наличие сталактитов свойственно как *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*, так и некоторым базальным *Nyctaginaceae*.

22. Протопласт в клетках тесты: 0 — всегда сжатый; 1 — хорошо заметный;

Сжатый протопласт (как приобретенный признак) наиболее часто встречается в кладе AAC+CC; имеются редкие случаи реверсии состояния этого признака — *Chenopodiaceae: Blitum* (Sukhorukov, Zhang, 2013);

23. Волосовидные выросты клеток тесты: 0 — отсутствуют; 1 — имеются;

Волосовидные выросты клеток тесты возникли в крайне редко и независимо в *Rivinae* и *Chenopodiaceae*.

24. Лестничные утолщения семенной кожуры (как правило, тегмена): 0 — отсутствуют или незаметны; 1 — явно имеются;

Этот признак добавлен к числу наиболее характерных для представителей порядка.

25. Фуникулярный ариллус: 0 — отсутствует; 1 — имеется;

Ариллус встречается в редких случаях, в основном, в кладе Globular Inclusion clade.

26. Ориентация зародыша в семени: 0 — горизонтальная; 1 — вертикальная и горизонтальная (пространственная гетероспермия в пределах одного растения); 2 — вертикальная; 3 — признак неприменим вследствие наличия 2 и более семян в плоде;

Эволюция этого признака реконструирована ниже.

27. Зародыш: 0 — кольцевой (согнутый) или подковообразный; 1 — прямой или Г-образный; 2 — спирально скрученный на 1.5–3 оборота;

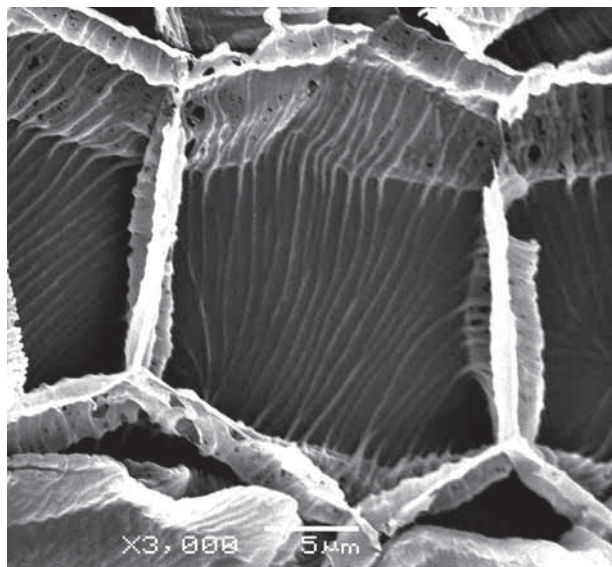
Прямой зародыш характерен для базальных клад порядка, а кольцевой — для многих представителей клад AAC+CC и Globular Inclusion clade. Скрученный зародыш эволюировал у *Sarcobataceae*, *Basellaceae*, части *Chenopodiaceae* и *Caryophyllaceae*.

28. Перисперм: 0 — заметный; 1 — отсутствует или имеются только следы перисперма.

В базальных кладах перисперм в зрелых семенах отсутствует. Его исчезновение в *Chenopodiaceae* или *Sarcobataceae* носит вторичный характер.

## Исчерченность стенок тегмена — дополнительный признак для характеристики Центросеменных

Из восьми известных признаков, объединяющих многие Центросеменные, три относятся к структуре семени (изогнутые семязачатки; семенная кожура, сложенная клетками экзотесты и эндотегмена; развитый перисперм). Первые выводы о наличии лестничных утолщений клеточных стенок тегмена приведены в работах Kowal (1953; 1954) — он констатировал наличие этого признака у многих представителей *Chenopodium*, *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) и *Amaranthus* (*Amaranthaceae*). В дальнейшем это явление подтверждено для ряда других семейств: *Anacampserotaceae* (Kowal, 1961), *Aizoaceae* (Капанова, 1991), *Tetragoniaceae*, *Molluginaceae*, *Portulacaceae* (Плиско, 1991), *Cactaceae* (Вышенская, 1991), *Basellaceae* (Федотова, 1991) и *Didiereaceae* (Кравцова, 1991). В действительности лестничные утолщения клеточных стенок тегмена широко распространены в порядке и упомянуты в числе его характерных черт (Veselova, Timonin, 2009). Настоящее исследование показало, что этот признак свойственен для многих *Chenopodiaceae-Chenopodioideae* (*Chenopodium* s.str., *Atriplex*, *Lipandra*, *Oxybasis*, *Blitum*, *Manochlamys*, *Exomis*, *Archiatriples*, *Extriplex*), *Suaedoideae* (*Suaeda*, *Bienertia*), *Betoideae*, а также для *Achatocarpaceae*, *Rivinaceae* s.str. (Илл. 51), *Gisekiaceae*, *Limeaceae*, *Seguieriaceae*, *Petiveriaceae*, *Microteaceae*, *Lophiocarpaceae*, *Macarthuraceae*, рода *Adenogramma*, почти всех *Amaranthaceae*, некоторых *Nyctaginaceae* и *Caryophyllaceae*. Базальное семейство *Rhabdodendraceae* отличается от всех Центросеменных наличием таких утолщений во всех клетках 3–4-слойной спермодермы. Только у трех базальных представителей исчерченность тегмена не отмечена (*Simmondsiaceae*, *Physenaceae*, *Asteropeiaceae*).



Илл. 51. Оболочки клеток эндотегмена *Rivina humilis* (СЭМ).

## Реконструкция эволюции наиболее важных карпологических признаков в порядке Caryophyllales

В рамках настоящего исследования проведена реконструкция эволюционной истории 5 признаков: числа семян в плоде, консистенции перикарпия (признак 9), числа слоев перикарпия (признак 11), топографии перикарпия (признак 13) и ориентации зародыша в семени (признак 26). Реконструкция проведена по обоим маркерам *rbcl* и *matK*. На приведенных здесь молекулярных деревьях, по сравнению с ранними данными (см., например, Brockington et al., 2013), семейство *Microteaceae* представляется сестринской группой по отношению к кладам Globular Inclusion clade + AAC–CC, занимая эту позицию вместо рода *Macarthuria* (*Macarthuraceae*), который, в свою очередь, является самой глубокой кладой в Globular Inclusion clade.

### Число семян в плоде (Илл. 52)

(0 — односемянные, 1 — многосемянные, 2 — оба типа)

Исходным состоянием признака для всех *Caryophyllales* (incl. *Polygonids*) можно считать



односемянные плоды. Представители 'Earlier Diverging Lineages' (базальные группы *Microtea*, *Asteropeia*, *Physena*) имеют односемянные плоды. Тем не менее, неустойчивость признака прослеживается, в частности, уже в *Simmondsiaceae*, где наряду с односемянными плодами также встречаются дву- и трехсемянные типы.

Клада ААС+СС.

Односемянный тип плода является анцестральным состоянием признака для этой клады. Многосемянные плоды особенно закрепились в *Caryophyllaceae+Corrigiolaceae*. Многосемянные плоды уже являются исходным состоянием признака для *Plurcaryophyllaceae* (*Sperguleae*, *Sagineae*, *Scleranthaeae*, *Arenarieae*, *Caryophylleae* и *Sileneae*), с редкой реверсией к односемянности в *Scleranthaeae* (род *Scleranthus*), некоторых *Alsineae* (*Stellaria*), *Sileneae* (*Silene ampullata*) и *Caryophylleae* (*Scleranthopsis*, *Saponaria*, *Acanthophyllum*). В кладе ААС только триба *Celosieae* (*Amaranthaceae*) характеризуется постепенным увеличением числа семян с дальнейшей тенденцией в сторону закрепления многосемянности (*Pleuropetalum*).

Во второй крупной кладе порядка — глобулярной кладе ('Globular Inclusion clade') — все три состояния (односемянный, многосемянный и комбинированный типы плодов) могут являться анцестральным состоянием признака. Однако уже в *Stegnospermataceae*, а также в других семействах (*Limeaceae*, *Corbichonia* + *Lophiocarpus*, *Gisekiaceae*, *Aizoaceae*, *Cactaceae*, *Portulacaceae*, *Talinaceae*, *Molluginaceae* и *Phytolaccaceae* s.str.) многосемянный тип плода рассматривается как исходный. Реверсия к односемянности прослеживается в (1) *Agdestiaceae* + *Sarcobataceae*, *Nyctaginaceae* + *Rivinaceae* + *Petiveriaceae* + *Gallesiaceae*, и (2) *Basellaceae* + *Didiereaceae*.

#### Консистенция перикарпия (Илл. 53)

(признак 9)

Исходно все клады, включая *Polygonids*, имели сухой перикарпий. Возникновение мясистого и (часто) окрашенного плода происходит независимо в базальной группе клады ААС (*Achatocarpaceae*), у некоторых представителей семейства *Amaranthaceae* (*Bosea*, *Deeringia*) и *Chenopodiaceae* (*Anabasis*). Смешанный тип перикарпия из-за наличия гетерокарпии у отдельных представителей семейства *Chenopodiaceae* — *Holmbergia tweedii* и *Chenopodium nutans* — возникает независимо и напрямую из сухого плода.

В 'Globular Inclusion clade' сочные плоды возникают, по крайней мере, несколько раз: в семействе *Phytolaccaceae* (*Ercilla*, *Phytollaca*), у представителей *Hillieria*, *Rivinia*, *Trichostigma*, а в кладе 'Portulacaceous alliance' — в семействе *Cactaceae*.

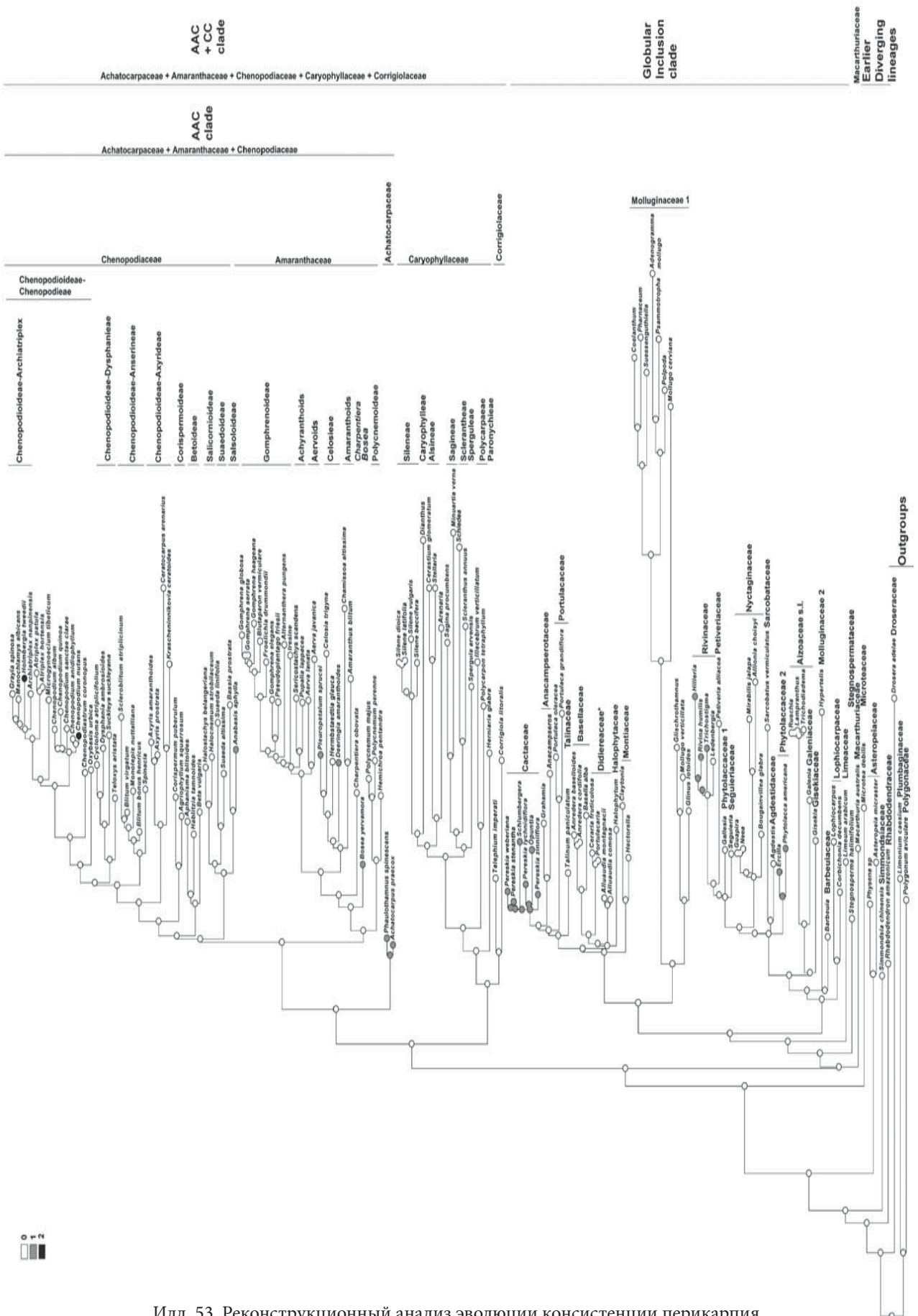
Реверсий в сторону образования сухих плодов в порядке не прослеживается.

#### Число слоев перикарпия (Илл. 54)

(признак 11)

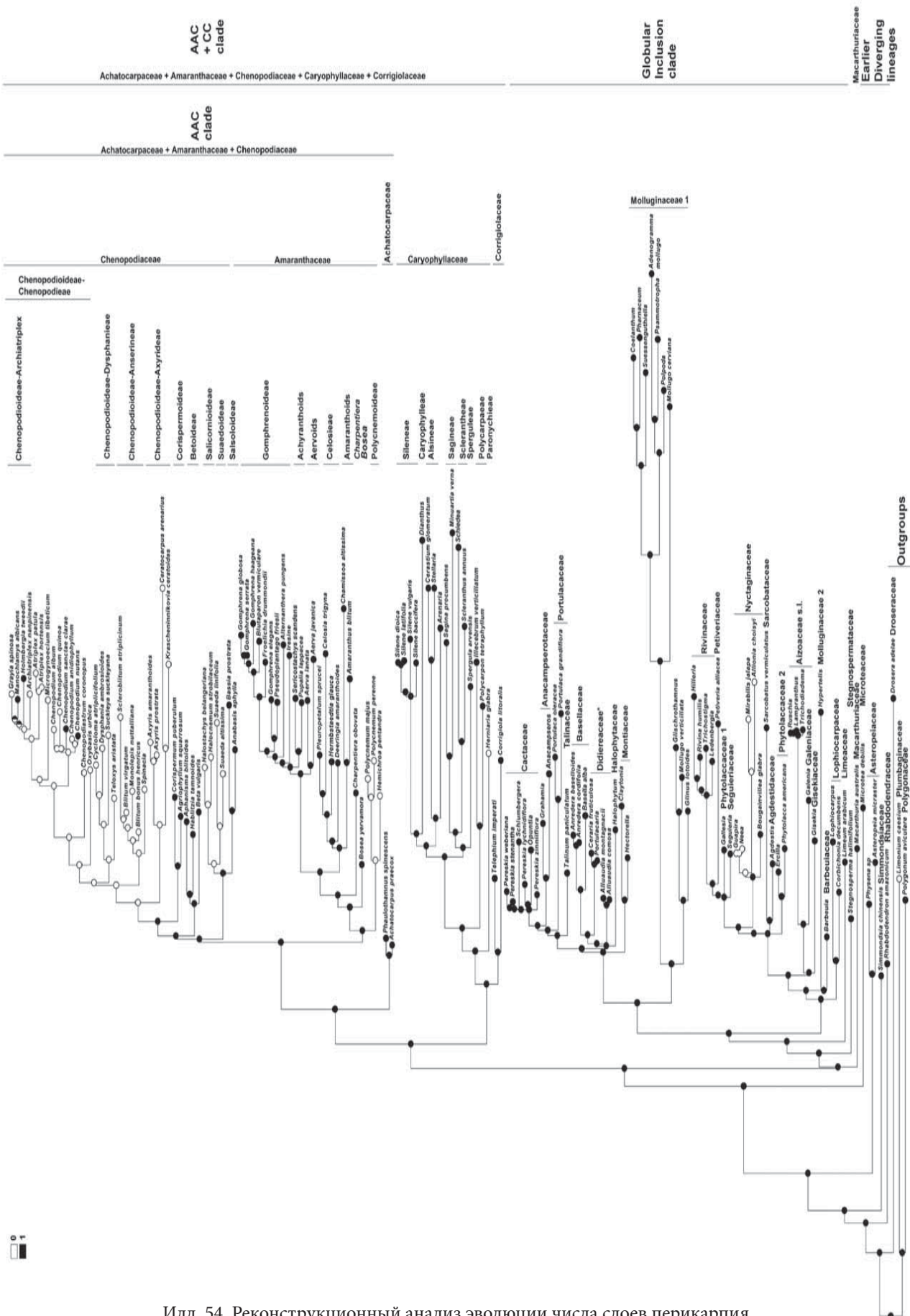
Перикарпий, состоящий более чем из 3 слоев, является анцестральным состоянием признака почти во всех кладах, включая 'Earlier Diverging lineages' (*Simmondsiaceae*, *Physenaceae*, *Asteropeaceae*, *Microteaceae*) и большинство клад *Caryophyllaceae* и *Amaranthaceae* s.str. Уменьшение числа слоев до 1–3 происходило независимо в обеих крупных кладах ААС+СС и 'Globular inclusion clade'. В последней кладе эта тенденция закрепились в крупном семействе *Nyctaginaceae* (в кладах выше *Bougainvillea*: *Neea*, *Guapira*, *Allionia*, *Mirabilis*). Она также прослеживается в *Amaranthaceae* (*Polycnemoideae*) и в роде *Herniaria* (*Caryophyllaceae*). В семействе *Chenopodiaceae* многослойный перикарпий остается анцестральным состоянием признака в кладе *Salsoloideae* + *Suaedoideae* — *Salicornioideae*, а также *Betoideae* и *Corispermoideae*. Тем не менее, независимо редукция числа слоев перикарпия эволюировала в *Suaedoideae* + *Salicornioideae* и почти во всех *Chenopodioideae*, с дальнейшей реверсией в сторону увеличения числа слоев в *Chenopodium* sect. *Rhagodia* (*C. parabolicum*, *C. nutans*), родах *Holmbergia* и *Manochlamys*.



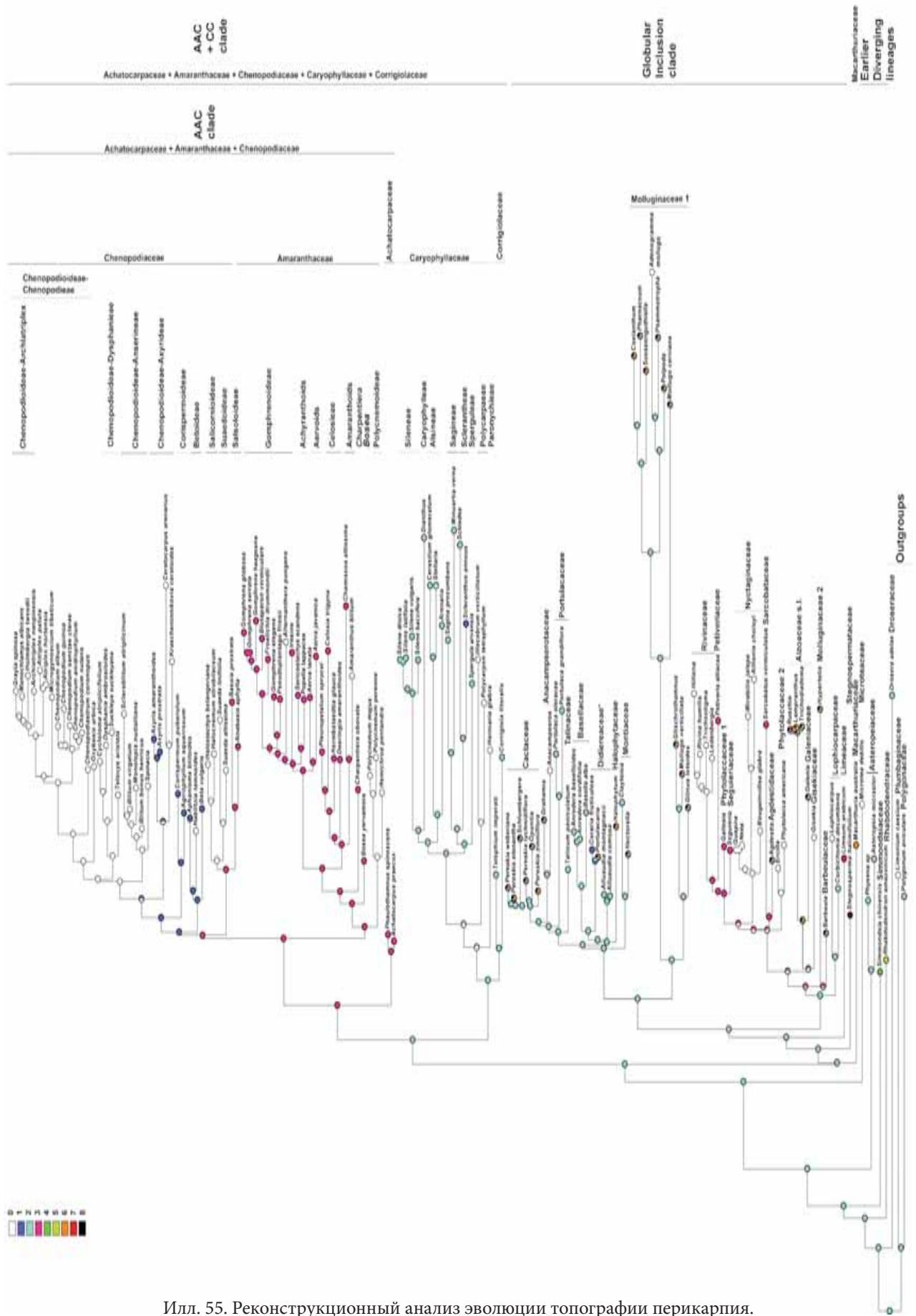


Илл. 53. Реконструкционный анализ эволюции консистенции перикарпия.

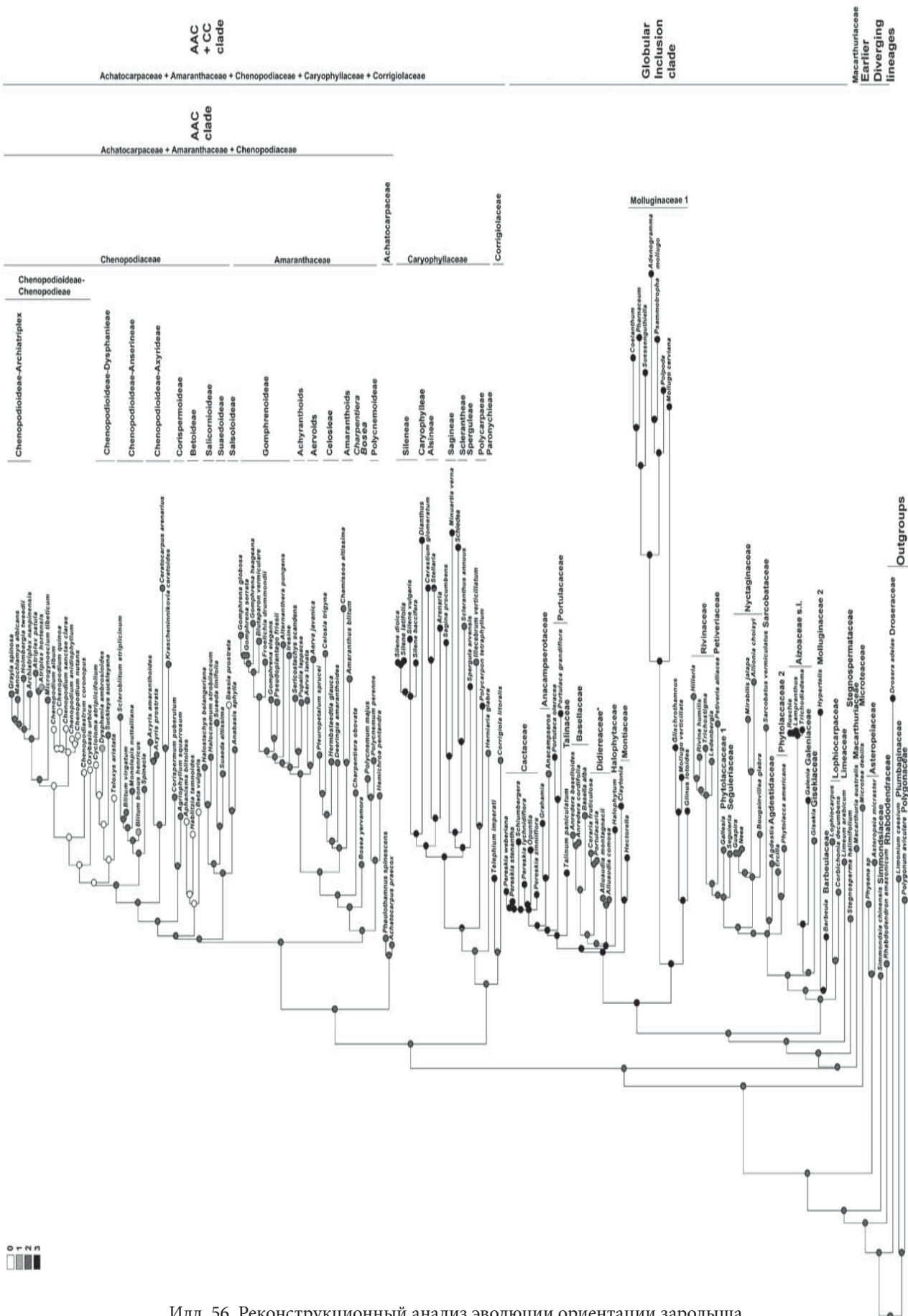




Илл. 54. Реконструкционный анализ эволюции числа слоев перикарпия.



Илл. 55. Реконструкционный анализ эволюции топографии перикарпия.



Илл. 56. Реконструкция анализа эволюции ориентации зародыша.



## Топография перикарпия (Илл. 55)

(признак 13)

Эволюционно исходным для всех Центросеменных (*Caryophyllales* + *Polygonids*), а также для 'Earlier Diverging lineages', клад AAC+CC и 'Globular Inclusion' можно считать следующее положение слоев перикарпия: склеренхима (внешние слои) и тонкостенная паренхима (внутренние слои). Такое расположение слоев имеется, в частности у *Physenaceae* и *Asteropeaceae*, а также в некоторых *Polygonids*. Тем не менее, в *Simmondsiaceae* строение перикарпия более сложное, а в *Rhabdodendraceae* плод — типичная костянка. Первая клада, где имеется не разделенный на различные анатомо-топографические зоны перикарпий, — *Microteaceae*. В кладе AAC+CC топография перикарпия резко меняется с образованием двух разных типов. Наиболее редкий случай такой трансформации (тонкостенная паренхима сверху, склеренхима снизу) прослеживается у *Scleranthus* (*Caryophyllaceae-Scleranthaceae*). Второй тип трансформации склеренхимно-паренхимного перикарпия (до гомоцеллюлярного перикарпия с тонкостенными клетками) независимо проходил в некоторых *Paronychieae*, *Polycarpaeae* и в очень редких случаях в кладе *Plurcaryophyllaceae* (например, *Stellaria monosperma*). В кладе AAC исходным состоянием признака является структура, когда перикарпий разделен на эпидерму, субэпидермальную паренхиму, кристаллоносные слой и внутреннюю эпидерму. Однако уже в *Suaedoideae* + *Salicornioideae* она претерпевает упрощение до гомоцеллюлярного типа. В кладе *Betoideae* + *Corispermoideae* исходным состоянием признака является топографическая позиция «паренхимные слои — внешние, склеренхимные — внутренние». В подсемействе *Chenopodioideae* исходное состояние признака не определено и может быть связано как с гомоцеллюлярным, так и паренхимно-склеренхимными типами перикарпия. Однако многие клады *Chenopodioideae* (*Chenopodieae* и часть *Axyrideae*: *Krascheninnikovia* + *Ceratocarpus*) независимо приобрели гомоцеллюлярный перикарпий.

В 'Globular Inclusion clade' склеренхимно-паренхимный перикарпий является исходным состоянием признака во многих кладах, включая самые глубокие линии, а вторичное упрощение структуры перикарпия наблюдается в *Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae* s.str., *Rivinaeae*. В некоторых семействах с многосемянными плодами (*Cactaceae*, *Aizoaceae*) структура перикарпия не изучена, и ее трансформации нуждаются в дополнительном исследовании.

## Ориентация зародыша в семени (Илл. 56)

(признак 26)

Положение зародыша в семени в процессе эволюции менялось с вертикального на горизонтальное. В кладах 'Earlier Diverging Lineages', AAC+CC и 'Globular inclusion clade' исходным состоянием признака следует считать вертикальное положение зародыша в семени. Инверсия положения зародыша на горизонтальный происходит только в семействе *Chenopodiaceae*, причем независимо в разных удаленных группах: *Salsoloideae*, *Betoideae*, *Chenopodioideae*. Горизонтально расположенный зародыш является исходным состоянием признака в *Betoideae* и *Chenopodioideae* (*Dysphanieae*+*Chenopodieae*). Реверсия к вертикальному положению зародыша в семействе *Chenopodiaceae* наблюдается в *Grayia*, *Manochlamis*, *Holmbergia*, *Archiatriplex*, *Atriplex* и *Microgenoesium*, а также у *Suckleya*. Смешанный тип положения зародыша возникает независимо в трех группах семейства *Chenopodiaceae*: некоторых *Dysphanieae* (например, *Dysphania ambrosioides*), *Anserineae* (*Blitum bonus-henricus*) и *Chenopodieae* (*Atriplex hortensis*, *Oxybasis* sp. div.), причем смешанный тип может эволюировать как из исходно вертикального положения (*Blitum*), так и из горизонтального (*Dysphania*).

Заклучение об эволюционной истории наиболее важных признаков  
в порядке *Caryophyllales*

На основе реконструкции эволюционных событий признаков плода и семени в Центросеменных показано, что предки порядка имели односемянный тип плода, с сухим многослойным перикарпием, поделенным на склеренхиму и тонкостенную паренхиму, и вертикально ориентированный зародыш семени. Односемянность как анцестральный тип плода характерна для 'Earlier Diverging lineages' (*Rhabdodendraceae*, *Simmondsiaceae*, *Asteropeiaceae*, *Physenaceae*) и клады AAC+CC, с дальнейшим увеличением числа семян в обеих кладах AAC+CC и 'Globular Inclusion clade'. *Rhabdodendraceae*, *Simmondsiaceae*, *Asteropeiaceae* и *Physenaceae* еще не имеют «типичных» для Кариофиллид карпологических черт, и возникновение мелких плодов, утолщенной тесты спермодермы, перисперма в семени, изогнутости зародыша, лестничных утолщений клеточных оболочек тегмена является эволюционным событием для таксонов обеих клад AAC+CC и 'Globular Inclusion clade', что впервые прослеживается в *Microteaceae* и *Macarthuraceae* (в зависимости от положения семейств на молекулярно-филогенетических деревьях). Непосредственные предки *Chenopodiaceae* (а также всей клады AAC) также имели этот набор признаков, свойственных большинству Центросеменных. Вскрытие плода у некоторых *Chenopodiaceae* (*Hablitzia*, *Beta*, *Agriophyllum*) представляется приобретенным признаком, возникшим в односемянных плодах, что может рассматриваться как приспособление для формирования ступенчатых диаспор с целью увеличения диссеминационных возможностей. Перикарпий предков клады AAC+CC был многослойным и дифференцированным на 2 анатомо-топографические зоны (склеренхиму и паренхиму), однако в процессе таксономической дивергенции клады (семейства) *Chenopodiaceae* топография перикарпия претерпела значительные трансформации, как минимум, трижды: сначала в сторону его усложнения («амарантоидный» тип), затем приобрела «паренхимно-склеренхимный» тип и затем упрощенный (гомоцеллюлярный) тип, который характеризует, в частности, такие подсемейства как *Suaedoideae*, *Salicornioideae* и подавляющее большинство *Chenopodioideae*. Несмотря на то, что во всем порядке анемохория эволюировала у многих таксонов, произрастающих (чаще всего) в аридных регионах Земли, крыловидные выросты на околоплоднике крайне редки и возникли независимо трижды у *Sarcobataceae*, *Seguieriaceae* и некоторых представителей *Chenopodiaceae* (subfam. *Corispermoideae*), однако само крыло в этих линиях порядка возникает или из разрастающегося стилодия (*Seguieriaceae*), или как часть самой завязи (радиальный вырост в *Sarcobataceae* и маргинальный вырост в *Chenopodiaceae-Corispermoideae*). Напротив, крыловидные диаспоры во многих семействах возникают как выросты охватывающих плод фолиарных структур. Сочные и обычно яркоокрашенные плоды эволюировали в порядке всего несколько раз, но в *Chenopodiaceae* такие «ягоды» в действительности имеют сочный перикарпий только в верхней части плода, при одновременном сохранении сухого перикарпия в его нижней половине. Вследствие этого наиболее удачный термин для выражения отчасти сочных покровов плода — полуягода. Клетки с U-образными оболочками с кристаллическим содержимым полости клеток известны, в основном, у представителей клады AAC (*Achatocarpaceae*, *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*).

Толстая теста спермодермы типична для видов клад AAC+CC и 'Globular Inclusion clade', однако встречаются и исключения, связанные с истончением клеток тесты (к примеру, в *Krascheninnikovia*, *Ceratocarpus*, *Halimione*, *Salsoloideae*, *Corispermoideae*). Почти все представители порядка располагают зародыш в семени вертикально, даже в тех случаях, когда признак односемянности является реверсивным ('Globular Inclusion clade'). Только в ряде различных групп *Chenopodiaceae* зародыш меняется с вертикального положения на горизонтальное, а в некоторых случаях — снова на вертикальное (случай реверсии). Лестничные утолщения клеточных оболочек тегмена добавлены к числу признаков, характерных для типичных Кариофиллид.

Уникальные, таксономически важные признаки семейственного ранга впервые обнаружены в *Sarcobataceae* (общая структура перикарпия), *Achatocarpaceae* (наличие сложных зерн крахмала в семенах), а также *Seguieriaceae* и *Petiveriaceae* (структура перикарпия); тем самым, даже без молекулярных данных, положение *Sarcobatus* внутри *Chenopodiaceae* или *Achatocarpus*, *Phaulothamnus*, *Seguieria*, *Gallesia* и *Petiveria* как части *Phytolaccaceae* представляется ошибочным. Семейство *Nyctaginaceae* имеет ряд карпологических особенностей: присутствие рафидов в перикарпии, семенной кожуре и (иногда) в семядолях, очень тонкий однослойный перикарпий (во многих линиях семейства) и перисперм, поделенный на две части (кроме самых базальных представителей). Изолированное положение австралийского рода *Macarthuria* на молекулярно-филогенетических деревьях послужило основанием для описания нового семейства *Macarthuraceae* Sukhor. et Mavrodiev, занимающего, по нашим данным, базальное положение в кладе 'Globular Inclusion clade'.

### Выводы

Основные выводы настоящего карпологического исследования заключаются в следующих тезисах:

1) Сравнительная карпология семейства *Chenopodiaceae* является одним из немногих классических методов, хорошо накладывающихся на современную молекулярно-филогенетическую систему этой группы;

2) Предки *Chenopodiaceae* имели односемянный тип плодов, перикарпий которых представляется сухим, многослойным, топографически разделенным на ряд анатомо-топографических зон. Семена имели вертикальное положение зародыша;

3) Среди всех Кариофиллид семейство *Chenopodiaceae* имеет уникальную апоморфию (горизонтальное положение зародыша в семени), возникшую независимо и неоднократно в ряде линий семейства;

4) Клада ААС (*Achatocarpaceae*, *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*) имеет ряд общих карпологических черт, отсутствующих в других группах *Caryophyllales*;

5) Базальные группы порядка характеризовались необычной для Центросеменных структурой перикарпия и спермодермы. Первыми линиями, имеющими типичное для представителей порядка строение семени, являются *Microteaceae* и *Macarthuraceae* (в зависимости от их взаимного положения на молекулярно-филогенетических деревьях);

6) Лестничное утолщение клеточных оболочек тегмена является еще одним признаком, объединяющим многие Кариофиллиды в их современном понимании.



## РЕВИЗИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Несмотря на наличие очередной новой обработки (Конспект..., 2012), также включающей этот географический выдел, предлагаемая ревизия является актуальной по следующим причинам:

1) Впервые дана точная современная таксономия маревых, основанная на молекулярно-филогенетических результатах;

2) Распространение видов дано по отдельным областям и республикам, а не по крупным флористическим районам. В процессе как собственных полевых исследований, так и анализа гербарного материала в десятках фондов, было найдено множество дополнений, которые не были учтены ранее, в том числе новые виды для флоры всего региона;

3) Составлено два диагностических ключа для определения родов, причем первый из них основан большей частью на вегетативных признаках для диагностики растений на ранних стадиях их развития. Синоптический ключ дополнен по сравнению с похожими обработками (см., например, Сухоруков, Акопян, 2013);

4) Многочисленные указания, обычно переходящие из одной обработки в другую, или сносшибательные находки, пестрящие в ряде сводок, здесь не учитываются и не цитируются (я бы посоветовал некоторым коллегам точнее определять растения или пользоваться услугами специалистов мирового уровня, присылая им гербарные образцы, вместо того чтобы устраивать пустые дискуссии на некоторых электронных сайтах). По причине отсутствия достоверных образцов некоторые виды исключаются из флористического списка. Это касается в частности, таких экзотических таксонов, как *Bienertia cycloptera* (*Suaedoideae*) и *Axyris hybrida* (*Chenopodioideae*). К числу упомянутых родов (но без нумерации) отнесен род *Spinacia* с культивируемым, но не дичающим видом *S. oleracea*, находки которого единичны близ мест культивирования и известны по старым сборам. То же самое касается *Blitum capitatum* (*Chenopodium capitatum*). Ряд таксонов, еще не найденных в регионе и помеченных звездочкой (\*), также включен в общий список по причине их достоверного присутствия на соседних территориях. Всего для Европейской России приводится 38 родов и 133 вида.

Предлагаемая ревизия касается всех областей и республик, расположенных в пределах Европейской России (за исключением Челябинской области, почти полностью относимой к географической Азии). Распространение таксонов в пределах Крыма специально не прослежено, так как ревизия полностью подготовлена до присоединения полуострова к России.

### Диагностический ключ для определения представителей маревых (родов и отдельных видов) по вегетативным признакам

1. Кустарники, полукустарники, полукустарнички или многолетние травянистые растения ..... 2
  - Однолетние или (редко) двулетние растения (в последнем случае корень сильно утолщен) ..... 18
2. Растения голые или опушены пузыревидными («мучнистым налетом»), простыми или двуконечными волосками ..... 3
  - Стебель и листья покрыты звездчатыми волосками. Листья плоские, ланцетные, продолговатые или продолговато-яйцевидные. — 12. *Krascheninnikovia*.
3. Листья шириной не менее 4–5 мм, плоские или свернутые ..... 4
  - Листья линейные, вальковатые, полувальковатые, шириной не более 2 мм, или редуцированы до листовых влагалищ, иногда избегающих по стеблю. .... 7
4. Полукустарнички с лопатчатыми или продолговато-обратнояйцевидными листьями; побеги не имеют скученных в основании («прикорневых») листьев ..... 5
  - Травянистые многолетники. Листья треугольно-копьевидные, овальные или яйцевидные, нередко также скученные в основании побегов ..... 6

5. Листья супротивные. — 10. *Halimione* [*H. verrucifera*].  
 – Листья очередные. — 9. *Atriplex* [*A. cana*].
- 6(4). Растения хотя бы в некоторых частях опушены пузыревидными волосками. Листья копьевидные или треугольные. Завязь верхняя. — 2. *Blitum* [часть видов].  
 – Растения голые или с короткими и рассеянными простыми волосками. Листья овальные. Завязь полунижняя. — 1. *Beta*.
- 7(3). Ветви оканчиваются остроконечием. Нижние листья длиной 3–5 см, все очень тонкие, нитевидные (шириной до 1 мм). — 37. *Noaea*.  
 – Ветви не заканчиваются остроконечием (но листья могут быть с остроконечием). Нижние листья длиной до 2(3) см, или вовсе редуцированы до влагалищ ..... 8
8. Листья в виде супротивно расположенных листовых влагалищ длиной до 3 мм ..... 9  
 – Листья (даже если редуцированные) очередные, крайне редко лишь самые нижние супротивные ..... 11
9. В пазухах листьев (по крайней мере, у большинства из них) имеются простые волоски. Растения с одревесневшими в нижней части осями или с многоглавым каудексом. — 38. *Anabasis*.  
 – В пазухах листьев нет волосков ..... 10
10. Кустарник до 3 м. — 17. *Halostachys*.  
 – Кустарничек высотой до 30 см. — 15. *Halocnemum*.
- 11(8). Листья с развитой или редуцированной пластинкой, но их основание всегда низбегаёт по стеблю. — 16. *Kalidium*.  
 – Листья не низбегающие по стеблю ..... 12
12. Листья в основании расширенные, выше его с явственно заметной перетяжкой, 1–3-летние побеги молочно-белые, голые. — 35. *Xylosalsola* [*X. arbuscula* ≡ *Salsola arbuscula*].  
 – Листья выше основания без перетяжки ..... 13
13. Опушение из двуконечных и простых извилистых волосков. Почки шаровидные. — 26. *Caroxylon* [*C. nodulosum* ≡ *Salsola nodulosa*].  
 – Опушение только из простых волосков, или растения голые. Почки не бывают шаровидными ..... 14
14. Листья длиной 2–3 мм, на конце с беловатым остроконечием длиной около 0.5 мм, очень скученно расположенные, голые (но в их пазухах имеются извилистые волоски). Подушковидные растения высотой до 15–20 см (крайний юго-восток территории). — 31. *Nanophyton*.  
 – Листья без остроконечия ..... 15
15. Листья (по крайней мере, некоторые) в основании расширенные (лупа!) ..... 16  
 – Листья в основании суженные или по всей длине равные ..... 17
16. Растения, образующие небольшие дерновинки высотой до 15 см. Листья очень скученные; междоузлия длиной до 3–5 мм (лишь на оси соцветия междоузлия длинные). Листья у основания всегда без оттянутого вниз бугорка (горбика). Цветоносные оси белоопушенные. — 22. *Camphorosma* [часть видов].  
 – Растения не образуют дерновинок, обычно выше 20 см. Междоузлия на развитых побегах более 5 мм. Листья обычно с горбиком. — 26. *Caroxylon* [часть видов].
- 17(15). Опушение чаще обильное, прижатое или отстоящее; длина волосков до 2(3) мм. Листья линейные или линейно-ланцетные, немного уплощенные. Растения при сушке не чернеют. — 23. *Bassia* [*B. prostrata* ≡ *Kochia prostrata*].  
 – Растения при сушке чернеющие, голые или опушены очень короткими (длиной до 0.3 мм) волосками. Листья вальковатые, сочные. — 21. *Suaeda* [часть видов].
- 18(1). Двулетник, образующий корнеплод. Листья на первом году собраны в прикорневой розетке. — 1. *Beta*.

- Корнеплода нет. Прикорневой розетки листьев не бывает, но иногда имеется несколько базальных листьев, имитирующих розетку ..... 19
- 19. Растения опушены звездчатыми или ветвистыми волосками, заметными, по крайней мере, в верхней части побегов ..... 20
  - Растения голые или покрыты простыми (в т. ч. сосочковидными), пузыревидными, двуконечными, железистыми волосками или желтыми железками ..... 23
- 20. Хотя бы развитые листья жесткие, с колючим заострением ..... 21
  - Все листья мягкие, без заострения или с едва заметным и легко обламываемым заострением ..... 22
- 21. Листья плоские, продолговато-ланцетные или ланцетные. Опушение из ветвистых волосков с укороченными латеральными лучами («дендроидные волоски»); при плодоношении последние заметны в верхней части растения. — 20. *Agriophyllum*.
  - Листья шиловидные (только самые нижние ланцетные). Опушение звездчатое, сохраняющееся и в нижних частях растений. — 13. *Ceratocarpus*.
- 22(20). Хотя бы нижние и средние листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, черешковые. Опушение из звездчатых волосков. — 11. *Axyris*.
  - Листья ланцетные или линейные (иногда нитевидные), сидячие. Волоски ветвистые. — 19. *Corispermum*.
- 23(19). Листья плоские, шириной не менее 5 мм, различной формы ..... 24
  - Листья шириной 1–4(5) мм, всегда цельнокрайние, нитевидные, шиловидные, линейно-шиловидные, полуваляковатые или валяковатые, иногда уплощенные (но сильно мясистые и цельнокрайние) или редуцированы до листовых влагалищ или чешуек ..... 41
- 24. Опушение на стебле и листьях хорошо заметное, только из простых волосков ..... 25
  - Растения голые или покрыты пузыревидными, железистыми волосками или железками, в редких случаях с небольшой примесью многоклеточных простых волосков ..... 27
- 25. Листья выемчато-зубчатые или лопастные. Листочки околоцветника с продольным килем и, кроме того, поперечной крыловидной оторочкой. Стилодиев 3. Плоды с железистыми и длинными простыми волосками. — \**Cycloloma*.
  - Листья цельнокрайние. Стилодиев 2. Плоды голые ..... 26
- 26. Листья длиной до 5–7(7.5) см, хотя бы нижние и средние листья с тремя заметными жилками. — 23. *Bassia* [*B. scoparia* ≡ *Kochia scoparia*].
  - Листья длиной до 2.5 см, одножилковые. — 23. *Bassia* [*B. hyssopifolia*].
- 27(24). Листья сидячие или (нижние) с длинным черешковидным сужением, цельнокрайние, в живом виде часто свернуты на адаксиальную поверхность. Оси соцветия обычно заканчиваются остями. — 3. *Teloxys* [*T. aristata* ≡ *Chenopodium aristatum*].
  - Листья черешковые ..... 28
- 28. Растения густо покрыты сидячими железками, иногда с примесью железистых и/или простых волосков. — 4. *Dysphania*.
  - Растения голые или опушены пузыревидными волосками (иногда с примесью многоклеточных простых волосков, заметных на осях соцветия); железистых волосков нет или они единичные ..... 29
- 29. Растения голые ..... 30
  - Растения хотя бы в верхней части (верхние листья, оси соцветия и пр.) визуальны или при небольшом увеличении с заметными пузыревидными волосками ..... 32
- 30. Листья овальные или продолговатые, цельнокрайние, тонкие, светло-зеленые (снизу немного бледнее). — 8. *Lipandra*.
  - Хотя бы некоторые листовые пластинки копьевидные или стреловидные, в очень редких случаях все листья могут быть без лопастей, узкопродолговатой или ланцетной формы ..... 31



31. Культивируемые (как эфемерофиты) растения. Стебель прямостоячий. — \**Spinacia*.  
 – Растения естественных или рудеральных местообитаний. Стебли многочисленные, прямостоячие, распластанные или приподнимающиеся. — 2. *Blitum* [часть видов].
- 32(29). Листья двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу серые от обильных пузыревидных волосков, реже — с обеих сторон одноцветные, серые, с коронарной анатомической структурой (в сухом состоянии на просвет при небольшом увеличении с заметной хлоренхимой, или «листовым орнаментом»), реагируют на инсоляцию, свертывая некоторые пластинки на адаксиальную сторону. — 9. *Atriplex* [часть видов].  
 – Листья на просвет при небольшом увеличении без заметной хлоренхимы ..... 33
33. Растения компасные (т. е. хотя бы некоторые листовые пластинки расположены под минимальным углом к солнцу; в гербарии такие листья выглядят вертикально расположенными). Развитые листья с обеих сторон одноцветные (зеленые или серые). При женских цветках (растения однодомные) имеется уплощенная обертка из 2 листочков ..... 34  
 – Листья (хотя бы некоторые) не расположены под минимальным углом к солнцу и не бывают вверх направленными. .... 35
34. Все или почти все листья серые, иногда только нижние листья к концу вегетации растений оголяющиеся, зеленые. — 10. *Halimione* [*H. pedunculata*].  
 – Листья (иногда кроме верхних) хотя бы с верхней стороны зеленые или красные, реже блестяще-сероватые. — 9. *Atriplex* [часть видов].
- 35(33). На стебле наряду с пузыревидными имеются редкие простые волоски (лупа!). Листья копьевидные или яйцевидные, одноцветные (буро-красные) или двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу белые или сероватые от пузыревидных волосков; хотя бы некоторые листовые пластинки в живом виде явно свернуты на вентральную сторону. Цветки чаще однополые, мужские цветки с актиноморфным околоцветником, а женские — скрыты в уплощенную обертку из 2 листочков. — 9. *Atriplex* [часть видов].  
 – Стебель голый или с пузыревидными волосками, очень редко имеется небольшая примесь железистых волосков. Листовые пластинки зеленые или красноватые, различной формы, в живом виде чаще не свернуты на вентральную сторону. Цветки (все или большая их часть) двуполые; уплощенной обертки при цветках нет ..... 36
36. Основание листовых пластинок срезанное или слегка сердцевидное. — 6. *Chenopodium* [*C. hybridum*].  
 – Основание листовых пластинок в разной степени клиновидное ..... 37
37. Базальные листья (имитирующие прикорневую розетку), как правило, имеются и сохраняются до плодоношения растений. Соцветие олиственное доверху или почти доверху. — 2. *Blitum* [часть видов].  
 – Базальных листьев нет ..... 38
38. Листья цельнокрайние, продолговатые или овальные. Растения почти голые (пузыревидные волоски заметны на молодых побегах). — 8. *Lipandra*.  
 – Листья обычно зубчатые или лопатные, редко цельнокрайние, но в этом случае растения явственно опушенные ..... 39
39. Растение с полегающими или приподнимающимися побегами. Листья редко двуцветные (с нижней стороны белые или серые). — 7. *Oxybasis* [*O. glauca*].  
 – Растения с прямостоячим стеблем, если стебель приподнимающийся (в очень редких случаях), то тогда листья одноцветные ..... 40
40. Листья почти голые. — 7. *Oxybasis*.  
 – Листья с мучнистым налетом. — 5. *Chenopodium* + 6. *Chenopodium murale* (последний таксон в регионе встречается крайне редко).
- 41(23). Растения, по крайней мере, в основании стебля или в его верхней части покрыты прижатыми двуконечными волосками (лупа!), иногда к ним примешиваются простые волоски ..... 42

- Растения голые или покрыты только простыми волосками ..... 43
- 42. Нижние листья длиной до 2 см, средние и верхние — редуцированы до влагалищ. Опушение заметно в нижней части растения. — 30. *Ofaiston*.
- Средние листья нередуцированные (схожие с нижними листьями, но обычно менее длинные). Опушение заметно хотя бы в области соцветия. — 29. *Petrosimonia*.
- 43(41). Листья редуцированы до листовых влагалищ, супротивно расположенных. — 14. *Salicornia*.
- Листья, хотя бы нижние, нормально развитые (часто отсыхающие к моменту плодоношения растений), если верхние листья чешуевидные, то их расположение очередное ..... 44
- 44. Листья на верхушке булавовидно утолщенные, мясистые, обычно несколько вверх загнутые. Растения голые (иногда только в пазухах листьев имеются рассеянные и мало заметные простые волоски). — 36. *Neocaspia*.
- Листья на верхушке не утолщенные ..... 45
- 45. Листья на конце с остроконечием длиной 0.5–5 мм, иногда легко обламывающимся (но хотя бы у некоторых листьев хорошо заметным под небольшим увеличением) ..... 46
- Листья не бывают с остроконечием ..... 50
- 46. Листья внезапно переходят в очень короткое (заметное при небольшом увеличении), легко обламывающееся беловатое остроконечие. Растения голые. — 33. *Salsola* [*S. acutifolia*, *S. soda*].
- Листья с необламывающимся остроконечием ..... 47
- 47. Все или почти все листья супротивные ..... 48
- Листья, хотя бы средние и верхние, очередные ..... 49
- 48. Растение голое или покрыто мелкими сосочками. Все листья супротивные, жесткие. — \**Girgensohnia*.
- Растение покрыто короткими серповидными, прижатыми одноклеточными и отстоящими многоклеточными волосками (последний тип опушения имеет хорошо заметный «подиум»). — 27. *Puankovia* [*P. brachiata*≡*Climacoptera brachiata*].
- 49. Стебель, по крайней мере, в верхней части, и околоцветник опушенные. — 32. *Halimocnemis*.
- Стебель голый или покрыт мелкими сосочками. — 34. *Kali*.
- 50(45). Самые нижние листья (2–3) развитые, но короткие, в основании расширенные, остальные редуцированные до мясистых стеблеобъемлющих влагалищ. Семена с папиллами. Крайне редкое растение пухлых солончаков. — 18. *Halopeplis*.
- Листья, хотя бы нижние и средние, не влагалищевидные. Семена без папилл (только перикарпий иногда может быть папиллезным) ..... 51
- 51. Листья низбегают по стеблю, при основании расширенные. — 28. *Climacoptera*.
- Листья в основании не низбегают ..... 52
- 52. Опушение на осях отстоящее, хотя бы часть волосков длиной не менее 5 мм. Листья в свежем виде вальковатые, сильно мясистые. Ось соцветия штопоровидно изогнутая. — 25. *Spirobassia*.
- Опушение, если имеется, частично или полностью состоит из прижатых или полуприжатых волосков. Ось соцветия не бывает штопоровидно изогнутой ..... 53
- 53. Растения голые или рассеянно и коротко опушенные в соцветии, при сушке обычно чернеющие. Все листья развитые, в основании суженные или по всей длине равные (но прицветные листья могут быть расширены). — 21. *Suaeda*.
- Растения явственно опушенные, хотя бы в верхней части ..... 54
- 54. Почти все листья (за исключением нижних, длиной до 2 см, мясистых и шерстисто опушенных) длиной около 5 мм, с горбиком при основании. Растения при растирании с неприятным запахом триметиламина. — 26. *Caroxylon*.

- Листья при основании без горбика. Растения при растирании без неприятного запаха..... 55
- 55. Растения никогда не бывают с красноватым оттенком, по облику серые или серо-зеленые, при сушке обычно чернеющие (по крайней мере, листья). — 24. *Sedobassia*.
- Растения зеленые, нередко с красноватым оттенком, при сушке не чернеют..... 56
- 56. Листья нитевидные, при основании суженные (лупа!); нижние листья длиной до 3 см. Растения песков, иногда также заходящие на мела и мергели. — 23. *Bassia* [*B. laniflora*].
- Листья шиловидные или линейные (равноширокие или при основании немного расширенные); нижние листья длиной до 1 см. Растения засоленных местообитаний (солончаки, солонцы и пр.). — 22. *Camphorosma* [*C. songorica*].

### Синоптический ключ для определения родов

(применим в случаях, когда растения собраны в стадии плодоношения)

1. Семена с заметным, обычно обильным периспермом, занимающим их центральную часть, и кольцевым или подковообразным, реже немного согнутым зародышем. Листья различной формы: широкие, плоские, или линейные, нитевидные, шиловидные, иногда редуцированные до листовых влагалищ (полукустарники и полукустарнички из подсемейства *Salicornioideae* или, очень редко, однолетники с очередными влагалищевидными листьями) ..... 2
  - Семена без заметного перисперма, зародыш у всех или почти всех семян спирально скрученный или только немного согнутый (Г-образный), занимает почти всю семенную полость. Листья всегда узкие, шиловидные или вальковатые, шириной менее 5 мм; или вовсе в форме супротивно расположенных листовых влагалищ (и в этом случае растения однолетние: род *Salicornia*) ..... 29
2. Завязь полунижняя. Цветки в клубочках, листочки околоцветника соседних цветков сростаются между собой. Двулетники или травянистые многолетники, с прикорневой розеткой листьев яйцевидной или продолговатой формы. — 1. *Beta*.
  - Завязь верхняя. Листочки околоцветника соседних цветков никогда не сростаются между собой. Однолетники или многолетники, чаще без розетки прикорневых листьев..... 3
3. Перикарпий в нижней части пленчатый, разрывающийся с двух (реже одной) сторон (т.е. плоды щелевидно вскрывающиеся), в верхней части кожистый, с остающимися двузубчатыми стилодиями, не сростается со спермодермой. Семена мономорфные, светло-коричневые. Цветки в плотных головчатых соцветиях, прицветники, а также вегетативные листья неоппадающие, ланцетные или линейные, колючие, с выдающимися жилками. На поздних стадиях развития растения желтеющие, становящиеся очень жесткими. Растения хотя бы в верхней части с ветвистыми («дендроидными») волосками. — 20. *Agriophyllum*.
  - Плоды невскрывающиеся, в некоторых случаях перикарпий может разрываться от механических воздействий, однако щелевого вскрывания не происходит. Листья в течение всего вегетационного периода не претерпевают изменения в консистенции..... 4
4. Растения (по крайней мере, в верхней части) опушены звездчатыми или ветвистыми волосками. Семена с вертикальным зародышем ..... 5
  - Растения голые или покрыты пузыревидными («мучнистый налет»), простыми, железистыми волосками, иногда почти сидячими железками..... 8
5. Соцветие — колос. Прицветнички отсутствуют (но прицветный лист имеется). Цветки двуполые. Плоды от округлых до продолговато-эллиптических, по краю с обычно хорошо выраженным крылом и хотя бы в этой своей части имеющие механическую ткань. Растения, опушенные ветвистыми волосками. — 19. *Corispermum*.



– Цветки одиночные в пазухах прицветных листьев или собраны в дихазальные соцветия (обычно именуемые клубочками), однополые (но растения однодомные). Прицветнички имеются, свободные или в разной степени сросшиеся (в последнем случае полностью охватывающие плод и участвующие в процессе диссеминации). Собственно плоды бескрылые или имеют небольшие крыловидные выросты только в верхней части. Растения, опушенные звездчатыми и (иногда) простыми волосками ..... 6

6. Прицветнички свободные, неоппадающие (единицей диссеминации является плод), схожие с 3-членным околоцветником. Плоды диморфные, визуальнo черные и коричневые, перикарпий в верхней части плода отслаивающийся; эти отслоения выглядят как небольшие «рожки». Однолетники с плоскими, ланцетными, продолговатыми или яйцевидными листьями. — 11. *Axyris*.

– Прицветнички охватывают плод и опадают вместе с ним. Плоды визуальнo мономорфные. Однолетники с узколанцетными или шиловидными листьями или полукустарни(ч)ки с ланцетными или продолговатыми листьями..... 7

7. Прицветнички звездчато опушенные, срастаются по всей длине; средняя жилка каждого прицветничка продолжена в ость. Перикарпий без выростов, плотно прилегает к прицветничкам. Однолетник с узкими листьями шириной до 3 мм. — 13. *Ceratocarpus*.

– Плоды скрыты в двух сросшихся почти доверху прицветничках, покрытых длинными простыми и короткими звездчатыми волосками. Перикарпий неплотно прилегает к прицветничкам, покрыт звездчатыми волосками. Полукустарник или полукустарничек с листьями шириной более (4)5 мм. — 12. *Krascheninnikovia*.

8(4). Цветки скучены по 3. Околоцветник из 3 листочков. Тычинка 1. Кустарники или полукустарни(ч)ки засоленных местообитаний (в пустынях и опустыненных степях). Листья редуцированы до супротивно расположенных листовых влагалищ..... 9

– Растения с разнообразной жизненной формой; листья очередные, реже супротивные и в этом случае с развитой пластинкой ..... 10

9. Листочки околоцветника свободные. Теста семян мамиллятная. Кустарничек до 30 см. — 15. *Halocnemum*.

– Листочки околоцветника срастаются на большем протяжении. Теста семян ровная. Кустарник заметно более высокий. — 17. *Halostachys*.

10(8). Листья узкие, вальковатые или полувальковатые, шириной до 3 мм..... 11

– Листья плоские, более широкие ..... 16

11. Растения голые. Листья часто редуцированные до влагалищ, если имеются, то короткие (до 1 см). Цветки по 3 собраны в плотные соцветия. Околоцветник из 3 срастающихся листочков. Тычинок 1–2. Семенная кожура с мамиллами ..... 12

– Растения опушенные. Семенная кожура ровная..... 13

12. Полукустарники с избегающими по стеблю вальковатыми листьями, или листья представлены избегающими по стеблю влагалищами. — 16. *Kalidium*.

– Однолетники. Нижние листья развитые (но быстро опадающие и поэтому часто не присутствуют в стадии цветения и плодоношения), прицветные — в виде очередно расположенных, мясистых влагалищ. — 18. *Halopeplis*.

13(11). Волоски на стебле и листьях большей частью отстоящие. Ось соцветия штопоровидно изогнутая. Из 5 листочков околоцветника только 2 или 3 развивают шиловидные выросты. Солончаки в степях и северных пустынях (вне пределов территории — также по взморью). — 25. *Spirobassia*.

– Волоски на стебле и листьях прижатые или полуприжатые. Ось соцветия неизогнутая. Околоцветник с 5 выростами или при плодах не изменяется..... 14

14. Листья в основании немного расширенные или по всей длине равные. Околоцветник из 4 листочков, не имеющих при плодах выростов. Однолетники или полукустарнички (редко встречаются растения с полукустарниковой формой роста). — 22. *Camphorosma*.

– Листья в основании немного суженные. Околоцветник из 5 листочков, формирующих при плодах выросты..... 15

15. Растения сероватые, при сушке чернеющие. Околоцветник при плодах с шиловидными выростами. — 24. *Sedobassia*.

– Растения зеленые или с красноватым стеблем, при сушке не чернеющие. Околоцветник при плодах с крыловидными выростами. — 23. *Bassia* [часть видов].

16(10). Цветки однополые (но растения однодомные). Все или почти все женские цветки окружены оберткой из 2 свободных или в разной степени сросшихся уплощенных листочков; иногда при женских цветках имеется околоцветник из 3–5 нормально развитых листочков (и в этом случае обертка отсутствует). Пузыревидные волоски как преобладающий тип опушения состоят из двух клеток: очень маленькой, незаметной при небольшом увеличении клетки-подставки и расширенной вакуолизированной (всегда лопающейся) клетки..... 17

– Цветки (хотя бы большинство из них) двуполые, с околоцветником, очень редко растения двудомные; прицветниковидная обертка, если имеется, шаровидная. Пузыревидные волоски, если имеются, состоят из нескольких клеток, и клетки-подставки при небольшом увеличении обычно хорошо заметны..... 18

17. Перикарпий не образует единую структуру с оберткой (плод свободно отделяется от нее). Теста семенной кожуры всегда окрашенная (красного, черного или светло-коричневого цвета). Листовые пластинки от цельнокрайних до лопастных или отдельных, сверху обычно зеленые, снизу белые или серые от густого пузыревидного опушения, редко листья с обеих сторон серые. — 9. *Atriplex*.

– Перикарпий плотно прилегает к обертке и не отделяется от нее; семенная кожура (теста и тегмен) бесцветная. Листовые пластинки цельнокрайние, с обеих сторон серые (но пластинки нижних листьев осенью оголяются и становятся серо-зелеными). Растения засоленных местообитаний. — 10. *Halimione*.

18(16). Растения опушены хорошо заметными простыми волосками. Околоцветник при плодах формирует шиловидные, бугорчатые или крыловидные выросты..... 19

– Растения голые или покрыты пузыревидными, железистыми волосками или желтыми железками; простые волоски, если имеются, малозаметные..... 20

19. Волоски на растении длинные (не менее 2 мм), густо расположенные. Листья цельнокрайние. — 23. *Bassia* [часть видов].

– Волоски длиной менее 1 мм, обычно негустые. Листья выемчато-зубчатые или лопастные. — \**Cycloloma*.

20(18). Побеги обычно оканчиваются остроконечием (но иногда встречаются безостые формы). Листья немногочисленные (их число обычно не более 5), при плодоношении растений опадающие. Листовые пластинки часто сворачиваются на брюшную сторону, в основании постепенно переходящие в черешок (узкоклинovidные) или почти сидячие. Семена диаметром около 0.7–0.8 мм, с явственно выраженным килем. — 3. *Teloxys*.

– Побеги без остроконечий. Листья длинночерешковые, при плодоношении растений хотя бы отчасти сохраняющиеся. Семена без кия или килеватые (если семена с 1 килем, то заметно крупнее или иной формы)..... 21

21. Растения при растирании приятно пахнущие: в опушении присутствуют обильные желтые железки. — 4. *Dysphania*.

– Растения без желтых железок (или такие железки могут быть рассеянными или единичными), почти без запаха или (редко) неприятно пахнущие ..... 22

22. Голый разводимый в огородах однолетник. Листья копьевидные, реагируют на инсоляцию, располагая пластинки под минимальным углом к солнцу. Цветки раздельнополые (растения двудомные или, очень редко, однодомные). Женские цветки окружены шаровидной оберткой, при плодах одревесневающей и иногда имеющей жесткие шиловидные выросты. — \**Spinacia*.

– Растения, как правило, покрыты пузыревидными волосками, реже в опушении (особенно в соцветии) могут быть рассеянные железистые волоски (группа родов, ранее рассматривавшаяся как *Chenopodium* s.l. excl. *Dysphania*). Цветки хотя бы отчасти двуполые..... 23

23. Однолетники или травянистые многолетники с копьевидными, стреловидными или треугольными листьями; базальные листья обычно сохраняющиеся и имитирующие прикорневую розетку. Оси соцветия нередко содержат единичные пузыревидные или железистые волоски. — 2. *Blitum*.

– Однолетние растения без «прикорневой розетки» листьев. Железистые волоски отсутствуют (растения голые или покрыты белыми пузыревидными волосками) ..... 24

24. Листья в основании срезанные или немного сердцевидные, голые. Семена диаметром 1.4–2 мм, теста с глубокими (до 25 мкм) сотовидными ямочками. — 6. *Chenopodiastrum* [*C. hybridum*].

– Листья клиновидные. Семена диаметром до 1.5 мм, сотовидные ямки, если имеются, менее глубокие ..... 25

25. Листья цельнокрайние, овальные или продолговатые, с обеих сторон зеленые (или с нижней стороны немного бледнее), голые. Соцветия олиственные. — 8. *Lipandra*.

– Листья, хотя бы нижние, зубчатые или лопастные, редко цельнокрайние. Соцветия хотя бы в верхней части безлистные ..... 26

26. Листочки околоцветника обычно белопленчатые, реже зеленоватые, узкие (и в этом случае не прилегающие друг к другу, вследствие чего плоды хорошо заметны). Перикарпий, как правило, без папилл, неплотно прилегающий к семени и легко разрывающийся. Семена красные или черноватые, но всегда с красноватым отливом, диаметром до 1 мм, хотя бы часть семян с вертикальным зародышем. — 7. *Oxybasis* [часть видов].

– Листочки околоцветника зеленые и прилегают друг к другу, не бывают узкими. Перикарпий папиллезный, счищающийся при механических воздействиях. Семена черные, диаметром 1–1.5 мм ..... 27

27. Веточки соцветия прижаты к главной оси. — 7. *Oxybasis* [часть видов].

– Веточки соцветия б.м. расставленные ..... 28

28. Семена резко килеватые. Соцветие олиственное. Растение высотой до 50 см, темно-зеленое. — 6. *Chenopodiastrum* [*C. murale*].

– Семена без киля или с небольшим, нерезко выдающимся килем. Совокупность остальных признаков иная. — 5. *Chenopodium* s.str.

29(1). Все листья редуцированы до супротивно расположенных влагалищ ..... 30

– Листья (хотя бы нижние) развитые, вальковатые, редко листья влагалищевидные, но все или почти все имеют очередное расположение ..... 31

30. Околоцветник спайнолистный (из 3 листочков), нацело заключающий в себе плод с сухим и тонким околоплодником. Тычинка 1. Зародыш Г-образный или согнутый. Однолетники с однослойной эпидермой. — 14. *Salicornia*.

– Околоцветник спаянный в базальной части, из 5 листочков, которые или не изменяются при плодах, или развивают крылья у середины или в базальной части. Тычинок 5. Плод в верхней части сочный, с массивным перикарпием, окрашенным в красные тона. Зародыш спирально свернутый. Полукустарники или полукустарнички с 2–3-слойной (в нашем регионе) эпидермой. — 38. *Anabasis*.



- 31(29). Листья изогнутые, на конце булавовидно утолщенные. Листочки околоцветника с белыми крыловидными выростами. Околоплодник в верхней половине оранжево окрашенный. — 36. *Neocasria*.
- Листья (иногда за исключением укороченных прицветных листьев) не бывают утолщенными на верхушке. Околоплодник редко бывает оранжевым (в последнем случае околоцветник при плодах не имеет крыльев)..... 32
32. Полукустарник с колючими побегами. Околоцветник с хорошо развитыми крыльями. — 37. *Noaea*.
- Растения без колючих побегов..... 33
33. Первые 2–3 листа хорошо развитые, остальные — малозаметные, длиной до 3 мм. Листочки околоцветника без крыльев или только с зачатками крыльев. Плоды (по крайней мере, большая часть из них) с оранжевым и сочным околоплодником. — 30. *Ofaiston*.
- Растения с большим числом развитых листьев. Околоплодник не бывает одновременно сочным и окрашенным в оранжевый цвет..... 34
34. Листочки околоцветника над крыловидными выростами покрыты очень короткими, прямыми и прижатыми волосками, заметными при увеличении. Листья (все или кроме самых верхних) супротивные, опушены короткими и длинными простыми волосками. Однолетники. — 27. *Ryankovia*.
- Волоски на околоцветнике или на остальных частях растения, если имеются, иного строения..... 35
35. Подушковидный кустарничек высотой до 15–20 см. Листочки околоцветника при плодах резко увеличенные (длиной 8–10 мм), но без крыловидных выростов. — 31. *Nanophyton*.
- Растения без подушковидной формы роста. Листочки околоцветника при плодоношении растений если и увеличиваются, то очень незначительно..... 36
36. Листья несколько выше своего основания внезапно суженные, с перетяжкой. Голые или покрытые отставленными, очень короткими жесткими сосочками, растопыренно ветвистые полукустарнички и полукустарники со светлыми многолетними («молочно-белыми») побегами. — 35. *Xylosalsola*.
- Листья выше основания без перетяжки..... 37
37. Листья с небольшим (заметным при увеличении) шипиком или остроконечием..... 38
- Листья без остроконечия или шипика..... 41
38. Остроконечие легко обламывающееся. — 33. *Salsola* s.str.
- Остроконечие не обламывается..... 39
39. — Все листья супротивные. — \**Girgensohnia*.
- Листья очередные (только самые нижние могут быть супротивными)..... 40
40. Остроконечие хотя бы у нижних листьев толстое, конусовидное, как бы насаженное. Листочки околоцветника обычно опушенные (хотя бы на большем протяжении), без крыловидных выростов, даже при цветении твердые. Пыльники с крупным, хорошо заметным придатком. — 32. *Halimocnemis*.
- Остроконечие тонкое или даже едва заметное, игловидное; листья плавно переходят в него. Листочки околоцветника голые, при плодах обычно с крыльями или бугорками. Пыльники с очень мелким (до 0.3 мм) придатком или вовсе без него. — 34. *Kali*.
- 41(37). Листья в основании суженные. Прицветнички белопленчатые. — 21. *Suaeda*.
- Листья в основании расширенные. Прицветнички хотя бы отчасти зеленые..... 42
42. Листья (хотя бы прицветные) в основании с небольшим горбиком. Листочки околоцветника развивают при плодах некрупные крыловидные выросты (диаметром до 1 см). Растения при растирании обычно с неприятным запахом. — 26. *Caroxylon*.
- Листья в основании без горбика. Листочки околоцветника без выростов или с более крупными (от 1.2 см) крыльями..... 43

43. Растения голые или покрыты спутанными простыми волосками. Зародыш семени горизонтальный. — 28. *Climacoptera*.

– Растения хотя бы в верхней части покрыты прижатыми двуконечными волосками (в нижней части — обычно оголяющиеся). Зародыш вертикальный. — 29. *Petrosimonia*.

### 1. Subfam. *Betoideae* Ulbr. in Engler et Prantl, Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 16c: 455 (1934).

Typus: *Beta* L.

Однолетники, двулетники или многолетние травы, часто развивающие прикорневую розетку листьев. Листья плоские, обычно широкие, черешковые, голые или покрыты рассеянными простыми волосками. Цветки в клубочках, двуполые, с 4–5-членным чашечковидным или венчиковидным околоцветником, в последнем случае околоцветник обычно двуцветный: с наружной стороны зеленый, изнутри — желтый или желто-зеленый. Тычинки (4–5) свободные или срастаются в основании в кольцо. Околоцветники соседних цветков (в роде *Beta*) часто срастаются друг с другом, при плодах становятся деревянистыми, и образуют соплодие. Завязь полунижняя или верхняя. Стилодиев 2–3. Перикарпий свободный или отчасти срастается с околоцветником. Семенная кожура с толстой тестой и тонким тегменом, или теста и тегмен примерно равны по толщине. Семя с кольцевым зародышем и обильным периспермом.

В подсемействе 6–7 родов и около 15 видов, распространенных, в основном, в Евразии и Северной Африке, 1 род (*Aphanisma*) имеет небольшой ареал на западе Северной Америки.

### 1. Род Свекла — *Beta* L., Sp. Pl.: 222 (1753)

Typus: *B. vulgaris* L.

Однолетние или многолетние травянистые растения, иногда с утолщенным корнем. Нижние листья нередко собраны в прикорневую розетку, длинночерешковые, овальные, яйцевидные или почти ромбические. Околоцветник из 5 килеватых, срастающихся обычно до половины листочков, которые бывают или зеленоватыми, или белыми (или желтовато-белыми). Околоцветники цветков (хотя бы в нижней части) нередко срастаются друг с другом. Стилодиев 2–3. Завязь полунижняя. Плод обычно вскрывается крышечкой. Зародыш семени горизонтальный.

В роде не менее 10 видов, распространенных преимущественно в Средиземноморье, Малой Азии и на Кавказе.

1. Двулетник с мясистым корнеплодом. Разводимое и иногда встречающееся на рудеральных местах как случайно занесенное растение. — 2. *B. vulgaris*.

– Многолетники или, реже, 1(2)-летние растения, но без корнеплода.....2

2. Стебель прямой или лежащий. Листья голые или с единичными волосками. Брактеи продолговатые. Доли околоцветника мясистые, травянистые, бледно-зеленые, при плодоношении растения загнутые внутрь и плотно прилегающие к плоду. — 1. *B. maritima*.

– Растение прямостоячее. Листья с нижней стороны с короткими волосками. Брактеи более узкие (ланцетные или шиловидные). Доли околоцветника пленчатые или лепестковидные (белые), к плоду не прилегающие. — 3. *B. corolliflora*.

#### *Beta* sect. *Beta*

Typus: *B. vulgaris* L.

Однолетние или многолетние травянистые растения с длинночерешковыми нижними листьями. Околоцветник зеленоватый.

1. *B. maritima* L., Sp. Pl., ed. 2, 1: 322 (1762) — С. морская.

Neotypus (Letschert, 1993): Belgium. Nieuwpoort, Letschert & Fey 137 (WAG).

Syn.: *B. vulgaris* L. [var.] *perennis* L. Sp. Pl.: 222 (1753);

Neotypus (Letscher, 1993): Letschert & Fey 137 (WAG);

*B. vulgaris* L. var. *maritima* (L.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 15 (1840);

*B. perennis* (L.) Freyn, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 27: 414 (1877);

*B. vulgaris* L. subsp. *maritima* (L.) Arcang., Comp. Fl. Ital.: 592 (1882).

Многолетние, реже двулетние травянистые растения высотой до 80 см, без корнеплода, голые или с рассеянными простыми волосками. Стебель прямостоячий или полегающий, ветвистый. Листья длинночерешковые, овальные или яйцевидные, с волнистым краем, нижние листья длиной до 15 см. Соцветия олиственные (брактеозные) почти до верхушки. Листочки околоцветника сростаются в нижней половине, лопасти длиной около 2 мм, обычно загнутые вовнутрь, почти без киля. Клубочки из 2–4 цветков, или цветки одиночные, в густых колосовидных соцветиях.

*B. maritima* является предком широко культивируемых форм *B. vulgaris*, и в местах совместного произрастания растения обоих видов легко скрещиваются друг с другом (Biancardi et al., 2012). Видовую самостоятельность *B. maritima* часто не признавали, так как отличия в надземной сфере между этим таксоном и культиварами, имеющими название *B. vulgaris*, минимальны. В этой связи интересно отметить, что *B. maritima* де-факто является анcestorом широко разводимой *B. vulgaris*, хотя в видовом статусе морская свекла описана десятилетием позже *B. vulgaris*.

Встречается на морских побережьях (в Европе), реже (в Средиземноморье) как сорное растение. На Балтийском побережье встречается очень редко и отмечен совсем недавно (Глазкова, 2006).

**Распространение:** Краснодарский кр.; Ленинградская обл. (о-в Малый Тютерс в Финском заливе).

Общее распространение: Европа (супралиторали), Средиземноморье, Малая и Передняя Азия.

## 2. *B. vulgaris* L., Sp. Pl.: 222 (1753) — С. обыкновенная.

Отличается от *B. maritima*, в основном, утолщенным корнем и более крупными листьями прикорневой розетки.

Всюду разводится на огородах (вид, возникший в результате селекции предыдущего вида). Таксономия этой группы до сих пор весьма неточна и запутанна, так как при первоописании разновидностей Linnaeus (1753) ссылался на Баугина (Bauhin) и, что очень вероятно, не знал о различиях между ними (Letschert, 1993).

### *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*

*B. vulgaris* var. *vulgaris*

Lectotypus (Letschert, 1993): Herb. A. van Royen 889.213-556 (L).

Syn.: *B. vulgaris* var. *rubra* L.

Neotypus (Letschert, 1993): «*Beta nigra*» in Fuchs, Hist. Stirp.: 804, 806 (1542).

Всюду разводится из-за утолщенных корнеплодов, которые могут быть округлой или вытянутой формы, разного цвета и различных вкусовых качеств. Сахарная свекла (с большим мощным корнеплодом) нередко рассматривается также как особая разновидность — *B. vulgaris* var. *altissima* Döll.

*B. vulgaris* var. *cicla* L. — Листовая свекла (Мангольд).

Lectotypus (Letschert, 1993): Clifford Herb. 83.1.β (BM-000558195).

Разводится (на нашей территории крайне редко) из-за съедобных листьев (достигающих в длину 30 см, с сильно выступающими жилками). Используется как листовая овощ (заменитель шпината) в особенности в странах Средиземноморья и Западной Европе.

**Распространение:** Во всех областях и республиках.



Разводится как овощ или салатное растение по всему миру, но чаще в умеренных регионах Земли.

*Beta* sect. *Corollinae* Ulbr. in Engler et Prantl, Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 16c: 462 (1934).

Многолетние растения с несколько утолщенным корнем. Околоцветник белый или зеленоватый.

**3. *B. corolliflora* Zosimovicz ex Buttler, Mitt. Bot. Staatssamml. München 12: 289 (1975) — С. венчиковидная.**

*B. corolliflora* Zosimovicz, Свекловодство 1: 26 (1940) descr. ross.

Турус: [Армения] Окр. Дарачичаг [Цахкадзор], сорняк в посевах пшеницы, 21.IX.1931, В. Зосимович (WIR!).

Многолетние растения высотой до 150 см, корень мощный, цилиндрический. Листья, особенно нижние, длинные (до 20 см), черешковые, с нижней стороны по жилкам с короткими простыми волосками. Соцветие брактеозное, брактей ланцетные или шиловидные. Цветки обычно по 3 в клубочках, околоцветник белый, его доли, особенно при плодах, отклоненные в горизонтальной плоскости или несколько косо расположенные.

Речные долины, луга или как рудеральное растение, на высотах 1000–2500 м.

Вид очень близок к европейскому таксону *B. trigyna* Waldst. et Kit. (Buttler, 1975), но является тетраплоидом и имеет распростерты доли околоцветника (*B. trigyna* — гексаплоид, доли околоцветника направлены вверх).

**Распространение:** Краснодарский кр.

Общее распространение: Кавказ, Малая Азия.

## 2. Subfam. *Chenopodioideae*

Турус: *Chenopodium* L.

Однолетние, многолетние травы, (полу)кустарники или небольшие деревья, голые или чаще покрыты различными трихомами: пузыревидными волосками (выглядающими как белый налет), желтыми, почти сидячими железками, звездчатыми, простыми или белыми железистыми волосками. Листья почти всегда широкие, черешковые (реже — сидячие и вальковатые), с пластинкой разнообразной формы, бифациальные или изолатеральные, с  $C_3$  или  $C_4$  типами фотосинтеза. Прицветнички отсутствуют. Цветки двуполые или однополые (растения в этом случае однодомные или двудомные), с (0)1–5-членным околоцветником, иногда развивающим продольный киль или небольшие горизонтальные выросты, при плодах неизменяющийся или становящийся сочным и окрашенным, или же околоцветник при женских цветках (если цветки однополые) имеет вид уплощенной или округлой обертки, состоящей из двух свободных или в разной степени срастающихся листочков. Перикарпий обычно паренхимный, из 1 или нескольких слоев более или менее тонкостенных клеток, на поверхности нередко с папиллами или мамиллами, реже самый внутренний слой склерифицированный. Семена сферические или сжатые, округлые или овальные, черные, красные или желто-коричневые, или семенная кожура белопленчатая. У однолетних представителей часто встречается структурная и (или) пространственная гетероспермия. Зародыш изогнутый или подковообразный, редко почти прямой; перисперм обильный.

В подсемействе не менее 550 видов.

**Trib. *Anserineae* Dumort., Fl. Belg.: 20 (1827).**

**Syn.: *Spinacieae* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 48 (1840).**

Тип: *Anserina* Dumort. (*Blitum* L.).

Однолетние или многолетние травы, чаще голые или покрытые рассеянными пузыревидными волосками. Нередко имеется прикорневая розетка листьев, или нижние листья с очень короткими междоузлиями и образуют ложную розетку. Листья черешковые, часто копьевидные, стреловидные или треугольные, иногда овальные или ланцетные. Соцветия чаще олиственные. Цветки двуполые или однополые (растения однодомные или двудомные), с околоцветником из 1–4(5) свободных или спянных максимум на половину своей длины листочков, обычно некилеватых или с небольшим килем, зеленых или при плодах становящихся мясистыми и красными; иногда цветки беспокровные. Тычинок 1–4(5). Рылец 2–5. Плод с 1–3-слойным паренхимным недифференци-

рованным на топографические зоны перикарпием, на поверхности обычно не содержит папиллы. Семя почти округлое или овальное, красное или темно-красное, теста толще, чем тегмен, обычно без сталактитов. Зародыш вертикальный или, реже, горизонтальный.

В современном понимании триба включает 2 рода; оба представлены в нашей флоре.

1. Цветки однополые. Рылец 4–5. Женские цветки заключены в обертку из полностью срастающихся и деревянеющих листочков, нередко такой антокарпий содержит шиповидные выросты. Растение голое. — \**Spinacia*.

– Все цветки (или хотя бы их часть) двуполые. Рылец 2–3(4). Листочки околоцветника свободные или срастаются максимум на 1/3, в крайне редких случаях имеется только один листочек. Растения нередко с рассеянным опушением из пузыревидных волосков. — 1. *Blitum*.

### \*Род Шпинат — *Spinacia* L., Sp. Pl. 1027 (1753).

Typus: *S. oleracea* L.

Однолетники, голые или покрытые белыми пузыревидными волосками на длинной ножке. Листья очередные, длинночерешковые, цельные (копьевидные, треугольные, овальные) или рассеченные. Цветки раздельнополые (растения обычно двудомные). Мужские цветки с (4)5-членным околоцветником с 4–5 тычинками; женские — заключены в обертку из срастающихся доверху листочков, которая при плодах становится деревянистой и нередко содержит шиповидные выросты. У *S. turkestanica* и *S. tetrandra* имеется соплодие, состоящее из нескольких цветков, обертки которых срастаются. Рылец 4–5. Семя с вертикальным зародышем.

В роде 3 вида. Происхождение *S. oleracea* до сих пор неизвестно. *S. turkestanica* Iljin встречается в Средней Азии, а *S. tetrandra* Steven — на Кавказе, в Малой и Передней Азии. Оба последних вида хорошо отличаются от *S. oleracea* наличием на стебле и листьях пузыревидных трихом на длинной ножке.

– \**S. oleracea* L., Sp. Pl.: 1027 (1753) — **Ш. огородный**.

Lectotypus (Hedge in Jarvis & al. 1993): Herb. Linn. 1174.1 (LINN).

Syn.: *S. glabra* Mill., Gard. Dict., ed. 8, 2 (1768).

Typus: Herb. Miller (BM-без номера!). Растения с оберткой, не имеющей выростов.

Однолетние голые растения, однодомные (с однополыми цветками) или, как правило, двудомные. Листья длинночерешковые (черешок длиной до 10 см), копьевидные или треугольные, реже овальные или продолговатые, пластинки располагаются под минимальным углом к солнцу. Соцветия олиственные хотя бы в нижней части (у женских экземпляров соцветие олиственное доверху). Тычинки значительно длиннее листочков околоцветника. Женские цветки заключены в деревянистую обертку, которая может быть или округлой и гладкой, или содержать короткие или длинные шиповидные выросты. Перикарпий очень тонкий, отделяется от спермодермы при механических воздействиях, без папилл. Семя диаметром около 3 мм.

**Распространение:** Только как редкое рудеральное растение (эргазиофит). В нашем регионе разводится в последнее время редко. Находки возможны во всех областях.

### Род Блитум — *Blitum* L., Sp. Pl.: 4 (1753).

Lectotypus (Britton, Brown, 1913): *B. capitatum* L.

Syn.: *Morocarpus* Boehmer in Ludwig, Def. Gen. Pl., ed. 3: 385 (1760);

*Anserina* Dumort., Fl. Belg.: 21 (1827).

Typus: *A. bonus-henricus* (L.) Dumort. (= *Blitum bonus-henricus*);

*Monolepis* Schrad., Ind. Sem. Hort. Acad. Gott. 4: 1830

Typus: *M. trifida* (Trevir.) Schrad. (= *Monolepis nuttallianum* = *Blitum nuttallianum*);

*Agathophytum* Moq., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 2(1): 291 (1834);

Typus: *A. bonus-henricus* (L.) Moq.

*Scleroblitum* Ulbr. in Engler et Prantl, Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 16c: 495 (1934);

Typus: *S. atriplicinum* (F. Muell.) Ulbr. (= *Blitum atriplicinum* F. Muell.).

Однолетние или многолетние травянистые растения, часто имеющие скученные у основания листья низовой формации («прикорневую розетку»). Опушение из рассеянных пузыревидных волосков, или растения голые. Листья длинночерешковые, обычно широкие (треугольные, копьевидные или ромбические). Соцветия чаще олиственные. Цветки собраны в плотные клубочки, двуполые (иногда с небольшой примесью однополых цветков). Околоцветник из 1–5 свободных или срастающихся до 1/3 листочков, реже — редуцированный, зеленый, но у некоторых видов становящийся сочным и окрашенным (как приспособление к эндозоохории) или, напротив, очень твердым. Тычинок 1–5, обычно равных по количеству листочкам околоцветника. Рылец 2–4. Плоды с 1–2(3)-слойным, гладким или мамиллятным перикарпием (реже перикарпий с папиллами), в некоторых случаях плотно прилегающим к семенной кожуре, обычно не разрывающимся и не обнажающим семя. Семя округлое или овальное, красное, бордовое, редко почти черное, без кия или с 2 тупыми киями. Теста семенной кожуры ровная или волнистая, без сталактитов, с узкой полоской протопласта, или, напротив, протопласт зрелых (мертвых) клеток на поперечных срезах хорошо заметный. В редких случаях теста семени имеет волосовидные выросты (уникальный признак в семействе). Зародыш горизонтальный или вертикальный (иногда на одном растении семена комбинируют оба положения зародыша).

В современном объеме род содержит около 13 видов, распространенных по всему миру. Весьма четко прослеживаются родственные связи ряда таксонов как по молекулярно-филогенетическим, так и карпологическим данным, например, *B. bonus-henricus* (с естественным ареалом в горах Средней и Южной Европы) и *B. californicum* (Калифорния), а также между *B. capitatum* (Северная Америка) и слабо изученным евразийским комплексом *B. virgatum*.

1. Многолетние травы с крупными нижними листьями (чаще от 30 см). Околоцветник (из 3–5 на верхушке выгрызенных листочков) неизменяющийся при плодах. Диаметр плодов 1.8–2 мм. — 1. *B. bonus-henricus*.

– Одно- или двулетники с листьями до 15 см. Околоцветник (из 2–4 листочков) чаще становится мясистым и красным, его листочки невыгрызенные, в крайне редких случаях околоцветник неизменяющийся, очень мелкий, из 1 листочка. Диаметр/длина плодов не превышает 1.4 мм..... 2

2. Листья обычно треугольные, реже копьевидные. Листочков околоцветника чаще 3, становящихся при плодах мясистыми и красными. Перикарпий плотно прилегает к семенной кожуре и не отслаивается от нее. Семя овальное. — 2. *B. virgatum*.

– Листья (хотя бы часть из них) копьевидные, но большинство листьев обычно ланцетной или продолговатой формы. Листочков околоцветника (0)1–2, неизменяющихся при плодах. Перикарпий легко рвется или отслаивается при механических воздействиях. Семена (и плоды) округлые ..... 3

3. Перикарпий отслаивается при механических воздействиях. Семя без кия; теста семенной кожуры содержит по всему периметру тонкие волосовидные выросты. Листья обычно скученно расположенные, овальные (если без лопастей). — \**B. nuttallianum*.

– Перикарпий легко рвется. Семена с килем; теста гладкая. Листья нескученные, ланцетные или узкопродолговатые (если лопастей нет). — \**B. asiaticum*.

1. *B. bonus-henricus* (L.) Reichenb., Fl. Germ. Excurs. (2): 582 (1832) — Б. Доброго Генриха. Bas.: *Chenopodium bonus-henricus* L., Sp. Pl.: 218 (1753).



Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 1994): [Europa] 313.1 (LINN).

Syn.: *Anserina bonus-henricus* (L.) Dumort., Fl. Belg.: 21 (1827);

*Agathophytum bonus-henricus* (L.) Moq., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 2, 1: 291 (1834).

Многолетние травянистые растения высотой до 1 м. Листья длинночерешковые (у нижних листьев только черешки могут быть до 30 см), копьевидные или треугольные, от цельнокрайних до городчатых, зеленые с обеих сторон, голые или с рассеянными пузыревидными волосками (верхние листья могут быть сероватые). Листочков околоцветника 4(5), сростающихся в основании или примерно на 1/3, на верхушке листочки обрубленные, как правило, выгрызенно-зубчатые, немного короче зрелых плодов. Рылец 2–3(4), стилодии в самом основании сростаются в столбик. Диаметр плодов 1.8–2 мм. Перикарпий свободный, но плотно прилегает к спермодерме, мамиллятный или почти ровный. Зародыш вертикальный, но иногда некоторые семена, развивающиеся из терминальных цветков, с горизонтальным зародышем (Brenan, 1964).

Изредка встречается как рудеральное растение. Иногда выращивается в ботанических садах.

**Распространение:** Ленинградская обл.; Мордовия (MW); Московская обл.; Карелия (старый сбор: Кравченко, 2007); Коми (LE); Новгородская (LE); Пензенская (старый сбор из Кузнецкого уезда в герб. МСХА); Рязанская (MW); Тверская; Тульская; Ярославская обл. Всюду как заносное растение (эргазиофит).

Общее распространение: Южная и Средняя Европа (преимущественно Альпы, в составе луговых формаций). Разводится почти по всей Европе (кроме территорий с аридным климатом), а также в Северной Америке.

## **2. *B. virgatum* L., Sp. Pl.: 4 (1753) — Б. прутьевидный, или олиственный.**

Lectotypus (Jafri & Rateeb, 1978): Herb Linn. 14.2 (LINN).

*Morocarpus foliosus* Moench, Meth.: 342 (1794);

*Chenopodium virgatum* (L.) Ambrosi, Fl. Tirolo Mer. 2: 179 (1857) nom. illegit., non Thunberg 1815;

*C. foliosum* (Moench) Asch., Fl. Prov. Brandenburg 1: 572 (1864).

Однолетники или двулетники высотой до 70 см, обычно имеющие прикорневую розетку листьев. Стебель и листья голые или покрыты рассеянными пузыревидными волосками. Листья (кроме самых верхних) длинночерешковые, треугольные, копьевидные, цельнокрайние или чаще зубчатые, иногда с дополнительными небольшими лопастями, нередко с красноватым оттенком. Соцветие олиственное до верхушки. Клубочки шаровидные (при плодах до 1 см в диаметре, иногда крупнее), из многих скупенных цветков. Околоцветник из (2)3(4) листочков, при плодах обычно становящихся мясистыми и красными. Плод превышает околоцветник, овальный, длиной 1–1.2 мм; перикарпий тонкий, ровный, плотно прилегает к семени и не отделяется от него. Семя бордовое, с двумя небольшими киями. Зародыш вертикальный.

Рудеральные местообитания, в т.ч. по железнодорожному полотну, каменистые осыпи, мела и известняки. Довольно редко.

**Распространение:** Почти по всей территории, кроме Мурманской обл. и Ненецкого АО. По-видимому, всюду как эргазиофит (иногда разводится из-за съедобных диаспор).

Общее распространение: Вид имеет огромный ареал, преимущественно в горных областях умеренной Евразии, но на юг доходит до Гималаев. По-видимому, *B. virgatum* — комплекс морфологически трудно различимых (скрытых) видов, который нуждается в ревизии.

Из флоры региона подлежит исключению *B. capitatum* L. (*Chenopodium capitatum* (L.) Ambrosi), который собирался однажды в 1812 г. в Москве (MW). Он отличается от *B. virgatum* неолиственными верхними клубочками, а также более мелкими семенами (около 1 мм). Как

и *B. virgatum*, этот вид иногда выращивается в Западной Европе и Северной Америке как пищевое растение, однако в Восточной Европе случаев культивирования и находок в одичалом состоянии *B. capitatum* за последнее столетие, насколько известно, не было. Исключение вида удовлетворяет требованиям, высказанным ранее (Сухоруков, Березуцкий, 2000; Определитель..., 2010).

– \**B. asiaticum* (Fisch. et C.A. Mey.) Fuentes, Uotila & Borsch, Willdenowia 42(1): 17 (2012) — **Б. азиатский.**

Bas.: *Monolepis asiatica* Fisch. et C.A. Mey., Bull. Cl. Phys.-Math. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg 2: 131 (1843).

Lectotypus (Fuentes-Bazan et al., 2012 b): [Россия, Республика Саха-Якутия, Нижнеколымский р-н] Нижнеколымск, 20.VII.1834, Шарыпов 94 (LE!).

Однолетники, реже двулетники (по Ильину, 1936 б) с распланными, голыми или рассеянно опушенными побегами длиной до 30(40) см. Листья длинночерешковые, копьевидные или стреловидные, часто без боковых выростов и тогда ланцетные или узкопродолговатые. Соцветие безлистное или с немногими листьями. Околоцветник из 1 листочка, тычинка 1. Плод диаметром 1–1.4 мм, толщиной 0.4–0.5 мм, с неплотно прилегающим однослойным и легко разрывающимся перикарпием. Семя красное, килеватое.

Берега рек или вторичные местообитания в Арктической зоне.

**Распространение:** На нашей территории вид пока не найден, однако его произрастание вполне возможно по берегам водоемов или на рудеральных местообитаниях на крайнем северо-востоке (Ненецкий АО). Ближайшее местонахождение известно на Таймыре (Хатанга: WU!).

Общее распространение: Арктическая и субарктическая части Сибири.

– \**B. nuttallianum* Schult., Mant. 1: 65 (1822) — **Б. Наттелла.**

Turpis: n.v. (вид описан из Северной Америки, по р. Миссури).

Syn.: *Blitum chenopodioides* Nutt., Gen. N. Amer. Pl. 1: 4 (1818) nom. illegit., non L. (1771);

Syntypi: K-000898411, K-000898412, на одном листе!).

*Monolepis chenopodioides* (Nutt.) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 85 (1849), nom. illegit.;

*M. nuttalliana* (Schult.) Greene, Fl. Francisc.: 168 (1891);

*Chenopodium trifidum* Trev., Ind. Sem. Hort. Bot. Vratisslav. (1829);

Lectotypus (Fuentes-Bazan et al., 2012 b): «*C. trifidum* Trev., m[isit] Trevianus» (LE!).

*Monolepis trifida* (Trev.) Schrad., Ind. Sem. Hort. Goett.: 4 (1830).

Почти голые или покрытые рассеянными пузыревидными волосками однолетники или двулетники, ветвистые в базальной части, с распланными или приподнимающимися, иногда прямостоячими побегами длиной (высотой) до 30–40 см. Листья длинночерешковые, копьевидные, треугольно-копьевидные или овальные. Соцветие олиственное. Цветки с 1(2) листочками околоцветника и 1(2) тычинками. Плод диаметром около 1.2 мм, толщиной 0.5–0.6 мм. Перикарпий счищается при механических воздействиях, прилегает к волосовидным выростам тесты. Семя красное, без кия.

Морские побережья, рудеральные местообитания.

**Распространение:** Пока на нашей территории растение не найдено, однако в Европе периодически встречается как эфемерофит, например, в Бельгии (ВМ!), странах Скандинавии, Ирландии (Verloove, Vandenberghe, 1995; Uotila, 2001 a; Reynolds, 2002), но, в основном, эти находки приурочены к первой половине XX столетия. Ближайшее местонахождение к нашей флоре — г. Хельсинки (Н!).

Общее распространение: Северная и Южная Америка (в Северной Америке — как дикорастущее растение). Как заносное известно также в Австралии.

**Trib. *Dysphanieae*** Pax ex Engler et Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1b: 92 (1889)

Syn.: Fam. *Dysphaniaceae* (Pax) Pax, Bot. Jahrb. Syst. 61: 230 (1927)

Typus: *Dysphania* R.Br.

Однолетние, реже многолетние травянистые растения или полукустарнички, обычно покрытые округлыми, желтыми, оранжевыми или красными железками на короткой, почти незаметной ножке, иногда с примесью бесцветных или желтоватых железистых волосков ладьевидной, эллиптической или округлой формы и/или спутанных, но чаще коротких простых волосков. Листья обычно черешковые, иногда только с черешковидным сужением, от цельнокрайних до перисторассеченных. Соцветие олиственное или безлистное, состоит из клубочков, состоящих из нескольких (реже — одного) цветка. Листочков околоцветника 1–5, свободных или в разной степени сросшихся, нередко с килем или с разнообразными выростами на спинной части, звездообразно открытых или, напротив, нацело скрывающих плод. В редких случаях околоцветник уплощен и похож на два охватывающих плод прицветника. Околоцветник, как правило, не сростается с перикарпием, однако в роде *Cycloloma* перикарпий в нижней части плода слипается с околоцветником. Характер опушения соцветия и листочков околоцветника играет существенную роль в диагностике ряда таксонов. Тычинок 1–5. Плод почти сфероидальный или, реже, уплощенный, с тонким 1–2-слойным перикарпием, нередко содержащим папиллы и железистые волоски. Семенная кожура с более мощной, чем тегмен, тестой, не содержащей сталактиты. Стилодиев 2–3. Зародыш горизонтальный или вертикальный (иногда встречается пространственная гетероспермия, особенно в группе *D. ambrosioides*), кольцевидный или (почти) прямой. Перисперм обильный.

4 рода, из них 2 — монотипные. В нашей флоре известно 2 рода. В ключ для определения родов также добавлен еще не найденный на нашей территории представитель трибы — род *Cycloloma*.

**3. Род Телоксис — *Teloxys*** Moq., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 2(1): 289 (1834).

Typus: *T. aristata* (L.) Moq.

Однолетние, голые или опушенные короткими простыми волосками растения без запаха, высотой до 30 см, сильно ветвистые и формирующие при плодах шарообразную форму («перекати-поле»). Листья (обычно их всего несколько) от ланцетных до обратнолопастчатых, в основании черешкообразно суженные или сидячие, цельнокрайние, обычно свернуты на вентральную сторону. Оси соцветия обычно заканчиваются остями, редко (в основном, на влажных местообитаниях) такие остевидные окончания не развиваются. Цветки по 1 в ложнодихотомических разветвлениях осей. Листочки околоцветника свободные почти до основания, белопленчатые или розоватые с более темной и иногда выдающейся средней жилкой, голые. Стилодиев 2(3). Плод диаметром 0.7–0.8 мм, толщиной 0.4 мм. Перикарпий прилегает к спермодерме, но отслаивается при механических воздействиях, без папилл. Семя черновато-красное, теста 12–15 мкм. Зародыш чаще горизонтальный, однако ряд экземпляров проявляет пространственную гетероспермию, выражающуюся в разном положении зародыша, в том числе в промежуточной (косо расположенной) форме. В этом случае стилодии часто смещены в боковое положение.

Монотипный род.

1. *T. aristata* (L.) Moq., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 2(1): 289 (1834) — **Т. остистая** (Илл. 57).

Bas.: *Chenopodium aristatum* L., Sp. Pl.: 221 (1753);

Lectotypus (Iamónico, Jarvis, 2012): Herb. Linn. 313.24 (LINN).

Syn.: *Chenopodium virginicum* L., Sp. Pl.: 222 (1753);

Syntypi: HU [Hortus Upsaliensis] (S). Безостая форма *T. aristata*.

*Atriplex aristata* (L.) Crantz, Inst. Rei Herb. 1: 208 (1766);





Илл. 57. Гербарный лист *Teloxys aristata*.

*Lecanocarpus aristatus* (L.) Zucc. in Schrank et Martius, Hort. Reg. Monacensis: 56 (1829);

*Chenopodium minimum* W. Wang et P.Y. Fu, Fl. Pl. Herb. Chin. Bor.-Or. 2: 111 (1959);

Это приземистые растения, собранные на ранней стадии вегетации и, видимо, также без остей (изотип находится в PE!).

*Dysphania aristata* (L.) Mosyakin et Clemants, Укр. бот. журн. 59(4): 383 (2002).

Синонимизация *T. aristata* с *Chenopodium tibeticum* A.J. Li (Zhu et al., 2003) ошибочна: последний вид принадлежит, видимо, к роду *Dysphania* (Uotila, 2013), с весьма необычными, вытянуто-овальными плодами, очень мелкими папиллами на поверхности перикарпия, схожими с таковыми у *D. botrys*, и семенами с желто-коричневой тестой.

Описание вида совпадает с описанием рода.

В нашем регионе только как заносные растения, чаще встречаются в юго-восточных (степных) областях (вероятно, как археофит), западнее Волги — только по железнодорожному полотну. В местах заноса (особенно западнее р. Волги) чаще встречается одиночными экземплярами или небольшими группами.

**Распространение:** Башкирия; Ивановская (LE, MW); Карелия; Ленинградская; Московская; Оренбургская; Самарская (Шенталенский р-н: MW, PVB); Свердловская; Тамбовская обл. (Мичуринский р-н, VIII.2001, А. Сухоруков, MW); Татарстан; Удмуртия; Ульяновская обл.; Чувашия. Безостая форма отмечена в Башкирии (LE, MW, TO).

Общее распространение: Центральная Азия (пустыни), в том числе высокогорья на прилегающих территориях (например, в Центральных Гималаях произрастает на высотах от 2800 до 4000 м). Заносное на Дальнем Востоке, в восточной части Северной Америки, во многих странах Европы (как эфемерофит).

#### 4. Род Дисфания — *Dysphania* R.Br., Prodr. Fl. Nov. Holland.: 411 (1810)

Типус: *D. littoralis* R.Br.

Сын.: *Roubieva* Moq., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 2(1): 292 (1834);

Типус: *R. multifida* (L.) Moq. (= *Dysphania multifida*).

*Neobotrydium* Moldenke, Am. Midland Naturalist 35: 330 (1946);

Типус: *N. botrys* (L.) Moldenke (= *Dysphania botrys*).

Однолетние растения, полукустарнички или полукустарники с сильным специфическим запахом, покрыты простыми, железистыми волосками и сидячими железками. Листья очередные, черешковые, цельные и обычно зубчатые, лопастные или в разной степени рассеченные. Соцветия рыхлые, сильно ветвистые, или очень плотные и колосовидные. Частные соцветия часто редуцированы до 1 цветка. Цветки двуполые или (вне пределов рассматриваемой территории) однополые. Околоцветник из 2–5 свободных или в разной степени срастающихся листочков, которые часто имеют гребневидные или килевидные выросты на спинной части (обычно образованные расширенными основаниями скученно расположенных волосков). Тычинок 2–5. Стилодиев 2, свободных или спаянных в основании в короткий столбик. Плоды почти шаровидные, с соотношением длины/толщины 1.2–1.3:1, или овальные. Перикарпий очень тонкий (чаще 3–15 мкм), 1–2-слойный, прозрачный, отслаивающийся при механических воздействиях, часто имеющий на поверхности мелкие сосочки или железистые волоски, иногда перикарпий однородный, без папилл, с сетчатой или волнистой ультраскульптурой. Семенная кожура довольно тонкая; теста толщиной 5–25 мкм, ровная или волнистая. Характеристика зародыша у представителей рода совпадает с таковой у трибы.

В роде при его современном понимании около 47 видов, распространенных от экваториальной до субтропической зон обоих полушарий, в том числе в горных районах. Некоторые виды (*D. ambrosioides*, *D. bonariensis*, *D. multifida*, *D. schraderiana*) — обычные рудеральные растения во многих странах с жарким климатом. Вместе с тем, некоторые таксоны являются (суб)эндемиками, приуроченными к пустыням, супралиторальям или горным областям. В нашей флоре аборигенным (только в степной зоне) можно считать 1 вид.

1. Листья цельные, зубчатые или неглубоколопастные. Соцветие густое, колосовидное. Околоцветник по крайней мере части цветков спаянный примерно на половину своей длины, при плодах закрытый. Плод диаметром 0.8–1 мм. Перикарпий в верхней половине с немногочисленными железистыми волосками с крупной конечной клеткой. — \**D. ambrosioides*.

– Листья от лопастных до перисторассеченных. Околоцветник из 5 листочков, свободных или срастающихся в основании ..... 2

2. Листья длиной до 3(4) см. Соцветие колосовидное, густое и почти на всем протяжении олиственное. Листочки околоцветника при плодах закрытые (околоцветник опадает вместе с плодом). Тычинок 2–3. Плод диаметром 0.5–0.6 мм, перикарпий без папилл. Зародыш вертикальный. — \**D. pumilio*.

– Хотя бы нижние листья длиннее. Соцветие рыхлое, хотя бы на большем протяжении безлистное. Околоцветник при плодах открытый и остающийся на растении. Тычинок 5. Плод диаметром 0.6–0.8 мм, опадает без околоцветника. Перикарпий по всей поверхности с мелкими (длиной до 25 мкм) многочисленными папиллами. Зародыш горизонтальный..... 3

3. Листочки околоцветника по средней жилке слегка килеватые, опушение на них из железистых волосков. — 1. *D. botrys*.

– Листочки околоцветника по средней жилке гребенчато-килеватые, опушение из сидячих железок. Соцветие (при благоприятных условиях произрастания) длинное. — 2. *D. schraderiana*.

В настоящей работе описание существующего внутривидового деления на секции не будет проведено, так как такое деление основано большей частью на морфологических признаках, хотя такие секции представляются хорошо отграниченными как географически, так и карпологически (Сухоруков, 2012 а).

– \**D. ambrosioides* (L.) Mosyakin et Clemants, Укр. бот. журн. 59(4): 382 (2002) — **Д. амброзиевидная.**

Bas.: *Chenopodium ambrosioides* L., Sp. Pl.: 219 (1753);

Lectotypus (Brenan, 1954): Habitat in Mexico, Lusitania, leg. Anon, Herb. Linn. 313.13 (LINN).

Syn.: *Ambrina ambrosioides* (L.) Spach, Hist. Nat. Vég. 5: 297 (1836);

*Vulvaria ambrosioides* (L.) Bubani, Fl. Pyren. 1: 178 (1897);

*Teloxys ambrosioides* (L.) W.A. Weber, Phytologia 58(7): 477 (1985).

Длительно вегетирующие однолетники или малолетники (в тропиках и субтропиках), с простыми или обычно сильно разветвленными, опушенными простыми искривленными (с примесью прямых) волосками стеблями высотой до 120 см. Листья продолговатые или узкояйцевидные (верхние — более узкие), цельнокрайние или чаще волнистые или зубчатые, снизу покрытые простыми волосками и сидячими желтыми железками. Соцветие брактеозное; длина брактеев превосходит длину цветковых клубочков. Околоцветник 4–5-членный, срастающийся на половину своей длины или более, при плодах закрытый, его листочки слабо килеватые по средней жилке. Плод 0.8–1 мм, толщиной 0.5 мм, перикарпий толщиной до 15 мкм, но желтоватые папиллы на его поверхности длиной до 120 мкм (Илл. 9-3). Семя красноватое, теста 12–15 мкм, ровная. Зародыш обычно горизонтально расположенный.

Рудеральные местообитания.

**Распространение:** Несмотря на некоторые указания, не подтвержденные гербарным материалом, вид в пределах территории пока не найден, однако его нахождение наиболее вероятно в Краснодарском крае (особенно близ морского побережья). Достоверно *D. ambrosioides* известна на Черноморском побережье Кавказа в пределах Абхазии и Аджарии (Сухоруков, Акопян, 2013). Находка в г. Москве в ГБС «у фундамента Лабораторного корпуса» (LE) является, скорее, результатом случайного заноса из коллекций открытого грунта. Длительно вегетирующее растение, не успевающее дать плоды в умеренном климате (как и в тропическом горном поясе на высотах от 2500 м).



Общее распространение. Южная и Центральная Америка (как аборигенное растение), Северная Америка, Евразия, Австралия (почти везде в тропических и субтропических районах). Во многих странах с теплым климатом — обычное рудеральное растение. Другой близкий (но не всегда признаваемый) вид *D. anthelmintica* очень схож с *D. ambrosioides*, но отличается отсутствием брактеев или очень короткими, обычно не превышающими клубочки брактеев, а также семенами, зародыш которых располагается большей частью вертикально (Iamónico, 2011). Вторичный ареал *D. anthelmintica* до сих пор не выяснен, однако, по всей видимости, он продолжает расширяться.

– \**D. pumilio* (R.Br.) Mosyakin et Clemants, Укр. бот. журн. 59(4): 382 (2002) — Д. низкая.  
Bas.: *Chenopodium pumilio* R.Br., Prodr. Fl. Nov. Holl. 1: 407 (1810).  
Typus: Australia, R. Brown (BM!, iso — K!).

Однолетники с ветвистым прямостоячим или лежащим стеблем высотой (длиной) до 40 см, покрытые железистыми и простыми волосками. Листья черешковые, с обеих сторон зеленые, длиной до 3(4) см, перистолопастные или перистораздельные, с тупыми долями. Соцветие олиственное (иногда верхняя часть соцветия остается безлистной), цветки собраны плотными сидячими клубочками. Околоцветник свободный, из 5 беловатых, кожистых и неклеватых листочков, несколько загнутых вовнутрь и при плодах нераспростертых. Плод 0.5–0.6 мм, перикарпий без папилл. Зародыш вертикальный.

Рудеральные местообитания, морские побережья.

**Распространение:** В пределах нашего региона вид пока не отмечен, но отдельные находки очень вероятны, особенно близ морских портов. Ближайшие местонахождения известны на юге Украины и в Белоруссии (видимо, как эфемерофит).

Общее распространение: Родом из Австралии. Как заносное растение известно во многих регионах мира. Иногда натурализуется, преимущественно в странах с сухим (суб)тропическим климатом (Южная Африка, Западное Средиземноморье). Два австралийских вида (*D. carinata* и *D. pumilio*) отмечены как заносные растения в Евразии и Америке, однако именно последний вид имеет наиболее обширный вторичный ареал и более успешную степень натурализации.

1. *D. botrys* (L.) Mosyakin et Clemants, Укр. бот. журн. 59(4): 383 (2002) — Д. пахучая.

Bas.: *Chenopodium botrys* L., Sp. Pl.: 219 (1753);

Lectotypus (Jafri, Rateeb, 1978): Herb. Linn. 313.12 (LINN).

Syn.: *Vulvaria botrys* (L.) Bubani, Fl. Pyren. 1: 177 (1897);

*Neobotrydium botrys* (L.) Moldenke, Amer. Midl. Naturalist 35: 330 (1946);

*Teloxys botrys* (L.) W.A. Weber, Phytologia 58(7): 477 (1985).

Однолетние растения высотой до 60 см. Листья в очертании продолговатые, перистораздельные или перистолопастные. Соцветие в нижней части олиственное, в верхней брактеозное или безлистное, опушение из простых и железистых волосков. Листочков околоцветника 5, длиной 0.8–1.2 мм, спаянных в основании, при плодах открытых, на спинной части с килем, сложенным простыми и (большой частью) железистыми волосками с ладьевидной и округлой терминальной клеткой (Илл. 7-2). Плод диаметром 0.6–0.8 мм. Перикарпий однослойный, очень тонкий, отслаивающийся, мелкопапиллезный (Илл. 8-3). Семена черноватые, по краю слегка килеватые. Теста толщиной до 12 мкм. Зародыш горизонтальный.

Мела, мергели, пески, вторичные местообитания, иногда по железнодорожному полотну.

**Распространение** (Илл. 85): Естественно вид встречается в Астраханской обл.; Башкирии; Волгоградской; Воронежской; Краснодарском кр.; Оренбургской; Ростовской; Самарской; Ульяновской обл.; как заносное в Московской (MW, герб. МСХА) и Курской (г. Железногорск, отвалы, VI.2011, Н.И. Дегтярев, MW) обл.

Общее распространение: Аридные и семиаридные районы Евразии (преимущественно Ирано-Туран и Средиземноморье). Широко распространенное растение, как заносное встречается во многих районах Северной, Средней Европы и Северной Америки.

**2. *D. schraderiana*** (Schult.) Mosyakin et Clemants, Укр. бот. журн. 59(4): 383 (2002) — **Д. Шрадера** (Илл. 58).

Bas.: *Chenopodium schraderianum* Schult. in Roem. et Schult., Syst. Veg., ed. 15(6): 260 (1820); Lectotypus (Uotila, 2013): [Происхождение неизвестно] Spec. culta, herb. Schrader (LE!).

Syn.: *Chenopodium foetidum* Schrad., Mag. Neuest. Entd. Berlin 2: 79 (1808), nom. illegit., non Lam.

*Teloxys schraderiana* (Schult.) W.A. Weber, Phytologia 58(7): 478 (1985).

Однолетние растения высотой до 120 см. Листья в очертании продолговатые, перистораздельные или перисторассеченные. Соцветие в нижней и средней частях олиственное, в верхней брактеозное или безлистное. Листочков околоцветника 5, спаянных в основании, при плодах открытых, длиной 1–1.1 мм, по средней жилке гребенчато-килеватых и здесь с простыми волосками, в остальной части также покрытых желтыми, почти сидячими железками. Плод диаметром около 0.8 мм, толщиной 0.55–0.65 мм. Перикарпий с мелкими папиллами длиной до 25 мкм (Илл. 8-6). Семя красноватое, некилеватое или едва килеватое, с горизонтальным зародышем. Теста около 15 мкм, волнистая. Зародыш горизонтальный.

Вторичные местообитания.

**Распространение** (Илл. 85): Как очень редкое и случайно занесенное растение в XIX столетии отмечалось в **Тульской** обл. (MW), в последнее время найдено в **Брянской** обл. (Карачевский р-н, окрестности дер. Рясники, 18.VII.1984, собр. П.З. Босек 7240, LE) и Ботаническом саду МГУ в **Москве** (2008, Ю.Е. Алексеев, MW). В умеренных районах Евразии натурализации вида пока не происходит.

Общее распространение: Родом из тропической Африки, где встречается, видимо, во всех районах. Как заносное растение широко распространено во многих тропических и субтропических регионах Евразии, хотя данные о его встречаемости в Китае и Восточных Гималаях явно ошибочны и относятся к другим видам (см. Sukhorukov, 2012; Uotila, 2013). В умеренных регионах Северного полушария *D. schraderiana* чаще встречается как эфемерофит. В Африке и Аравии также произрастает близкий таксон *D. procera*, с которым *D. schraderiana* нередко смешивается.

### **\*Род Циклолома — *Cycloloma* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 17 (1840).**

Typus: *C. platyphyllum* (Michx.) Moq. (= *C. atriplicifolium* (Spreng.) J.M. Coult.

Syn.: *Cyclolepis* Moq., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 2, 1: 203 (1834) nom. illegit., non Gillies ex D. Don (1832).

Однолетние, обычно разветвленные растения высотой до 50 см, при плодах имеющие форму «перекати-поле». Побеги покрыты спутанными простыми волосками. Листья выемчато-зубчатые или лопастные. Соцветие сильно ветвистое. Цветки одиночные, расставленные, с 5-членным околоцветником, листочки которого спаяны примерно до середины, в верхней половине продольно-килеватые, и, кроме того, развивающие у своей середины поперечные (горизонтальные) крыловидные выросты. Плод диаметром около 1.5 мм, в средней части толщиной 0.35–0.4 мм (к краям до 0.5 мм). В своей нижней части перикарпий слипается с околоцветником. Перикарпий тонкий, 1–2-слойный, до 25 мкм, легко отделяется от спермодермы, содержит длинные, простые, искривленные волоски и более короткие (длиной 100–150 мкм) железистые волоски с крупной конечной клеткой (Илл. 9-5, 9-6). Семя черное, на верхушке б. м. вогнутое. Теста ячеистая, толщиной 30–40 мкм. Зародыш горизонтальный.



Илл. 58. Гербарный лист *Dysphania schraderiana*.



1 вид с первичным ареалом в степных и пустынных районах Северной Америки.

– \**C. atriplicifolium* (Spreng.) J.M. Coult., Mem. Torrey Bot. Club 5: 143 (1894) — **Ц. лебедолистная.**

Bas.: *Salsola atriplicifolia* Spreng., Bot. Garten Univ. Halle (Nachtrag): 35 (1801).

Typus: n.v.

Syn.: *Salsola platyphylla* Michx., Fl. Bor.-Amer. 1: 174 (1803);

*Cyclolepis platyphylla* (Michx.) Moq., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 2, 1: 203 (1834) sub «platiphylla», nom. illegit.;

*Cycloloma platyphyllum* (Michx.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 18 (1840) nom. illegit.

Другие синонимы даны в работе Moquin-Tandon (1840).

Описание вида совпадает с описанием рода.

Разнообразные песчаные местообитания или как рудеральное растение.

**Распространение:** Несмотря на то, что в Восточной Европе этот вид до сих пор не найден, его отдельные находки вполне ожидаемы на Кавказе, в Крыму или средней полосе. В Средней и Южной Европе (Венгрии, Чехии, Словении, Словакии, Италии и других странах) циклолома встречается спорадично, но просмотренные гербарные образцы из этих государств немногочисленны.

Общее распространение: аридные и семиаридные регионы Северной Америки; как заносное в Европе, Австралии и Южной Америке.

### **Trib. Chenopodieae**

Syn.: *Atripliceae* Duby, Bot. Gall., ed. 2, 1: 394 (1828); *Atripliceae* C.A. Mey., Fl. Alt. 1: 371 (1829) nom. superfl.

Typus: *Chenopodium* L.

Несмотря на то, что в последней ревизии большей части трибы (Fuentes-Bazan et al., 2012 b) ее название принято как *Atripliceae*, с более ранним и забытым на долгое время авторством Duby (1828), типовым родом должен считаться род *Chenopodium*, а не *Atriplex*.

Однолетние, многолетние травы, полукустарники или небольшие деревья, покрытые пузыревидными волосками («мучнистый налет»). Листья плоские, черешковые, в очень редких случаях вальковатые и неразделенные на черешок и пластинку, с бифациальной или коронарной анатомической структурой (и, соответственно,  $C_3$ - или  $C_4$ -типами фотосинтеза). Цветки по несколько собраны в клубочки (цимы), двуполые или однополые (и в этом случае растения однодомные или двудомные), с околоцветником из (2)3–5 одинаковых листочков, или только два листочка околоцветника в процессе онтогенеза развиваются в уплощенную брактееподобную структуру (ранее называемую прицветничками), охватывающую плод. Перикарпий не сростается с такими листовидными структурами, реже плотно прилегает к ним и не отделяется, тонкий, из 1 или нескольких, реже — из многих зонально недифференцированных и почти одинаковых слоев, их клетки нередко с мелкокристаллическим содержимым (друзы редки). Семенная кожура из мертвых, пропитанных танниноподобными веществами клеток, как правило, дифференцирована на более толстую тесту, клетки которой имеют толстую наружную периклиналиную стенку и сжатый протопласт, и тонкий тегмен; очень редко слои одинаковые. В трибе имеется тенденция к образованию гетероморфных семян, при этом такая гетероспермия может быть одновременно как пространственной (с разным положением зародыша), так и структурной (выражающейся в резко различной и визуально заметной мощности тесты спермодермы и связанной с ней разным погодичным прорастанием семян: в основном, род *Atriplex*) или только скрыто-структурной (роды *Chenopodium* s.str. и *Chenopodiastrum*). Смешанный тип структурной гетероспермии зафиксирован в роде *Chenopodium*. Зародыш вертикальный или горизонтальный.

В трибе, в ее современном понимании, насчитывается не менее 10 родов. Самый крупный род — *Atriplex*.

### 5. Род Марь — *Chenopodium* L., Sp. Pl.: 218 (1753).

Турп (тип формальный, без предложения о консервации): *C. album* L. (ср. Britton, Brown, 1913; Мосякин, 1996; Fuentes-Bazan et al., 2012 b).

Сын.: *Vulvaria* Bubani, Fl. Pyren. 1: 174 (1897).

Турп: *V. vulgaris* (*Chenopodium vulvaria* L.).

Однолетние растения, полукустарники или небольшие деревья, более или менее обильно покрытые пузыревидными волосками. Листья плоские, черешковые, различной формы или (у *C. sancti-ambrosii*) вальковатые. Соцветие из клубочков, состоящих из нескольких или многих цветков, обычно раскидистое. Околоцветник из (4)5 свободных или спаянных до трети длины листочков, с килем по средней жилке, иногда малозаметным. Плод, как правило, с пиллезным перикарпием, реже поверхность перикария ровная, число его слоев 1–3, в редких случаях слоев много (в последнем случае плод сухой или сочный). Семена черные, иногда развиваются также светло-коричневые или красноватые семена; на сегодняшний момент у ряда видов подтверждена явная или скрытая гетероспермия. Зародыш горизонтальный.

Некогда крупный род, насчитывавший около 250 представителей, но разбитый, согласно последним результатам молекулярно-филогенетических исследований, на несколько родов разного систематического положения (Kadereit et al., 2010; Fuentes-Bazan et al., 2012 a, b). В настоящее время *Chenopodium* содержит около 100 видов. Тем не менее, некоторые группы, в частности, *C. acuminatum* aggr. (3–4 вида), *C. sanctae-clarae* (3 вида) и *C. sancti-ambrosii* (1 вид), а также австралийские полукустарники по ряду признаков отличаются от многих других представителей рода. Другая проблемная группа в роде (но требующая решения на более низком таксономическом уровне) — агрегат *C. album*, который представляется неоднородным не только по морфологическим, но и генетическим (Kolano et al., 2012) параметрам. В одной из последних работ (Sukhorukov, Zhang, 2013) показано, что североамериканские таксоны из группы *C. album* отличаются более толстой тестой семенной кожуры, и этот признак может использоваться в диагностических целях. Морфология пыльцевых зерен у евразийских таксонов довольно сходна (Uotila, 1974). Подробная молекулярная филогения рода в его современном понимании все еще отсутствует.

В настоящее время род насчитывает около 100 видов, распространенных по всей Земле, но преимущественно в умеренных регионах.

1. Листья цельнокрайние или (только нижние) волнистые, овальные, усеченные или с ширококлиновидным основанием, по краю с белой каймой и на верхушке переходящие в небольшое, легко обламывающееся беловатое остроконечие. Волоски на осях соцветия удлиненные, цилиндрические. Листочки околоцветника без киля или с едва заметным килем. Семя резко килеватое. — 1. *C. acuminatum*.

– Листья разные в очертании, но не усеченные в основании (клиновидные) и, как правило, без белого остроконечия на верхушке (если оно имеется, то листья иные по форме). Цилиндрические волоски в соцветии отсутствуют (оси голые или с обычными пузыревидными волосками на короткой ножке). Листочки околоцветника с продольным килем..... 2

2. Все листья или большинство из них (включая верхние листья) трехлопастные. Соцветие обычно олиственное ..... 3

– Листья без лопастей или с едва заметными лопастями, но иногда нижние и отчасти средние листья могут иметь небольшие лопасти ..... 7

3. Терминальная лопасть листа вытянутая. Семена с сотовидными углублениями. — 9. *C. ficifolium*.

- Терминальная лопасть примерно равна боковым лопастям или лишь немного длиннее их. Семена ровные или с малозаметными углублениями..... 4
- 4. Стебель прямостоячий..... 5
- Стебель ветвистый, нередко расплывчатый или восходящий. Заносные растения, отмеченные по железнодорожному полотну. — 6. *C. karoï*.
- 5. Листья с обеих сторон светло-зеленые. Пески. — 4. *C. acerifolium*.
- Листья с нижней стороны темно-зеленые, серые или беловатые от густого опушения пузыревидными волосками. Рудеральные местообитания, каменистые склоны, иногда солонцы..... 6
- 6. Листья с обеих сторон темно-зеленые, их средняя лопасть немного вытянутая, заостренная. Каменистые склоны крайнего востока территории. — 10. *C. bryoniifolium*.
- Листья серо-зеленые, снизу сероватые, их средняя лопасть невытянутая, тупая. Вторичные местообитания. — 11. *C. opulifolium*.
- 7(2). Листья цельнокрайние, овальные или овально-ромбические (нижние листья иногда с двумя очень маленькими боковыми лопастями), темно-зеленые или серо-зеленые. Все растение при растирании (как в свежем, так и сухом состоянии) обычно с резким неприятным запахом. — 12. *C. vulvaria*.
- Растения без резкого неприятного запаха ..... 8
- 8. Листья продолговатые или широколанцетные, цельнокрайние или только нижние зубчатые или волнистые..... 9
- Листья зубчатые, выемчато-зубчатые или волнистые ..... 11
- 9. Растение беловатое из-за обильного опушения пузыревидными волосками. Перикарпий легко разрывается. Семенная кожура 50–70 мкм. — 13. *C. pratericola*.
- Растения зеленые. Перикарпий отделяется при механических воздействиях. Семенная кожура до 50 мкм ..... 10
- 10. Растения высотой до 2 м, сильно ветвистые в верхней части. Семена диаметром около 1 мм, с килем. — 7. *C. virgatum*.
- Растения высотой до 70 см, ветвистые в базальной части. Семена диаметром 1.2–1.4 мм, без кия. — 8. *C. strictum*.
- 11(8). Листья ромбические, нижние неглубоко 3-лопастные, широкие (шириной 2–6 см) и довольно мясистые. Стебель с красными полосками. Длительно вегетирующие растения, цветущие в IX–X, семена вызревают не ранее конца октября. — 5. *C. probstii*.
- Растения с немясистыми листьями, ширина которых обычно меньше. Цветение более раннее..... 12
- 12. Семена с острым или островатым краем. — 2. *C. album*.
- Семена с тупым краем. — 3. *C. sueticum*.

**1. *C. acuminatum* Willd., Neue Schriften Ges. Naturf. Freunde Berlin 2: 124 (1799) — М. остро-конечная.**

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Habitat in Sibiria, [coll.] Stephan, herb. Willdenow 1 (B-W 05356 01 0 !).

Syn.: *Atriplex obtusa* Willd., Sp. Pl. 4(2): 964 (1806);

Holotypus: [Russia] Habitat in Sibiria, Herb. Willd. [coll.] Bartikow, herb. Willdenow 1 (B-W 18927010 !). Образец в ТО (!) представляет собой *Atriplex hortensis*.

*C. album* L. var. *acuminatum* (Willd.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 549 (1891).

*Chenopodium marginatum* Stephan in herb. B!

Однолетние растения высотой до 80 см. Листья зеленые или с нижней стороны сероватые (особенно молодые), черешковые, в основании усеченные или ширококлиновидные, овальные, цельнокрайние или волнистые, по краю с белой каймой, на верхушке с небольшим легко обламывающимся остроконечием. Стебель в верхней части (в соцветии и под ним) с вытя-



нутыми белыми волосками. Соцветие безлистное или олиственное в нижней части, обычно с красноватым оттенком вследствие наличия по краям листочков околоцветника пузыревидных волосков с красноокрашенным содержимым. Листочков околоцветника 5, спаянных в основании, средняя жилка без кия или едва заметным килем. Диаметр плода около 1 мм, толщина — 0.4–0.5 мм. Перикарпий счищается при механических воздействиях. Семя резко килеватое, теста 17–22 мкм, ровная или неясно волнистая.

Вторичные местообитания. В нашем регионе только как заносное растение (видимо, как эфемерофит).

**Распространение:** Ивановская обл. (сбор Е. Борисовой в MW). Приводится также для Коми, Чувашии и Нижне-Волжского региона (Мосякин, 1996), однако очевидно, что хотя бы часть этих данных не может быть доподлинно проверена и, таким образом, сомнительна, так как вид часто смешивается с другими представителями рода.

Общее распространение: Центральная Азия; Сибирь; умеренные регионы Дальнего Востока. Заносное в некоторых странах Европы (также эфемерофит: В, Н, W).

## 2. *C. album* L., Sp. Pl.: 219 (1753) — М. белая.

Lectotypus (Brenan, 1954): Herb. Linn. 313.8 (LINN).

Syn.: *C. concatenatum* Thuill., Fl. Env. Paris, ed. 2: 125 (1799).

Типус: [Франция] Flore des environs de Paris (G-00177356 !).

Однолетние растения высотой до 150 см с прямостоячим, обычно зеленым (иногда с красноватым оттенком) стеблем. Нижние и средние листья ромбические, продолговатые или овальные, обычно зубчатые или неглубоко 3-лопастные, верхние — обычно цельнокрайние, более узкие. Соцветие брактеозное или почти безлистное. Околоцветник из 5 килеватых листочков. Семена диаметром 1.2–1.5 мм, с острым краем, теста 50 мкм (у летних терминальных семян) и 17–25 мкм (у осенних семян), ровная.

Вторичные местообитания; обыкновенно.

**Распространение:** Во всех областях и республиках.

Общее распространение: Космополит (исключая влажные тропические регионы).

В ряде случаев формы *C. album* с цельнокрайними овальными листьями, неолиственным соцветием и щитковидно расположенными клубочками на длинных веточках могут определяться как *C. pedunculare* Bertol., однако их таксономический статус до сих пор неясен. Такие формы нередко встречаются, например, в Московской области и также известны из Ленинградской, Свердловской, Тамбовской, Тверской областей и Карелии. Исследование группы *C. album* продвигается достаточно медленно.

## 3. *C. suecicum* Murr, Magyar Bot. Lapok. 1: 341 (1902) — М. шведская.

Lectotypus (Uotila, 1978): Sweden, Urshult, 1.VIII.1901, L.M. Neuman (GB).

Схоже с *C. album*, но соцветие олиственное, листья более широкие, ромбические, семена с тупым краем.

Вторичные местообитания.

**Распространение:** В лесной зоне обыкновенно, но, видимо, редко в опустыненных степях и пустынях. Во всех областях и республиках.

Общее распространение: Умеренные регионы Евразии и Северной Америки.

## 4. *C. acerifolium* Andr., Университетск. Изв. (Киев) 7: 132 (1862) — М. кленолистная.

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Украина] In ins. Borysthenei Kioviae, ex herb. Besser (LE !).

Syn.: *C. album* L. var. *klingsgraeffii* Abrom., Fl. Ost- u. Westpreussen 2(2): 712 (1917);

Типус: n.v. (сохранился ли?).

*C. klingsgraeffii* (Abrom.) Aellen, Fedd. Repert. 26: 159 (1929);

? *C. jennissejense* Aellen et Iljin, Фл. СССР 6: 873 (1936).

Lectotypus (Uotila, in prep.). Вид описан из нескольких местонахождений в Туруханском (Красноярском) крае.

Взаимоотношения между *C. acerifolium* и *C. jensejense* не совсем ясны до сих пор. Признак прилегания листочков околоцветника к плоду, указанный в родовом ключе во «Флоре СССР» (Ильин, 1936 б), едва ли надежен в круге родства *C. album*, так как при плодоношении хотя бы часть репродуктивных диаспор может иметь открытый околоцветник, остающийся на растении после опадения плодов, а часть плодов опадает с околоцветником. Аутентичный материал крайне неоднороден: из 24 листов половина относится к *C. karoi*. Остальные растения отличаются от *C. acerifolium* почти цельнокрайними или неясно лопастными листьями, более мелким габитусом. Некоторые экземпляры имеют крупные, ненормально развитые клубочки, однако нормально развитых семян в плодах не наблюдается. Не исключено, что некоторые бессемянные растения представляют собой стерильные гибриды между *C. jensejense* s.str. и *C. karoi*.

Однолетние растения высотой до 60 см с ветвистым в базальной части стеблем и дуговидно восходящими боковыми побегами. Листья с обеих сторон светло-зеленые (молодые листья с нижней стороны могут быть сероватыми), по крайней мере, нижние и средние листья трехлопастные с цельнокрайними или отставлено зубчатыми, примерно равными лопастями, или конечная лопасть несколько длиннее боковых. Соцветие обычно олиственное. Листочки околоцветника с продольным килем, зеленые, но при плодах перепончатые. Диаметр плода 1–1.3 мм, толщина 0.5–0.7 мм. Семена без кия.

Берега рек, отмели (чаще на песках), редко на песчаных вторичных местообитаниях.

**Распространение:** Архангельская; Астраханская; Владимирская (MW); Волгоградская; Вологодская; Воронежская; Калмыкия; Калужская обл.; Карелия; Коми; Костромская; Ленинградская; Липецкая (MW); Мордовия; Московская; Нижегородская обл.; Пермский край; Пензенская; Ростовская (MSK); Рязанская; Самарская; Саратовская; Свердловская; Тамбовская обл.; Татарстан; Тверская; Ульяновская обл.; Удмуртия; Ярославская обл.

Общее распространение: Европа; Сибирь. Указано для Аравийского полуострова (Al-Turki, Ghafoor, 1996, см. также рисунок в статье), но эти данные, скорее всего, относятся к близкому (возможно, еще неопisanному) таксону.

##### **5. *C. probstii* Aellen, Mitt. Naturf. Ges. Solothurn 20: 56 (1928) — М. Пробста.**

Typus: [Switzerland] Derendingen: Wollkompost der Kammgarnspinnerei, 11.X.1916, R. Probst (G-00177355 !).

Вид из группы *C. album* aggr., но отличается мясистыми широкоромбическими листьями и поздним цветением. Перикарпий с мелкими папиллами. Семена 1.2–1.3 мм, заметно килеватые. Поздноцветущее растение, требующее для прохождения жизненного цикла не менее 6 месяцев.

**Распространение** (Илл. 85): Калмыкия (г. Элиста, сорное на клумбе, X.2012, J. Walter, A. Sukhorukov: W, MW). Собраны только виргинильные растения, и их определение основано на форме листьев.

Общее распространение: Родом, возможно, из Австралии, как заносное растение вид был описан из Швейцарии («отвалы шерсти у прядильной фабрики»). В конце XIX — первой половине XX столетий на таких местах находили массу экзотических и обычно неприживавшихся растений (эфемерофитов), связанных с импортом шерсти из таких дальних стран, как, например, Австралия. Число сборов вида в европейских гербариях ограничено. Перикарпий имеет относительно мелкие папиллы длиной до 20 мкм, что несвойственно европейским таксонам рода.

##### **6. *C. karoi* (Murr) Aellen, Fedd. Repert. 26: 149 (1929) — М. Каро.**

Bas.: *C. album* subsp. *karoi* Murr, Neue Übers. Farn- u. Blütenpfl. Voralrberg & Liechtenstein 1: 97 (1923).

Typus: [Russia] Nerczynsk [Nerchinsk], Wüste Orte, 1892, Karo 169 (G-Aellen!).

*C. prostratum* Bunge in Herder, Tr. Петерб. Имп. Бот. сада 10: 594 (1889) nom. illegit. non Schultes (1820).

Растения темно-зеленые, обычно с приподнимающимися или лежащими побегами. Листья 3-лопастные с примерно равными лопастями. В остальном как *C. album*.

По железнодорожному полотну.

**Распространение:** Вид приводится для Удмуртии (Мосякин, 1996).

Общее распространение: Центральная Азия, Сибирь, Гималаи (в этом регионе встречается на высотах 2000–4500 м как рудеральное растение или в каменистых пустынях).

7. *C. virgatum* Thunb., Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 7: 143 (1815) — **М. прутьевидная.**

Турус: Вид описан из Японии (e Japonia, C.P. Thunberg, UPS).

Однолетние, сильно ветвистые в средней и верхней части растения высотой до 2 м. Листья зеленые, голые или с рассеянными пузыревидными волосками, цельнокрайние (нижние листья могут быть зубчатыми), ланцетные или узкопродолговатые, реже — овальные, шириной до 1(1.5–2.5) см, на верхушке обычно с заметным при увеличении небольшим остроколючием. Соцветие брактеозное (длина брактей чаще до 1 см), длиной до 20 см, со скученно расположенными клубочками. Плод мелкий, диаметром около 1 мм, с перикарпием, плотно прилегающим к семенной коже. Семена по краю явно килеватые.

Рудеральные местообитания, включая железнодорожное полотно.

**Распространение** (Илл. 85): Собрано недавно в **Московской обл.** (г. Кашира, на путях ж.д. около ТЭЦ, 12.VIII.2009, собр. Ю. Алексеев, MW) и **Курске** (окрестности ж.д. вокзала, на запасной ветке, 9.IX.1998, собр. А. Полуянов, MW), указано для **Карелии** (Кравченко, 2007). Вероятно, просматривается из-за сходства с *C. strictum* или узколистными формами *C. album*. Очевидно, вид будет найден и в других пунктах. Тем не менее, этот таксон в средней полосе Европейской России пока нельзя считать обычным или часто встречающимся.

Общее распространение: Дальний Восток России, Япония, восточная часть Китая; видимо, как заносное в Сибири (в Забайкалье вид известен еще в XIX веке: переопределение автором образца в E) и Средней Европе.

8. *C. strictum* Roth, Nov. Pl. Ind. Orient.: 180 (1821) — **М. прямая.**

Турус: n.v.

? Syn.: *C. betaceum* Andrz., Университетск. Изв. (Киев) 7: 132 (1862);

Турус: n.v.

*C. striatiforme* Murr, Deutsche Bot. Monatsschr. 19: 51 (1901);

Турус: n.v. Вид описан из Австрии.

Вид из группы *C. album*, но стебель с красными продольными полосами, листья цельнокрайние или только нижние отставленно зубчатые, узкояйцевидные или продолговатые (нижние — ланцетные). Цветение: VII–IX.

Берега рек, рудеральные местообитания.

Встречаемость *C. strictum* на нашей территории и его таксономия небесспорны: вид был описан из Восточной Индии (ex India orientali: Roth, 1821), где набор таксонов из группы *C. album* в целом иной (собственные наблюдения и сборы с территории Гималаев, а также результаты генетических исследований ряда гималайских марей: Rana et al., 2012). Не исключено, что для европейских популяций приоритетным названием может быть *C. betaceum*.

**Распространение:** По всей территории, обычно в пределах степей и лесостепей.

Общее распространение: Умеренные регионы Евразии.

9. *C. ficifolium* Smith, Fl. Brit. 1: 276 (1800) — **М. фиголистная (Илл. 59).**

Турус (?): In fimetis et ruderatis. About London, W. Curtis (K?).

*C. serotinum* auct. non L.

Однолетники высотой до 60 см с прямостоячим ветвистым, ребристо-полосатым стеблем. Листья черешковые, зеленые или с красноватым оттенком, трехлопастные с удлиненной средней лопастью, все лопасти цельнокрайние или боковые с отставленными зубцами;





Илл. 59. Гербарный лист *Chenopodium ficifolium*.

самые верхние листья могут быть с неясными лопастями или вовсе без них. Соцветие обычно некрупное (длиной до 15 см), олиственное в основании и в средней части. Листочки околоцветника (5) спаяны в основании, по средней жилке килеватые. Плод диаметром около 1.2 мм, толщиной 0.65–0.8 мм, слегка килеватый, перикарпий отслаивающийся, 1-слойный, неровный, 10–25 мкм, со светлым содержимым клеток. Теста волнистая.

**Распространение:** Астраханская; Московская обл.; Удмуртия (LE). Приводится также для Марий-Эл и Нижне-Донского флористического р-на (Мосякин, 1996). Вероятно, вид распространен почти по всей территории, но спорадично.

Общее распространение: Вид имеет широкий ареал от степей до пустынь Евразии, как в аридных, так и гумидных регионах континента. Первичный ареал таксона неизвестен, однако это единственный вид рода, широко распространенный в Юго-Восточной Азии (в т.ч. в Индии, Непале, Мьянме, Бангладеш, юго-западных провинциях Китая). Занесен в Южную и Северную Америку.

**10. *C. bryoniifolium* Bunge, Delect. Sem. Hort. Petrop. 10 (1876) — М. переступнелистная.**  
Lectotypus (Sukhorukov, designated here): «... ad fl. Ussuri, leg. Maximowitsch» (K-000898418!).

Однолетние растения высотой до 80 см, ветвистые в средней и верхней части. Листья темно-зеленые, в очертании ромбические или треугольные, трехлопастные с большей средней лопастью. Соцветие в нижней части олиственное, из расставленных клубочков. Киль на листочках околоцветника сплошной или выражен только в их средней части в форме бугорка. Семя с нерезким килем.

Наши образцы отличаются от типичных растений из Восточной Сибири и Дальнего Востока хорошо выраженным клиновидным основанием листовой пластинки, и, возможно, заслуживают статуса самостоятельного вида.

Каменистые склоны, хвойные леса на мшистой почве.

**Распространение:** Башкирия (заповедник) и (близ границ рассматриваемой территории) в Челябинской обл. (см. также Сухоруков, 2012 б). Данные местонахождения значительно удалены от основного ядра ареала вида.

Общее распространение: Средняя Сибирь (локально), Восточная Сибирь, Дальний Восток, Китай. Как очень редкое заносное растение отмечалось в Скандинавии. Иногда принимается за схожий вид *C. gracilispicum* Kung, распространенный в Китае и Японии и имеющий треугольные листья без боковых долей или с короткими долями (без вытянутой средней лопасти) и килеватые семена.

**11. *C. opulifolium* Schrad. ex W.D.J. Koch et Ziz, Cat. Pl. Palat.: 6 (1814) — М. калинолистная.**  
Typus: n.v.

Syn.: *Vulvaria opulifolia* (Schrad.) Bubani, Fl. Pyren. 1: 176 (1897).

Однолетние сероватые растения высотой до 80 см с прямостоячими стеблями. Боковые ветви обычно хорошо развитые, нижние побеги дуговидно восходящие, верхние — вверх направленные. Листья длинночерешковые (у нижних листьев черешок часто превышает по длине пластинку), широкояйцевидные, с максимальными размерами пластинки 3 x 3 см, в основании ширококлиновидные, трехлопастные (верхние листья часто цельные), по краю между лопастями цельнокрайние, волнистые или с 1(2) неясными тупыми зубцами, обычно двуцветные (снизу серые или серовато-зеленые). Околоцветник белый из-за сильного опушения пузыревидными волосками. Перикарпий с папиллами. Семена черные.

Сорные места, солонцы. Рассеянно в степных и пустынных регионах.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский край; Оренбургская; Ростовская; Саратовская обл.

Общее распространение: аридные области Евразии, Восточной Африки, Америки и Австралии.

Неизученный комплекс таксонов, которые, в зависимости от региона произрастания, отличаются по степени опушенности листа, наличию запаха (по крайней мере, растения из Восточного Средиземноморья при растирании имеют несильный, но ощутимый запах, схожий с таковым у *C. vulvaria*) и другим признакам.

**12. *C. vulvaria* L., Sp. Pl.: 220 (1753) — М. вонючая.**

Lectotypus (Jafri, Rateeb, 1978): Habitat in Europae cultis oleraceis, Herb. Linn. 313.18 (LINN).

Syn.: *C. album* L. var. *vulvaria* (Willd.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 549 (1891);

*Vulvaria vulgaris* (L.) Bubani, Fl. Pyren. 1: 175 (1897).

Однолетние растения высотой до 1 м с прямым стеблем и хорошо выраженными боковыми, обычно восходящими побегами; в редких случаях боковые оси примерно так же хорошо развиты, как и боковые. Листья серые или серо-зеленые, более бледные с нижней стороны, овальные, цельнокрайние или с двумя очень маленькими лопастями у нижних листьев, чаще с резко неприятным запахом (тем не менее, в Восточном Средиземноморье автором наблюдались формы, у которых листья в свежем состоянии почти без запаха). Соцветие олиственное или только в верхней части безлистное. Листочки околоцветника спаянные максимум до середины, на спинке без кия или с малозаметным килем. Плоды диаметром 1.1–1.5 мм, толщиной 0.9–1 мм. Перикарпий 1–2-слойный, папиллезный, толщиной до 60 мкм (из-за наличия папилл), с темным содержимым. Семя черное.

По Черноморскому побережью или на вторичных местообитаниях.

**Распространение:** В настоящее время собрано только в Краснодарском кр. (азиатская часть: Новороссийск, 1996, А.С. Зернов, MOSP). Ранее вид достоверно отмечался в Московской (1824; 1840 гг.: MW) и Нижегородской (г. Ветлуга, 1928 г.: LE, MW) обл. Растение с регрессирующим вторичным ареалом, в Восточной Европе практически не встречается.

Общее распространение: Средиземноморье (обычное растение во многих странах); Передняя, Средняя и Центральная Азия (в Центральной Азии, видимо, редко, и почти все указания относятся к *C. pamiricum*); Аравия. Занесено в Австралию, Южную и Северную Америку.

**13. *C. pratericola* Rydb., Bull. Torrey Bot. Club 39: 310 (1912) — М. луговая.**

Typus: USA, Kansas, Riley County, 2.VIII.1895, J.B. Norton 436 (NY).

Однолетние растения высотой до 70 см, беловатые из-за обильного опушения пузыревидными волосками, без красноватого оттенка. Листья ланцетные, обычно только с центральной жилкой (боковые незаметны), шириной до 1(1.5) см, цельнокрайние. Околоцветник килеватый, с многочисленными волосками. Плод диаметром 1–1.3 мм, перикарпий с небольшими папиллами, легко рвущийся. Семя с неровной поверхностью, теста толщиной не менее 50 мкм.

Надежное определение образцов возможно в стадии плодоношения на основе признаков строения перикарпия и спермодермы.

На вторичных местообитаниях.

**Распространение:** Ленинградская обл. (LE); Карелия (Н). Возможны находки в других областях. Определение наших образцов можно считать предварительным, так как плоды у просмотренных экземпляров отсутствуют.

Общее распространение: Северная Америка. Как заносное растение известно в Европе.



## 6. Род Хеноподиаструм — *Chenopodiastrum* Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 14 (2012).

Typus: *C. murale* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch.

Однолетние растения. Стебель в верхней части иногда бывает покрыт почти сидячими, белыми пузыревидными (часто опадающими) волосками или желтоватыми железками. Листья треугольные или ромбические, черешковые, цельнокрайние, зубчатые или выемчато-зубчатые, очень редко перистые (*C. coronopus*). Цветки собраны в компактные или рыхлые соцветия, с 5-членным околоцветником; его листочки некилеватые или слабо килеватые (чаще киль заметен в верхней части листочков). Тычинок 5. Стилодиев 2. Плоды диаметром 1.3–2.5 мм; перикарпий с коническими или цилиндрическими папиллами (в сухом состоянии папиллы смяты и поверхность выглядит ямчатой или почти ровной). Семя черное, с килем или без него, его поверхность (особенно у *C. hybridum* aggr.) сотовидная или кратеровидная, с углублениями до 35 мкм. Сталактиты в тесте вертикальные (*C. murale*, *C. coronopus*) или косые (группа *C. hybridum*). Для ряда таксонов показана скрытая структурная гетероспермия (выражающаяся в разной толщине тесты). Виды из рода *C. hybridum* имеют мощную тесту (50–150 мкм). Зародыш горизонтальный.

Не менее 7 видов в Евразии, Восточной Африке и Северной Америке, однако, как представляется автору, существует ряд скрытых таксонов, особенно из рода *C. hybridum* и *C. badachschanicum*.

1. Основание листовой пластинки клиновидное. Плод диаметром 1.3–1.4 мм. Семя с хорошо заметным килем. Растение высотой до 50 см. — 1. *C. murale*.

– Основание листовой пластинки усеченное или немного сердцевидное. Плод диаметром 1.4–2.0 мм. Семя без кия. Растения высотой 30–100 см. — 2. *C. hybridum*.

1. *C. murale* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 14 (2012) — **Х. настенный** (Илл. 60-1).

Bas.: *Chenopodium murale* L., Sp. Pl.: 219 (1753);

Lectotypus (Brenan, 1954): Herb. Linn. 313.6 (LINN !).

Syn.: *Chenopodium carthagenense* Zuccagni, Cent. Obs. Bot.: 21 (1806)

Typus: not designated (vidi spec. auth. in TO);

*Chenopodium maroccanum* Pau, Mem. Real Soc. Esp. Hist. Nat. 12: 381 (1924);

Typus: n.v.

Однолетнее растение высотой до 50 см с ветвистым стеблем. Листья темно-зеленые, ромбические, реже — продолговатые или почти треугольные, зубчатые или выемчато-зубчатые, голые или чаще с нижней стороны с пузыревидными волосками (особенно разворачивающиеся листья). Соцветие некрупное, в нижней части олиственное. Листочки околоцветника килеватые. Плод диаметром 1.3–1.4 мм. Перикарпий отслаивающийся при механических воздействиях, с длинными цилиндрическими папиллами. Семя с хорошо заметным килем.

Рудеральные местообитания.

**Распространение:** Несмотря на ряд указаний о встречаемости вида в Европейской России, он достоверно фиксировался всего несколько раз в **Краснодарском** крае (Анапа и южнее: MW, MOSP, LE). Ранее было показано (Сухоруков, 1999 а), что в средней полосе Европейской России *C. murale* нет. Сбор из Московской области, процитированный в «Адвентивной флоре ...» (2012 sub *Chenopodium murale*), относится к группе *Chenopodium album*, скорее, к гибриду между *C. album* и *C. acerifolium*. Приводится как заносное растение для Мурманской обл. (Мосякин, 1996) и Карелии (Кравченко, 2007), однако эти указания также требуют проверки. За пределами Европейской России вид достоверно показан в Белоруссии (MSK), западной Украине (MOSP), Литве (MHA) и Скандинавии (H, PE).







60.3

Илл. 60. 1 – *Chenopodium murale*,  
2 – *Oxybasis chenopodioides*,  
3 – *Atriplex oblongifolia*  
(обертка при плодах),  
4 – *Atriplex tatarica* (при цветении).

Фотографии автора  
(1, 2 – Израиль, 3 – г. Москва,  
4 – г. Белгород).



60.4



Общее распространение: В тропиках и субтропиках многих частей мира — обычное рудеральное растение. Субкосмополит. Происхождение неизвестно, но, по-видимому, Средиземноморье и Восточная Африка. Как заносное растение в Северной, Южной Америке и Австралии.

- 2. *C. hybridum*** (L.) Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 14 (2012). — **X. гибридный.**  
Bas.: *Chenopodium hybridum* L., Sp. Pl.: 219 (1753);  
Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 1994): Herb. Linn. 313.11 (LINN).  
Syn.: *Chenopodium angulosum* Lam., Fl. Franç. 3: 249 (1779);  
Typus: n.v.  
*Chenopodium chrysmelanospermum* Zuccagni, Cent. Obs. Bot.: 22 (1806).  
Typus: not designated, vidi spec. auth. in TO !

Однолетние растения высотой до 80(100) см с прямостоячим, ветвистым в средней и верхней части стеблем. Листья зеленые, голые или почти голые, треугольные, с усеченным основанием или небольшой сердцевидной выемкой, на верхушке оттянутые, по краю выемчато-зубчатые, с числом зубцов 3–5 с каждой стороны. Соцветие безлистное или брактеозное. Листочки околоцветника почти без киля или с небольшим килем в своей верхней части, при плодах открытые. Плод диаметром 1.4–2 мм. Перикарпий с трудом отслаивается от семенной кожуры, папиллы конические, но мелкие (Илл. 5-5), в сухом состоянии смятые и кажущиеся сотовидными ячейками. Семена с крупными ячейками, скрыто диморфные: теста первого типа 30–55 мкм, второго типа — более мощная, от 70 до 110 мкм (такие вариации даны с учетом глубины ячеек тесты  $\pm 25$  мкм).

Сырые опушки в подзоне лесостепи или чаще как рудеральное растение. Вполне обычно в степной зоне, как расселяющийся неофит в Нечерноземье.

**Распространение:** Во всех областях и республиках, кроме Мурманской обл. и Ненецкого АО. На крайнем юге (в Астраханской обл.) сравнительно редко.

Общее распространение: Умеренные регионы Евразии, как заносное растение в Северной Америке. Многие указания из Центральной Азии относятся к *C. badachschanicum* с резными (лопастными или раздельными) листьями. На юге Сибири существуют необычные карликовые растения, определяющиеся как *C. hybridum*, которые, возможно, заслуживают выделения в отдельный вид. Таксономическое разнообразие группы *C. hybridum* явно недооценено и требует пристального внимания. Географически изолированный и еще неописанный таксон встречается в Малазии. В восточной тропической Африке распространен *C. fasciculosum*, который отличается резко килеватыми семенами и формой листовой пластинки, а в Северной Америке — *C. simplex* (= *Chenopodium gigantospermum*), схожий с *C. hybridum*, но хорошо отличающийся отслаивающимся в верхней части перикарпием.

## **7. Род Оксизис — *Oxybasis* Kar. et Kir., Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. [14]: 738 (1841).**

Typus: *O. minutiflora* Kar. et Kir. (= *O. chenopodioides*).

Однолетники, обычно ветвистые в основании, голые или покрытые пузыревидными волосками. Листья цельнокрайние, волнистые, зубчатые или лопастные. Цветки собраны в компактные соцветия; боковые веточки часто прижаты к главной оси. Околоцветник из 2–5 белопленчатых, свободных или в разной степени спаянных листочков. Терминальные цветки обычно двуполые, а боковые нередко бывают только женскими. Тычинок в обоеполых цветках 1–5. Стилодии (2) свободные. Перикарпий легко отслаивается, рвется или, напротив, прилегает к семени, без папилл во внешнем слое или (*O. urbica*) с папиллами по всей поверхности, обычно 1–2-слойный и паренхимный, однако в редких случаях он состоит из нескольких одинаковых слоев (у американского таксона *O. macrosperma*). Семена мелкие (чаще до 1 мм), с соотношением длины и толщины примерно 1.5–2(2.5):1, красные или черные, их

поверхность мелкоточечная или гладкая, без глубоких сот. Сталактиты в тесте, если имеются, вертикальные. Зародыш горизонтальный или вертикальный, нередко (у *O. rubra* и близкородственных таксонов) горизонтальный и вертикальный на одном растении (пространственная гетероспермия), у некоторых видов также зафиксирована структурная гетероспермия, выражающаяся в разной мощности внешнего слоя семенной кожуры (тесты).

В роде не менее 12 видов, распространенных по всей Земле, но преимущественно в Евразии и Северной Америке.

1. Перикарпий с папиллами (в сухом состоянии плод с сотовидными ямочками); семя визуально черное. Листья темно-зеленые, ромбические; боковые веточки соцветия прижаты к главной оси. — 3. *O. urbica*.

– Перикарпий без папилл, ровный или только мамиллятный; семя красное .....2

2. Листья резко двуцветные: с нижней стороны серые или беловатые. Перикарпий матовый. Растения чаще распластанные, реже — главный стебель прямостоячий. — 1. *O. glauca*.

– Листья с нижней стороны зеленые или бледноватые, но не резко двуцветные. Перикарпий не матовый, но беловатый и просвечивающий.....3

3. Околоцветник всех цветков свободный. Листья чаще от зубчатых до лопастных, редко цельнокрайние.....4

– Околоцветник хотя бы у части цветков (в особенности боковых) спаянный доверху и охватывает плод целиком. Листья чаще цельнокрайние или отставленно зубчатые. — 4. *O. chenopodioides*.

4. Соцветие обычно олиственное. Перикарпий ровный, легко счищающийся или самостоятельно разрывающийся. Семя обычно без киля. — 2. *O. rubra*.

– Соцветие безлистное. Перикарпий в сухом состоянии ячеистый (в свежем или размоленном виде с мамиллами), счищающийся с трудом. Семя с килем. — 5. *O. micrantha*.

**1. *O. glauca* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 15 (2012) — О. сизый.**

Bas.: *Chenopodium glaucum* L., Sp. Pl.: 220 (1753).

Lectotypus (Uotila, 1993): Herb. Linn. 313.17 (LINN).

Однолетники, обычно ветвистые в базальной части с несколькими распластанными или восходящими побегами (длиной до 70 см), редко главный стебель прямостоячий и более длинный, чем боковые побеги. Побеги продольно-ребристые, часто с красным оттенком, голые. Листья очередные, с черешком до 2.5 см, их пластинки с клиновидным основанием, продолговатые или (редко) ланцетные, зубчатые или лопастные с тупыми лопастями (число зубцов или лопастей с каждой стороны пластинки составляет 2–5), реже почти цельнокрайние, с верхней стороны зеленые, снизу серые или беловатые от пузыревидных волосков. Соцветие чаще олиственное. Листочков околоцветника 3–5, почти до основания свободных, по краю белопленчатых, по средней жилке с хорошо заметным, тянущимся по всей длине листочков килем. Тычинок 2–5. При плодоношении околоцветник не полностью прикрывает плод (его верхняя часть всегда заметна) и чаще не участвует в диссеминации. Диаметр плодов 0.65–0.8 мм, толщина 0.4–0.6 мм. Перикарпий свободный, легко отслаивающийся, ровный (Илл. 5-7). Семена гетероспермные, при этом гетероспермия выражается как в вертикальном или горизонтальном расположении зародыша, так и (независимо от пространственного положения зародыша) в мощности тесты (10–15 и 17–25 мкм).

**Распространение:** Во всех областях и республиках (кроме Ненецкого АО); часто или обыкновенно в подзонах широколиственных лесов и лесостепи. В условиях пустынь вид встречается по краям водоемов или на иных влажных (в основном, незасоленных) местообитаниях. В таежной зоне, видимо, как заносное, но редкое растение.

Общее распространение: Евразия; Северная Америка; как заносное в Австралии. Распространение этого вида, как ни странно, выяснено не до конца, так как он часто смешивался с близкими таксонами из Северной Америки или Южной Африки, известными как *C. mexicanum* Moq. или *C. marlothianum* Murr, отличия которых от европейских растений сводятся, в частности, к степени выраженности кия на листочках околоцветника. В Западной Европе неоднократно отмечался родственный американский таксон *O. glauca* var. *salina* (Standl.) Verloove, New J. Bot. 3(1): 59 (2013) (= *Chenopodium salinum* Standl., N. Am. Fl. 21(1): 29 (1916), который хорошо отличается от *O. glauca* острыми лопастями листьев и брактеозным соцветием. Диаметр плодов этого таксона (0.6–0.9 мм), указанный в последней сводке (Verloove, 2013), соответствует диаметру плодов наших образцов. *O. glauca* var. *salina* нуждается в специальном изучении (ср. Verloove, 2013; Mosyakin, 2013).

**2. *O. rubra* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 15 (2012) — О. красный.**

Bas.: *Chenopodium rubrum* L., Sp. Pl.: 218 (1753).

Lectotypus (Uotila, 1993): Herb. Linn. 313.5 (LINN).

Syn.: *Chenopodium astracanium* Ledeb., Cat. Hort. Dorpat. (1819).

Небольшие, ветвистые от основания растения с трехлопастными листьями («ex Astracan, 1822, D. Steven», TO!).

*Chenopodium microspermum* Wallr., Sched. Crit.: 122 (1822) p.max.p.;

Typus (not design., 2 sheets: № 616370 — *C. rubrum*; № 616369 *C. urbicum*) Pr!

*Blitum rubrum* (L.) Reichenb., Fl. Germ. Excurs.: 582 (1832);

*Orthosporum rubrum* (L.) T. Nees, Gen. Fl. Germ., fasc. 7: ad t. 6 (or t. [127]; or vol. [1]; t. 57 (1835).

Однолетние растения с прямостоячим, часто красным стеблем высотой (10)20–120 см. Боковые ветви обычно восходящие или косо вверх направленные. Листья ромбические или треугольные, с широким клиновидным основанием, от цельнокрайних до лопастных, зеленые или к концу вегетации краснеющие. Соцветие густое, веточки обычно прижаты к стеблю. Околоцветник всех цветков свободный, листочки (в числе 2–4) без кия. Перикарпий легко рвущийся, гладкий. Семена диаметром 0.7–1 мм (плод может быть немного больше), с вертикальным и (реже) горизонтальным зародышем, визуальнo красноватые, мелкоточечные (Илл. 10-4).

Берега пресных или солоноватых водоемов, солонцы, вторичные местообитания (особенно в лесной зоне).

**Распространение:** Во всех областях и республиках. Нет сведений только для Ненецкого АО. Очень обычно в центральной части Европейской России, к юго-востоку встречается большей частью по берегам рек или на засоленных лугах.

Общее распространение: Умеренные области Евразии, Северная Африка, как заносное растение в Северной Америке.

Между этим видом и *O. glauca* очень редко встречаются гибриды *O. schulzeana* (Murr) Mosyakin (*Chenopodium schulzeanum* Murr; *Blitum schulzeanum* (Murr) Mosyakin) с промежуточными признаками.

**3. *O. urbica* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 15 (2012) — О. городской.**

Bas.: *Chenopodium urbicum* L., Sp. Pl.: 218 (1753).

Lectotypus (Uotila, 1993): Herb. Linn. 313.2 (LINN!).

*C. melanospermum* Wallr., Sched. Crit.: 112 (1822).

Typus: Brit[ania] Nov. 1822, Wallroth, ex. Herb. J. Gay (K-000898417!);

?*C. rhombifolium* Muhl. ex Willd., Enum. Pl. 1: 288 (1809);

*Vulvaria deltoidea* Bubani, Fl. Pyren. 1: 176 (1897).

Однолетние растения с прямостоячим стеблем высотой до 100 см. Листья до 8 см, темно-зеленые, ромбические или почти треугольные, цельнокрайние или зубчатые, голые или



с нижней стороны покрыты рассеянными или (нередко на верхних листьях) густо расположенными пузыревидными волосками. Веточки соцветия прижаты к стеблю. Листочки околоцветника (5) с незаметным снаружи (но изнутри хорошо просматривающимся) килем, в центре зеленые и иногда с небольшим бугорком, по бокам белопленчатые, в верхней части тупые или с небольшой сердцевидной выемкой. Тычинок 5. Плоды диаметром 1–1.2 мм, с пиллезным перикарпием (Илл. 5-4), клетки которого имеют темное (темно-коричневое) содержимое. Семена черные, неясно точечные (Илл. 10-8). Зародыш горизонтальный.

Преимущественно рудеральные местообитания, в подзоне опустыненных степей и северных пустынь обыкновенно. Как заносное, но спорадично встречающееся растение известно из всех районов лесостепи и бореальной зоны.

**Распространение:** Во всех областях, кроме арктических районов (Мурманской обл., Ненецкого округа и Коми).

Общее распространение: Растение с протяженным естественным ареалом от степей до пустынь Евразии; наиболее южные местонахождения известны в Восточном Средиземноморье (в Ливане, Ираке и на севере Израиля: К, W, NUJ). В настоящее время *O. urbica* s.str. нередко встречается в лесной зоне, однако натурализация вида на антропогенных местообитаниях наиболее вероятна в подзоне широколиственных лесов.

**4. *O. chenopodioides* (L.) Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 15 (2012) — *O. маревидный* (Илл. 60-2).**

Vas.: *Blitum chenopodioides* L., Mant. Pl. 2: 170 (1771);

Neotypus (Uotila, 2001 b): [Россия, Дагестан] in fontis Kislar, C. Steven (H-1037202).

Syn.: *Oxybasis minutiflora* Kar. et Kir., Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. [4]: 739 (1841);

*Chenopodium botryodes* Smith, Engl. Bot. 32: tab. 2247 (1811);

Typus: n.v.

*C. crassifolium* Hornem., Hort. Hafn.: 254 (1813), nom. illegit. non R.Br. 1810;

*C. chenopodioides* (L.) Aellen, Ostensia: 98 (1933).

Однолетние растения высотой до 80 см. Ветви обычно восходящие или косо вверх направленные. Листья ромбические или треугольные, со срезанным или широким клиновидным основанием, от цельнокрайних до выемчато-зубчатых, зеленые или к концу вегетации краснеющие. Соцветие густое, его веточки часто прижаты к стеблю. Околоцветник терминальных цветков (длиной до 1 мм) только в основании или максимум до половины срастающийся, его листочки (в числе 3–4) по средней жилке с наружной стороны килеватые или по всей длине, или только в верхней части; околоцветник боковых, обычно трехлисточковых цветков длиной до 1.2(1.5) мм, спаянный чаще на большем протяжении или почти доверху, с 3–4 киями, в очертании неравно ромбический. Все семена диаметром 0.6–0.8 мм, с вертикальным и (реже) горизонтальным зародышем, визуально красноватые.

Солончаки и солонцы.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия (южная половина); Волгоградская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская обл., Самарская (Большечерниговский р-н); Саратовская, Ростовская обл. Данные для Воронежской обл. (Сухоруков, 1998) ошибочны и относятся к морфологически схожим формам *O. rubra*. По сравнению с последним видом, *O. chenopodioides* в пределах рассматриваемой территории предпочитает засоленные местообитания.

Общее распространение: Европа, Передняя и Малая Азия, Казахстан, Восточное Средиземноморье, Америка, Восточная Африка. В Сирии и Израиле вид встречается очень редко и, вероятно, как заносимое птицами и расселяющееся по берегам континентальных пресных или солоноватых водоемов растение, к примеру, на оз. Кинерет (Danin, Sukhorukov, 2009). Растения из Восточной Африки (Кения: K!) и ЮАР (WU!) также относятся к этому виду, и

такие трансконтинентальные заносы на значительном удалении от естественного ареала следует связать, по всей видимости, с орнитохорией. Местообитания вида в гористых районах Восточной Африки такие же, как и в Евразии (берега засоленных водоемов и депрессий). Произрастание вида в Южной и Северной Америке связано, по всей вероятности, с непреднамеренными заносами.

**5. *O. micrantha* (Trautv.) Sukhor. et Uotila, Phytotaxa 144(1): 3 (2013) — О. мелкоцветковый.**

Bas.: *Chenopodium micranthum* Trautv., Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. 41(1): 464 (1868).

Lectotypus (Sukhorukov & Uotila in Sukhorukov et al. 2013): Russia, Gubern. Orenburg, distr. Tscheljabá [Chelyabinsk prov.], 1868, Lossiewski 4980 (LE!). Вид описан, судя по всему, из окрестностей г. Челябинска.

Syn.: *Chenopodium urbicum* L. subsp. *sinicum* Kung & G.L. Chu, Acta Phytotax. Sin. 16(1): 121. 1978.

Holotypus: China, Hopei [Hebei] prov., Beijing, Haihuisi, humid place, 9.X.1951, S.Y. Li, L.W. Xu 0157 (PE-00024040!). — Текст оригинальной этикетки на китайском языке.

*Chenopodium stipitatum* Aellen in herb. (nomen).

Голые или почти голые однолетние растения высотой до 2 м. Листья черешковые, нижние часто очень крупные (до 30 см), с черешком до 15 см, ромбические или треугольно-ромбические, зеленые, цельнокрайние или чаще от зубчатых до лопастных (верхние листья обычно цельнокрайние и узкоовальные). Соцветие олиственное в нижней части, с многочисленными очень мелкими цветками, которые могут быть как сидячими, так и стянутыми в ножку длиной до 0.9 мм. Листочки околоцветника (4–5) свободные, при плодах раскрытые, без киля или с небольшим килем или бугорком в своей верхней части. Плод диаметром 0.5–0.7(0.9) мм, перикарпий в сухом состоянии ячеистый или сотовидный, в свежем или размоченном виде мамиллятный с длиной мамилл до 30 мкм (Илл. 10-5), с трудом отделяется от семени. Семя красное или красновато-чёрное, немного выпуклое, с явным килем. Зародыш чаще горизонтальный, реже — вертикальный.

Солонцы, берега водоемов, вторичные местообитания.

Этот совершенно забытый в России, морфологически прекрасно отличимый от других видов таксон хорошо описан еще Траутфеттером (Trautvetter, 1868, sub *Chenopodium*), но признан совсем недавно, после ревизии материала в китайских фондах, где он фигурировал под названием *Chenopodium urbicum* subsp. *sinicum* (см. также Kung et al., 1978; Zhu et al., 2003). Как выяснилось позже, *O. micrantha* характеризуется обширным ареалом (от Южного Урала на западе до умеренных районов Дальнего Востока) и связан в своем распространении с южными и опустыненными степями, иногда встречаясь в лесостепи и северных пустынях. Типовой образец собран на западном фрагменте ареала вида (формальная граница Европы и Азии), однако самая западная точка известна в Оренбургской области.

Подробные отличия *O. micrantha* от близкородственных видов (особенно *O. rubra* и *O. gubanovii* (Sukhor.) Sukhor. et Uotila из Центральной Азии), распространение и карпологические детали (как наиболее важные признаки для диагностики) проанализированы в специальной работе (Sukhorukov et al., 2013).

**Распространение:** Оренбургская обл. (Оренбургский округ, [близ пос. Каргала] Каргалинский совхоз, посевы, 28.VII.1930, Г. Дохман 25547, МОСП).

Общее распространение: Россия (азиатская часть), Казахстан, Монголия, северные провинции Китая. Большинство известных местонахождений лежит в пределах 50–55° с.ш.

**8. Род Липандра — *Lipandra* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 19 (1840).**

Typus: *L. atriplicoides* (Less.) Moq. (= *Chenopodium polyspermum*).

Syn.: *Oligandra* Less., Linnaea 9: 199 (1835), non Less. (1832);

*Gandriloa* Steud., Nomencl. Bot., ed. 2, 1: 662 (1840);

Typus: *G. atriplicoides* (Less.) Steud., nom. illegit.

*Oliganthera* Endl., Gen. Pl., Suppl. 1: 1377 (1841).

В роде один вид, однако следует заметить, что некоторые образцы из Восточного Средиземноморья и Малой Азии по ряду признаков уклоняются от типичных образцов и, возможно, заслуживают отдельного видового статуса.

Однолетние голые или почти голые растения; побеги к концу вегетации часто становятся длинными (до 120 см). Листья очередные, овальные или продолговатые, иногда узкопродолговатые (не в нашей флоре), черешковые, цельнокрайние, с верхней стороны зеленые, снизу более бледные. Соцветия развиваются в пазухах листьев, клубочки негустые. Околоцветник свободный почти до основания, его листочки (5) некилеватые, при плодах открытые, звездобразно распростерты. Тычинок 2–5. Плод диаметром 1–1.2 мм, с ровным (непапиллезным) (1)2-слойным перикарпием, легко отслаивающимся от семени. Стилодиев 2. Семя черное, без кила; теста с вертикальными сталактитами.

**1. *L. polysperma*** (L.) Fuentes, Uotila et Borsch, Willdenowia 42(1): 14 (2012).

Bas.: *Chenopodium polyspermum* L., Sp. Pl.: 220 (1753).

Lectotypus (Uotila, 1993): Herb. Linn. 313.19 (LINN).

Syn.: *Vulvaria polysperma* (L.) Bubani, Fl. Pyren. 1: 175 (1897).

*Oligandra atriplicoides* Less., Linnaea 9: 199 (1835);

Typus: [Russia, Chelyabinsk prov.] Troitsk, Lessing (LE).

*Lipandra atriplicoides* (Less.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 19 (1840).

Описание вида совпадает с описанием рода.

Мочажины, берега водоемов, в лесной зоне иногда как рудеральное растение.

**Распространение:** Во всех областях и республиках, кроме арктической зоны (Ненецкий АО, Мурманская обл.).

Общее распространение: Европа и многие регионы Азии; как заносное и натурализованное в некоторых районах Северной Америки, Южной Африки и Австралии.

Между этим видом и *Chenopodiastrum hybridum* приводится межродовой гибрид *Lipastrum perhybridum* (Ponert, 1966, sub *Chenopodium* × *perhybridum*; Mosyakin, 2013), однако соответствующих образцов в просмотренных гербариях не найдено.

## 9. Род Лебеда — *Atriplex* L., Sp. pl.: 1051 (1753).

Lectotypus (McNeill et al., 1983): *A. hortensis* L.

Syn.: *Obione* Gaertn., De Fruct. 2: 198 (1791);

Typus: *O. muricata* Gaertn. (= *Atriplex sibirica*).

*Teutliopsis* (Dumort.) Čelak., Oesterr. Bot. Zeitschr. 22(5): 168 (1872);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): *T. patula* (L.) Čelak. (= *Atriplex patula*).

*Senniella* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 68: 416 (1938);

Typus: *S. spongiosa* (F. Muell.) Aellen (= *Atriplex spongiosa*);

*Morrisiella* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 68: 422 (1938);

Typus: *M. morrisii* (R.H. Anderson) Aellen (= *Atriplex morrisii*);

*Blackiella* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 68: 423 (1938);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): *B. inflata* (F. Muell.) Aellen (= *Atriplex inflata*);

*Pachypharynx* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 68: 429 (1938);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): *P. acuminata* Aellen (= *Atriplex paludosa* R.Br. var. *cordata* Benth.);

*Cremnophyton* Brullo et Pavon, Candollea 42(2): 622 (1987);

Typus: *C. lanfrancoi* Brullo et Pavon (= *Atriplex lanfrancoi*).

Однолетники или полукустарники (полукустарнички), реже кустарники, покрытые пузыревидными волосками белого и иногда темного цвета, нередко также с примесью заметных при большом увеличении простых многоклеточных и щетинистых одноклеточных волосков. Листья очередные или, реже, супротивные, плоские (но часто свернутые на ventральную поверхность), различной формы, с C<sub>3</sub>- или C<sub>4</sub>-типом фотосинтеза. Цветки (все или



большинство) функционально однополые (растения однодомные или, за пределами исследуемой территории, двудомные), собранные обычно в многоцветковые клубочки и образующие метельчатые или колосовидные соцветия. Мужские цветки с околоцветником из (3–4)5 пленчатых, сросшихся в нижней части листочков. Тычинок 4–5. Женские цветки обычно без околоцветника, заключены в обертку из двух свободных или в разной степени сросшихся, образующих б.м. уплощенную структуру листочков (ранее обычно называвшихся прицветничками), спинная часть которых нередко имеет выросты или бугорки; у некоторых видов имеются также женские цветки с актиноморфным околоцветником из (3–4)5 листочков, и в этом случае цветки без обертки. Завязь верхняя. Стилodium в числе 2 (крайне редко 3), свободные или в основании сросшиеся. Перикарпий пленчатый. Для многих видов характерна структурная гетероспермия. Семена округлой, реже эллипсоидальной или овальной формы, с периспермом; зародыш в семени кольцевой, вертикальный (в плодах, скрытых в обертку) или горизонтальный (в плодах с актиноморфным околоцветником).

Около 260 видов, распространенных преимущественно в аридных областях Евразии, Америки и Австралии. В настоящее время это самый крупный естественный род в семействе *Chenopodiaceae*.

В ключ не вошел вид *A. dimorphostegia* Kar. et Kir., западная граница ареала которого проходит по районам, прилегающим с востока к низовьям р. Урал (Казахстан). Это небольшой (высотой до 20 см) сильноветвистый весенний эфемер, заканчивающий вегетацию уже к июлю, когда остальные виды только начинают цвести. Обертка при женских цветках всегда имеет суженную часть (ножку).

1. Растения однолетние. Обертка свободная или спаяна на половину своей длины ..... 2  
– Полукустарнички с серыми листьями, пластинки которых свернуты на вентральную сторону. Обертка также серая, ее листочки срastaются примерно на половину или две трети своей длины. — 21. *A. sana*.

2. Женские цветки двух типов: одни (их большинство) без актиноморфного околоцветника, с пленчатой, округлой или широкоовальной, цельнокрайней, сращенной в базально-медианной части оберткой длиной до 15(20) мм, зародыш в семени вертикальный; лишь небольшое число женских цветков с 3–5-членным околоцветником и в этом случае без обертки, зародыш семени горизонтальный. Растения прямостоячие, без распланных боковых ветвей. Листья треугольно-копьевидные или треугольно-яйцевидные, реагируют на солнечное освещение, свертывая листовые пластинки на вентральную сторону ..... 3

– Женские цветки без околоцветника, только с оберткой. Зародыш вертикальный. Обертка различной формы, из свободных или в разной степени сросшихся, цельнокрайних, зубчатых или лопастных листочков, сидячая или сужена в б.м. длинную ножку, нередко на спинной части с выростами. Совокупность остальных признаков иная ..... 5

3. Листья двуцветные, с верхней стороны зеленые, снизу серебристые или сероватые (очень редко светло-зеленые). Ось соцветия с пузыревидными волосками («налетом») ..... 4

– Развитые листья с обеих сторон буро-зеленые или красные, голые или лишь самые молодые снизу с рассеянным опушением. Базальная часть плодов, скрытых в обертке, расположена выше их основания на (1)1.5–2.5 мм. Ось соцветия без налета. — 1. *A. hortensis*.

4. Обертка диаметром до 10–12 мм. Базальная часть плодов, скрытых в обертке, выше ее основания на 0.5–1.5 мм. Стебель в верхней части сероватый от рассеянного налета. Листья с нижней стороны серебристые или светло-зеленые. — 2. *A. sagittata*.

– Обертка диаметром (8)12–20 мм. Базальная часть плодов, скрытых в обертку, выше ее основания на 1.5–3(5) мм. Стебель в средней части и выше белый от налета. Растения в верхней части сильно ветвистые. — 3. *A. aucheri*.

5(2). Обертка травянистая, несклерифицированная, ее листочки свободные или срastaются до 1/3 (некоторые иногда до 1/2). Семена явно диморфные: черные (с красноватым от-

- ливом) и светло-коричневые (или красно-бурые у литоральных видов). Листья (по крайней мере, нижние) зеленые, с некоронарной структурой (в сухом состоянии на просвет под небольшим увеличением без заметной хлоренхимы), в природе реагируют на солнечное освещение, располагая некоторые пластинки под минимальным углом к солнцу («компасные растения») ..... 6
- Обертка хотя бы в нижней части склерифицированная, ее листочки срastaются на 1/3–2/3. Семена никогда не бывают черными (только красные и светло-коричневые). Листья с обеих сторон одноцветные, серые от пузыревидных волосков, или двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу серые, с коронарной структурой (в сухом состоянии на просвет при небольшом увеличении с заметной хлоренхимой, «листовым орнаментом»), реагируют на инсоляцию, свертывая некоторые пластинки на вентральную сторону ..... 18
6. Листья треугольные с горизонтально расположенными или несколько вверх направленными боковыми углами или широкояйцевидные, цельнокрайние, зубчатые или выемчато-зубчатые, в основании с узким клиновидным сужением ..... 7
- Листья не бывают треугольными или широкояйцевидными (копьевидные с вверх направленными лопастями, ромбические, продолговатые, ланцетные или линейные) ..... 12
7. Обертка округлая, цельнокрайняя, ее листочки срastaются только в основании, длиной до 7(10–12) мм, на спинке без выростов. Растения прямостоячие, без распланных боковых ветвей. Степная и пустынная зоны. — 10. *A. micrantha*.
- Обертка треугольная, яйцевидная или ромбическая, ее листочки свободные или срastaются до 1/3 (иногда до 1/2), цельнокрайние или зубчатые, обычно на спинке с выростами. Растения чаще с распланными нижними ветвями ..... 8
8. Листья и обертка выемчато-зубчатые; зубцы у листочков обертки шиловидные, длиной 1–4 мм. — 12. *A. calotheca*.
- Листья и обертка цельнокрайние или с 1–3 зубцами с каждой стороны; длина зубцов на листочках обертки не более 1 мм ..... 9
9. Все или большинство листочков обертки на ножках длиной 3–7 мм, ромбические или треугольно-ромбические, на спинке без выростов. Растение побережья Балтийского моря. — 16. *A. longipes*.
- Все или большинство листочков обертки сидячие ..... 10
10. Боковые углы нижних листьев небольшие, несколько вверх направленные. Растения побережья Белого и Баренцева морей. — 14. *A. kuzenevae*.
- Боковые углы нижних листьев хорошо выраженные, горизонтальные или направлены вниз ..... 11
11. Листочки обертки срastaются на 1/7–1/4. Семена черные и коричневые. — 11. *A. prostrata*.
- Листочки обертки срastaются на 1/4–1/2. Семена черные (с красноватым отливом) и буро-красные. Литорали Балтийского моря. — 13. *A. glabriuscula*.
- 12 (6). Средние и верхние развитые листья двуцветные, с верхней стороны зеленые, снизу серые от волосков (позднее исчезающих). Клубочки немногочетковые (число женских цветков в них 1–3), сближенные, вследствие чего соцветие кажется колосовидным. Околоцветник мужских цветков при высыхании чернеющий. Обертка яйцевидная, без выростов на спинной части, вдвое превышает заключенный в нее плод. — 4. *A. oblongifolia*.
- Все развитые листья голые или с очень рассеянным налетом. Цветочные клубочки явно выраженные, расставленные или сближенные, число женских цветков в них 4–15(20) ..... 13
13. Обертка полукруглая, на спинке без выростов. Все цветковые клубочки сближенные, вследствие чего соцветие по всей длине очень густое. Листья ланцетные или продолговатые,

от выемчато-зубчатых до цельнокрайних, часто с бледно- или серо-зеленым оттенком. — 9. *A. laevis*.

– Цветковые клубочки расставленные хотя бы в нижней части. Обертка треугольная или ромбическая ..... 14

14. Обертка треугольная, в верхней части обычно сильно вытянутая, длиной до 10 мм, на спинке обычно с выростами. Листья ланцетные или линейные, тонкие. Растение побережья Балтийского моря. — 6. *A. littoralis*.

– Обертка ромбическая, если треугольная, то тогда на спинке без выростов ..... 15

15. Обертка ромбически-яйцевидная. Листья копьевидные или ромбические. Растения побережья Белого и Баренцева морей (но нередко переходят на вторичные местообитания). — 15. *A. nudicaulis*.

– Обертка ромбическая или треугольная ..... 16

16. Обертка ромбическая, с верх оттянутыми боковыми углами, ее листочки срastaются на 1/3–1/2 (в редких случаях обертка треугольная и в этом случае листовидно разрастающаяся с почти до основания свободными листочками — тератная форма). Растение с горизонтально отклоненными или несколько вверх направленными ветвями. — 5. *A. patula*.

– Обертка без боковых углов или с едва выраженными углами, горизонтальными или лишь слегка вверх направленными. Степень срastания листочков обертки до 1/3 ..... 17

17. Клубочки в нижней части соцветия расставленные, в средней и верхней — сближенные. Листья обычно мясистые, продолговатые, цельнокрайние или зубчатые, редко встречаются копьевидные формы. Стебли в узлах искривленные. Стебель в нижней и средней части обычно с густым налетом. — 8. *A. patens*.

– Клубочки в соцветии расставленные, лишь самые верхние клубочки сближенные. Листья тонкие, ланцетные или линейные, от цельнокрайних до выемчато-зубчатых (копьевидных форм не бывает). Стебли в узлах обычно неискривленные. Стебель в нижней и средней части с малозаметными пузыревидными волосками. — 7. *A. intracontinentalis*.

18(5). Соцветие фрондозное (олиственное) доверху или почти доверху, т.е. клубочки цветков сидят в пазухах несколько уменьшенных листьев ..... 19

– Соцветие безлистное или олиственное лишь в самой нижней части. — 19. *A. tatarica*.

19. Листочки обертки срastaются на 1/3–1/2, на спинке с 1–2 небольшими бугорками или вовсе без них, гладкие ..... 20

– Листочки обертки срastaются на 2/3–3/4 (лишь некоторые из них на 1/2), склерифицированы почти доверху, вся их спинная поверхность с остробугорчатыми или бородавчатыми выростами. — 20. *A. sibirica*.

20. Обертки длиной 5–20 мм, как сидячие, так и на ножках длиной 4–7 мм, хотя бы некоторые обертки на спинной части с выростами. Литоральное растение западного побережья Каспийского моря. — \**A. fominii*.

– Обертки сидячие, в редких случаях единичные обертки на ножке длиной до 2 мм ..... 21

21. Женские цветки в клубочках по 2–4. Оси соцветия в верхней части нитевидные, диаметром около 0.5 мм. — 18. *A. sphaeromorpha*.

– Женские цветки в клубочках по 5–10. Оси соцветия в верхней части более толстые, диаметром 1–1.5 мм. — 17. *A. rosea*.

В настоящее время деление *Atriplex* на подроды не признается. В последней ревизии группы (Kadereit et al., 2010 sub *Atripliceae*) хорошо очерченным кладам придается статус секций. При этом группы с  $C_3$ -синдромом достаточно четко укладываются в рамки традиционной систематики (в нашей флоре это секции *Atriplex* и *Teutliopsis*). Единственное исключение составляет *A. oblongifolia*, которая оказалась в одной кладе, охватывающей представителей ти-



повой секции с цветками двух типов (Schwarz, 2003; Kadereit et al., 2010). Объяснения этому факту с точки зрения морфологии пока нет.

### Sect. *Atriplex*

Диагноза всей секции здесь не дается намеренно, так как три первых таксона в своих морфологических признаках значительно отграничены от *A. oblongifolia*

Typus: *A. hortensis* L.

Syn.: *Atriplex* sect. *Dichospermum* Dumort., Fl. Belg.: 21 (1827); *Atriplex* sect. *Euatriples* C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 4: 305 (1833); *Atriplex* sect. *Leiotheca* Aellen ser. *Dichosperma* (Dumort.) Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 70, 1: 26 (1939); *A.* sect. *Teutliopsis* Dumort. emend. Sukhor. p.min.p.

Все 4 вида секции представлены в нашей флоре.

#### 1. *A. hortensis* L., Sp. Pl.:1053 (1753) — Л. садовая.

Lectotypus (McNeill et al., 1983): Hort. Sicc. Cliff. N 000647538 (BM!).

*A. heterantha* Wight, Icon. Pl. Ind. Orient. 5(2): 5 (1852);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Tab. 1787 in l.c. (1852).

*A. hortensis* subsp. *eu-hortensis* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 70(1): 26 (1939);

*A. bengalensis* auct. non Lam., Encycl. Meth. Bot. 1: 276 (1783). Вид из родства *Chenopodium giganteum* (P!).

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой 15–150 см. Листья треугольно-копьевидные или треугольно-яйцевидные, цельнокрайние или зубчатые, в основании сердцевидные или срезанные, на верхушке обычно притупленные, с обеих сторон зеленые или чаще красные, с незаметным опушением пузыревидными волосками (лишь молодые листья имеют заметный сероватый налет из пузыревидных волосков на нижней стороне листьев). Женские цветки как с околоцветником из 4–5 листочков, так и с оберткой (в этом случае без околоцветника). Обертка округлая или широкояйцевидная, при зрелых плодах пленчатая, диаметром до 12(15–20) мм, с заметными жилками и анастомозами, цельнокрайняя (в Средиземноморье встречается также форма с волнистой или мелкозубчатой оберткой). Основание плода отстоит от основания обертки на (1)1.5–2.5(3.5–5) мм вследствие срастания ее листочков по медианной жилке и прилегающим участкам (Илл. 61-1). Плоды, заключенные в околоцветник, имеют (как правило) черные выпуклые семена (диаметром 1.8–2 мм) с горизонтальным зародышем. Плоды, заключенные в обертку, содержат как черные, чуть выпуклые или плоские семена диаметром 1.6–1.8 мм, так и светло-коричневые, вогнутые семена диаметром 2–3.5 мм; зародыш вертикальный.

**Распространение.** В Европейской части России всюду как довольно редкий заносный вид (почти везде на территориях с гумидным климатом), культивируется как декоративное или салатное растение, иногда встречается как одичалое в составе вторичных растительных сообществ и группировок. Отсутствует в арктических регионах (Мурманской обл. и Ненецком АО), а также юго-восточных областях (Астраханской обл. и Калмыкии).

От форм *A. sagittata*, имеющих почти голые листья, *A. hortensis* отличается красными листьями, а также положением основания плода, заключенного в обертку (Скворцов, 1973). По форме верхней части листовой пластинки (закругленная у *A. hortensis* и приостренная у *A. sagittata*) эти виды не всегда четко отличимы, в особенности это касается карликовых экземпляров последнего вида. Вследствие этого обстоятельство в диагностический ключ не введена форма листовой пластинки в качестве разграничительного признака между *A. hortensis* и *A. sagittata*, который указан, например, у Freitag et al. (1999). *A. aucheri* часто принимают за *A. hortensis* из-за такой же крупной обертки и положения плода в ней. *A. aucheri* отличается двуцветными листьями, кроме того, на оси соцветия у этого вида даже на более поздних стадиях развития растения сохраняется заметное опушение из пузыревидных волосков.

Общее распространение: Европа; Кавказ и Малая Азия; Сибирь (разводится и крайне редко дичает); Дальний Восток (юг, как одичалое растение); занесено в Северную Америку (гумидные районы); Южную Америку и Австралию (юг); разводится в Южной Африке (sub *A. nitens*: K!). Встречается в ряде районов Индии как беглец из культуры, соответствующие находки послужили основанием для описания *A. heterantha* (Wight, 1852) из окрестностей г. Коимбатур (Южная Индия). Крайне редко растение отмечается в других регионах, в частности, в Восточном Средиземноморье (G, HUJ; см. также Sukhorukov, Danin, 2009) или на территории «Flora Iranica». Происхождение *A. hortensis* до сих пор точно не известно, но, по-видимому, вид естественно встречается в Южной Европе и Малой Азии. В этой связи интересно, что, например, в Турции вид растет в смешанных лесах в нижнем горном поясе (образцы в Н). Сведения о естественном произрастании *A. hortensis* на Южном Урале (Hedge, 1997; Рябина, 1998), откуда вид якобы был описан, ошибочны.

**2. *A. sagittata* Borkh., Rhein. Mag. Erweit. Naturk. 1: 477 (1793) — Л. стреловидная, или лоснящаяся.**

Вид описан из Германии: Wittenberg, auf dem Stadtwall beim Schloss (на насыпи у замка). Как мне любезно сообщил мой коллега из Германии Оливер Шварц (Oliver Schwarz), гербария М.Б.Боркхаузена в настоящее время уже не существует (он принадлежал Йоганнесу Гессу [Johann Hess] и сгорел во время Второй мировой войны при воздушном налете на г. Дармштадт в сентябре 1944 года).

Neotypus (Сухоруков в Сухоруков и Аюпян, 2013): Rossia, Moscovia, Pechatniki, in ruderalis, 12.IX.2009, A. Sukhorukov (MW, isoneotypi — LE, B).

Syn.: *A. nitens* Schkuhr, Bot. Handb. 3: 541 (1802);

Typus: n.v. (едва ли сохранился);

*A. acuminata* Waldst. et Kit., Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 2: 107 (1805) [tab. 103 in l.c.!];

Holotypus: [без локалитета и даты] Pr-155739 !

*A. hermannii* Soyer-Willemet, Phytogr. 3: 1222 (1808);

Typus: n.v.

*A. micrantha* Kar. et Kir., Bull. Soc. Nat. Mosc. [14] 4: 738 (1841) nom. nud. non C.A. Mey. (1829);

*A. hortensis* L. subsp. *nitens* Pons, Nuov. Giorn. Bot. Ital., n.s. 9: 409 (1902);

*A. hortensis* L.  $\beta$  [var.] *nitens* Fiori, Nuova Fl. It. 1: 411 (1923).

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 180 см. Листья треугольно-копьевидные или треугольно-яйцевидные, зубчатые или даже лопастные, боковые доли направлены несколько вниз или горизонтально расходящиеся (у верхних листьев часто вверх направленные), в основании слабо сердцевидные или срезанные, на верхушке обычно вытянутые и заостренные, двуцветные: с верхней стороны зеленые, блестящие, снизу серые от густо расположенных пузыревидных волосков, иногда с нижней стороны также зеленые, но всегда более бледные, чем сверху. Женские цветки как с актиноморфным околоцветником из 4–5 листочков, так и с оберткой (в этом случае без околоцветника). Обертка при зрелых плодах пленчатая, диаметром до 10–11 мм, с сетью разветвленных жилок. Основание плода отстоит от основания обертки на 0.5–1.5 мм вследствие незначительного базально-медианного срастания ее листочков. Плоды, заключенные в околоцветник, имеют выпуклые черные семена диаметром 1.3–1.5 мм (очень редко развиваются вогнутые светло-коричневые семена). Плоды, заключенные в обертку, образуют черные, несколько выпуклые семена диаметром 1.5 мм, и светло-коричневые, вогнутые семена диаметром 2–3 мм.

**Распространение.** В настоящее время вид широко распространен в степях, лесостепях и отчасти в лесной зоне (примерно до 60° широты), где встречается по берегам пресных водоемов, на мелах, известняках, или (чаще) в составе рудеральной растительности. В таежной зоне редко и только на вторичных местообитаниях. Не зафиксирован на северо-востоке Коми, в Мурманской обл. и Ненецком АО. В пустынной зоне спорадично, преимущественно по берегам б.м. пресных водоемов или на поливных землях.

В последнее столетие *A. sagittata* имеет тенденцию к расширению своего ареала. Еще в конце XIX века, по гербарным и литературным данным, естественная северная граница ареала совпадала с границей лесостепи.

Общее распространение: Циркумбореальная зона Евразии.

**3. *A. aucheri*** Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 51 (1840) — Л. Ошэ.

Holotypus: Persia, [anno] 1836, M<sup>r</sup>. Aucher (Eloy) 3099 (G-DC № 344).

Syn.: *A. acuminata* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 3: 641 (1819) nom. illegit. non Waldst. et Kit. 1805 (sp. auth. in B-W !).

? *A. astrachanica* Balb. in Ledeb., Fl. Ross. 3: 719 (1851) nomen;

(сбор с таким определением лежит в RO !)

*A. amblyostegia* Turcz., Bull. Soc. Nat. Mosc. 25(2): 416 (1852) [spec. auth. in KW!];

*A. nitens* Schkuhr subsp. *desertorum* Iljin, Bull. Jard. Bot. Princ. l'URSS 26: 414 (1927);

*A. hortensis* L. subsp. *desertorum* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 70(1): 29 (1939);

*A. nitens* Schkuhr subsp. *aucheri* (Moq.) Takht. в Тахтаджян и Ан.А. Федоров, Фл. Еревана: 90 (1972).

Однолетние, обычно ветвистые по всей длине растения высотой до 50(70) см. Побеги белого цвета из-за обильного опушения пузыревидными волосками (при плодоношении опушение отчасти исчезает). Листья треугольно-копьевидные или яйцевидные, всегда резко двуцветные: с верхней стороны темно-зеленые, блестящие, цельнокрайние или волнистые. Женские цветки как с актиноморфным околоцветником из 4–5 листочков, так и заключены в обертку (и в этом случае без околоцветника). Обертка при зрелых плодах пленчатая, с сетью разветвленных жилок, диаметром до 15(20) мм. Основание плода отстоит от основания обертки на 1.5–5 мм вследствие базально-медианного срастания ее листочков. Плоды, заключенные в околоцветник, имеют горизонтальные черные, выпуклые семена диаметром около 1.3 мм. Плоды, заключенные в обертку, образуют как черные, плоские или чуть выпуклые семена диаметром около 1.5 мм, так и светло-коричневые, вогнутые семена диаметром 2.5–3.3 мм.

Обычное растение в опустыненных степях и пустынях, на глинистых засоленных участках, песках.

**Распространение** (Илл. 86): Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская (Халиловский р-н, на солонце в 5 км к З-Ю-З от пос. Богдановского, 2.IX.1932, собр. М. Хомутова; MOSP); Ростовская; Саратовская обл. (районы, расположенные на левом берегу р. Волги).

Общее распространение: Причерноморье; Кавказ; Средняя, Малая и Передняя Азия; северо-западный Китай.

**4. *A. oblongifolia*** Waldst. et Kit., Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 3: 278 (1812) — Л. продолговатолистная (Илл. 60-3).

Holotypus: [Hungaria, Buda] (PR!-502358; WI — spec. auth.!).

Образец голотипа представляет собой «нетипичную» форму *A. oblongifolia*, у которой обертка яйцевидно-треугольной формы и имеет, как правило, выросты на своей спинной части. Вместе с тем околоцветник мужских цветков имеет черноватую окраску, что свойственно этому виду.

Syn.: *A. tatarica* Schkuhr, Bot. Handb. 4: 331 (1808), non L. (1753);

*A. campestris* W.D.J. Koch et Ziz., Cat. Pl. Palat.: 24 (1814);

Holotypus: [без указания коллектора] Pr-502360 !

*A. patula* L. var. *hololepis* Fenzl in Ledeb., Fl. Ross. 3: 728 (1851);

*Teutliopsis patula* Čelak., Oesterr. Bot. Zeitschr. 22: 168 (1872);

*Atriplex patula* L. [?var.] *oblongifolia* Westerl., Linnaea 40: 169 (1876).

*A. adriatica* Willd. (nomen) (B-W !).



Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 120 см. Листья копьевидные с верх направленными лопастями, нередко цельные, продолговатые или ланцетные, цельнокрайние или зубчатые. Нижние листья зеленые, средние и верхние обычно двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу белые от пузыревидных волосков, иногда все листья с обеих сторон светло-зеленые или сероватые. Околоцветник мужских цветков из 3–5 листочков, на более поздних стадиях чернеющий. Женские цветки сгруппированы по 1–3 и образуют колосовидное соцветие (ярко выраженные клубочки отсутствуют). Обертка при женских цветках длиной 3–6 мм, серая от волосков (при диссеминации опушение исчезающее), овальной или яйцевидной формы, вдвое превышает плод, ее листочки сростаются на  $1/5$ – $1/4$  ( $1/3$ ), на спинной части без выростов. Семена черные, диаметром 1.5–1.6 мм, в центре плоские или чуть выпуклые, и светло-коричневые, диаметром 2–2.6 мм, в центре несколько вогнутые.

**Примечание:** Очень хорошим признаком при определении растений, собранных в фазе цветения, является почернение листочков околоцветника мужских цветков на фоне развивающихся белых от опушения листочков обертки характерной яйцевидной формы.

Некоторые авторы (Грубов, 1966; Голоскоков, 1969; Пратов, 1972) объединяют *A. oblongifolia* с *A. patula*, однако виды хорошо отличаются по вегетативным и репродуктивным признакам.

Вид с первичным ареалом в южностепной подзоне, преимущественно в пределах Казахстана и Европейской России (где довольно обычен по береговым склонам, степям и на выходах известняка). В последние несколько десятилетий *A. oblongifolia* активно продвигается на север и запад. В нечерноземной зоне Центральной России — часто встречающееся рудеральное растение, в основном в городах на несколько засоленных субстратах.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия (MW, KW); Белгородская; Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия (RV); Краснодарский край; Курская; Липецкая обл.; Марий-Эл; Мордовия; Оренбургская; Орловская; Пензенская; Ростовская; Самарская; Саратовская; Тамбовская; Ульяновская обл.; как неофит в Ивановской (MW); Калининградской; Калужской; Ленинградской; Московской; Рязанской обл.; Татарстане; Тверской; Тульской обл.; Удмуртии; Ярославской обл.

Для Ленинградской обл. первые образцы были определены ошибочно и относились к *A. patula* (LE), однако новые сборы подтвердили наличие вида в пределах этого региона.

Общее распространение: Европа; Средняя Азия (кроме Туркменистана и Таджикистана); Западная Сибирь (юг); Китай (Зап. Синдзянь), Северная Америка (как неофит). Как заносное в Прибалтике и Финляндии (Gudžinskas, Sukhorukov, 2004; Sukhorukov, Uotila, 2007). Распространение *A. oblongifolia* до недавнего времени было изучено очень слабо (Meusel et al., 1965; Jalas, Suominen, 1980), но совершенно очевидно, что вид характеризуется обширным ареалом.

Известен гибрид *A. patula* L. x *A. oblongifolia* Waldst. et Kit. = *A. northusana* K.Wein, Fedd. Repert. 9: 348 (1912) (= *A. herbstii* Aellen, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 50: 238 (1940)). Этот гибрид характеризуется малоцветковыми клубочками, образующими колосовидное соцветие (как у *A. oblongifolia*), яйцевидно-ромбической оберткой, боковые углы которой обычно несколько вытянуты, и с выростами на спинной части (как у *A. patula* L.). Вид отмечен для Владимирской, Волгоградской, Московской, Тамбовской обл. (MW). Встречается нечасто.

## 2. Sect. *Teutliopsis* Dumort. emend. Sukhor., Fl. Belg.: 20 (1827)

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): *A. patula* L.

Syn.: *Atriplex* sect. *Schizotheca* C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 4: 306 (1833) p.p.;

*Atriplex* sect. *Homospermae* Neilr., Fl. Nieder-Oesterr.: 273 (1859);

*Atriplex* subgen. *Euatriplex* sect. *Teutliopsis* Volkens in Engler et Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1a: 65 (1893);

*Atriplex* sect. *Leiotheca* Aellen ser. *Heterosperma* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 70, 1: 30 (1939);

*Atriplex* sect. *Patula* Aellen, Ibid.: 50 (1939);

*Atriplex* sect. *Crassifolia* Aellen, Ibid.: 56 (1939);

*Atriplex* sect. *Atriplex* subsect. *Heterosperma* (Aellen) Medvedeva in Fl. Europ. Orient. 9: 48 (1996);

*Atriplex* sect. *Teutliopsis* subsect. *Latifoliae* Medvedeva во Фл. Вост. Евр. 9: 50 (1996).

Растения однолетние. Листья (по крайней мере, нижние) с обеих сторон зеленые, на более поздних этапах развития теряют опушение, на поперечном срезе с изолатеральной структурой, реагируют на сильную инсоляцию, располагая пластинки под минимальным углом к солнцу («компасные растения»). Тенденции к обособлению женских цветков в соцветии нет (т. е. клубочки состоят из мужских и женских цветков). Женские цветки без актиноморфного околоцветника, заключены в обертку из свободных или маргинально срастающихся до 1/3(1/2) листочков. Семена черные (с красноватым отливом), меньшего размера, и светло-коричневые (или красно-бурые у литоральных видов), большего диаметра. Обертка при плодах травянистая, несклерифицированная; жилки на ней проявляются к моменту диссеминации.

Около 25 видов, представленных преимущественно в умеренных областях Евразии. В этой секции чрезвычайно сложен комплекс литоральных молодых таксонов, представленных на побережье Балтийского и Северного морей, а также на восточном побережье Северной Америки и на Дальнем Востоке. Вопрос о наличии многочисленных гибридов между литоральными видами (Taschereau, 1972, 1975, 1986; Gustafsson, 1976) требует дополнительного изучения.

#### 5. *A. patula* L., Sp. Pl.: 1053 (1753) — **Л. раскидистая.**

Лектотип, выбранный ранее (Taschereau, 1972), следует отвергнуть («Europaе cultis rudерatis», № 1221.19 (LINN !). Листья на этом экземпляре треугольные с узкими и вытянутыми боковыми долями, обертка треугольная (*Atriplex* cf. *prostrata* aggr.). Образец 409.13 (S-LINN, photo !) представляет собой *A. littoralis*. В настоящее время идет работа над выбором лектотипа (Sukhorukov, in prep.).

Syn.: *A. erecta* Huds., Fl. Angl., ed. 1: 376 (1762);

*A. virgata* Scop., Delic. Insubr. 2: 14 (1787) [tab. VII in l.c.!];

*A. angustifolia* Smith, Fl. Brit. 3: 1092 (1805);

*A. procumbens* Jundz., Opis. Rosl. Litowsk.: 78 (1811);

*A. salina* Desv., J. Bot. Appl. 1: 48 (1813);

*A. gracilis* Nutt. ex Moq. in DC., Prodr. 13(2): 95 (1849) in adn.

Holotypus: ex herb. DC. № 514 (G-DC!).

*A. macrodira* Guss., Fl. Sicul. Syn. 2(2): 592 (1844);

Lectotypus (Iamónico, 2012): Italia, Sicilia, Palermo a Boccadifalco, in cultis herbosis, IX et X [sine anno], G. Gussone s.n. (NAP, photo !).

*A. nemorensis* Schur, Enum. Pl. Transs.: 575 (1866);

*A. agrestis* Schur, Ibid.: 575 (1866);

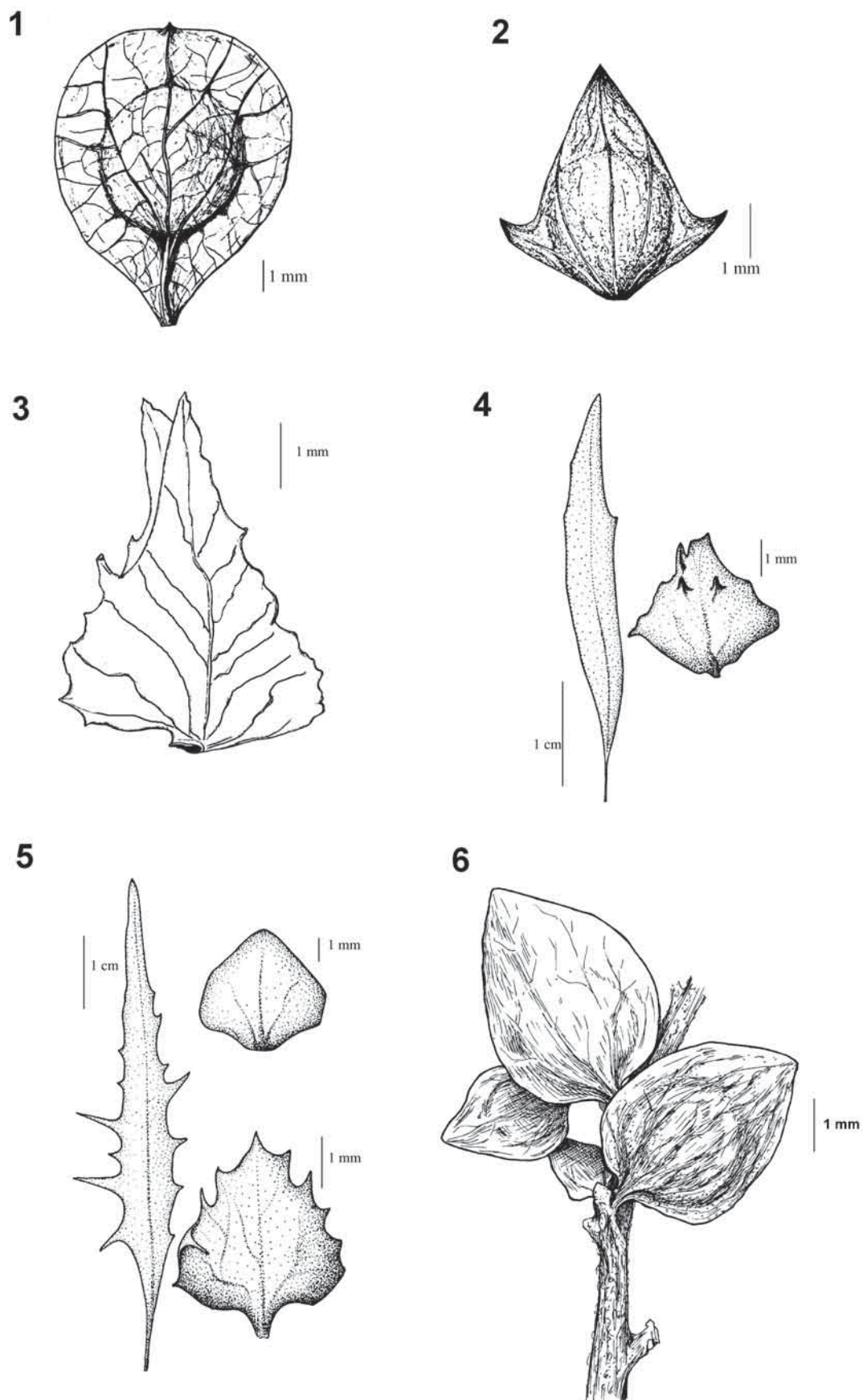
*Teutliopsis patula* Čelak., Oesterr. Bot. Zeitschr. 22: 168 (1872);

*A. amana* Post, Fl. Syr., Palest. & Sinai: 681 (1896);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Syria, Gesbel [Kespel] Dagh, 1884, G. Post 181 (G !);

?*A. acadensis* Taschereau, Can. J. Bot. 50(7): 1577 (1972) [spec. auth. — W!].

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 60 см. Боковые ветви обычно хорошо развитые, длинные, горизонтально отстоящие или дуговидно восходящие. Листья с обеих сторон зеленые (самые верхние иногда с нижней стороны сероватые), копьевидные с верх направленными долями, иногда цельные, цельнокрайние или зубчатые, нижние листья часто свисающие. Клубочки расставленные. Женские цветки в клубочках в числе 4–10. Обертка при женских цветках ромбическая (Илл. 61-2), длиной 2.5–5 мм, цельнокрайняя или зубчатая, с верх вытянутыми боковыми углами, на спинной части обычно с выростами; ее ли-



Илл. 61. 1 – обертка *Atriplex hortensis* (в центре видны очертания плода), 2 – обертка *A. patula*, 3 – обертка *A. littoralis*, 4 – лист и обертка *A. patens*, 5 – лист и обертки *A. laevis*, 6 – обертки *A. micrantha*.



сточки срastaются на  $1/5-1/3(1/2)$ ; изредка встречаются формы с треугольной листовидной оберткой длиной до 1–1.5 см, и в этом случае ее листочки срastaются лишь в основании. Семена черные, диаметром 1–1.5 мм, плоские или выпуклые, и светло-коричневые, диаметром 1.8–2 мм, в центре несколько вогнутые.

**Распространение:** На всей исследуемой территории как заносное рудеральное растение, предпочитает районы с гумидным климатом. Мезофит, к востоку территории редет. Изредка вклинивается в естественные и полустественные растительные сообщества (на супралиторальных полосах по берегам морей или в песчанистых степях). Обычное растение почти на всей части Европейской России, сильно редет на юго-востоке (в Оренбургской, Волгоградской обл.) и по-видимому, отсутствует в Астраханской области и Калмыкии). На севере территории доходит до Республики Коми (кроме северо-восточных районов); Архангельской; Мурманской; Вологодской; Кировской обл.

Общее распространение: Евразия (умеренная и субтропическая зоны); Северная Африка (заносное?); Северная и Южная Америка (как заносное). Происхождение неизвестно, но, по-видимому, Малая Азия и Южная Европа.

**6. *A. littoralis* L., Sp. Pl.: 1054 (1753) — Л. прибрежная.**

Lectotypus (Taschereau, 1972): L. 3613, № 1, herb. Royen (L);

Лектотипификация вида, предпринятая позднее (Jonsell, Jarvis, 1994), излишняя: [Suecia, Scania] Herb. Linn. 1221.22 (LINN !).

Syn.: *A. serrata* Huds., Fl. Angl.: 377 (1762);

Lectotypus (Taschereau, 1975): Drawing of '*Atriplex angustifolia dentata*' in the upper right hand corner of the page, t. 7f.4. of J. Petiver's Herbarij Britannici (1712-15) cited by Hudson.

*A. marina* L., Mant. Pl. Alt.: 300 (1771);

*Chenopodium littorale* (L.) Thunb., Act. Soc. Sci. Ups. 7: 142 (1817);

*Atriplex littoralis* var. *serrata* S.F. Gray, Nat. Arr.: 282 (1821);

*A. patula* L. var. *littoralis* (L.) A. Gray, Man., ed. 5: 409 (1867);

*Schizotheca littoralis* (L.) Gouss., Ann. Soc. Linn. Lyon, n.s. 17: 143 (1869) nom. illegit.;

*A. hastata* L. subsp. *littoralis* Pons, Nuov. Giorn. Bot. Ital., n.s. 9: 419 (1902);

*A. hastata* L. var. *littoralis* Farwell, Ann. Rep. Mich. Acad. Sci. 6: 207 (1904);

*A. patula* L. var. *littoralis* (L.) Hall et Clements, Carnegie Inst. Wash. Publ. 326: 251 (1923).

Однолетние растения с прямостоячим стеблем высотой до 1 м. Листья ланцетные или линейные, тонкие, цельнокрайние или зубчатые, с обеих сторон зеленые. Соцветие из расставленных цветковых клубочков. Обертка при женских цветках треугольной формы с вытянутой верхушкой (Илл. 61-3), длиной до 10 мм, цельнокрайняя или чаще выемчато-зубчатая, на спинке обычно с желвачками, ее листочки срastaются на  $1/7-1/4(1/3)$ . Семена черные (с красноватым отливом), диаметром около 1.5 мм, плоские, и буро-красные, диаметром 2–2.5 мм, в центре плоские или чуть вогнутые.

Встречается на супралиторальных.

**Распространение:** Калининградская, Ленинградская обл. (берега Балтийского моря).

Общее распространение: литоральные полосы Западной, Средней и Южной (редко) Европы; в Северной Америке редко, только на Атлантическом побережье (Basset et al., 1983).

**7. *A. intracontinentalis* Sukhor., Ann. Naturhist. Mus. Wien 107 B: 349 (2006) — Л. внутриконтинентальная.**

Holotypus: Kasachstania, Neptapotamia, Prov. Septempalatina, 7 km ad austro-occidentem a pago Aktogai, in virgultis terrassae ripariae fl. Ajagus, 26.IX.2000, leg. M.N. Lomonosova, A. Sukhorukov (MW).

Syn.: *A. maritima* Pall., It. 2: 289 (1772) nom. illegit., non L. 1754;

*A. littoralis* auct. p.p.;

*A. laevis* sensu Medvedeva во Фл. Вост. Евр. 9: 50 (1996) p. p.

?*A. sulcata* Michx. in Roem. et Schult., Syst. Veg., ed. 15, 6: 290 (1820) nomen, in adn. (spec. auth. in TO!).

Растения однолетние с прямостоячим стеблем высотой до 1 м. Листья с обеих сторон зеленые, ланцетные или линейные, цельнокрайние или зубчатые, обычно тонкие. Соцветие из расставленных клубочков (верхние клубочки иногда сближенные), состоят из мужских и женских цветков. Обертка при женских цветках ромбической формы, с невытянутой верхушкой, длиной до 5 мм, обычно зубчатая с числом зубцов 3–6 с каждой стороны, на спинке, как правило, с желвачками; ее листочки срastaются на 1/7–1/4(1/3). Семена черные (с красноватым отливом), диаметром 1.1–1.4 мм, плоские, и светло-коричневые, диаметром 1.5–1.7 мм, в центре вогнутые.

Солонцы, края солончаков.

**Распространение:** Астраханская; Белгородская; Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Курская; Липецкая (юго-восток); Оренбургская; Пензенская; Ростовская; Самарская; Саратовская; Тамбовская обл.; Татарстан (юго-восток); Ульяновская обл.; очень редкое заносное (эфемеорофит) в Московской (MW) и Тверской (MW) областях.

Общее распространение: Средняя Европа, Казахстан, южная Сибирь, северо-западная часть Центральной Азии; как заносное растение на Дальнем Востоке. Вид тяготеет к степной зоне.

**8. *A. patens* (Litv.) Pjin, Изв. Бот. сада АН СССР 26(4): 415 (1927) — Л. отклоненная.**

Bas.: *A. littoralis* L. var. *patens* Litv., Sched. Herb. Fl. Ross. 5: 12 (1905);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Rossia] prov. Irkutsk, distr. Balagansk, in salsis pr. p. Bashejewsky, 14.IX.1902, leg. N.Malzew 1236 (MW!, iso — герб. МСХА!). Растения в ювенильной стадии.

Epitypus (designated here): Rossia, Moscovia, Pechatniki, in rudertatis, IX.1998, A. Sukhorukov 315 (MW!).

Syn.: *A. crassifolia* sensu Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 70, 1: 58 (1939) p.p. et sensu Ivanov, Опр. раст. Сев. Прикасп.: 29 (1989) quoad pl. caspicae, non C.A. Mey;

*A. laevis* C.A. Mey. var. *patens* (Litv.) Grubov, Pl. As. Centr. 2: 30 (1966) nom. invalid. (sine diagn. lat. et auct. basion.).

Однолетники с прямостоячим, несколько извилистым в узлах стеблем высотой до 60 см. Базальные ветви (если имеются) восходящие. Листья продолговатые, цельнокрайние или зубчатые (Илл. 61-4), обычно мясистые, иногда имеются формы с копьевидными листовыми пластинками. Клубочки цветков в нижней части расставленные, в верхней — сближенные. Женские цветки в клубочках в числе 5–15. Обертка при женских цветках ромбическая или яйцевидно-ромбическая (Илл. 61-4), диаметром 3–7 мм, на спинной части обычно с выростами в виде бугорков, ее листочки срastaются на 1/3(1/2). Семена черные, диаметром 1.1–1.3 мм, плоские, и коричневые, диаметром 1.5–1.7 мм, в центре плоские или чуть вогнутые.

Обыкновенное растение солончаков и солонцов в опустыненных степях, в пустынях северного типа встречается спорадично и только на солончаках.

**Распространение.** Астраханская обл.; Башкирия; Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Оренбургская; Ростовская; Самарская (районы левобережья Волги); Саратовская; Ульяновская области. Как заносное и натурализовавшееся (но спорадично встречающееся) отмечено в Ивановской (1. Приволжский р-н, г. Приволжск, у перекрестка ж.-д. линии и шоссеной дороги Плес–Иваново, у ж.-д. линии и вдоль дороги, часто, 17.IX.1997, собр. М. Голубева; MW); 2. г. Иваново, территория свалки промышленных отходов, в массе, 7.IX.2003, Е. Борисова; MW); Калужской (Боровский р-н, ж.-д. ст. Балабаново, в канавах против станции, 7.IX.1999, А. Сухоруков; LE, MW, МНА); Кировской (ст. Киров-Котласский, пустырь со свалкой у ж.-д., 25.VIII.1975, собр. Ю.Д. Гусев № 73; LE); Ленинградской (г. Санкт-Петербург и окрестности; LE); Московской (MW, МНА); Нижегородской (Краснооктябрьский р-н, с. Уразовка, 8.VII.2012, Т. Силаева и др., герб. Мордовского ГУ!); Свердловской (LE, в том числе в послед-

ние годы); **Татарстане**; **Тверской** (ст. Калинин, на железнодорожном полотне, 29. и 30.VIII.1971, № 58 и 66, собр. Д. Гусев; LE, и там же в 2003 г., А. Нотов); **Тульской** обл. (окрестности г. Тулы — наблюдение автора); **Удмуртии** (г. Ижевск, Можга, Сарапул; LE, МНА).

Общее распространение: Средняя Азия (север); Сибирь; Дальний Восток (заносное); северо-западная часть Центральной Азии.

**9. *A. laevis*** C.A. Mey. in Ledeb., Ic. Pl. Fl. Ross. 1: 10 (1829) — **Л. гладкая** (Илл. 62).

Lectotypus (Sukhorukov et Tschernева in Sukhorukov, 2006): [Rossia] Hab. prope Swejow, leg. C.A. Meyer (LE).

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 2 м. Листья с обеих сторон зеленые, нередко с сизоватым оттенком, продолговатые или ланцетные, от выемчато-зубчатых до почти цельнокрайних. Клубочки из 5–20 цветков. Обертка при женских цветках полукруглая (Илл. 61-5, 62), диаметром 3–7 мм, цельнокрайняя или зубчатая, на спинке без выростов, ее листочки сростаются на 1/5–1/4(1/3). Семена черные, диаметром 1.2–1.4 мм, плоские, и светло-коричневые, диаметром 1.5–1.7 мм, в центре несколько вогнутые.

В пределах естественного ареала, расположенного в степной зоне Восточного Казахстана, Монголии, северо-западного Китая (провинции Синдзянь) и крайнего юга Сибири, *A. laevis* произрастает по берегам засоленных водоемов и краям влажных солончаков (в Восточном Казахстане довольно обыкновенное растение). В местах заноса (в т.ч. в Европейской России) — как рудеральное растение, встречающееся преимущественно на рыхлых глинистых почвах (залежах и т.п.). Наблюдения за состоянием нескольких популяций в Москве (1995–2013 гг.) показали, что растения постепенно исчезали из состава рудеральных группировок, что может быть связано с вымыванием солей из верхнего почвенного слоя и олуговением растительного покрова.

**Распространение** (Илл. 86): **Волгоградская** (окрестности г. Волгограда, солончак близ ж.-д. пл. им. Кирова, 22.IX.1996, собр. Ю.Е. Алексеев; MW); **Карелия** (Петрозаводск, разгрузочная площадка у ж.-д. полотна у пересечения с ул. Ново-Сулажгорской, 6.IX.2002, А.В. Кравченко 13087, PTZ, H); **Коми** (Северная ж.д., ст. Песец, в бурьяне, 13.VIII.1962, собр. Е. Дорогостайская, LE); **Ленинградская** (Санкт-Петербург и окрестности; LE); **Московская** (MW, МНА); **Пермская** (близ ст. Пермь-2, пустырь под ж.-д. насыпью, 2.IX.1975, собр. Ю.Д. Гусев 39; LE); **Тверская** (Тверской р-н, окрестности ж.-д. ст. Калинин, свалка близ запасных ж.-д. путей, 15.IX.1990, собр. А. Нотов; MW); **Удмуртия** (гг. Ижевск и Сарапул; LE). Указано также для **Новгородской** обл. (как заносное; Цвелев, 2000 б).

Общее распространение: Северо-западная часть Центральной Азии (Монголия, северо-западный и северный Китай, Восточный Казахстан); Южная Сибирь; как заносное в Скандинавии (Финляндия и Швеция), Корее, Японии (G), Южном; Центральном и Западном Казахстане (в т.ч. у г. Атырау; LE), в Малой, Средней и Передней Азии (Турция, Таджикистан, Иран), на Кавказе (Армения: KWHA). В Турции этот вид собирали еще в XIX столетии (G, sub *A. littoralis*). Есть основания полагать, в Малой Азии вид мог появиться вместе с торговыми караванами Великого Шелкового пути. В Сирии (G) обнаружена форма с вздутыми прицветниками, имеющими выросты на спинной части, однако таксономически такие растения пока отнесены к *A. laevis* (Sukhorukov, Danin, 2009). Из Египта описан вид *A. nilotica* Sukhor. (Sukhorukov, 2010 a), габитуально несколько схожий с *A. laevis*, но с иными листьями и оберткой при плодах (эндемик долины Нила).

**10. *A. micrantha*** C.A. Mey. in Ledeb., Icon. Pl. Fl. Ross. 1: 11 (1829) — **Л. мелкоцветковая**.

Holotypus: [Rossia] Altai, Loktewsk, 1835 (LE!).

Syn.: *A. heterosperma* Bunge, Reliq. Lehmann.: 272 (1851);

*A. hastata* L. ε [var.] *heterocarpa* Fenzl in Ledeb., Fl. Ross. 3: 724 (1851);

*A. hastata* L. β [var.] *heterosperma* Godr. in Grenier et Godron, Fl. Franc. 3: 12 (1855).





Илл. 62. Гербарный лист *Atriplex laevis*.

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 120 см. Листья треугольно-копьевидные, цельнокрайние или зубчатые (редко выгрызенно-зубчатые), с горизонтально отстоящими или несколько вверх направленными боковыми углами, одноцветные, зеленые или сероватые от пузыревидных волосков. Обертка при женских цветках округлая (Илл. 58), диаметром до 7(10–12) мм, из свободных листочков, на спинке всегда без выростов, как правило без суженной части, изредка суженная часть имеется, длиной до 3 мм. Семена черные, диаметром около 1.5 мм, плоские или чуть вогнутые, и светло-коричневые, диаметром 2–3 мм, вогнутые.

Солонцы, края солончаков, глинистые участки или как рудеральное растение от южных степей до пустынь. Обыкновенно.

**Распространение** (Илл. 86): **Астраханская; Белгородская** (обычно в некоторых районах области: Сухоруков, Кушунина, 2012; G, MW, LE, E, W); **Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская** (LE, MOSP); **Ростовская; Самарская** (старый сбор в Р; новые сборы автора из окрестностей с. Августовка: BM, E, G, MW, PVB); **Саратовская обл.** Редкий эфемерофит в лесной зоне: **Ленинградская обл.** (Ka[relia], Viipuri [Выборг], Neitsytniemi, 9.IX.1942, leg. С.Е. Sonck: Н); **Удмуртия** (г. Ижевск, хлебоприемное предприятие № 2, на подъездном ж.-д. пути, 1 экз., 5.X.1991, А.Н. Пузырев; LE).

Общее распространение: Казахстан и Средняя Азия; Северо-Запад Китая; как заносное в Средней, Западной и Северной Европе (в разных странах с различной степенью натурализации, но в Скандинавии как эфемерофит), Малой и Передней Азии, на Дальнем Востоке, в Северной и Южной Америке. Первичными экотопами этого вида являются засоленные степи, берега водоемов и солончаки, однако всюду б. ч. как ингредиент естественных растительных формаций. В таксономическом отношении не совсем ясны формы с мелкими овальными листочками обертки, почти равными плоду: они отмечены в Закавказье (G), Малой Азии и Восточном Средиземноморье (см. также Sukhorukov, Danin, 2009). Их отождествление с описанным из Армении подвидом *A. micrantha* subsp. *conglomerata* O. Schwarz (Schwarz, 2003) нуждается в проверке.

**11. *A. prostrata* Boucher ex DC. in Lam. et DC., Fl. Franc. ed. 3, 3: 387 (1805) — Л. простертая.**  
Boucher, Fl. Abb.: 76 (1803) nomen.

Lectotypus (Gustafsson, 1976): [Gallia] Env. du Havre, h[erb.] DC. 386 (G-DC-00211387 !).

Растения из окрестностей Гавра не совсем соответствуют по облику тем растениям, которые мы привыкли видеть на рудеральных или внутриконтинентальных засоленных местообитаниях Восточной или Средней Европы. Аутентичные экземпляры представляют собой небольшие простертые растения с мелкими (до 2–2.5 см) листьями и оберткой без выростов на спинной части, см. также образцы G-DC G00211385 (нижний экз.) и G-DC-00211386 (верхний экз.).

Syn.: *A. hastata* nom. rejic.

*A. triangularis* Willd., Sp. Pl. 4(2): 963 (1806);

Lectotypus (Taschereau, 1972): [Italia] Ipse legi 1804 in Lido di Venezia; sheet 3 (B-W).

*A. microsperma* Waldst. et Kit. in Willd., Sp. Pl. 4(2): 964 (1806);

Holotypus: Ungarn... [без указания коллектора] Pr-155741 !

У этого образца обертка вытянуто треугольной формы, плоды незрелые. См. также: tab. 250 in id., Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 3 (1812), spec. auth. in WI !;

*A. oppositifolia* DC., Rapp. Voyag. Bot. Agr.: 12 (1813);

Lectotypus (Gustafsson, 1976): herb. DC., № 390 (G-DC !).

*A. ruderalis* Wallr., Sched. Crit.: 115 (1822);

Holotypus: [Germania] Goersbach, herb. Wallroth (Pr-502359 !); vidi spec. auth. in G-DC № 394 et 395.

*A. latifolia* Wahlenb., Svensk. Bot. 9: 628 (1824);

Lectotypus (Gustafsson, 1976): fig. 628 in ibid. (1824).

*A. patula* var. *prostrata* (Boucher ex DC.) Mert. et W.D.J. Koch, Deutschl. Flora, ed. 3: 314 (1826);

*A. deltoidea* Babington, Primit. Fl. Sarnic.: 82 (1839);

Lectotypus (Gustafsson, 1976): [Britannia, Normandia] Guernsey, Fort George, 1837, C.C. Babington (CGE).

*A. platysepala* Guss., Fl. Sicul. 2(2): 590 (1844);

Lectotypus (Iamónico, 2010): Italia, Sicilia, in herbosis cultis et ad vias, VIII–IX [1844], G. Gussone (NAP, right specimen, photo!).

*Atriplex limosa* Schur, Enum. Pl. Transs.: 576 (1866);

Typus: [Hungary or Germany] In limosis ... oleraceis, IX.1830, Dr. Schur 3667 (FI!).

Образец с опавшими нижними листьями; средние листья с небольшими вверх направленными лопастями, верхние — цельнокрайние, овальные. Обертка при плодах свободная почти до основания, без выростов на спинной части.

*Teutliopsis hastata* Čelak., Oesterr. Bot. Zeitschr. 22: 168 (1872);

*A. polonica* Žapal., Consp. Fl. Galic. Critic. 2: 169 (1908);

Holotypus: Brody, 24.VIII.1907, M. Žapalowicz (G!);

*A. latifolia* subsp. *prostrata* (Boucher ex DC.) Hiitonen, Suom. Putkilok.: 58 (1934);

*A. latifolia* subsp. *triangularis* (Willd.) Hiitonen, Suom. Putkilok.: 58 (1934);

*A. hastata* subsp. *polonica* (Žapal.) Aellen, Fedd. Repert. 69(2): 144 (1964);

*A. prostrata* Boucher ex DC. subsp. *polonica* (Žapal.) Uotila, Ann. Bot. Fennici 14: 197 (1977).

Однолетники высотой до 50(60–80) см. Стебель прямостоячий, в нижней и средней части обычно ветвистый. Базальные ветви простертые или приподнимающиеся. Листья треугольно-копьевидные с вниз направленными или горизонтально расходящимися боковыми углами. Цветковые клубочки расставленные. Обертка при женских цветках треугольной или яйцевидной формы (Илл. 63-1), выпуклая, сидячая, лишь иногда с суженной частью длиной до 2–5(10) мм, на спинке чаще с выростами в виде небольших бугорков, расположенных в ее средней части; листочки обертки сростаются на 1/7–1/4. Семена черные, диаметром 1.4–1.5(2) мм, плоские, и светло-коричневые, диаметром 1.6–2(2.5) мм, в центре вогнутые.

Берега водоемов, солонцы, солончаки, супралиторали, в лесной зоне нередко как рудеральное растение.

**Распространение:** Довольно обычное растение в степях и лесостепях, в пустынной зоне по берегам водоемов. В лесной зоне как заносное распространившееся растение. Во всех обл. и республиках, за исключением арктического северо-востока.

Общее распространение: Евразия (преимущественно умеренная зона); как заносное в Северной Африке, Северной Америке, южной Австралии.

Приводится гибрид *A. patula* × *A. prostrata* (sp. ult. sub *A. hastata*) A. Ludwig in Ascherson et Graebner, Synopsis 5: 139 (1913). Автор таксона характеризует гибрид следующими признаками: «Vorblätter mindestens bis zur Mitte verbunden, zur Fruchtreife knorpelig verhärtet oder schwammig aufgetrieben» [Прицветники (*трактовка автора*) минимум до середины сростаются, хрящевидно утолщенные или губчато вздутые]. Я не видел аутентичных образцов и не наблюдал *in situ* образование гибридов между *A. patula* и *A. prostrata*. Значительное срастание листочков обертки и их выпуклость (так же, как и более широкие листья, несколько схожие с таковыми у *A. prostrata*) часто можно видеть у *A. patula*.

**Примечание:** В отношении признания *A. latifolia* нет однозначного мнения. В данной обработке вид принимается как морфометрически более крупная раса *A. prostrata*. Большие размеры растения могут возникать под воздействием благоприятных условий (например, на хорошо увлажненных залежах и других рудеральных местообитаниях).

## 12. *A. calotheca* (Rafn) Fries, Novit. Fl. Suec. Mant. 3: 164 (1842) nom. cons. — Л. красиво-плодная.

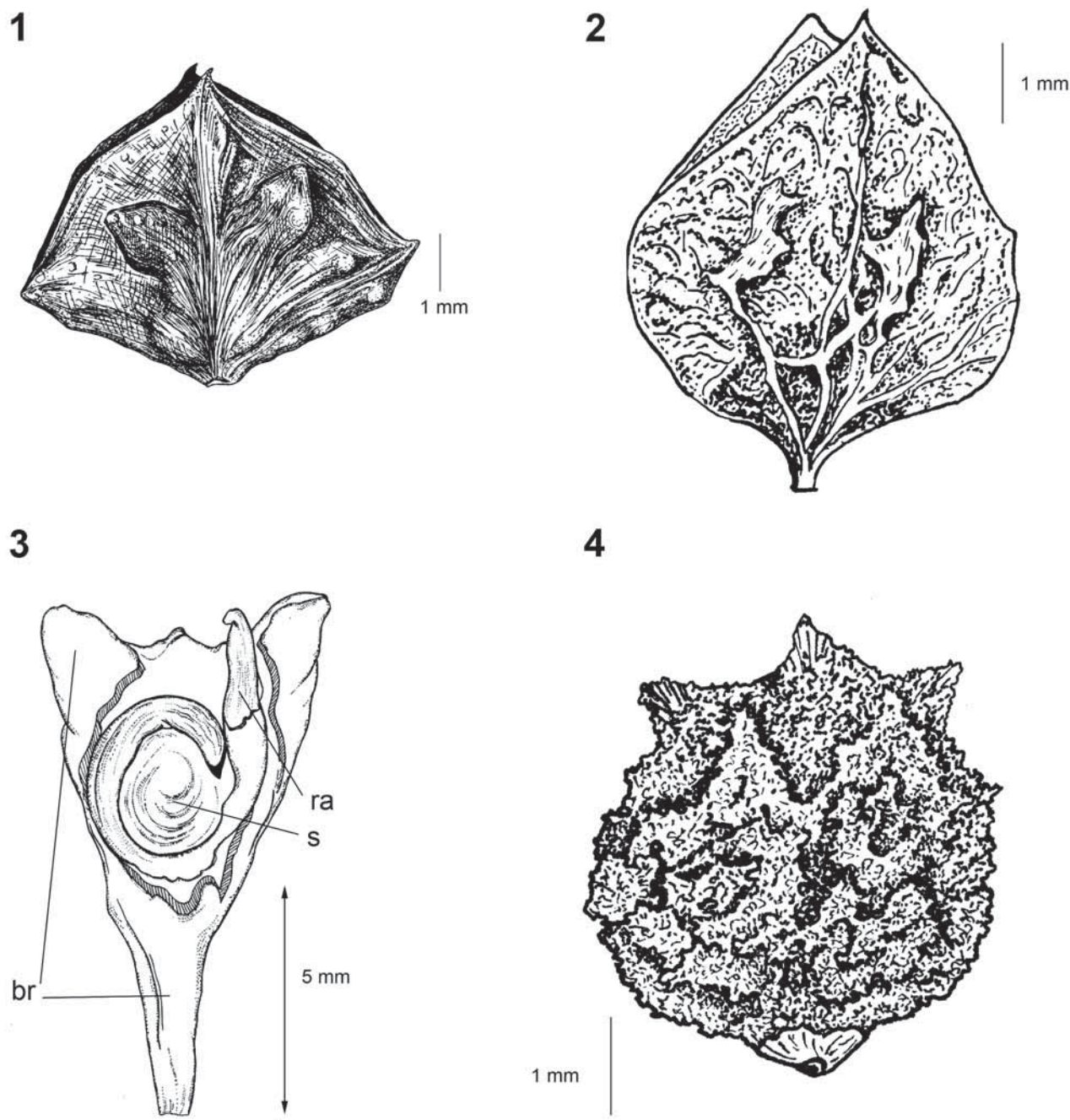
Bas.: *A. hastata* L. var. *calotheca* Rafn, Danm. Holst. Fl. 2: 240 (1800);

Lectotypus (Gustafsson, 1976): Tab. 1638, Danm. Og. Holst. Fl. (1800); vidi spec. auth. in BM (right and upper specimens: BM-000613124).

Syn.: *A. hastata* L. nom. rejic.;

*A. prostrata* subsp. *calotheca* M. Gust., Opera Bot. 39: 27 (1976).





Илл. 63. 1 – обертка *Atriplex prostrata*, 2 – обертка *A. nudicaulis*, 3 – обертка *Halimione pedunculata* (в разрезе), 4 – обертка *H. verrucifera*. Условные обозначения: br – брактеевидная обертка (bract-like cover), ra – корешок (radicula), s – семя (seed).

Однолетники высотой до 60(100) см с прямостоячим стеблем, ветвящимся в базальной части. Листья треугольно-копьевидные с несколько вниз направленными углами, выемчато-зубчатые с удлиненными зубцами или даже лопастные, с обеих сторон зеленые. Обертка при женских цветках треугольная, длиной до 10(15–20) мм, сидячая или на ножке длиной до 2 мм, по краю с удлиненными шиловидными зубцами длиной до 3–4 мм, на спинке обычно с выростами в виде палочковидных отростков длиной до 3(4) мм; ее листочки сращены на 1/5–1/4(1/3). Семена черные, диаметром около 1.5(2) мм, выпуклые или плоские, и красно-коричневые, диаметром 1.7–2.5(3) мм, плоские или немного вогнутые.

**Распространение:** По супралиторалям Балтийского моря в Калининградской и Ленинградской областях.

Общее распространение: Побережья Балтийского и Северного морей. Эндемик.

*Примечание:* Название *A. hastata* L. рассматривается как отвергнутое в силу различного понимания этого таксона многими европейскими и американскими авторами (см. Westerlund, 1876; Brummitt, 1998; Nicolson, 1999).

**13. *A. glabriuscula* Edmondston, Fl. Shetl.: 39 (1845) — Л. головатая.**

Neotypus (Gustafsson, 1976): Scotland, Caithness, Keiss near Wick, 19.IX.1930, leg. M.L. Wedgewood (K-000898541 !).

Syn.: *A. crassifolia* Fries, Nov. Fl. Suec. Mant. tert.: 163 (1842) non C.A. Mey. 1829;

*A. babingtonii* J. Woods, Tourist's Flora: 316 (1850);

Neotypus (Gustafsson, 1976): England, Isle of Wight, shore between Springfield and Nettlestone near Ryde, 26.VIII.1842, the left-hand specimen (K-000898540 !);

*A. patula* L. subsp. *glabriuscula* (Edmondston) Hall et Clements, Carnegie Inst. Wash. Publ. 326: 250 (1923).

Однолетники высотой до 80 см, по облику схожие с *A. prostrata*. Листья копьевидные. Соцветие обычно олиственное. Обертка при женских цветках длиной 3.5–6(15) мм, треугольной или треугольно-ромбической формы, несколько вздутая, цельнокрайняя или редкозубчатая (зубцы расположены обычно в нижней части листочков), на спинке без выростов или (редко) с небольшими отростками в числе 1–2(4); листочки обертки сростаются на 1/4–1/3(1/2). Семена черные, диаметром (1)1.5–2(2.5) мм, в центре плоские или несколько вогнутые, и буро-красные, диаметром 1.8–2.5(3) мм, в центре вогнутые.

**Распространение:** Встречается по супралиторальям Балтийского моря в Калининградской и Ленинградской областях.

Общее распространение: Побережья Центральной и Западной Европы, Северной Америки (Атлантическое побережье).

*A. glabriuscula* хорошо отличается от *A. prostrata* степенью сростания листочков обертки и цветом семян. Приводится гибрид *A. prostrata* × *A. glabriuscula* (Garve, 1982; fig. 21).

**14. *A. kuzenevae* N. Semen., Фл. Мурманск. обл. 3: 366 (1956) — Л. Кузеновой.**

Holotypus: Мурманская обл., Печенгский р-н, Лиинахамари, дорога к Баренцеву морю, берег маленькой бухты, среди камней, 6.IX.1947, О.И. Кузенева, Пономарева 515 (LE!).

Syn.: *A. praecox* auct. non Hülph.

Анализ типовых и аутентичных образцов *A. praecox* показывает, что этот вид, описанный из Южной Швеции, распространен по литоральям Средней и Западной Европы и не заходит в арктическую Европу. Он характеризуется ранним цветением (VI–VII) и горизонтально распростертыми боковыми лопастями листьев.

*A. kuzenevae* весьма вариабельный вид по признакам строения обертки при женских цветках: типовые экземпляры характеризуются наличием бугорчатых выростов на обертке, однако ряд форм имеет гладкую обертку. Такие формы *A. kuzenevae* с гладкой оберткой схожи с *A. praecox* и вследствие этого обстоятельства неверно идентифицировались как последний вид.

Однолетники высотой до 30 см с прямостоячим стеблем, нередко ветвистым в базальной части. Листья треугольно-копьевидные с небольшими боковыми углами, несколько вверх загнутыми, или вовсе без углов, ромбически-яйцевидные, с обеих сторон голые. Обертка при женских цветках яйцевидная, сидячая или на короткой ножке длиной не более 0.5 мм, цельнокрайняя или с 2–4 небольшими зубцами с каждой стороны, на спинке без выростов или с остробугорчатыми выростами; ее листочки сростаются на 1/5–1/4. Семена черные, диаметром (1)1.4–1.8(2) мм, иногда даже эллиптические, и буро-красные, диаметром 1.7–2.2(2.5) мм, в центре вогнутые.

**Распространение.** Произрастает на супралиторальных полосах Белого и Баренцева морей в Архангельской, Мурманской обл. и Карелии.

Общее распространение: Побережья Северной Европы (север Скандинавии).

**15. *A. nudicaulis* Bogusl., Лесн. журн. 1: 30 (1846) — Л. голостебельная.**

Typus: [Rossia] Archangelsk, [anno] 1844, Boguslaw (LE!).

Syn.: *A. lapponica* Rojark. во Фл. Мурманск. обл. 3: 186 (1956)

Holotypus: [Мурманская обл.] Рыбачий полуостров, Восточное озерко, восточный берег губы Мотки, 19.VIII.1954, О. Кузенева, А. Дряхлова 460 (LE ! cum isotypo LE !).

Однолетники высотой до 50 см с прямостоячим стеблем. Листья копьевидные с верх вытянутыми лопастями, в очертании узкоромбические, иногда цельные, цельнокрайние или зубчатые, ланцетные или продолговато-ланцетные. Обертка при женских цветках яйцевидная (Илл. 63-2) или треугольная, до 1 см (особенно на экземплярах, описанных как *A. lapponica*) на спинке, как правило, с выростами; ее листочки сростаются на 1/8–1/3. Семена черные, диаметром 1.5–2 мм, плоские или выпуклые, и буро-красные, диаметром 2.5–3.5 мм, в центре вогнутые.

Супралиторальные полосы Белого и Баренцева морей; иногда в населенных пунктах как рудеральное растение, в основном близ морского побережья.

**Распространение.** Архангельская; Мурманская обл.; Карелия. Видимо, как заносное известно в Коми: Усть-Цильма, правый берег р. Печоры, на прибрежном песке, 22.VIII.1997, собр. Н.К. Шведчикова (MW).

Общее распространение: Скандинавия (супралиторали). Вид близок к *A. kuzenevae*, отличается в вегетативной стадии узкоромбическими листьями, боковые доли которых (если имеются) направлены вверх. Этот вид иногда синонимизируется с *A. praecox* (Gustafsson, 1976; Taschereau, 1985), что неверно.

**16. *A. longipes* Drej., Fl. Excurs. Hafn. 1: 107 (1838) — Л. длинноножковая.**

Lectotypus (Jones, 1975): [Dania], Coepenhagen, Flaskekroen, leg. S.T.N. Drejer L92/74 (1) (C).

Syn.: *A. prostrata* var. *longipes* (Drej.) Meijden, Gorteria 11: 119 (1982).

Однолетники высотой до 60 см с ветвистым в базальной части стеблем. Нижние ветви дуговидно восходящие, длинные. Листья с обеих сторон зеленые, копьевидные, от зубчатых до лопастных, или даже цельные и тогда эллиптические. Соцветие олиственное почти доверху. Обертка длиной 5–20 мм, треугольная, цельнокрайняя или редкозубчатая, на спинке без выростов, сидячая или на ножке длиной до 5–7(20) мм; ее листочки сростаются на 1/10–1/8. Семена черные, диаметром 1.2–1.8(2.5) мм, и буро-красные, диаметром 2–4 мм, в центре вогнутые.

Произрастает по супралиторалиям Балтийского моря.

**Распространение:** Ленинградская область.

Общее распространение: Западная Европа и Скандинавия (побережья).

3. Клада, охватывающая представителей с  $C_4$ -синдромом  
( $C_4$ -*Atriplex* clade sensu Kadereit et al., 2010)

Согласно новейшим исследованиям (Kadereit et al., 2010), эта клада без таксономического ранга включает в себя большую группу видов, имеющих особый (атрипликоидный) тип строения листа как часть  $C_4$ -фотосинтетического метаболизма и распространенных в Евразии, Африке, Австралии и Америке. Эта клада распадается на множество подклад, с хорошо выраженным географическим эффектом. Из этой клады в нашей флоре присутствуют виды, ранее относимые к секциям *Atriplex* sect. *Sclerocalymma* Asch., Fl. Prov. Brandenburg 1: 578 (1864) и *Atriplex* sect. *Obione* (Gaertn.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 4: 315 (1833). Состав этих секций сейчас представляется сборным.

Растения однолетние или многолетние (полукустарники, кустарники). Листья с обеих сторон серые или двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу серебристо-беловатые от пузыревидных волосков, на более поздних этапах вегетации сохраняющие опушение, с коронарной анатомической структурой. Листовые пластинки часто сворачиваются на вентраль-



ную сторону (у евразийских видов). Нередко имеется тенденция к обособлению женской и мужской частей соцветия в пределах одной особи (женские цветки расположены в клубочках как на общем соцветии вместе с мужскими цветками, так и в пазухах нижних листьев) или переход к двудомности. Женские цветки без околоцветника, заключены в обертку, листочки которой в разной степени срастаются и склерифицируются хотя бы в своей нижней части. Жилкование на обертке обычно заметное. Семена диморфные, красные и светло-коричневые, редко имеются черные семена.

**17. *A. rosea* L., Sp. Pl., ed. 2: 1493 (1763) — Л. розовая.**

Neotypus (McNeill et al., 1983): «Semen a Zinnio...» (P-NA).

Syn.: *Spinacia fera* Pall., It. 1: 496 (1776) non L. (1763);

*A. monoica* Moench, Meth.: 353 (1776);

*A. alba* Scop., Delic. Insubr. 2: 16 (1786) nom. invalid., non Crantz 1766 [tab. VIII in l.c.!];

*A. axillaris* Ten., Fl. Nap. (Prodr.) 1: 57 (1811);

Lectotypus (Iamonico, Sukhorukov, 2014): Italia, Campania, Baja. „*Atriplex axillaris* Nob.“ [manus Tenore], m[isit] Tenore 1814 (G-DC-00465705 !).

*A. verticillata* Lag., Gen. Sp. Pl.: 12 (1816);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): in Castella nova, frequent, 1806, m. Lagasca (G-DC!);

*A. polysperma* Ten., Fl. Nap. (Prodr.) 1: 57 (1811) nom. invalid., non Crantz 1766;

Neotypus (Iamonico, Sukhorukov, 2014): “Pozzuoli” [sine die] M. Tenore” s.n. (NAP, lower exemplar !). Образцы этого вида также есть в P!, G-DC!, TO!

*A. laciniata* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 3: 641 (1819), non L. [spec. auth. in LE!];

*A. besseriana* Roem. et Schult., Syst. Veg. 6: 284 (1820);

*A. graeci* Tineo, Cat. Pl. Hort. Panorm.: 277 (1827);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [herb. Benthianum, coll. Tineo from different locations] upper left-handed fragment of the plant (K!). Обертки при женских цветках двух типов — сидячие и на ножке. Сам Tineo (1827) написал про отличия этого вида от *A. rosea* удивительную фразу: «Affinis *A. roseae*, sed certe diversa» (!)

*Schizotheca rosea* (L.) Fourr., Ann. Soc. Linn. Lyon, n. s. 17: 143 (1869) nom. invalid.;

*Teutliopsis rosea* (L.) Čelak., Oesterr. Bot. Zeitschr. 22: 169 (1872);

*Atriplex spatiosa* A. Nelson, Bot. Gaz. 34: 360 (1902) [spec. auth. in G !].

Однолетники с ветвистым стеблем высотой до 70 см. Листья короткочерешковые, ромбические, длиной до 6–7 см, по краю зубчатые, двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу сероватые. Оси соцветия в верхней части диаметром не менее 1 мм. Клубочки цветков до самого верха олиственные, расставленные. Обертка при женских цветках длиной до 6–7 мм, ромбическая, сидячая или (очень редко) на ножке длиной до 8 мм (такие образцы были описаны как *A. graeci*), цельнокрайняя или с 1–3 зубцами с каждой стороны, на спинке гладкая или в центральной их части с небольшими выростами; ее листочки сращены на 1/3–1/2. Семена красные, диаметром 1.5–1.8 мм, в центре вогнутые, плоские или немного выпуклые, и коричневые, диаметром 1.7–2.2 мм, в центре вогнутые или плоские.

**Распространение. Только старые сборы:** Астраханская (правобережные р-ны, LE); Белгородская (H, MW); Волгоградская (правобережные р-ны, G, H, LE, LECB); Воронежская (LE, MW); Калининградская (Königsberg, ad ripas, 23.–24.VIII.[18]74–75, C. Baenitz [FI, P, TO]); Калужская обл. (MW, LECB, герб. МСХА); Краснодарский край (MW, MOSP; RV); Курская (LE, MW); Ленинградская (LE); Липецкая (MW); Московская; Орловская (MW); Пензенская (LE, MW); Ростовская (LE; RV); Рязанская (H, LE, MW); Самарская; Саратовская (р-ны, расположенные на правобережье р. Волги); Тамбовская (LE, MW); Тверская (MW); Тульская (MW); Ульяновская; Ярославская обл.

В Европейской части России, равно как и во всей Восточной Европе, исключительно как заносное растение (археофит) с сокращающимся вторичным ареалом. До недавнего времени считалось (Sukhorukov, 2006), что *A. rosea* за последние несколько десятков лет собрана только

из **Крыма** (Белгородский р-н, между пос. Крымская Роза и Зуя, на мергелевых отвалах вдоль шоссе, 28.VIII.1976, В.В. Макаров, МНА) и **Краснодарского края** (азиатская часть), г. Новороссийск, галечный пляж на Суджукской косе, 25.X.1997, А.С. Зернов (MOSP), как редкое растение (Зернов, 2000). Тем не менее, последний сбор из средней полосы датирован 60-ми годами XX века: **Брянская** область, Трубчевский р-н, склоны в долину Десны у дер. Телец, 26.VIII.1969, П.З. Босек (MSK). Также есть несколько сборов конца XX века с территории Беларуси (MSK). Южнее (например, в Средней Европе: W) этот вид и сейчас находят на рудеральных местообитаниях, однако, например, в Германии новых сборов вида практически нет (Feder, 1998).

Еще в XIX–начале XX веков *A. rosea* считалась обыкновенным растением, например в Центральной, Южной России и Украине (Цингер, 1885; Шмальгаузен, 1897; Маевский, 1917); сборы, датируемые этим временем, весьма многочисленны и из других регионов. На этикетках коллекторы часто указывали на обычность вида в Черноземье, южных регионах Европейской России и Украины.

Представляется, что авторы более поздних обработок рода *Atriplex* во «Флорах» и «Определителях» при характеристике степени встречаемости этого вида ссылались на мнение ранних исследователей, вследствие чего точное время и причины регрессии выяснить не удастся (Сухоруков, 1999а). Хронологически исчезновение *A. rosea* в Европейской части б. СССР следует датировать, видимо, 30-ми годами XX столетия, поскольку сборы вида с этого времени практически отсутствуют. Возможно, широкое распространение вида в XIX–начале XX веков на территории Европейской части б. СССР и Кавказа связано с его культивированием в качестве пищевого растения (Ascherson, Graebner, 1913) и для получения поташа (Ulbrich, 1934). В связи с прекращением культивирования вида, который, видимо, дичал, происходила постепенная его элиминация из состава рудеральных растительных сообществ.

Географического викариата между *A. rosea* и *A. sphaeromorpha*, указанного М.М. Ильиным (Exs. Herb. Fl. Ross. № 3079), не существует. Первичный ареал *A. rosea* лежит в пределах Восточного Средиземноморья, Малой Азии и Южной Европы, в то время как формирование *A. sphaeromorpha* происходило в Арало-Каспийском регионе. В настоящее время оба вида имеют незначительную область совмещенных ареалов, что следует объяснить вторичными (естественными или антропогенными) миграциями обоих таксонов.

Общее распространение: Европа; Малая Азия, Восточное Средиземноморье; Северная Африка; Северная и Южная Америка (заносное).

**18. *A. sphaeromorpha* Iljin**, Бюл. Гл. бот. сада 26(4): 414 (1927) — **Л. шарообразная** (Илл. 64).

Lectotypus (Sukhorukov, 2007 a): [Rossia] prov. Volgogradensis, ad viam in 2 versta ad boreali-occidentem ab lac. Elton, 7.IX.1925, leg. M.M. Iljin (LE, cum isolectotypo).

Однолетние, сильно ветвистые по всей длине растения («перекати-поле») высотой до 50 см. Листья короткочерешковые, ромбические, длиной до 4 см, по краю зубчатые, двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу серые от густого опушения пузыревидными волосками. Оси соцветия в верхней части очень тонкие, почти нитевидные (диаметром около 0.5–1 мм). Клубочки цветков до самого верха олиственные, расставленные. Обертка при женских цветках ромбическая, длиной 4–7 мм, цельнокрайняя или с 1–3 зубцами с каждой стороны, на спинке гладкая или в центральной их части с небольшими выростами; ее листочки сростаются на 1/3–1/2. Семена темно-красные, диаметром 1.5–2 мм, в центре плоские, и коричневые, диаметром (2)2.3–3 мм, в центре вогнутые.

Встречается по степям, степным солонцам, краям солончаков или такыров (в южной части ареала), на песках, иногда на рудеральных местообитаниях, но всегда как ингредиент пустынно-степных формаций. В подзоне опустыненных степей очень часто.

**Распространение** (Илл. 86): **Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия** (LE, MW, RV); **Оренбургская** (Илецкий р-н, долина р. Пашелки между хут. Чернояровым и пос. Жигалино,



Илл. 64. Гербарный лист *Atriplex sphaeromorpha*.



30.VIII.1928, Б.А. Федченко, А. Борисова; ЛЕСВ); **Ростовская** (южная половина); **Самарская** (Ильин, 1930 б); **Саратовская** обл. (районы, расположенные на левобережье р. Волга).

Общее распространение: Казахстан; Узбекистан (север Каракалпакии); Украина (юг); Северный Кавказ. Происхождение — Арало-Каспийская провинция. Ареал *A. sphaeromorpha* ранее считался значительно более широким (см. например Павлов, 1935) вследствие недостаточного понимания диагностических признаков этого и других габитуально схожих таксонов. Исследование области распространения вида проведено в специальной работе (Сухоруков, 1999 в). Как заносное растение однажды собрано в Германии: Brandenburg, Dahme: Schutthausen in Grum-Pahlen, 2.IX.1950, leg. M. Schmattorsch (B), sub *A. rosea*.

**19. *A. tatarica* L., Sp. Pl.: 1053 (1753) — Л. татарская** (Илл. 60-4).

Lectotypus (Hedge, 1997): «Tataria» Herb. Linn. 1221.10 (LINN !).

Syn.: *Chenopodium serotinum* L., Cent. II. Pl.: 12 (1756);

*Atriplex sinuata* Hoffm., Deutschl. Fl. ed. 2, 2: 277 (1804) in adn.;

*A. veneta* Willd., Sp. Pl. 4(2): 962 (1806);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Italia] “Ipse legi mense Octobris 1804 in Lido di Venezia”, W[ilddenow] 1 (B-W 18922-010 !). Два фрагмента растения: стебель прямостоячий, листья узкие, цельные или с небольшими копьевидными выростами; соцветие олиственное до середины с немногочисленными листьями, густое, длиной до 10 см.

*A. diffusa* Ten., Fl. Nap. (Prodr.) 1: 57 (1811);

Lectotypus (Iamónico, Sukhorukov, 2014): [Italia] “*Atriplex diffusa* nob. Littorale di Baja. Tenore” s.n. [manus Tenore, sine die] (NAP !). Другие аутентики Теноре есть в G-DC 442 !, BM 00613659! и в ТО (без даты);

*A. incisa* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 3: 641 (1819) [spec. auth. in LE!];

*A. procumbens* Less., Linnaea 9: 203 (1835) nom. inval. non Jundzilla (1811);

? *A. olivieri* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 52 (1840);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Iran] Teheran, 1822, herb. Olivier (G-DC 357).

В отношении синонимизации *A. tatarica* с *A. olivieri* не совсем все ясно. Возможно, это название является приоритетным по отношению к западноазиатскому таксону *A. lasiantha* Boiss. Тип *A. olivieri* представляет собой довольно высокое ветвистое растение с цельнокрайними или волнистыми продолговатыми листьями, но оно собрано в начале цветения и вследствие этого не может быть надежно отождествлено с каким-либо из признанных видов. Принадлежность *A. olivieri* к  $C_4$ -группе рода несомненна вследствие заметной, более темной хлорофиллы. Образец *A. olivieri* var. ( $\beta$ ) *dentata* Moq. также собран только в вегетативной стадии.

*Teutliopsis tatarica* (L.) Čelak., Oesterr. Bot. Zeitschr. 22: 169 (1872);

?*Atriplex arazdajonica* Kapeller, Зам. по систем. и геогр. раст. 1: 3 (1938).

Typus: n.v.

Однолетники высотой до 80 см. Стебель прямостоячий или на солончаковых почвах нередко полегающий, ветвистый. Листья от продолговатых до ланцетных, цельнокрайние, зубчатые или даже лопастные, двучетные или с обеих сторон серые от обильного опушения пузыревидными волосками. Соцветие олиственное в нижней (реже и в средней) части. Клубочки цветков сближенные или несколько расставленные. Обертка при женских цветках длиной 3–7(8–10) мм, ромбическая, цельная или, реже, трехлопастная, иногда сужена в ножку длиной до 5 мм, на спинке гладкая или в центре с небольшими выростами в виде бугорков; ее листочки сростаются на 1/3–1/2. Семена темно-красные, диаметром около 1.5 мм, в центре выпуклые, и светло-коричневые, диаметром 1.5–2.5 мм, в центре плоские или чуть вогнутые.

**Распространение:** Все области, кроме арктических северо-восточных территорий. В России и сопредельных государствах является широко распространенным растением (на север до бореальной зоны включительно). Первичный ареал вида расположен в пределах равнинной части Ирано-Турана. В местах заноса (север степной зоны, лесостепь, бореальная зона) почти исключительно на антропогенных местообитаниях: в степной зоне чаще по обочинам дорог, севернее почти исключительно по ж.-д. полотну. В Центральной Европе наблюдается схожая экологическая приуроченность вида (Kochánková, Mándak, 2008).

Общее распространение: Европа, Северная Африка, Азия (внетропические области), Северная Америка (редко, известно не только в умеренных районах, имеются старые сборы из Флориды: переопределение в G!). Везде как заносное растение; археофит или неофит. Происхождение вида связано, видимо, с Ирано-Тураном.

– \**A. fominii* Iljin, Сборник, посвящ. памяти акад. А.В. Фомина: 50 (1938) — Л. Фомина. Holotypus: [Rossia] Daghestania, prope oppidum Derbent, 13.IX.1936, М.М. Iljin, Е.М. Iljina 124 (LE!).

Однолетние растения с ветвящимся в основании стеблем высотой до 50 см. Листья продолговатые или яйцевидно-продолговатые, цельнокрайние или отставленно-зубчатые, реже почти лопастные. Обертка при женских цветках длиной 5–20 мм, сидячая или чаще на ножке длиной до 7 мм, яйцевидная или яйцевидно-ромбическая, цельнокрайняя или зубчатая, на спинке обычно с выростами; ее листочки сростаются на 1/3–1/2. Семена красные, диаметром 1–1.5(2) мм, выпуклые и светло-коричневые, диаметром (1.4)2.5–4 мм, вогнутые.

По берегам Каспийского моря.

Достоверно в исследуемом регионе вид не известен, но его обнаружение в Калмыкии и Астраханской области представляется очень вероятным.

Общее распространение: Восточное Закавказье (Дагестан, Азербайджан); ?Казахстан. Эндемик побережья Каспийского моря. Все указания о встречаемости *A. fominii* на песках Аральского моря относятся к *A. pratovii* Sukhor.

**20. *A. sibirica* L., Sp. Pl., ed. 2: 1493 (1763) — Л. сибирская (Илл. 65).**

Lectotypus (Cafferty et Sukhorukov in Sukhorukov, 2006): Herb. Linn. 1221.7 (LINN!).

Syn.: *Obione muricata* Gaertn., De Fruct. 2: 198 (1795);

*Atriplex lucida* Moench, Meth. Suppl.: 121 (1802);

*Obione sibirica* (L.) Fisch., Cat. Hort. Gorenk.: 25 (1808).

Однолетники высотой до 50 см с ветвистым по всей длине стеблем («перекати-поле»). Листья ромбические или треугольно-ромбические, цельнокрайние или неглубоко-зубчатые, двуцветные: с верхней стороны зеленые, снизу сероватые от пузыревидных волосков. Соцветие олиственное. Клубочки из мужских и женских цветков; кроме того, имеются клубочки, состоящие только из женских цветков и расположенные в пазухах нижних листьев. Обертка при женских цветках склерифицирована почти на всем протяжении, булавовидной формы, длиной 3–8 мм, сидячая или с ножкой длиной до 3 мм, вся спинная поверхность с выростами в виде острых бугорков или бородавочек. Семена темно-красные, диаметром 1.5–2.3 мм, выпуклые или плоские, и светло-коричневые, диаметром 2–2.5 мм, несколько вогнутые.

Растение с широкой экологической амплитудой, встречается в центральноазиатских пустынях на осыпях в нижнем горном поясе или как рудеральное растение. Всюду как ингредиент естественных растительных сообществ. Многие растения горных популяций наряду с белыми пузыревидными волосками имеют также темноокрашенные волоски.

В Европейской России только как редкое заносное растение, преимущественно по железнодорожному полотну. Морфологические отличия от *A. centralasiatica* не совсем ясны, так как «типичные» образцы *A. sibirica* иногда имеют обертку без выростов на спинной части (признак *A. centralasiatica*).

**Распространение** (Илл. 86): **Калужская** (между ст. «Калуга–2» и «Горенская», по краю полотна, 2 экз., 15.VIII.1982, Л. Волоснова; MW); **Московская** (Москва, Владыкино, Окружная ж.д., по путям, 24.VIII.1981, собр. В. Макаров, М. Игнатов (МНА); **Удмуртия** (Малопургинский, Як-Бодьинский, Кезский, Ярский р-ны; LE, МНА, MSK). В начале XIX века собиралась один раз близ г. **Астрахани** («Astrachan»; LE).



Илл. 65. Гербарный лист *Atriplex sibirica*.



Общее распространение: Центральная Азия; Южная Сибирь; северо-западный Китай; Монголия; как заносное на Дальнем Востоке; в Западной, Средней Европе и Скандинавии; Прибалтике и Белоруссии. Нигде не натурализуется.

4. Sect. *Suffruticosae* (Medvedeva) Sukhor., Ann. Naturhist. Mus. Wien 108 B: 394 (2006)

Bas.: *Atriplex* sect. *Sclerocalymma* Asch. subsect. *Suffruticosae* Medvedeva, Фл. Вост. Евр. 9: 52 (1996).

Typus: *A. cana* C.A. Mey.

Syn.: *Atriplex* sect. *Fruticulosae* Aellen, Bot. Jahrb. Syst. 70(1): 13 (1939) nom. invalid., descr. germ.

Полукустарнички высотой до 40 см, разветвленные в нижней части. Одревеснение побегов незначительное, до 10 см. Листья очередные, лопатчатые или продолговато-ланцетные, цельнокрайние, длиной до 5 см, с обеих сторон серые, с изолатеральной анатомической структурой, все или большинство листовых пластинок свернуты на брюшную сторону. Соцветия безлистные. Клубочки цветков лишь в самой верхней части сближенные. Обертка широкоромбической формы, серая от волосков, длиной 2.5–3.5 мм, на спинке в верхней части с бородавчатыми выростами; ее листочки спаяны на 1/2(2/3). Семена мономорфные, светло-коричневые, диаметром 1.7–2.5 мм, в центре вогнутые.

1 вид в Евразии.

**21. *A. cana* C.A. Mey. in Ledeb., Ic. Pl. Fl. Ross. 1: 11 (1829) — Л. серая.**

Lectotypus (Sukhorukov, 2006): [Kasachstania] legi in limoso-salsis ficcis deserti ad lacum Noor-Saissan ad fl. Irtysh et trans fl. Irtysh, 26. VII. [anno?], leg. C.A. Meyer 1553 (LE!, cum isolectotypi!).

Syn.: *Halimus canus* (C.A. Mey.) Claus, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 8: 251 (1851).

Описание вида совпадает с описанием секции.

Обычные растения подзоны опустыненных степей, эдификаторы или (наряду с *Suaeda physophora*) соэдификаторы глинистых солончаковых формаций; в степи и северные пустыни вид заходит редко (солончаки). На восточной границе ареала (Тянь-Шань) встречается также в нижнем горном поясе также на выходах коренных пород.

**Распространение:** Астраханская; Башкирия (юг) — LE, MOSM; Волгоградская (преимущественно в районах, расположенных на левом берегу р. Волги); Воронежская (окрестности г. Богучар, на солончаках, 28.VIII.1915, собр. И.А. Титов; герб. МСХА); Калмыкия (северо-восток); Оренбургская (юг); Самарская (Большечерниговский р-н, урочище Грызли, в 7 км на юг от с. Кошкин, солонец в степи, 27.VI.2002, О.А. Легоньких; MW); Саратовская (юго-восточные районы: LE, МНА, MOSP).

Общее распространение: Казахстан и север Средней Азии; южная Сибирь (Алтайский край); Монголия; северо-западный Китай; Кавказ (Армения).

*A. cana* представляет собой морфологически изолированный таксон (Sukhorukov, 2006), что подтверждено молекулярно-филогенетическими исследованиями (Kadereit et al., 2010).

**10. Род Халимионе — *Halimione* Aellen, Verh. Naturf. Ges. Basel 49: 121 (1938)**

Typus: *H. pedunculata* (L.) Aellen.

Syn.: *Halimus* Wallr., Sched. Crit. 1: 117 (1822) nom. illegit. non P. Browne (1756);

Typus: *Halimus pedunculatus* Wallr.

Однолетники, полукустарнички или полукустарники. Листья продолговатые или лопатчатые, цельнокрайние, очередные или супротивные, серые, самые нижние из них на поздних стадиях теряют опушение, с изолатеральной анатомической структурой, реагируют на инсоляцию, располагая пластинки под минимальным углом к солнцу («компасные растения»). Соцветие состоит из мужских и женских цветков; женские цветки в клубочках в числе 2–5. Мужские цветки с околоцветником из 5 листочков. Обертка при женских цветках несклерифицированная, обратно-сердцевидной или овальной формы, сидячая или на длинной

ножке, спаяна маргинально почти доверху (свободным остается выемчатый участок); кроме того, боковые участки листочков обертки могут срастаться между собой поверхностно (у *H. pedunculata*). Морфологически вентральная сторона листочков обертки плотно прилегает к перикарпию и не отделяется от него. Семена мономорфные, эллиптические, с 1–2-слойной семенной кожурой. Перисперм полупрозрачный.

3 вида в аридных и семиаридных регионах Евразии.

1. Однолетник. Обертка длиной от 15 мм, в основании сужена в ножку. — 1. *H. pedunculata*. — Полукустарничек. Обертка длиной до 5 мм, в основании без сужения. — 2. *H. verrucifera*.

**1. *H. pedunculata* (L.) Aellen, Verh. Naturf. Ges. Basel 49: 123 (1938) — X. стебельчатая.**

Bas.: *Atriplex pedunculata* L., Amoen. Acad. 4: 108 (1759).

Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 1994): [Dania, Copenhagen] Herb. Linn. 1221.24 (LINN!).

Syn.: *Ceratocarpus salinus* Pall., It. 1: 268 (1771);

*Diotis atriplicoides* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 2: 397 (1808) p.p.;

*Halimus pedunculatus* (L.) Wallr., Sched. Crit. 1: 117 (1822) nom. illegit.;

*Obione pedunculata* (L.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 75 (1840).

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 40 см. Листья очередные, продолговатые или лопатчатые, цельнокрайние, с обеих сторон серые от густого опушения пузыревидными волосками, на более поздних стадиях развития теряющие опушение и становящиеся серо-зеленые. Соцветие олиственное. Обертка при женских цветках серая, стянута в ножку длиной до 10(15–20) мм, на спинке без выростов (Илл. 63-3) или, реже, с 1–2 небольшими отростками, спаяна маргинально почти доверху (свободным остается только самый верхний, выемчатый участок), также срастаются поверхностно верхние боковые доли. Расширенная часть обертки длиной 5–7 мм, обратосердцевидной формы (напоминающая плоды *Capsella bursa-pastoris*). Морфологически вентральная сторона обертки срастается с перикарпием. Семена мономорфные, эллиптические, длиной 2.2–3 мм, со светло-коричневой или почти прозрачной кожурой, плоские.

Солонцы, края солончаков. Ценотический ареал (на нашей территории) *H. pedunculata* расположен в южных степях, однако спорадически растения встречаются в лесостепи и северных пустынях. Вне пределов рассматриваемой территории вид произрастает по берегам Балтийского, Северного и Средиземного морей; ближайшее к России местонахождение вида в Прибалтике известно из Эстонии. Обертки у растений из приморских популяций отличаются от внутриконтинентальных более длинными ножками, что может рассматриваться как приспособление к лучшей плавучести диаспор.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Белгородская (юго-восток); Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Ростовская; Самарская (левобережные р-ны); Саратовская обл.

Общее распространение: Казахстан; Средняя Азия (север); юг Западной Сибири; Западная, Средняя и Южная Европа. Вероятно, первичный ареал охватывает внутриконтинентальные регионы Евразии, с более поздней миграцией в Западную и Среднюю Европу.

**2. *H. verrucifera* (M. Bieb.) Aellen, Verh. Naturf. Ges. Basel 49: 121 (1938) — X. бородавчатая.**

Bas.: *Atriplex verrucifera* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 2: 441 (1808).

Typus: [Rossia et Ucraina] copiosa in Tauriae et Caucasi salsuginosis, praefertim mari adjacentibus, F.A. Marschall von Bieberstein (LE?).

Syn.: *A. portulacoides* Pall., Reise 1: 216 (1771), nom. illegit. non L. 1753;

*Obione verrucifera* (M. Bieb.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 76 (1840);

*Halimus verruciferus* (M. Bieb.) Claus, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 8: 251 (1851).

Полукустарнички высотой до 50 см, ветвящиеся в базальной части. Одревеснение незначительное (до 20 см). Листья супротивные, продолговатые или продолговато-яйцевидные, цельнокрайние, с обеих сторон серые (на более поздних стадиях теряющие опушение и тогда зеленые). Соцветие безлистное. Обертка при женских цветках длиной 3–5 мм, серая, несклерифицированная, обратотреугольная или обратнойцевидная (Илл. 63-4), иногда в верхней части с двумя лопастями и небольшой выемкой между ними, на спинке с выростами в виде бородавочек, иногда вовсе без выростов или с выростами лишь в нижней части; листочки обертки спаяны почти доверху. Семена мономорфные, светло-коричневые, обратноовальной формы, длиной 2–2.5 мм, в центре вогнутые.

Произрастает по краям солончаков, засоленным глинистым полупустыням. Доминант или содоминант петросимониево-камфоросмово-халимионных формаций в подзоне опустыненной степи на субстратах с хлоридным засолением. В степях и северных пустынях *H. verrucifera* встречается значительно реже.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Волгоградская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Ростовская; Самарская (Большечерниговский р-н, окрестности Большой Черниговки и Августовки: LE, MW, PVB); Саратовская (районы, расположенные на левом берегу р. Волги).

Общее распространение: Казахстан; северная часть Средней Азии; Малая Азия; Кавказ; Китай (Синдзянь); Средняя и Юго-Восточная Европа.

В Евразии встречаются два морфологически близких вида — *H. verrucifera* и *H. portulacoides* (L.) Aellen, отличия между которыми состоят, во-первых, в наличии или отсутствии выростов на обертке (у *H. portulacoides* их обычно нет), и, кроме того, в степени одревеснения побегов (у *H. portulacoides* оно может быть до 1 м). В отличие от последнего таксона, одревеснение у *H. verrucifera* очень незначительное. Однако Savulescu et Rayss (1926) отмечали переходные формы между этими видами по признаку отсутствия выростов на обертке (на одном и том же экземпляре наряду с типичной оберткой, имеющей выросты по всей спинной поверхности, иногда можно наблюдать обертку без выростов или с выростами в ее нижней части). Наиболее заметны такие вариации в строении обертки у крымских образцов, и это дало основание Р. Aellen (1939a) привести *H. portulacoides* для Крымского полуострова. Однако иногда у внутриконтинентальных популяций выросты на обертках также не возникают. Вопрос о нахождении *H. portulacoides* в Причерноморье до сих пор однозначно не решен, но большая степень одревеснения побегов, а также более узкие (продолговатые) листья могут быть дополнительным отличием этого вида от *H. verrucifera*. В целом, *H. portulacoides* представляется типично средиземноморским растением, с иррадиациями в Западную Европу. Ареалы обоих таксонов, как представляется автору, все же не перекрываются.

### **Trib. Axyrideae** G. Kadereit et Sukhor., Am. J. Bot. 97(10): 1682 (2010)

Bas.: subtrib. *Axyridinae* H. Neklau in Neklau et Röser, Taxon 57(2): 10 (2008).

Typus: *Axyris* L.

Syn.: *Eurotieae* (=subtrib. *Eurotiinae*) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 119 (1849) nom. illegit.

Однолетние растения, полукустарнички или полукустарники, опушенные звездчатыми или разветвленными волосками, иногда с примесью простых волосков. Листья очередные, цельнокрайние, черешковые или сидячие. Цветки раздельнополые (растения однодомные). Мужские цветки с 3–5-раздельным околоцветником, одиночные или собраны в верхней части побегов в плотные соцветия. Женские цветки с околоцветником или без него (и в этом случае заключены в обертку из двух свободных или, чаще, в разной степени срастающихся листочков). Завязь верхняя. Перикарпий не отделяется от семенной кожуры. Семена с вертикально расположенным зародышем.

В трибе 3 рода, распространенных в Евразии и Северной Америке. В нашей флоре все 3 рода, из них два — аборигенные.

## **11. Род Аксирис — *Axyris* L., Sp. Pl.: 979 (1753)**

Lectotypus (Jonsell, Jarvis in Jarvis et al., 1993): *A. amaranthoides* L.

Однолетние однодомные растения, опушенные звездчатыми волосками, иногда с небольшой примесью простых волосков (в частности, на околоцветнике женских цветков у некото-



рых видов). Листья от овальных до продолговато-ланцетных, цельнокрайние, обычно густоопушенные. Цветки раздельнополюе. Мужские цветки в колосовидных соцветиях на концах осей, с белопленчатым околоцветником из 3–5 свободных листочков; женские цветки расположены по нескольку в пазухах кроющих листьев. Плоды всегда диморфные (гетерокарпные и гетероспермные), с плотно прилегающим к спермодерме пленчатым перикарпием, отслаивающимся от нее только в верхней части и образующим более или менее развитые придатки в форме ушковидных выростов. Темные плоды имеют склереиды в перикарпии и более мощный внешний слой спермодермы; светлые (коричневые) плоды — без склереид и с менее толстым внешним слоем семенной кожуры. Зародыш вертикальный, подковообразный или, реже, кольцевой.

В роде 6 видов, с центром разнообразия на севере и западе Центральной Азии. 1 вид (*A. caucasica*) ареалогически изолирован от остальных таксонов. В нашей флоре 1 заносный вид.

Филогенетические внутривидовые связи до сих пор не разработаны. Тем не менее, по результатам исследования автора (Sukhorukov, 2005), виды рода по карпологическим признакам могут быть классифицированы на две группы: (1) с шарообразными (темными) и уплощенными (коричневыми) плодами (*A. sphaerosperma*, *A. caucasica*) и (2) остальные представители с уплощенными типами плодов. Исследования показали, что весь набор признаков, ранее применявшихся для определения видов рода, должен быть существенно переработан и дополнен. Наиболее предпочтительными для диагностики являются следующие параметры: 1) морфология диморфных плодов, которая представляется *строго видоспецифичной* (Sukhorukov, 2005); 2) длина лучей звездчатых волосков на листьях (черешках и пластинках) и стебле (Sukhorukov, 2011). В последней цитируемой работе дан также оригинальный ключ для определения всех признанных таксонов рода (он приведен и в настоящей сводке в карпологической части).

**1. *A. amaranthoides* L., Sp. Pl.: 979 (1753) — *A. щирицевидный* (Илл. 66).**

Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 1993): Herb. Linn. 1101.4 (LINN !).

Однолетники с обычно разветвленным стеблем высотой до 70(100) см. Листья черешковые, нижние яйцевидно-продолговатые или продолговатые, цельнокрайние или, реже, волнистые или даже зубчатые, верхние — ланцетно-продолговатые, цельнокрайние. Мужские соцветия терминальные, обычно довольно длинные (до 5 см). Листочки околоцветника мужских цветков в числе 3–5, продолговатые, длиной 0.5–0.8 мм. Женские цветки с прицветным листом, по бокам с двумя прицветничками, схожими с листочками околоцветника (возможно, представляющими его наружный круг). Плоды первого типа овальные, черные, длиной 1.8–2.1 мм, крыловидные придатки почти не выражены, отставленные, составляют 1/10–1/12 длины плода (Илл. 20.1). Плоды второго типа продолговатые или продолговато-овальные, коричневые с небольшими продольными полосами, длиной 2–3 мм, крыловидные придатки длиной 0.5–0.8 мм (т.е. составляют 1/4–1/5 длины плода), на верхушке закругленные, приближенные друг к другу («крыло лопастное») (Илл. 20.2).

Берега и долины рек, пески, но чаще как рудеральное или (на востоке нашего региона) сегетальное растение. На Южном Урале и в Среднем Поволжье часто; в остальных областях и республиках редко, в основном как колонофит или эфемерофит.

**Распространение:** Башкирия; Владимирская (луга против г. Муром, по берегу дамбы, 7.IX.1924, аноним; MW); Волгоградская обл. (старый сбор из Сарепты: P, sub *A. hybrida*); Воронежская; Кировская (Малмыженский р-н, на береговом песке в пойме р. Вятки у перевоза против д. Н. Шуни, в изобилии, 16.IX.1925, А.Д. Фокин; LE, MW); Ленинградская (LE, H); Липецкая обл.; Марий-Эл; Мордовия; Московская; Нижегородская; Оренбургская; Пензенская; Пермский кр. (южная часть: LE); Псковская (на откосе Варшавской ж.д. у г. Пскова, 27.VIII.1917;



Илл. 66. Гербарный лист *Axyris amaranthoides*.

LE); **Рязанская** (LE, MW); **Самарская**; **Саратовская** обл. ([Духовницкий р-н], окрестности дер. Корябовки, овраг. 5.VIII.1932, Мелавин 230; LE); **Свердловская** (южная часть); **Татарстан** (LE, MW); **Тверская** обл.; **Удмуртия**; **Ульяновская** обл.; **Чувашия** (PVB); **Ярославская** обл. Указано для **Коми** (Мартыненко, 1976). Собрано также в **Краснодарском** крае (азиатская часть): Ново-российский р-н, окр. Сухого Лимана, 1996, собр. О. Леонтьева (MOSP).

Общее распространение: Южная Сибирь; Центральная Азия (северная половина); умеренные регионы Дальнего Востока (заносное); Восточная, Западная и Средняя Европа (заносное); Северная Америка (заносное).

**Примечание:** Для флоры Удмуртии приводился как редкий заносный вид *A. hybrida* L., распространенный преимущественно в горах Центральной Азии. Образец, хранящийся в LE (Каракулинский р-н, в 3 км северо-восточнее с. Нырғында, берег р. Камы, на песчано-галечном бугре, 23.VIII.1989; LE), собран при незрелых плодах и действительно имеет габитуальное сходство с *A. hybrida*. На этом основании этот таксон был включен во «Флору Восточной Европы» (Цвелев, 1996). В сентябре 2002 г. сбор был продублирован из того же местонахождения (MW). Результаты изучения строения плодов убедительно показали, что последний образец принадлежит к *A. amaranthoides*. Таким образом, *A. hybrida* следует исключить из видового состава флоры Восточной Европы (Сухоруков, 2012 б).

## 12. Род Крашенинниковия (Терескен) — *Krascheninnikovia* Gueldenst., Nov. Comm. Ac. Sci. Petrop. 16: 551 (1772) nom. cons.

Предложение по консервации названия *Krascheninnikovia* предпринято Neklau (2006) и одобрено IAPT (Brummitt, 2009: p. 282).

Typus: *K. ceratoides* (L.) Gueldenst.

Syn.: *Ceratoides* Gagnebin, Acta Helv., Phys.-Math. 2: 59 (1755) nom. reject.;

*Eurotia* Adans., Fam. Pl. 2: 260 (1763) nom. illegit.;

*Ceratospermum* Pers., Syn. Pl.: 2(2): 551 (1807).

Полукустарнички или полукустарники, покрытые звездчатыми волосками, которые при сушке нередко становятся рыжими, и частично простыми волосками. Стебли ветвистые, многолетние побеги беловатые, голые. Листья очередные, короткочерешковые, цельнокрайние, от линейных до овальных, с обеих сторон зеленые или с нижней стороны сероватые. Однополые цветки собраны в плотные колосовидные соцветия. Мужские цветки с околоцветником из (3)4(5) беловатых листочков, покрытых звездчатыми волосками. Женские цветки расположены под мужскими соцветиями, охвачены прицветниковидной оберткой, состоящей из двух сростающихся не менее чем на половину своей длины листочков и обильно опушенной длинными простыми и короткими звездчатыми волосками. Стилодиев 2. Плод с белопленчатым, очень тонким перикарпием, содержащим на поверхности рассеянные звездчатые волоски. Семя также с тонкой кожурой, с периспермом. Зародыш вертикальный, подковообразный.

Число видов рода до сих пор точно не определено. Согласно последней сводке Neklau, Röser, (2008) род *Krascheninnikovia* монотипный, и все описанные таксоны оказались в синонимах *K. ceratoides* (включая североамериканский таксон *K. lanata*). Современная синонимика *K. ceratoides* подробно дана у Neklau et Röser (2008). Для нашей флоры (Волгоградская обл.), кроме *K. ceratoides* s.str., ранее приводился также *K. ewersmanniana* (Stschegl.) Grubov с продолговатыми, сердцевидными при основании листьями (Мавродиев, Сухоруков, 2006), а для соседних регионов — *K. lenensis* (Kumin.) Tzvel. с очень узкими листьями шириной до 3.5 мм (Цвелев, 1996). Сомнения по поводу синонимизации некоторых представителей, особенно высокогорных видов, все же остались. Кроме того, на Синайском полуострове существуют изолированные популяции, принадлежность которых к *K. ceratoides* весьма сомнительна.

1. *K. ceratoides* (L.) Gueldenst., Nov. Comm. Ac. Sci. Petrop. 16: 555 (1772) — **К. обыкновенная.**

Bas.: *Axyris ceratoides* L., Sp. Pl.: 979 (1753);

Lectotypus (Hedge, 1997): [Gerber, Herb. Linn.] 1101.1 (LINN !).



Syn.: *Diotis atriplicoides* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 2: 397 (1808) p. p.;

*Ceratospermum ramosum* Pers., Syn. Pl. 2(2): 552 (1807);

*Ceratoides papposa* (Pers.) Botsch. et Ikonn., Нов. сист. высш. раст. 6: 267 (1970).

Описание вида совпадает с описанием рода.

Степи, мела, мергели, пески, каменистые склоны. Довольно обыкновенное растение в степях и пустынях.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Белгородская; Волгоградская; Воронежская; Калмыкия; Краснодарский кр.; Мордовия (Атяшевский и Чамзинский р-ны: MW); Пензенская; Оренбургская; Ростовская; Самарская; Саратовская обл.; Татарстан; Ульяновская обл.

Общее распространение: Средняя, Центральная, Малая, Передняя Азия, Сибирь, Кавказ, Европа, Гималаи, Тибет.

### 13. Род Рогач — *Ceratocarpus* L., Sp. Pl.: 969 (1753)

Typus: *C. arenarius* L.

Сильно ветвистые однолетники высотой до 30 см, образующие форму «перекати-поле». Опушение всего растения из звездчатых волосков, лучи которых чаще одинаковые и короткие, но часть волосков на стебле и листьях имеют более длинный (до 4 мм) центральный луч. Нижние листья узколанцетные или ланцетные, остальные — линейные или узколинейные. Цветки однополые (растения однодомные), мужские цветки с 2-раздельным пленчатым околоцветником и 2 тычинками, женские — скрыты в два спаянных прицветничка (антокарпий) с выдающейся центральной жилкой, по бокам с шиловидными остями. Плоды мономорфные; перикарпий пленчатый, плотно прилегающий к семенной кожуре. Зародыш подковообразный, с обильным периспермом.

В роде 2 вида с распространением в (семи)аридных районах Евразии.

#### 1. *C. arenarius* L., Sp. Pl. 969 (1753) — Р. песчаный.

Lectotypus (Hedge in Jarvis et al., 1993): Herb. Linn. 1086.1 (LINN).

Описание вида совпадает с описанием рода. Отличие от более южного таксона *C. utriculosus* состоит в меньшей длине прицветничков (4–6 мм); их ости 2–6 мм. Встречаются переходные формы от *C. arenarius* к *C. utriculosus*; они характеризуются бóльшим размером прицветничков и более широкими (ланцетными) листьями.

Пески, мела, известняки, сбитые степи. В опустыненных степях и северных пустынях обыкновенно.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Белгородская; Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Ростовская; Самарская; Саратовская обл.; Татарстан; Ульяновская обл. Из подзоны лесостепи имеются ранние данные для Пензенской и Тамбовской обл., однако в последние десятилетия вид встречается крайне редко или вовсе не найден (Солянов, 2001; Васюков, 2004; Определитель..., 2010). Как очень редкое заносное растение единично собиралось в Московской обл. (МНА) и Удмуртии (Ефимова и др., 1971).

Общее распространение: Аридные и семиаридные регионы Азии.

### 3. Subfam. *Salicornioideae* Kostel., Allg. Med.-Pharm. Fl. 4: 1428 (1835)

Typus: *Salicornia* L.

Голые или покрытые небольшими папиллами однолетники, полукустарни(ч)ки или кустарники с короткими или редуцированными (влагалищевидными), супротивными или очередными листьями. Цветки обычно расположены по 3, как правило, двуполые, редко однополые (растения однодомные или двудомные). Околоцветник из 1–5 свободных или в разной степени срастающихся листочков, которые при плодах почти не увеличи-

чиваются и не развивают крыловидных или бугорчатых придатков; иногда околоцветник погружен в стебель и сростается с ним в своей базальной части. Тычинок 1–3, пыльники, как правило, длиной до 1 мм. Перикарпий паренхимный или склеренхимный, из 1 или нескольких слоев, гладкий или с папиллами. Семена округлые или овальные, без кия, с тонкой или толстой спермодермой, часто имеющей разнообразные выросты в форме мамилл, папилл или волосков. Зародыш изогнутый или почти прямой; перисперм обильный или почти не заметен при зрелых семенах.

Около 16 родов и 100 видов, распространенных по всей Земле, но преимущественно по морским побережьям и солончакам.

#### 14. Род Солерос — *Salicornia* L., Sp. Pl.: 3 (1753)

Lectotypus (Britton, Brown, 1913): *S. europaea* L.

Голые однолетники. Листья в виде супротивно расположенных влагалищ. Околоцветник из 3 листочков, сростающихся доверху, многослойный, состоит из тонкостенных клеток, оболочки которых имеют лестничные утолщения (характерная черта близких родов *Salicornia* и *Sarcocornia*). Базальная часть околоцветника часто прирастает к оси соцветия. Перикарпий тонкий, из 1–3 одинаковых слоев, плотно прилегает к семенной кожуре (но не сростается с ним). Семена коричневатые. Семенная кожуха из 2–3 одинаковых и тонких слоев, клетки наружного слоя содержат волосовидные выросты. Зародыш почти прямой, перисперм мало-заметный.

Общее число видов в роде не определено, так как многие группы морфологически плохо отграничены друг от друга.

В последнее время таксономия рода значительно изменилась, и в данной работе она дана согласно исследованиям Kadereit et al. (2012 b). Одним из важных выводов этого исследования является тот факт, что европейские внутриконтинентальные и литоральные группы видов не всегда проявляют четкую генетическую дифференциацию. Отличия между видами даны в диагностическом ключе, остальные признаки совпадают с описанием рода.

1. Выдающаяся часть боковых цветков в циме на 1/3–2/3 короче таковой центрального цветка (группа *S. perennans* и *S. europaea*) ..... 2  
– Боковые цветки по размерам примерно соответствуют центральному. — 3. *S. procumbens*.
2. Растения северо-запада европейской части. — 1. *S. europaea*.  
– Внутриконтинентальные растения. — 2. *S. perennans*.

##### 1. *S. europaea* L., Sp. Pl.: 3 (1753) — **С. европейский.**

Lectotypus (Jafri, Rateeb, 1978): Herb. Linn. 10.1, annotated as *S. herbacea* by Linnaeus (LINN !).

Epitypus (Kadereit et al., 2012b): Sweden, Gotland, W shore of Burgsviken Bay, Näsudden Cape, Piirainen's 4222 (MJG).

**Распространение:** Приводится для Новгородской области как исчезнувшее растение (Цвелев, 2000 б). Возможно нахождение на приморских лугах в Ленинградской и Калининградской обл.

Общее распространение: Литоральные полосы Европы и Северной Америки.

##### 2. *S. perennans* Willd., Sp. Pl. 1: 24 (1797) — **С. вегетирующий.**

Lectotypus (Freitag, 2011): Pallas, Reise 1: t. A, fig.1 (1771);

Epitypus (Freitag, l.c.): NW Kazakhstan, prov. Uralsk, trockengefallenes Ural-Altwasser gegenüber Kalmykovo, 11.IX.1996, Н. Freitag 28130 (В, левый образец).

Syn.: *S. prostrata* Pall., Ill. Pl.: 8, tab. 3 (1803);

Lectotypus (Freitag, 2011): [Icon.] Pallas, Reise Russ. Reich. 1: tab. A, fig. 1 (1771);

Epitypus (Freitag, l.c.): NW Kazakhstan, prov. Uralsk, trockengefallenes Ural-Altwasser gegenüber Kalmykovo, 11.IX.1996, Н. Freitag 28.130 (В, левый образец; isoepitypus: LE). Согласно Freitag (2011), эпипиты *S. perennans* и *S. prostrata* совпадают.

*S. herbacea* var. *prostrata* (Pall.) Moq., *Chenop. Monogr. Enum.*: 131 (1840);

*S. acetaria* Pall., *Ill. Pl.*: 7, tab. I fig. 1–2, II (1803);

*S. herbacea* var. *acetaria* (Pall.) Moq., *Chenop. Monogr. Enum.*: 114 (1840);

*S. prostrata* subsp. *simonkaiana* Soó, *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 18: 173 (1973).

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Белгородская (юго-восток); Волгоградская; Воронежская; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Пензенская (юг); Ростовская; Самарская; Саратовская; Тамбовская (юг); Татарстан; Ульяновская обл.

3. *S. procumbens* Smith in Sowerby, *Engl. Bot.*: 35, tab. 2475 (1813) — **С. простертый**.

Lectotypus (Kadereit et al., 2012b): [Великобритания] Yarmouth, Mr. Backhouse, ex herb. Smith 20.4 (LINN).

Подробная синонимика дана в работе Kadereit et al. (2012).

Syn.: *S. procumbens* subsp. *pojarkovae* (Semenova) G. Kadereit et Piirainen, *Taxon* 61(6): 1236 (2012).

*S. pojarkovae* N. Sem., *Фл. Мурманск. обл.* 3: 367 (1956).

Holotypus: Murmansk distr. [prov.], Mare Album, fretum Velikaja Salma, in littoris limo salso in locis aesttum accessu inundatis, gregarie, 21.VIII.1954, N. Semenova-Tjan-Shanskaja 257 (LE).

Растения с простым или маловетвистым (с одной парой боковых ветвей) стеблем.

**Распространение:** Побережья Белого и Баренцева морей (Архангельская, Мурманская обл. и Карелия).

*S. procumbens* subsp. *procumbens*

Обычно ветвистые от основания растения.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Ростовская обл. Очевидно, подвид имеет более широкое распространение.

С *S. procumbens* также синонимизирован вид *S. heterantha* Beer et Demina, *Willdenowia* 35(2): 255 (2005). Holotypus: Ростовская обл., Пролетарский р-н, окрестности Пролетарска, берег оз. Соленое в долине р. Маныч, на мокрых солончаках, 16.IX.2004, С.С. Панкова 12 (MW?). Типового образца или иных переопределений в гербариях не обнаружено. Подвидовой статус, предложенный Kadereit et al. (*S. procumbens* subsp. *heterantha*) едва ли соответствует географическому понятию подвида, так как растения известны из одного локалитета (Ростовская область), а типовой подвид *S. procumbens* имеет, судя по всему, протяженный ареал, охватывающий всю Южную Европу. Кроме того, срастание околоцветника с осью соцветий — типичный признак рода *Salicornia*, а не только *S. procumbens* subsp. *heterantha*, и его использование во внутривидовой систематике в настоящей работе отвергается.

## 15. Род Сарсазан — *Halocnemum* M. Bieb., *Fl. Taur.-Cauc.* 3: 3 (1819)

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): *H. strobilaceum* M. Bieb.

Syn.: *Sarcathria* Raf., *Fl. Tell.* 3: 47 (1837).

Полукустарнички или кустарнички, сильно ветвистые в основании, образующие характерные круговины. Укороченные побеги всегда присутствуют, округлые («шишковатые»). Соцветия на концах побегов плотные. Околоцветник из 3 пленчатых килеватых листочков. Плод не срастается с околоцветником; перикарпий пленчатый, 1–2-слойный, легко разрывающийся при механических воздействиях. Стилодии (2) свободные, длиной около 0.2 мм. Семя светло-коричневое, диаметром около 0.7 мм; теста мамиллятная (по краям семени), толщиной 5–7 мкм (мамиллы до 20 мкм), с утолщенными наружными стенками, состоит из мертвых клеток, заполненных танинами (но без отложений сталактитов в наружной клеточной стенке). Зародыш вертикальный, Г-образно изогнутый (но не кольцевидный); перисперм обильный.

Род насчитывает 2 вида, распространенных в аридных и приморских регионах Евразии. Род изучен еще очень слабо вследствие недостаточного понимания мелких признаков и их таксономической интерпретации. Тем не менее, морфологические и генетические отличия показаны для некоторых средиземноморско-малоазиатских популяций, названных



*H. yurdakulolii* Yaprak (Yaprak, Kadereit, 2008). Приоритетным названием этого вида служит, видимо, *H. cruciatum* (Forssk.) Tod. (Biondi et al., 2013).

**1. *H. strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 3: 3 (1819) — С. шишковатый.**

Bas.: *Salicornia strobilacea* Pall., Reise 1: 481 (1771).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [without locality and date, P.S. Pallas] BM-001125437 !

Syn.: *Sarcathria strobilacea* (Pall.) Raf., Fl. Tell. 3: 47 (1837);

*Halopeplis strobilacea* (Pall.) Ces., Pass. et Gibelli, Comp. Fl. Ital. 2(12): 271 (1874).

Описание вида совпадает с описанием рода.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Ростовская; Саратовская (юго-восток) обл.

Общее распространение: аридные регионы Евразии, Северная Африка. Распространение вида и скрытых таксонов, фигурирующих под названием *H. strobilaceum*, требует уточнения.

## **16. Род Поташник — *Kalidium* Moq. in DC., Prodr. 13(2): 146 (1849)**

Lectotypus (Scott, 1975): *K. foliatum*.

Syn.: *Kalidiopsis* Aellen, Not. Royal Bot. Gard. Edinb. 28: 31 (1967).

Typus: *K. wagenitzii* Aellen (= *Kalidium wagenitzii* (Aellen) Freitag et G. Kadereit).

Голые полукустарни(ч)ки или кустарнички высотой до 80 см. Листья в основании низбегающие, с небольшой мясистой или вовсе редуцированной пластинкой, очередные. Цветки расположены по 3. Околоцветник из 4(5) листочков, сростающихся почти до верхушки. Тычинок 2. Перикарпий с небольшими папиллами. Семя 0.7–0.9 мм, с мамиллятной тестой. Зародыш вертикальный.

В роде около 6 видов, распространенных в аридных регионах Азии и на крайнем юго-востоке Европы.

1. Листовые пластинки короткие, но всегда выраженные. — 1. *K. foliatum*.

– Листовые пластинки редуцированные, листья представлены низбегающей на стебель частью. — 2. *K. caspicum*.

**1. *K. foliatum* (Pall.) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 147 (1849) — П. олиственный.**

Bas.: *Salicornia foliata* Pall., Reise 1: 482 (1771).

Lectotypus (Sukhorukov & Freitag, designated here): [without locality and date, P.S. Pallas] BM-000503494 !

Полукустарники или кустарнички высотой до 70 см. Листовые пластинки короткие, до 1 см. По остальным признакам описание вида совпадает с описанием рода.

Солончаки.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл. (юг); Калмыкия; Оренбургская обл. (юг).

Общее распространение: Средняя и Центральная Азия, северная часть Тибетского нагорья. По-видимому, комплекс скрытых видов, число которых еще предстоит выяснить.

**2. *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb., Atti Congr. Bot. Firenze (1874): 317 (1876) — К. каспийский.**

Bas.: *Salicornia caspica* L., Sp. Pl.: 4 (1753).

Hedge (1997) указывает в качестве типа образец № 10.7 с сомнением, однако такой номер не аннотирован Линнеем (см. также интернет-портал «The Linnaean Plant Name Typification Project»). Выбор правильного лектотипа находится в стадии подготовки.

Полукустарники или кустарнички высотой до 40 см. Листовые пластинки редуцированы. По остальным признакам описание вида совпадает с описанием рода.

Солончаки. Редкий вид, находящийся на северо-западном пределе ареала.

**Распространение** (Илл. 87): Астраханская обл. (Наримановский р-н, севернее подножия Беровского бугра Яус-Тюбе, 22.IX.1952, Н. Соколова, MWG); азиатская часть Оренбургской обл. (Соль-Илецкий р-н, ст. Маячная, аноним, MOSP).

Общее распространение: Кавказ, Малая, Средняя и Центральная Азия.

### 17. Род Соляноколосник — *Halostachys* C.A. Mey., Bull. Soc. Nat. Mosc. 11: 361 (1838).

Турпу: *H. caspica* (= *H. belangeriana*).

Кустарники высотой до 3 м. Однолетние побеги голые или покрыты очень мелкими шипиками. Листья в виде супротивно расположенных, сростающихся в основании влагалищ. Цветки собраны по 3. Околоцветник неокрашенный, из 3 сростающихся почти на всем протяжении листочков. На поперечных срезах клетки околоцветника паренхимные; в области средней жилки листочки состоят из нескольких слоев клеток (визуально жилки кажутся вздутыми, особенно в верхней части листочков). Характерна гетероантокарпия: околоцветник центральных цветков значительно шире, чем околоцветник боковых цветков. Плод не срстается с околоцветником; перикарпий пленчатый, 1–2-слойный, легко разрывающийся или удаляющийся при механических воздействиях. Стилодии (2) свободные, длиной около 0.2 мм. Семя светло-коричневое; теста толщиной 7–10 мкм, из мертвых клеток, заполненных танинами (но без отложений сталактитов в наружной клеточной стенке). Зародыш вертикальный, почти прямой (неизогнутый); перисперм обильный.

1 вид, широко распространенный в Ирано-Туране. Тем не менее, некоторые популяции уклоняются от «типичных» растений и заслуживают выделения в отдельный вид.

#### 1. *H. belangeriana* (Moq.) Botsch., Бот. мат. (Ленинград) 16: 84 (1954) — С. Белангера.

Bas.: *Arthrocnemum belangerianum* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 112 (1840).

Турпу: n.v. Описан из Ирана.

Syn.: *Salicornia caspica* Pall., Reise 1: 431 (1771), non L. (1753);

*Halocnemum caspicum* (Pall.) M. Bieb. Fl. Taur.-Cauc. 3: 3 (1819) nom. illegit.;

M. Bieberstein (1819) ссылается на Палласа (не на Линнея) как на автора *Salicornia caspica*.

*Halostachys caspica* (Pall.) C.A. Mey., Bull. Soc. Nat. Mosc. 1: 361 (1843) nom. illegit.

Описание вида совпадает с описанием рода.

Встречается по глинистым засоленным местообитаниям с высоким уровнем грунтовых вод.

**Распространение:** До сих пор произрастание этого вида на нашей территории не подтверждено новыми сборами. Старые образцы имеются из Астраханской (?) области («Astrachan»), однако эти находки могут относиться к районам, расположенным в Казахстане или в пределах восточного Закавказья. Сплошная граница ареала *Halostachys belangeriana* проходит по нижнему течению р. Урал (Казахстан) и в Азербайджане.

Общее распространение: Казахстан; Кавказ; Средняя, Передняя Азия; Западный Китай, Афганистан.

### 18. Род Соровник — *Halopeplis* Bunge ex Ung.-Sternb., Versuch Syst. Salicorn.: 102 (1866).

Lectotypus (Phillips, 1951): *H. nodulosa* (Delile) Ung.-Sternb. (название, которое следует использовать вместо *H. amplexicaulis* (Vahl) Cesati).

Однолетние (но длительно вегетирующие растения) или кустарнички высотой до 30 см. Стебель сильно ветвистый, голый, нередко красноватый (особенно к концу вегетации). Первые листья супротивные, длиной до 1 см, остальные — влагалищевидные, низбегающие, очередные. Брактеи мясистые, округлые. Колосовидные соцветия плотные; цветки расположены по 3. Брактеи сильно мясистые, округлые или широкоовальные, стеблеобъемлющие. Около-

цветник из 3 спаянных доверху листочков, беловатый. Тычинок 1–2. Стилодиев 2. Плод с легко счищающимся околоплодником. Семена коричневатые, хотя бы отчасти с мамиллятной тестой (с той стороны, где расположен зародыша); зародыш Г-образный, вертикальный.

3 вида в пустынях и на литоральных Евразии и Северной Африки. Отличия между видами изучены слабо (кроме *H. perfoliata* с кустарничковой жизненной формой) вследствие географической дифференциации каждого из них и отсутствия специальных работ по таксономии рода. Тем не менее, изученные образцы *H. amplexicaulis* (*H. nodulosa*) из Испании и *H. pygmaea* из Ирака отличаются по наличию или отсутствию папилл в центральной части семени.

**1. *H. pygmaea* (Pall.) Ung.-Sternb., Versuch Syst. Salicorn.: 105 (1866) — С. низкорослый.**  
Bas.: *Salicornia pygmaea* Pall., Ill. Pl.: 8 (1803).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Versus Cumam] «Circa lacus Salsor m. Caspio, inter *Salic. herbacea* et *strobilacea* ...» [P.S. Pallas] sub *Salicornia pumila* [nomen] (BM-001125433, left-handed specimen !).

Растения однолетние. В остальном описание вида совпадает с описанием рода.

Пухлые солончаки.

**Распространение:** Вид описан из устья р. Кумы (Дагестан или Калмыкия), но достоверных сборов из Европейской России до сих пор нет (см. также Ильин, 1930 б). Locus classicus представляет собой изолированное местонахождение, а сплошной ареал вида расположен в Казахстане, Средней и Передней Азии. Возможны отдельные находки в Калмыкии и Астраханской обл.

Общее распространение: Средняя Азия, Ближний Восток.

#### **4. Subfam. Corispermoideae Raf., Fl. Tellur. 3: 45 (1837) sub Corispermides**

Typus: *Corispermum* L.

Сyn.: *Corispermeae* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 101 (1840).

Однолетние растения, б.м. покрытые ветвистыми или дендроидами (реже — простыми искривленными) волосками, к концу вегетации нередко оголяющиеся. Листья сидячие или, реже, короткочерешковые, с изолатеральной анатомической структурой и C<sub>3</sub>-типом фотосинтеза. Цветки по 1, собраны в колосья или головки, с прицветником, без прицветничков. Околоцветника нет, или он из 1–5 свободных пленчатых листочков без признаков васкуляризации. Стилодиев 2. Плоды мономорфные, с несколько уплощенным в маргинальной части перикарпием (обычно называемым «крылом плода»), всегда имеющим механическую ткань. Семена с обильным периспермом и вертикальным подковообразным зародышем.

3 рода (и более 80 видов) в Евразии и Северной Америке; 2 рода представлены в нашей флоре.

### **19. Род Верблюдка — *Corispermum* L., Sp. Pl.: 4 (1753)**

Lectotypus (Hitchcock, Green, 1929): *C. hyssopifolium* L.

Однолетние, обычно разветвленные от основания растения, покрытые ветвистыми волосками. Листья сидячие или с черешковидным сужением, от узколинейных до продолговато-лопаччатых, цельнокрайние, иногда содержащие в эпидерме очень мелкие папиллы. Соцветие в виде удлиненных или укороченных колосьев. Околоцветник белопленчатый, листочки в числе 1–3, иногда околоцветник редуцирован. Тычинок 1–3. Стилодиев 2. Плоды возникают из верхней завязи; округлые, эллиптические или продолговато-эллиптические, диаметром (длиной) 1.5–6.5 мм; голые или, реже, опушенные ветвистыми волосками; с адаксиальной стороны плоские или немного вогнутые, с абаксиальной — выпуклые; с 2 нитевидными стилодиями. Нижняя часть стилодиев («носик») всегда остается при плодах; их верхний участок вместе с рыльцами после опыления, как правило, быстро опадает. Перикарпий чаще плотно прилегает к спермодерме и образует по краям плода непрерывный, морфологически более или менее выраженный вырост в виде полупрозрачного крыла (сложенного большей частью склереидами разной направленности), в верхней части плода обычно налегающего на остатки стилодиев.



В роде не менее 70 псаммофильных видов, распространенных во внутритропических регионах Евразии и Северной Америки. Большинство из них сосредоточено в Центральной и Средней Азии, относительно немногие встречаются в Восточной Европе, Дальнем Востоке и Северной Америке (4 таксона встречаются на обоих континентах).

Кроме признаков, указанных в ключе, существует комплекс иных, более «мелких» параметров, которые могут способствовать определению растений на ранних стадиях их развития (когда нет плодов). Группа Nitidum s.m. (*C. nitidum*, *C. filifolium*) различается более рассеянным опушением частей растения и зелеными, обычно несколько блестящими в живом состоянии листьями. Вся группа Nyssopifolium характеризуется дуговидно восходящими нижними боковыми побегами, а *C. declinatum* (группа Declinata) имеет, как правило, косо вверх торчащие побеги. Анатомические особенности строения плодов, безусловно, очень полезны в ряде случаев. Они проанализированы в специальных работах (Sukhorukov, 2007; Sukhorukov et al., 2014) и даны здесь в качестве дополнительных признаков.

В ключ вошли только те виды, произрастание которых подтверждено гербарным материалом. Указания на нахождение ряда заносных таксонов (*C. elongatum*, *C. sibiricum*) здесь игнорируются.

1. Околоцветника нет, или, реже, он присутствует только у нижних цветков. Плоды округлые или широкоэллиптические; крыло на поперечных срезах узкотреугольное или треугольное. Толщина клеток наружного слоя перикарпия составляет 12–25(30–37) мкм, их наружные стенки ровные (невыпуклые)..... 2

– Околоцветник имеется, в виде 1–3 листочков. Толщина клеток наружного слоя перикарпия в среднем больше, составляет от 20 до 50 мкм; их наружные стенки в разной степени выпуклые..... 6

2. Крыло очень узкое, визуально малозаметное, 0.15–0.3 мм, треугольное..... 3

– Крыло хорошо заметное, шириной от 0.3 мм, узкотреугольное, в редких случаях треугольное..... 4

3. Остатки стилодиев, расходящиеся в стороны. Растения, встречающиеся на Урале. — 2. *C. uralense*.

– Остатки стилодиев сходящиеся. Прицветники овальные, плоды немного шире их (вследствие чего края плода обычно заметны). Листья нитевидные или линейные, шириной до 2 мм. — 1. *C. marschallii* (особые формы).

4 (2). Листья шириной до 2 мм. Крыло плода цельнокрайнее, до 0.6 мм. Растение таежной зоны. — 3. *C. algidum*.

– Нижние листья обычно шире, от (2)3 мм. Крыло плода волнистое..... 5

5. Остатки стилодиев сходящиеся. Крыло плода 0.45–1(1.3) мм. Растение песчаных незасоленных местообитаний. — 1. *C. marschallii*.

– Остатки стилодиев, расходящиеся в стороны. Крыло плода до 0.5 мм. Растения засоленных приморских местообитаний Балтийского побережья. — 4. *C. intermedium*.

6(1). Оси соцветия обычно изогнутые. В средней части плода склереид нет, реже единственный слой склереид прерывистый. Плоды широкоэллиптические или почти округлые, их длина (диаметр) 3–5 мм, толщина — до 0.6 мм. Растения Нижнего Поволжья ..... 7

– Оси соцветий прямые. В средней части плода склереиды всегда имеются; число их слоев составляет от 1 до 4 ..... 9

7. Крыло 0.5–1.0(1.3) мм, в верхней части плода широкое (до 2 мм) ..... 8

– Крыло 0.3–0.4 мм, по всему краю примерно одинаковое. Листья плоские. — 7. *C. caucasicum*.

8. Листья узколинейные (иногда только нижние листья ланцетные). Цветение: (VII)VIII; плодоношение: (VIII)IX. — 5. *C. aralo-caspicum*.

– Листья плоские, ланцетные или узкопродолговатые. Цветение растений: VI(VII); плодоношение: VII–начало VIII. — 6. *C. laxiflorum*.

9(6). Плоды продолговато-эллиптические (их длина примерно вдвое больше ширины). Наружные стенки внешнего слоя перикарпия резко выпуклые, почти полукруглые. Склерейды (разной направленности) всегда имеются в средней части плода. Растение, обычно образующее форму «перекати-поле». — 8. *C. declinatum*.

– Плоды округлые или эллиптические, т.е. длина примерно равна ширине плода или превосходит ее максимум в 1.5 раза. Наружные стенки внешнего слоя перикарпия на поперечных срезах выпуклые, но не полукруглые ..... 10

10. Листья нитевидные или узколинейные. Ширина прицветного листа меньше ширины плода, вследствие чего края плодов визуально хорошо заметны. Плоды всегда с хорошо выраженным, треугольным на поперечном срезе крылом; в средней части плода имеется 1(2) слоя склерейд..... 11

– Листья плоские, от линейных до ланцетных. Ширина прицветного листа примерно равна или даже превышает ширину плода, поэтому плод полностью или почти полностью прикрыт прицветным листом. Плоды чаще имеют больше слоев склерейд в средней части, крыло треугольное или широкотреугольное; в редких случаях слой склерейд единственный, но в этом случае крыло узкотреугольное ..... 14

11. Плоды 2–2.4 мм. — 10. *C. microspermum*.

– Плоды крупнее ..... 12

12. Плоды длиной 3–4.5(5) мм, с крылом 0.4–0.9 мм (в верхней части оно обычно более крупное) ..... 13

– Крыло по всему периметру примерно одинаковое, 0.26–0.4 мм. Плоды длиной 2.4–3(3.5) мм. — 9. *C. nitidum*.

13. Крыло (0.5)0.6–0.9 мм (в верхней части заметно крупнее, до 1.5 мм). Нижняя Волга. — 11. *C. filifolium*.

– Крыло 0.4–0.6 мм. Причерноморские пески. — 12. *C. ucrainicum*.

14(10). Плоды крупные (длиной 4.5–6 мм), широкоэллиптические, толщиной 0.3–0.7 мм; склерейды образуют один слой (иногда даже прерывистый). Крыло 0.5–0.9 мм, на поперечном срезе узкотреугольное. Крайне редкое заносное растение, отмеченное на востоке региона. — 13. *C. macrocarpum*.

– Плоды длиной 2.5–3.6 мм, толщиной (0.35–0.45)0.5–0.9 мм; число слоев склерейд (разной направленности) в средней части плода, как правило, более 2. Крыло треугольное, 0.15–0.5(0.7) мм ..... 15

15. Плоды обратнойцевидные (наибольшая ширина плода — выше его середины), с отслоениями внешнего слоя перикарпия, имеющего, кроме того, пигментированные клетки, хорошо заметные даже без увеличения как темно-коричневые пятна. Крыло плода 0.4–0.7 мм. — 14. *C. leptopterum*.

– Плоды овальные, без отслоений перикарпий или с едва заметными отслоениями. Крыло плода до 0.5 мм. — 15. *C. hyssopifolium* s.l.

### 1. *C. marschallii* Steven, Mém. Soc. Nat. Mosc. 5: 336 (1817) — В. Маршалла.

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Украина] Yekaterinoslav [Днепропетровск], 1807, herb. Steven (H-1038767).

*C. marginatum* Stephan in herb. G ! («ex Wolga»), nomen nudum.

Объем и, соответственно, синонимика этого таксона изучены недостаточно, и для надежных таксономических выводов необходимо привлечение данных молекулярной филогении. Растения с очень узкими (до 2 мм) листьями и прицветниками, не до конца прикрывающими плод (т.е. края плода визуально заметны) описаны как *C. hybridum* Bess. ex Moq. in DC., Prodr. 13(2): 141 (1849) с типом: «E horto Charkov nomine *C. hyssopifolii*,

Besser» (G-DC 706), а затем и как *C. stenopterum* Klok., Бот. материалы Герб. Бот. ин-та АН СССР 20: 93(1960).  
Турус: [Украина] Днепропетровск, остров на Днепре, песчаный берег, 28.VIII.1948, М. Клоков (LE).

Возможно, что эти таксоны являются синонимом *C. tenue* Link (В!). Такие растения встречаются достаточно редко (например в Волгоградской и Московской обл.), но, видимо, по всему ареалу *C. marschallii*. Их таксономический статус пока неясен. В этой связи следует отметить, что помимо узких прицветников, плоды изученного образца отличались наличием крупных воздухоносных полостей между перикарпием и спермодермой в маргинальной части плода. В Южной Европе известен схожий таксон *C. bracteatum* Viv., у которого стилодии расходятся при плодах.

Однолетники высотой до 50 см; ветви чаще дуговидно восходящие или косо вверх направленные. Опушение рассеянное. Листья от узколанцетных до продолговатых, шириной от (2)3 мм, верхние — линейные. Прицветники овальные, чаще полностью или почти полностью закрывают плод, реже встречаются формы с ланцетными прицветниками (и в этом случае плод хорошо заметен). Соцветие обычно из скученно расположенных цветков. Околоцветника нет, или только некоторые цветки содержат рудиментарный околоцветник. Остатки стилодиев сходящиеся. Плоды голые, овальные, длиной 3.5–4.8 мм, всегда с несколькими слоями склереид в средней части плода; крыло (0.45)0.55–0.9(1.3) мм, волнистое, в верхней части с боков немного вытянутое и между ними образующее заметную выемку (Илл. 31-4).

Берега рек, реже встречается по вторичным местообитаниям.

**Распространение:** Почти по всей территории, кроме таежной зоны (и здесь как редкое заносное растение). В настоящее время в условиях лесостепи и широколиственных лесов встречается редко; причины элиминации вида точно не выявлены. Часто на Нижней Волге. На антропогенные местообитания вид переходит редко. Известен **во всех областях, кроме** Архангельской; Липецкой; Смоленской; Свердловской; Нижегородской; Мурманской обл. и Карелии.

Общее распространение: Восточная и Средняя Европа; Западный Казахстан (по р. Урал).

## 2. *C. uralense* (Iljin) Aellen, Fedd. Repert. 69: 144 (1964) — **В. уральская.**

Vas.: *C. squarrosum* L. subsp. *uralense* Iljin, Изв. Гл. бот. сада 28(5–6): 651 (1929).

Турус: n.v.

Растения схожи по облику с предыдущим видом, но прицветники широкие, полностью покрывающие плод, а крыло плода 0.15–0.3 мм.

Песчаные берега рек.

**Распространение:** Оренбургская обл.

Общее распространение: Южный Урал; Западная Сибирь (юг); северный Казахстан.

## 3. *C. algidum* Iljin, Изв. Главн. бот. сада 28(5–6): 642 (1929) — **В. холодная.**

Holotypus: Архангельская губ. [Архангельская обл.], Шенкурский уезд, г. Шенкурск, на песчаных дюнах по берегу р. Ваги, 20.IX.1922, Ю. Цинзерлинг (LE!).

Растения схожи по облику с *C. marschallii*, но имеют узкие листья и менее выраженное (до 0.6 мм) крыло плода.

Берега рек, пески, изредка по железнодорожному полотну.

**Распространение:** Архангельская; Вологодская обл.; Карелия; Коми; Мурманская обл.

Общее распространение: Эндемик таежной зоны Северо-Востока Европы.

## 4. *C. intermedium* Schweigg., Koenigsb. Arch. Naturwiss. & Math. 1: 211 (1812) — **В. промежуточная.**

Турус: n.v. Описан из окрестностей Кенигсберга (Калининграда). Гербарий А.Ф. Швайггера почти полностью уничтожен.

По облику вид схож с *C. marschallii*, но отличается обычно суккулентными листьями, расходящимися в стороны стилодиями и более узким (около 0.5 мм) крылом плода.



**Распространение:** Калининградская обл.

Общее распространение: Литоральные полосы Балтийского и Северного (восточная часть) морей.

**5. *C. aralo-caspicum*** Iljin, Изв. Главн. Бот. сада 28(5–6): 637 (1929) — **В. арало-каспийская** (Илл. 67).

Lectotypus (Сухоруков, 2006 б): [Астраханская обл.] бугристые пески близ пос. Нижний Баскунчак, 19.IX.1926, М.М. Ильин 1678 (LE, sub nom. *C. laxiflorum* Schrenk subsp. *autumnale* Pjin f. *latibracteatum* Pjin in sched.; cum syntypo).

*C. tenuissimum* Pall., *C. hyssopifolium* var. *tenuissimum* Pall. in herb. (BM!).

Однолетние, почти голые растения высотой до 1 м, обычно сильно ветвистые и образующие при плодах характерную форму «перекати-поле». Листья зеленые или темно-зеленые, узколинейные. Соцветие расставленное, как правило, штопоровидно изогнутое. Прицветники линейные, значительно уже плодов (вследствие чего плоды хорошо заметны). Плоды почти округлые или широкояйцевидные, диаметром (длиной) 3.2–4.2(5) мм (Илл. 30–4). Крыло плода хорошо заметное, волнистое, на поперечных срезах узкотреугольное, длиной 0.5–1(1.3) мм, в верхней части плода нередко более крупное (до 1.5 мм) и с боков вытянутое, между ними с выемкой, механическая ткань (склерейды) в средней части плода отсутствует или (реже) в виде прерывистого слоя. VII–X.

Песчаные массивы в северных пустынях; обыкновенно.

**Распространение:** Астраханская обл. и Калмыкия (восток), редко в Волгоградской области (Заволжье: юг Палласовского района). Вид на северной границе ареала.

Общее распространение: Казахстан (преимущественно западнее Арала); Узбекистан (северная часть); северная часть Ирана.

**6. *C. laxiflorum*** Schrenk, Изв. Акад. Наук (СПб), сер. физ.-мат. 1: 361 (1843) — **В. молочнорозеточная**.

Lectotypus (Сухоруков, 2006 б): [Kasachstania] Songaria, Flussandhügel am Sary-su, 29.VII.1847, A. Schrenk (LE).

Вид схож по облику с предыдущим таксоном, но растения чаще менее крупные и ветвистые, листья плоские, узкопродолговатые или ланцетные. Цветение и плодоношение с V до VII.

На песках в Прикаспии.

**Распространение:** Астраханская обл., пос. Досанг, открытый песчаный холм у лаборатории, 9.VII.1941, [аноним] (SARAT). Новые находки этого восточного вида очень вероятны.

Общее распространение: Казахстан; северная часть Узбекистана.

**7. *C. caucasicum*** (Iljin) Pjin, Фл. Туркм. 2(1): 134 (1937) — **В. кавказская**.

Bas.: *C. aralo-caspicum* subsp. *caucasicum* Pjin, Фл. Юго-Вост. 4: 183 (1930).

Typus: n.v.

По облику схоже с *C. aralo-caspicum*, но плод 3–3.5 мм, его крыло мельче, 0.3–0.4 мм.

По песчаным массивам в пустынях Нижней Волги.

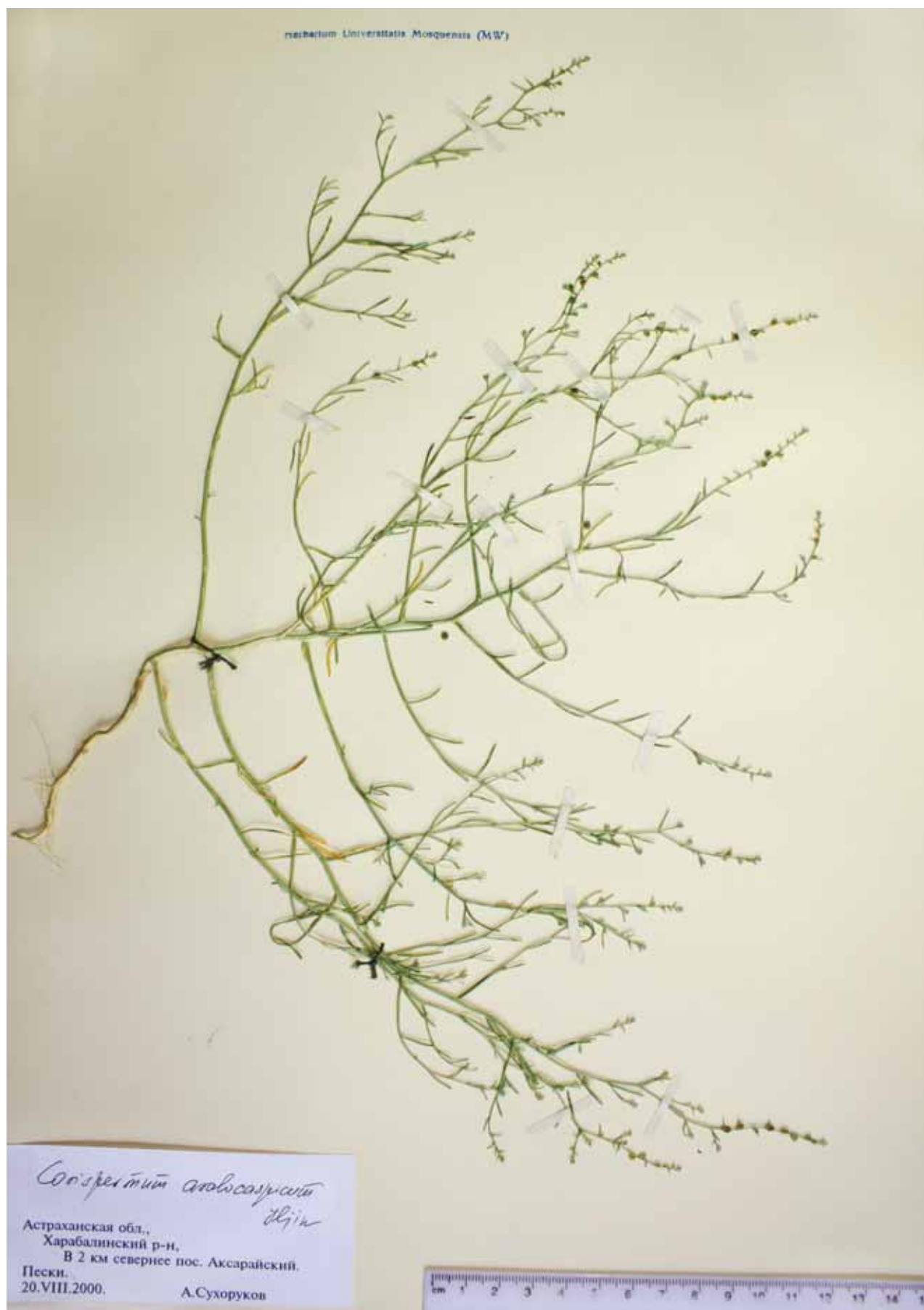
**Распространение:** Астраханская обл. и Калмыкия. Возможно нахождение в Волгоградской обл. Вид на северной границе ареала.

Общее распространение: Западный Казахстан; Восточное Закавказье; Северный Иран.

**8. *C. declinatum*** Stephan ex Pjin, Тр. прикл. бот., генетики и селекции 19(2): 69 (1928) — **В. отклоненная**.

Lectotypus (Sukhorukov & Zhang in Sukhorukov et al., 2014): Sibiria, Sievers 788 (LE !, left-handed specimen).

Однолетние растения высотой до 40(50) см. Стебель зеленый или красный, по всей длине сильно ветвистый, с дуговидно восходящими или косо вверх торчащими боковыми побегами. Листья нитевидные или линейные, редко более широкие (ланцетные). Оси со-



Илл. 67. Гербарный лист *Corispermum aralo-caspicum*.

цветия прямые. Прицветники овальные, переходящие в заостренную ланцетную верхушку, полностью прикрывающие плод. Плод длиной 2.8–3.5(4.1) мм, толщиной 0.5–0.8 мм, голый, продолговато-эллиптический (длина превышает ширину примерно вдвое), с небольшим (0.2–0.3 мм) цельнокрайним, более широким в его верхней части (или иногда с почти незаметным) крылом (Илл. 31-5). Внешний слой перикарпия с полукруглыми наружными стенками, в средней части плода всегда имеются субэпидермальные слои, сложенные склеидами разной направленности.

Пески, песчанистые степи, угольные отвалы. Этот вид проявляет дальнейшую тенденцию к расселению. В пределах Европейской России он чаще встречается, видимо, в восточных степных областях, однако способен закрепляться и в лесной зоне.

**Распространение:** Башкирия (KW); Владимирская (MW); Воронежская; Калужская обл. (MW, МНА); Карелия (Н); Костромская; Курская (MW); Ленинградская (LE); Липецкая (MW); Калининградская обл. (BILAS); Мордовия (MW); Московская; Оренбургская (LE); Рязанская (Герб. Рязанского пед. ун-та); Самарская (PVB); Саратовская (CWU; MW); Смоленская (МНА); Тамбовская обл. (G, MW, BC); Татарстан; Тверская обл. (MW); Удмуртия (MSK); Ульяновская обл.

Общее распространение: Центральная Азия. Как заносное растение известно в Восточной, Средней и Западной Европе (по всей вероятности, пока еще редок) и на Дальнем Востоке. В пределах Европейской России *C. declinatum* впервые найден в Оренбургской области (Ильин, 1928), однако в 30-е годы вид уже был распространен не только на крайнем юго-востоке Европы, но и, как минимум, в Поволжье (Саратовская область, Широко-Буеракский [Вольский] р-н, VIII.1927, собр. М. Клоков, sub *C. filifolium*, CWU). Кроме того, среди неопределенного материала удалось найти сбор 1929 г. из Ленинграда (LE). Во Франции (BS, МНА) и Бельгии (устн. сообщ. F. Verloove) встречается близкий вид *C. gmelinii*, отличающийся опушенными и папиллезными плодами (см. также Sukhorukov, 2007 а), хотя и в этой группе (*C. tylocarpum*–*C. gmelinii*) имеются таксономические проблемы.

**9. *C. nitidum* Kit. ex Schult., Oesterr. Fl., ed 2, 1: 7 (1814) — В. блестящая (Илл. 68).**

Турус: n.v. Описан из Венгрии.

Однолетник высотой до 60 см с обычно разветвленным, зеленым или красным стеблем. Опушение рассеянное или заметное на молодых побегах. Листья линейные или нитевидные. Соцветие расставленное, с узкотреугольными или ланцетными прицветниками. Околоцветник имеется. Плод длиной (2.4)3–3.5 мм, на поверхности без отслоений и почти без пигментов. Перикарпий на поперечных срезах в средней части плода имеет (0)1(2) слоев механической ткани, ориентированных параллельно вертикальной оси плода. Крыло хорошо заметное, длиной 0.26–0.5 мм, на поперечных срезах треугольное.

Пески, песчаные степи, берега рек. В зоне степи как аборигенное растение, в более северных регионах чаще по железнодорожному полотну. В подзоне северных пустынь встречается редко.

**Распространение:** Астраханская; Белгородская; Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Курская; Ростовская; Рязанская; Самарская; Саратовская; Тамбовская; Ульяновская обл.

Общее распространение: Юго-Восточная и Средняя Европа; Западный Казахстан.

**10. *C. microspermum* Host, Fl. Austriac. 1: 319 (1827) — В. мелкосемянная.**

Турус: n.v.

По облику схоже с *C. nitidum*, но плод длиной 2–2.5 мм. Растения чаще с красным стеблем.

**Распространение:** Как заносное в Брянской обл. (MW).

Общее распространение: Средняя Европа; Украина. Как заносное известно в Белоруссии (MSK).





Илл. 68. Гербарный лист *Corispermum nitidum*.

**11. *C. filifolium* Becker, Bull. Soc. Nat. Mosc. 31(1): 13 (1858) — В. нителистная.**

Holotypus: [Rossia, prov. Volgogradensis] Sarepta, [leg.] Becker, ex herb. Steven (H-1038685!).

По облику вид схож с *C. nitidum*, но плод крупнее, 3.5–5 мм, его крыло также более крупное, (0.5)0.6–0.9 мм (Илл. 31-1). VII–IX.

Аллювий, реже вторичные песчаные местообитания; часто и местами обыкновенно.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия. В Ульяновской области (ж.д. ст. Ульяновск-3, 3.IX.1992, Н.С. Раков, МНА) в качестве заносных растений собраны образцы, которые по габитуальным признакам, морфологии и анатомии плода совпадают с типичными экземплярами *C. filifolium*, но отличаются рассеянным опушением плода. Исследования показали, что такие растения, видимо, не могут быть отнесены к какому-либо другому виду. Тем не менее, все другие образцы *C. filifolium* имеют голые плоды. Признак опушения на плодах в сочетании с другими тонкими карпологическими признаками может привлекаться к числу значимых (Sukhorukov et al., 2014), однако его таксономический вес при отсутствии иных диагностических параметров до сих пор не изучен.

Общее распространение: Основное ядро ареала этого таксона лежит в Прикаспийской низменности, однако известны немногочисленные, старые (конца XIX–первой трети XX вв.) находки *C. filifolium* из окрестностей Стамбула (G) и немецкого города Дармштадта (W), см. также Sukhorukov (2010 a; 2010 b), которые, по всей вероятности, являются результатом заносов. Некоторые образцы *C. nitidum* могут иметь максимальную длину плодов (около 3.5 мм) и быть схожими *C. filifolium* (образцы *C. nitidum* под № 2 и 5 в разделе «Материал и методика»), хорошо отличаясь менее развитым крылом.

**12. *C. ucrainicum* Iljin, Бот. материалы Герб. Бот. ин-та АН СССР 9: 262 (1946) — В. украинская.**

Турус: [Украина] О-в Джарылагач, на песчаных буграх вдоль открытого моря, 8.IX.1947, Е. Победимова 294 (LE!).

По облику схоже с *C. nitidum*. Отличительным признаком *C. ucrainicum* является довольно крупный (3.5–4 мм) плод с крылом 0.4–0.6 мм. По длине крыла *C. ucrainicum* занимает промежуточное положение между *C. nitidum* и *C. filifolium*.

Песчаные пляжи по берегам Черного моря.

**Распространение:** Краснодарский кр. (Анапа, А.С. Зернов: MW, MOSP). Очевидно, вид будет встречен и в других местах по Черноморскому побережью.

Общее распространение: Берега Черного моря. Вид известен также из Украины и Турции, но обычно принимается за *C. nitidum* s.str. (Huber-Morath, 1980).

Примечание: Вид, описанный М.М. Ильиным (1946 б) с территории приморских песков юга Украины, ранее считался эндемиком украинской части Азово-Черноморского побережья (Ильин, 1952; Скрипник, 1987), но в последней сводке, охватывающей часть этой территории, не приводился (Новосад, 1991). Ареал *C. ucrainicum* представляется более широким и охватывает иные регионы черноморского бассейна, в частности, российский Северо-Западный Кавказ (Сухоруков и др., 2011) и северную Турцию (Sukhorukov, 2010 b). По всей видимости, этот таксон, который в настоящей сводке признается в ранге вида, является эндемиком азово-черноморского побережья. Мосякин (1996) считает *C. ucrainicum* гибридогенным таксоном (*C. nitidum* Kit. x *C. canescens* Kit. s.l.), однако отсутствие на черноморских литоральных видов группы одного из возможных родительских видов (*C. canescens*) и анатомическая структура плода исключают эту возможность.

**13. *C. macrocarpum* Bunge in Maxim., Prim. Pl. Amur.: 226 (1859) — В. крупноплодная.**

Lectotypus (Sukhorukov & Zhang in Sukhorukov et al., 2014): [Russia] Amur, 20.IX.1854, [leg.] Maximowicz (LE!).

Однолетние растения с ланцетными или узкопродолговатыми листьями. Цветки в скученных соцветиях. Прицветники широкоовальные, почти полностью закрывают плод. Плод широкоэллиптический, длиной 4.5–6 мм, толщиной (0.3)0.4–0.6 мм, число рядов склереид составляет (0)1(2). Стилодии сходящиеся. Крыло плода хорошо заметное, длиной 0.55–0.9 мм, по краю обычно мелкозубчатое, с выемкой на верхушке, на поперечных срезах узкотреугольное.

Пески, угольные отвалы. В нашем регионе только как редкое заносное растение.

**Распространение** (Илл. 87): **Удмуртия** (Ижевск, IX.1993, А.Н. Пузырев: МНА).

Общее распространение: Дальний Восток (Россия, Китай).

Ильин (1936 б), а вслед за ним электронный ресурс IPNI указывает *C. macrospermum* Trautv. в синонимах к *C. macrocarpum*. В действительности Trautvetter (1884) никогда не описывал такого таксона и в своей статье (l.c.: 130) однозначно указал реального автора: «*C. macrospermum* [*macrocarpum*] Bunge in Maxim. [owicz]».

**14. *C. leptopterum* Pjin**, Изв. Главн. Бот. сада 28(5–6): 653 (1929) — **В. узкокрылая**.

Lecotypus: not designated.

Syn.: *C. membranaceum* Pjin, Изв. Главн. Бот. сада 28(5–6): 651 (1929).

*C. hyssopifolium* var. *leptopterum* Asch., Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 23: 61 (1882) nomen nudum.

*C. hyssopifolium* var. *pachypterum* Asch., Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 23: 61 (1882) nomen nudum.

Syn.: ? *C. pallasii* Steven, Mém. Soc. Nat. Mosc. 5: 336 (1817) [without locality] nomen ambig.

Holotypus: Dauria, [leg.] Helm (H-1038748 !).

*C. bjelorusasicum* Klokov et Krasnova, Нов. сист. высш. низш. раст.: 30 (1981)

Турус: Белоруссия, Минская обл., окр. г. Вилейка, левый берег р. Вилии у шоссе моста, открытые песчаные отмели, 10.IX.1974, Н. Козловская, С. Дмитриева 235 (MSK !).

Однолетние растения высотой до 60 см, ветвистые в базальной части с дуговидно восходящими боковыми побегами. Листья ланцетные, плавно переходящие в брактеи. Соцветия чаще вытянутые, реже — сжатые, с овальными прицветниками длиной 4–10 мм, на верхушке заостренными и полностью прикрывающими плод. Плод овальный или эллиптический, длиной 3–3.6 мм, толщиной 0.55–0.8 мм, с хорошо заметными отслоениями перикарпия в форме бородавочек (иногда клетки внешнего слоя перикарпия также пигментированные, и скопления таких клеток образуют темные пятна). Крыло плода хорошо заметное, 0.4–0.7 мм, цельнокрайнее или едва волнистое.

Встречается на песках. В Прибалтике этот заносный вид является одним из растений-пионеров песчаных дюн и способен вытеснять аборигенные однолетники, в том числе *C. intermedium* (Dolnik et al., 2011 sub *C. pallasii*).

**Распространение:** **Калужская** (МНА); **Калининградская** (BILAS); **Ленинградская** (LE); **Псковская** (LE) обл. Просмотренные образцы из Удмуртии относятся к другим видам (MSK).

Общее распространение: Северная Америка, Европа. Точное происхождение вида не выяснено (Америка?).

**Таксономические ремарки:** Перед тем, как остановиться на номенклатурных вопросах, хотелось бы еще раз обратить внимание на то, что следует четко отличать две совершенно разные особенности в диагностических характеристиках внешнего слоя перикарпия. В первом случае внешний слой перикарпия образует явные отслоения от нижележащих рядов клеток, которые с поверхности хорошо заметны большей частью в центре плода и имеют форму бородавочек. Именно такие отслоения в форме бородавочек часто заметны на поверхности плодов *C. leptopterum*. Однако кроме таких отслоений сами клетки перикарпия могут быть пигментированы и выглядеть как более темные (коричневые или темно-бурые) пятна на поверхности плода. Такие пятна часто встречаются у многих видов и не принадлежат к видоспецифичным признакам. Это специальное объяснение, как увидим в дальнейшем, не лишено смысла и напрямую связано с номенклатурным хаосом в отношении *C. leptopterum*.

По поводу употребления названия *C. pallasii* нет полной ясности. В протологе Steven (1817) описал новый вид следующими словами: *C. pallasii* m. «foliis trinerviis bracteisque subreflexis mucronatis, seminibus glabris margine plano ... flores plerique pentandri. Squama corollina ut in precedente. Semina in specimine juniore a D. Helm mihi dato, videntur emarginata. Habitu *C. marschallii* simile sed foliis acutis trinerviis et praesertim bracteis mucronatis bene distinctum...» («*C. pallasii* m. с трехжилковыми листьями и брактееми, немного отклоненными и остроконечными, семенами [плодами] гладкими [с поверхности], по краю ровными... Цветки большей частью 5-членные... Чешуйка [листочек] околоцветника как у предыдущего вида [*C. hyssopifolium*]. Семя [плод] на молодом образце,



который мне дал Хельм, по всей вероятности, выемчатое. Вид габитуально близок к *C. marschallii*, но отличается острыми, трехжилковыми листьями и особенно остроконечными брактеевыми. Оригинальный материал собран, видимо, в Забайкалье или на Дальнем Востоке («Dauria»), однако имеется образец с оз. Зайсан (!) с печатной этикеткой «*Corispermum pallasii* Stev. Herb. Acad. Petrop. Songaris. chin. ad lacum Saisang-Nor» (K!), аутентичность которого не может быть доподлинно проверена.

Плодоносящих экземпляров *C. pallasii* среди типового материала увидеть не удалось, однако совершенно ясно, что сам Стевен считал плоды своего вида волнисто-крылатыми, схожими с *C. marschallii*. В то же время, он указывает на наличие на растениях листочков околоцветника, что несвойственно *C. marschallii*. Более того, в гербарии В лежат два образца (Стевена?) под названием *C. pallasii*, один из которых также собран при цветении, а второй имеет «бескрылые» и гладкие с поверхности плоды («бескрылые» таксоны *Hyssopifolium*-группы, которые в настоящий момент представляются сборной группой, ранее известной под названием *C. orientale*, nom. rejic.). Несмотря на то, что описание *C. pallasii* с точки зрения современных взглядов на диагностику таксонов рода не дает четких отличий от близкородственных видов, весьма интересны замечания Х. Стевена о том, что плоды *гладкие*, в то время как *C. leptopterum* отличается хорошо заметными отслоениями («неровностями») перикарпия. Поэтому название *C. pallasii* в силу неопределенности признаков и отсутствия достоверного материала при плодах следовало бы, как и в случае с *C. orientale* (Sukhorukov, 2010), предложить к отвержению.

Название *C. hyssopifolium* var. *membranaceum* Bischoff (Fürnrohr, 1850) не снабжено даже самым кратким описанием и представляет собой, таким образом, *nomen nudum*. Более того, год спустя Fürnrohr (1851) специально обратил внимание на то, что данная разновидность ничем не отличается от «обычного» произрастающего в Германии вида *C. hyssopifolium*. Поэтому комбинации *C. membranaceum* (Bischoff) Iljin (Ильин, 1929), часто цитировавшейся в поздних сводках, в действительности не существует. Кроме того, весьма вероятно, что под этим названием Fürnrohr и Ильин могли понимать разные таксоны. Поскольку М.М. Ильин в своей работе (цит. соч.) дал латинский диагноз этого таксона, его название следует писать как *C. membranaceum* Iljin (см. также Мосякин, 1996). Такие растения имеют длинные и нескученные соцветия.

Ascherson (1882) также не дает никакого описания своей новой разновидности *C. hyssopifolium* var. *leptopterum*, указывая только на то, что растения имеют тенденцию к расселению. Точная идентификация этой разновидности, которая не была действительно описана, весьма затруднительна как из-за отсутствия материала, связанного с уничтожением большей части Берлинского гербария (В) в 1943 году, и также вследствие того, что название сообщения (Ascherson, l.c.) звучало: "...über Einschleppung südosteuropäischer Pflanzen in Mitteleuropa" ("... о заносах растений из Юго-Восточной Европы в Среднюю Европу"). Однако в Юго-Восточной Европе растения с плодами, имеющими отслаивающийся перикарпий, до сих пор не найдены и отмечены в лесной зоне Европы. Авторство вида принадлежит М.М. Ильину (*C. leptopterum* Iljin), а комбинации *C. leptopterum* (Asch.) Iljin, как считал сам М.М. Ильин (1929), а вслед за ним и другие авторы, также не существует. Вместе в тем, идентичность «настоящей» *C. leptopterum* с теми образцами, которые собраны впоследствии с территории Европы, не может быть принята. Просмотр всех аутентиков, переопределенных впоследствии М.М. Ильиным как *C. leptopterum*, показывает, что все они содержат весьма лаконичные этикетки без определенного местонахождения, к примеру, «*Corispermum stauntonii*, IX.1842», «*C. crassifolium*, no 4103, [anno] 1860», или вообще не имеют этикеток, состоят из маленького конверта с плодами и содержат только ремарку Ильина «Данциг [Danzig]». Тип вида в LE отсутствует. Тип *C. stauntonii*, лежащий в BM [China, prov. Pechiley, Sir G. Staunton, BM-000950580!] представляет собой растения с очень густыми соцветиями, овальными, полностью прикрывающими плод брактеевыми, а сам плод ширококрылатый и опушенный. Такие растения имеют длинные ланцетные листья (шириной 2–4 мм), плавно переходящие в брактее. Анализ плодов образцов показывает, что они довольно крупные (Образец из Данцига: плод длиной 4.5 мм, толщиной около 1 мм, отслоения перикарпия имеются, крыло 0.9 мм, узкотреугольное, внешний слой перикарпия 37–45 мкм, склерид в середине плода нет или он из 1 слоя) и обладают треугольной верхушкой без выемки, что очень характерно для ряда центральноазиатских таксонов. Поэтому достоверность европейского происхождения этих образцов сомнительна.

Идентичность *C. leptopterum* и *C. membranaceum* до сих пор не вполне ясна. Все признаки, указанные при описании обоих видов, а именно степень прозрачности крыла плода, окраска растений, более широкие или узкие листья, настолько размыты, что уловить четкие отличия между этими таксонами не представляется возможным.

Предположение Мосякина (1996) о том, что приоритетным может стать названием одного из американских видов, не подтверждены им же при обработке рода во «Флоре Северной Америки» (Mosyakin, 2003). Нет ясности в отношении идентификации *C. leptopterum* с *C. sibiricum* subsp. *baicalense* Iljin: этот подвид действительно отличается плодами с отслоениями перикарпия, однако в этом случае отслоения более вытянутые по оси плода и, таким образом, отличаются по форме от отслоений североамериканских и заносных европейских популяций. Примечательно, что сам М.М. Ильин не упомянул этот важнейший признак при описании *C. sibiricum* subsp. *baicalense*, отметив только такие признаки, как более узкие листья и пятнистые [пигментированные] плоды ("folia angustiora.... Fructus ... maculati": Ильин, 1929).

Н.Н. Цвелёв (1981) не исключал, что приоритетным названием может служить *C. hybridum* Bess. ex DC., однако просмотр аутентичных образцов показывает, что данный вид родственен *C. marschallii*.

Своеобразная форма плодов или отслоения перикарпия не фигурируют также при описании *C. bjelorusicum* (Клоков и др., 1981). Авторы сближали этот таксон с *C. marschallii* и другими родственными таксонами, указывая на наличие одного листочка околоцветника и узкого крыла плода. Тем не менее, тип *C. bjelorusicum* представляет собой растения, которые имеют отслоения перикарпия на поверхности плода и по всем остальным признакам совпадают с *C. leptopterum*.

Резюмируя все вышесказанное, можно сделать следующие выводы: название *C. leptopterum*, возможно, требует консервации, а *C. pallasii* — отвержения; видовое тождество сибирских, американских и европейских популяций ничем не доказано; для окончательного выяснения вопроса о принадлежности европейских растений, именуемых *C. leptopterum*, необходимы новые исследования с обязательным привлечением данных молекулярной филогении.

### 15. *C. hyssopifolium* L., Sp. Pl.: 4 (1753) — **В. иссополистная** (Илл. 69).

Lectotypus (Hedge in Jarvis et al., 1993): Herb. Linn. No. 12.1 (LINN!).

Не вполне типичные растения с узкими (до 1.5 мм) листьями, околоцветник не везде просматривается.

Однолетние растения высотой до 60 см, ветвистые в базальной части с дуговидно восходящими боковыми побегами. Листья ланцетные или линейно-ланцетные. Соцветия чаще компактные, сжатые, с овальными прицветниками длиной 4–7 мм (самые нижние прицветники — более крупные), на верхушке заостренными и полностью прикрывающими плод. Плод овальный или эллиптический, длиной 2.5–3 мм, толщиной 0.6–0.8 мм, его крыло до 0.4 мм или очень узкое, малозаметное («*C. orientale* auct. non Lam.»), цельнокрайнее. Внешний слой перикарпия с немного выпуклыми наружными стенками, в средней части плода всегда имеются субэпидермальные слои, сложенные склереидами разной направленности.

Пески, угольные отвалы.

**Распространение:** Встречается во всех областях, кроме самых северных районов (Мурманской, Архангельской обл. и Коми).

Этот вид в настоящее время понимается в широком объеме, включая узкокрылые популяции («*C. orientale*»), однако для окончательного выяснения видового разнообразия в данной группе необходимы новые исследования.

Общее распространение: Европа.

### 20. Род Кумарчик — *Agriophyllum* M. Bieb. Fl. Taur.-Cauc. 3: 6 (1819)

Турпс: *A. arenarium* M. Bieb. (= *A. pungens*).

Однолетние, обычно сильно ветвистые по всей длине растения («перекати-поле»). Опушение из ветвистых («дендроидных», т.е. с короткими боковыми лучами) волосков, иногда (в верхней части растений) боковые лучи могут быть редуцированными, и волоски кажутся простыми. Листья очередные, сидячие, продолговатые, ланцетные или линейные, или (у среднеазиатских видов) черешковые, яйцевидные или округло-яйцевидные, на конце длиннозаостренные, на ранних этапах развития растений мягкие, непадающие, становящиеся жесткими и колючими. Цветки в укороченных кистях (головках), расположены по одному, с прицветником, двуполые, с околоцветником из 1–5 свободных пленчатых листочков. Тычинок 5. Плоды голые или опушенные с легко опадающими волосками; перикарпий почти по всей поверхности кожистый, в верхней части с остающимися стилодиями, часто в верхней части плода по бокам имеются хорошо развитые шиловидные выросты или дополнительные зубцы; при плодоношении перикарпий (обычно с обеих сторон) разрывающийся. Семена овальные, светло-коричневые, часто с более темными, танинодержащими вкраплениями в семенной кожуре, с обильным периспермом и вертикальным подковообразным зародышем.

В роде 7 псаммофильных видов, распространенных в аридных районах Евразии.



Илл. 69. Гербарный лист *Corispermum hyssopifolium*.



**1. *A. pungens* (Vahl) Link ex A. Dietr., Sp. Pl. 1: 124 (1831). — К. колючий.**

Bas.: *Corispermum pungens* Vahl, Enum. Pl. 1: 17 (1804).

Holotypus: «Desertis Tatariae» (C-10009326 — photo!).

Syn.: *Corispermum squarrosum* Pall., Fl. Ross. 1(2): 133 (1788) nom. illegit., non L.

*Agriophyllum arenarium* M. Bieb. [Fl. Taur.-Cauc. 3: 6 (1819) nom. provis.] ex C.A. Mey., Verz. Pfl. Cauc. Casp. Meer: 163 (1831).

*A. squarrosum* (L.) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 139 (1849).

Описание вида соответствует описанию рода. Основные признаки вида таковы: Листья сидячие (но суженные к основанию), от ланцетных до продолговатых; расширенные стилодии плода по краям с каждой стороны с небольшим зубцом (Илл. 36).

Название *A. pungens* принято нами вместо *A. squarrosum* по причине того, что образцы в LINN (!) представляют собой *Corispermum*, но эти образцы до сих пор детально не изучены и не лектотипифицированы (Сухоруков, Акопян, 2013).

Песчаные пустыни, прибрежные незасоленные пески; в Прикаспийской низменности в целом часто и местами обыкновено.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл. (в основном, в приволжских районах и в заволжской части, но на западе области собрано также близ г. Калач: CWU); Калмыкия; Саратовская обл. (б.ч. в долине р. Волги). Данные для Воронежской области ошибочны (LE!).

Общее распространение: Кавказ, Средняя и Центральная Азия.

## 5. Subfam. *Suaedoideae* Ulbr., Nat. Pflanzenfam. 16c: 554 (1934)

Typus: *Suaeda* Forssk. ex Scop.

Растения однолетние или многолетние (от полукустарничков до деревьев высотой до 5 м), голые или покрыты простыми короткими волосками. Листья очередные (очень редко супротивные), вальковатые или полувальковатые, реже уплощенные или нитевидные, но всегда более или менее мясистые и при сушке обычно чернеющие, с разными типами фотосинтеза ( $C_3$ ,  $C_4$  или промежуточного типа) и анатомической структуры листа. Цветки чаще расположены по нескольку в пазухе прицветного листа, с мелкими бело пленчатыми прицветничками. Околоцветник зеленый, из (4)5 свободных или сросших в разной степени листочков, но часто при плодах краснеющий и имеющий разнообразные выросты (продольные в форме кия и(или) поперечные в виде бугорков или крыльев). Перикарпий тонкий, 1–4-слойный, из клеток с тонкими оболочками, без папилл на поверхности, свободный или плотно прилегающий к околоцветнику. Семена однотипные или гетероспермные (с пространственной или структурной гетероспермией). При структурной гетероспермии растения вырабатывают два типа семян: темные и светлые, при этом темные семена (с более толстой, красной или черно-красной семенной кожурой), как правило, легко прорывают покровы плода и околоцветник, а светлые (светло-коричневые) семена не отделяются от перикарпия и плоды опадают вместе с околоцветником.

В подсемействе 2 рода и не менее 110 видов. Подавляющее большинство из них относится к типовому роду *Suaeda*.

## 21. Род Сведа — *Suaeda* Forssk. ex Scop., Intr. Hist. Nat.: 333 (1777) nom. cons.

Typus: *S. vera* Forssk. ex J.F. Gmel.

Syn.: *Dondia* Adans., Fam. Pl. 2: 261 (1763);

*Schanginia* C.A. Mey. in Ledebour, Fl. Alt. 1: 394 (1829);

Typus: *S. linifolia* C.A. Mey. (= *Suaeda linifolia*).

*Schoberia* C.A. Mey. in Ledeb., Ic. Pl. Fl. Ross. 1: 11 (1829);

Lectotypus (Schenk, Ferren, 2001): *S. acuminata* C.A. Mey. (= *Suaeda acuminata*).

*Chenopodina* Moq. in DC., Prodr. 13(2): 159 (1849);

Typus: not designated;

*Brezia* Moq. in DC., Prodr. 13(2): 167 (1849).

Typus: *B. heterophylla* (Kar. et Kir.) Moq. (= *Suaeda heterophylla*).

*Belovia* Moq. in DC., Prodr. 13(2): 168 (1849).

Typus: *B. baccifera* Moq. (= *Suaeda splendens*).

Описание рода в целом соответствует описанию подсемейства. В редких случаях полукустарничковые представители рода *Suaeda*, растущие в условиях постоянного или временного обводнения субстрата, образуют столоны (в Центральной Америке), что крайне редко встречается у *Chenopodiaceae* в целом.

1. Полукустарнички или полукустарники..... 2
  - Однолетники, как правило, голые или в соцветии очень рассеянно опушенные..... 4
2. Однолетние побеги более светлые, чем многолетние оси, молочно-белого цвета, несколько блестящие. Листья длиной 1.5–4 см. — 1. *S. physophora*.
  - Однолетние побеги темного цвета, неблестящие (но многолетние оси могут быть беловатыми). Листья длиной до 2.2 см ..... 3
3. Растения высотой 30–100 см, коротко, но густоопушенные. Листья длиной до 1 см. — 2. *S. microphylla*.
  - Растения высотой до 50 см, голые или рассеянно опушенные. Листья в среднем длиннее, до 2(2.2) см. — \**S. dendroides*.
- 4(1). Листья уплощенные, шириной 2–5 мм. Цветки по 1–2. Листочки околоцветника плотно прилегают к перикарпию, вследствие чего плод не отделяется самостоятельно. — 3. *S. linifolia*.
  - Листья менее широкие (в очень редких случаях только нижние листья могут быть уплощенными и такой же ширины). Клубочки обычно состоят из большего числа цветков. Плод без труда отделяется от околоцветника ..... 5
5. Ширина листьев в свежем или размоченном виде не превышает 1 мм (в сухом состоянии она обычно 0.6–0.8 мм); длина нижних и средних листьев 2–3 см. Клубочки цветков располагаются несколько выше пазухи листа (эпифильный сдвиг). Семена темные, несколько вздутые и вытянутые (длиной/диаметром 1–1.7 мм), как с горизонтальным, так и вертикальным зародышем. — 4. *S. altissima*.
  - Листья, хотя бы нижние, немного шире и в среднем короче. Эпифильного сдвига нет. Семена явно двух типов (темные и светло-коричневые)..... 6
6. Листья на поперечных срезах без гиподермы; при высыхании сдавленные листья с небольшими морщинками или вовсе без них, по краю почти без каймы. Размеры пыльников 0.25–0.45 x 0.2–0.3 мм. Рылец 2. Темные семена с заметной скульптурой, реже почти гладкие ..... 7
  - Листья на поперечных срезах с гиподермой, присутствующей хотя бы в латеральных частях; при высыхании сдавленные листья резко морщинистые, имеют по краю хорошо заметную волнистую белую кайму. Размеры пыльников 0.5–0.7 x 0.5 мм. Число рылец (2)3–4. Темные семена выпуклые, без заметной ультраскульптуры..... 14
7. Листочки околоцветника (хотя бы некоторые) спаяны до середины, при плодах с хорошо заметными и равными горизонтально расположенными крыльями (длиной 0.2–0.7 мм). Темные семена диаметром 0.7–0.9 мм, выпуклые и по краю островатые. Вегетативные листья в базальной части растения длиной до 1.5 см (ко времени плодоношения отсыхающие), в области соцветия сильно укороченные, и, таким образом, гетерофиллия на главном побеге хорошо заметная. — 11. *S. heterophylla*.
  - Листочки околоцветника при плодах с неравными или отсутствующими крыльями, или крылья равные, но значительно более короткие (до 0.3 мм). Резкой гетерофиллии нет..... 8
8. Темные семена диаметром 0.75–0.8 мм. Брактеи равны или немного превышают 2–5 цветковые клубочки. Диаметр околоцветника при плодах 1–1.7 мм. Растения чаще с простертыми стеблями. — 7. *S. prostrata*.
  - Диаметр околоцветника при плодах обычно больше. Темные семена крупнее. Растения чаще с прямостоячими или дуговидно восходящими стеблями ..... 9

9. Темные семена с малозаметной при небольшом увеличении орнаментацией. Листья сероватые, в живом и сухом состоянии обычно серповидно изогнутые. — 12. *S. crassifolia*.

– Темные семена с хорошо заметным сетчатым орнаментом. Листья темно-зеленые, обычно неизогнутые ..... 10

10. Листочки околоцветника при плодах невздутые, с небольшими, но неравными крыло-видными или капюшонообразными выростами ..... 11

– Листочки околоцветника при плодах неизменяющиеся или иногда вздутые, горизонтальные выросты на них (небольшие крылья или рожковидные, капюшонообразные выросты) отсутствуют или одинаковые по форме..... 13

11. Рожковидный вырост имеется на одном листочке, реже мелкие одинаковые выросты имеются на остальных 4. Околоцветник плотно охватывает плоды как с темными, так и светлыми семенами (разрыва перикарпия у плодов с темными семенами нет или наблюдается в редких случаях). Редкое заносное растение на песках, по железнодорожному полотну или рудничных отвалах близ предприятий. — 14. *S. pannonica*.

– Рожковидные выросты (неравной длины) имеются на всех листочках. Перикарпий плодов с темными семенами обычно легко разрывается. Растения солонцов степной зоны..... 12

12 Рожковидные выросты направлены в разные стороны, цельнокрайние или выгрызенные. Растения обычно распластанные или с дуговидно восходящими побегами. — 9. *S. corniculata*.

– Рожковидные выросты цельнокрайние или зубчатые. Растения с прямостоячим стеблем. — 10. *S. kulundensis*.

13(10). Горизонтальные выросты на околоцветнике отсутствуют; околоцветник нередко вздутый. Внутриконтинентальные растения. — 13. *S. salsa*.

– Рожковидные или узкокрыловидные выросты имеются; околоцветник не вздутый. Литоральные растения (Балтика). — 8. *S. maritima*.

14(6). Растения высотой до 70 см. Листья вальковатые, шириной до 2 мм. Соцветия довольно плотные. — 5. *S. acuminata*.

– Растения высотой до 150 см. Листья немного уплощенные, шириной 2–4 мм. Соцветия расставленные. — 6. *S. eltonica*.

**1. *S. physophora* Pall., Ill. Pl., Plate 51, tab. XLIII (1803) — С. вздутая.**

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): [Регион Каспийского моря] *Chenopodium physophorum* M. Suaeda Pall. (Habet pro *Salsola fruticosa* Linn. Pall.). Ex Sibiria. Pall. (LE!, правый образец); islectotypus: BM 000040917 (правый образец).

Syn.: *Schoberia physophora* (Pall.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 396 (1829).

Полукустарники высотой до 1 м. Однолетние побеги беловатые. Листья длиной 1.5–4 см, голые или с очень мелкими папиллами. Цветки в клубочках по 2–4. Околоцветник спаян примерно на половину своей длины или немного более, без выростов или бугорков. Рылец 3. Перикарпий пленчатый, беловатый. Характерна пространственная гетероспермия. Семена с вертикальным зародышем имеют нескрученный (подковообразный) зародыш зеленого цвета. Горизонтальные семена диаметром 2.5–2.8 мм, в свежем виде зеленоватые. Зафиксированы также семена диаметром около 2–2.2 мм, с косым зародышем.

Один из эдификаторов естественных растительных сообществ в опустыненных степях.

**Распространение** (Илл. 87): Астраханская, Волгоградская обл. (Заволжье и Сарпинская низменность), Калмыкия (Сарпинская низменность); Оренбургская (юго-восток); Саратовская (крайний юго-восток) обл.

Общее распространение: Казахстан; Западный Китай; Восточный Кавказ (современных сборов нет); северный Иран (локально).



**2. *S. microphylla* Pall., Ill. Pl.: 52 (1803) — С. мелколистная.**

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): [Russia, Daghestan] «Gorkaja retschka» (BM-000040920 !).

Syn.: *Schoberia microphylla* (Pall.) C.A. Mey., Bull. Soc. Nat. Mosc. 15: 435 (1842);

*Chenopodina microphylla* (Pall.) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 163 (1849).

Сильно ветвистые полукустарники или полукустарнички высотой до 80(100) см с растопыренными боковыми побегами. Однолетние оси коротко, но густо опушены; листья длиной 3–10 мм, вальковатые и в свежем виде мясистые, в основании суженные, на конце с едва заметным остроконечием, обычно резко отклоненные от оси, прямые или серповидно изогнутые. Соцветие с эпифильным сдвигом (на «ножке»). Околоцветник спаянный в нижней трети, при плодах чаще вздутый, но без крыловидных выростов, с вертикальными бугорками по средней жилке листочков или небольшими горизонтально уплощенными выростами. Пыльники длиной 0.6–0.7 мм. Стилодиев 3. Плоды диаметром около 1.5 мм, семена с черной тестой и вертикальным зародышем.

Глинистые засоленные почвы, солончаки.

**Распространение:** У нас очень редкое растение, ранее неверно идентифицировавшееся.

**Калмыкия:** 1) По дороге в Черноземельск, из Ачикулака [Ставропольского края], солончак, 21.VI.1954, М. Алексеенко (CWU); 2) Черноземельский р-н, в 10 км к ССВ от пос. Черноземельский, полынно-солянковая полупустыня, 2.VI.1995, В.В. Неронов (MW).

Общее распространение: Кавказ; Передняя и Средняя Азия.

– \****S. dendroides* (C.A. Mey.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 126 (1840) — С. древовидная.**

Vas.: *Schoberia dendroides* C.A. Mey., Verz. Pflanz. Casp. Meer: 159 (1831).

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): [Азербайджан, около Баку] *Schoberia microphylla*. In campis et collibus subsalsis frequens, 29.4. 1830/*Schoberia dendroides* [C.A. Meyer] (LE!); cum 2 isolectotypi.

Полукустарнички высотой до 50 см, обычно сильно ветвистые в нижней части, с беловатыми многолетними осями. Однолетние побеги голые или незначительно опушены простыми извилистыми волосками, заметными при увеличении. Листья длиной 1–2(2.2) см, голые, на конце притупленные, отклоненные от оси или серповидно изогнутые. Соцветие олиственное, прицветные листья длиннее цветковых клубочков. Околоцветник спаянный только в базальной части. Рылец (2)3(4). Семена черные, блестящие.

Солончаки, берега Каспийского моря.

**Распространение:** Указывалось для окрестностей Астрахани, однако соответствующих сборов найти не удалось. На нашей территории, если и произрастает, то крайне редко.

Общее распространение: Северный Иран; Восточное Закавказье; Казахстан (очень локально). Основное ядро ареала вида расположено в пределах западного побережья Каспийского моря в пределах Азербайджана. Из Казахстана имеются единичные сборы, в том числе из восточной (предгорной) части (LE).

**3. *S. linifolia* Pall., Ill. Pl.: 47 (1803) — С. льнолистная.**

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): [Russia, prov. Volgogradensis] Ad Charasacha salsi rivum in Eltoniensem lacum influentem” (LE!).

Syn.: *Schanginia linifolia* (Pall.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 395 (1829).

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 1 м. Листья уплощенные, шириной 2–5 мм, скученные. Цветки по 1–2(3) в пазухах прицветников. Околоцветник спаянный доверху, в верхней своей части с 5 ложбинками, на верхушке с небольшими тупоконусовидными выростами, плотно прилегает к перикарпию и не отделяется от него. Перикарпий на срезах едва заметный, пленчатый, однослойный. Семена с вертикальным зародышем, диморфные: первые, развивающиеся на нижних участках побегов и опадающие раньше, диаметром 1.7–2 мм, с толстым внешним слоем спермодермы, визуальнo мелкоточечным, на поперечных

срезах волнистым; при этом зародыш светло-коричневый или почти бесцветный. Семена второго типа диаметром 2.5 мм, с пленчатой и тонкой, 1(2)-слойной спермодермой и зеленым зародышем, корешок которого более светлый.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская; Оренбургская; Саратовская (крайний юго-восток) обл.

Общее распространение: Средняя Азия; Западная Сибирь (юг); Западный Китай; единично указано для Ирана и Афганистана; Северная Америка (западная часть, заносное).

**4. *S. altissima* (L.) Pall., Ill. Pl.: 49 et tab. 42 (1803) — С. высочайшая.**

Bas.: *Chenopodium altissimum* L., Sp. Pl.: 221 (1753);

Lectotypus (Freitag in Jarvis, 2007): Herb. Linn. 315.10 (LINN, right specimen!).

Syn.: *Schoberia altissima* (L.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 402 (1829) in adn.;

*S. leiosperma* C.A. Mey. in Ledeb., Icon. Pl. 1: 11 (1829);

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): [Юго-Восточный Казахстан] in sabulosis humidis subsalsis ad rivuli Tschaganka montium Tschingis-tau, 14.VIII. [C.A. Meyer] 304 (LE!);

*Suaeda heterocarpa* Fenzl in Ledeb., Fl. Ross. 3(2): 781 (1851);

*Schanginia inderiensis* Bunge, Beitr. Fl. Russl. 460 (1852);

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): Alexandri Lehmann Reliquiae botanicae [Herb.] Al. Bunge [Am Inderschen See] *Schanginia inderiensis* m. Al. Bunge (LE!).

Однолетние ветвистые растения высотой до 1(1.5) м, при сушке обычно чернеющие. Побеги обычно голые, но иногда их верхние участки покрыты очень короткими курчавыми волосками. Листья длиной до 3 см, очень узкие (до 1 мм), в сухом состоянии почти без морщинок. Соцветия внепазушные вследствие осевого сдвига, с длинным, превышающим клубочек кроющим листом. Листочки околоцветника сростаются примерно на половину своей длины, с небольшими килеватыми вертикальными выростами в верхней части или без них. Пыльники длиной 0.7 мм. Плод диаметром 1–1.5 мм, с пленчатым тонким перикарпием, легко рвущимся или счищающимся при механических воздействиях. Семена вздутые, с мощной спермодермой (50–65 мкм). Характерна пространственная гетероспермия: одни семена с горизонтальным зародышем, другие — с вертикальным.

Западины в опустыненной степи или как рудеральное растение на засоленных почвах. В прикаспийском регионе обычно.

**Распространение:** Дикорастущее растение в Астраханской; Волгоградской обл.; Калмыкии; Краснодарском кр.; Ростовской; Саратовской (районы на левом берегу р. Волги) обл. Как эфемерофит единично было встречено по железным дорогам в Ивановской (MW); Калининградской (BILAS); Московской (МНА, MW); Тульской (MW) обл.; Удмуртии (г. Ижевск, LE).

Общее распространение: Средняя, Малая, Передняя Азия; Средиземноморье; Кавказ; Зап. Сибирь (юг). Редкое заносное (как эфемерофит) в некоторых странах Европы (Белоруссии: MSK; Литве: BILAS; Швеции: W).

**5. *S. acuminata* (C.A. Mey.) Moq., Ann. Sci. Nat. (Paris) 23: 306 (1831) — С. остроконечная (Илл. 70).**

Bas.: *Schoberia acuminata* C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 398 (1829).

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): [Западный Китай, Джунгария] *Chenopodium* 193 in locis salsis deserti Trans-Irtisch [coll. C.A. Meyer] (LE!).

Syn.: *Suaeda baccifera* Pall., Ill. Pl. 48, tab. XLI (1803).

Lectotypus (Lomonosova, Freitag, 2011): [без даты и местонахождения] “Autumno sero” (LE!, два правых образца).

*Schanginia arbuscula* Kar. et Kir., Bull. Soc. Nat. Mosc. [14]: 733 (1841);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Казахстан, In argilloso-salsis deserti Soongoro-Kirghisici inter fl. Kurtschum et lacum Noor Saissan, 1840, Karelin et Kirilloff (MW !; iso — BM-000950587 !).



Илл. 70. Гербарный лист *Suaeda acuminata*.



*Suaeda confusa* Iljin, Фл. Юго-Востока 4: 196 (1930).

Lectotypus (Bochantsev in Sukhorukov, designated here): [Волгоградская обл.] оз. Эльтон, мокрые солончаки в долине р. Карантинки, 16.IX.1925, М. Ильин 425 а (LE !, cum isoelectotypo). В.П. Бочанцев не опубликовал лектотипификацию в какой-либо из своих работ, но обозначил лектотип в LE, который и приводится здесь под его авторством.

Однолетние, темно-зеленые (с сизоватым оттенком) растения с прямостоячим стеблем высотой до 80(100) см. Листья узколанцетные, длиной до 2 см и шириной 1–3 мм, с небольшим и неколючим, нередко обламывающимся остроконечием длиной до 0.5 мм; на поперечных срезах с хорошо выраженной гиподермой. При высыхании листья резко морщинистые и по краю образуют характерную белую кайму. Соцветие ветвистое. Пыльники длиной 0.5–0.7 x 0.5 мм. Околоцветник спаян максимум на половину своей длины, при плодах в верхней половине продольно килеватый. Стилодии (3–4, редко 2) свободные. Семена с горизонтальным, реже вертикальным или косо расположенным зародышем, диморфные. Семена первого типа визуальнo красновато-черные, несколько удлиненные (грушевидные), длиной 0.8–1 мм, выпуклые, блестящие, визуальнo без выраженной ультраскульптуры, горизонтальные или вертикальные, перикарпий белый или при незрелых семенах красный. Семена второго типа округлые, диаметром 1.5–2 мм, с белопленчатой спермодермой, теста 12–15 мкм; перикарпий плодов этого типа семян может быть красноватым в верхней части или даже по всему периметру.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская; Воронежская (редко); Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Ростовская; Самарская (Большечерниговский р-н); Саратовская обл. Как заносное растение (эфемерофит) собрано в Калужской (ст. Обнинская, 12.VII.1981, Л. Волоснова, MW); Ленинградской (Выборг [Viipuri], 1942: Н) обл. и Удмуртии (г. Воткинск, 5.X.1984, А.Н. Пузырев, LE).

Общее распространение: Аридные регионы Евразии. Широко распространенное растение, редко заносится в другие регионы (Средняя Европа, Скандинавия).

6. *S. eltonica* Iljin, Изв. Гл. Бот. сада АН СССР 25: 201 (1926) — **С. эльтонская**.

Holotypus: [Вологоградская обл.] оз. Эльтон, мокрые солончаки в устье балки [реки] Солянки, 15.IX.1925, М. Ильин 410 (LE !).

Отличается от *S. acuminata* большей высотой и широкими (2–4 мм), уплощенными листьями.

**Распространение:** Волгоградская обл. (оз. Эльтон). Возможно, сбор автора из Астраханской обл. (V.2002, MW) также относится к этому виду, однако идентификация молодых растений весьма затруднительна.

Общее распространение: Казахстан.

7. *S. prostrata* Pall., Ill. Pl.: 55, tab. 47 (1803) — **С. простертая** (Илл. 71).

Lectotypus (Freitag, Lomonosova, 2006): Pall., Ill. Pl.: tab. 47 (1803).

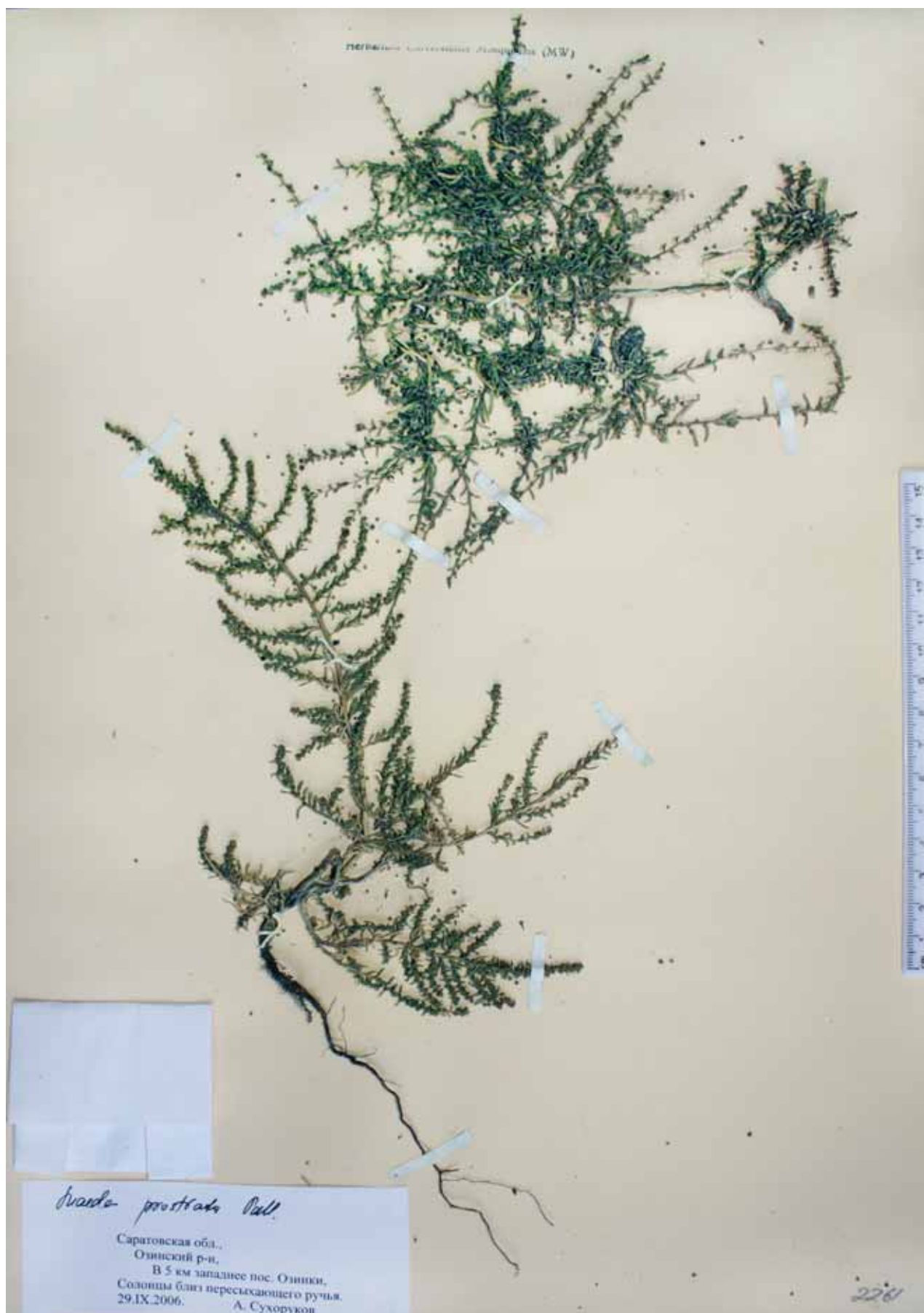
Epytypus (Freitag, Lomonosova, l.c.): SE European Russia, Saratov prov., Yeruslan river valley near Dyakovka, c. 7 km below mouth of river Solyanka, alkaline meadows, in eroded patches with *Camporosma songorica* community, 27.IX.1996, Н. Freitag 28312 (KAS; isoeptypi: В, С, Е!, G, JE, K, KAS, LD, LE, МНА, MW, NS, TK, W!). — Текст оригинальной этикетки на немецком языке.

Syn.: *Schoberia parviflora* Less., Linnaea 9: 201 (1835);

Typus: n.v.

*Suaeda parviflora* (Less.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 131 (1840).

Однолетние, ветвистые в основании растения с простертыми, дуговидно восходящими или (редко) прямостоячими побегами. Листья на стеблях длиной 1–2(3) см, шириной 1–2 мм. Брактии хотя бы в верхней части соцветия довольно мелкие, немного (в среднем в 2 раза) превышающие клубочки, которые состоят из 2–5 цветков. Околоцветник при плодах диаметром 1–1.7 мм; его листочки немного налегающие друг на друга, при плодах близ своей сере-



Илл. 71. Гербарный лист *Suaeda prostrata*.

дины вздутые, конические (рожковидные: Илл. 72-1), шириной до 0.5 мм, почти одинаковые. Семена гетероспермные: красные семена мелкие, диаметром 0.75–0.8 мм, килеватые, желтые семена — около 1 мм.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Белгородская (юго-восток); Волгоградская обл.; Воронежская; Калмыкия; Краснодарский кр.; Липецкая (юг); Оренбургская; Пензенская (юг); Ростовская; Самарская; Саратовская; Тамбовская (юг); Татарстан (юго-восток); Ульяновская обл.

Общее распространение: Преимущественно степная зона Евразии (от Средней Европы до Восточного Казахстана).

**8. *S. maritima* (L.) Dumort., Fl. Belg.: 22 (1827) — С. морская.**

Bas.: *Chenopodium maritimum* L.: 221 (1753).

Lectotypus (Pedrol, Castroviejo, 1988): Herb. Linn. 313.21 (LINN, левый образец).

Syn.: *S. chenopodioides* Pall., Ill. Pl. 56 (1803);

*Schoberia maritima* (L.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 400 (1829).

Растения сходны по многим признакам с *S. prostrata*, но обычно имеют прямостоячий стебель, более длинные нижние листья (до 5 см при оптимальных условиях произрастания) и более крупные темные семена (диаметром около 1.3 мм) с острым, почти килевидным краем.

Последние исследования показали, что этот приморский вид имеет незначительное генетическое разнообразие на естественных местообитаниях (супралиторальных и маршах), однако внутриконтинентальные растения (т.е. *S. prostrata*) существенно уклоняются по микросателлитным маркерам от литоральных популяций (Prinz et al., 2013). Тем не менее, в цитируемой публикации авторы ни разу не упомянули название *S. prostrata* (!).

Морские побережья, марши.

**Распространение:** Калининградская обл. Указано для Новгородской области как исчезнувшее растение (Цвелев, 2000 б).

Общее распространение: Европа (литоральные полосы).

**9. *S. corniculata* (C.A. Mey.) Bunge, Тр. Петерб. Имп. Бот. сада 6(2): 429 (1879) — С. рожковидная.**

Bas.: *Schoberia corniculata* C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 399 (1829).

Lectotypus (Lomonosova et al., 2008): Altai, in locis salsis, C.A. Meyer (LE, левый и средний образцы).

Syn.: *Schoberia corniculata* α [var.] *prostrata* Bunge, Reliq. Lehmann.: 289 (1851);

*Suaeda corniculata* var. *prostrata* (Bunge) Krylov, Фл. Зап. Сибири 4: 941 (1930).

Однолетники высотой до 70 см, с прямым или восходящим, ветвистым стеблем. Нижние листья длиной до 2(3) см. Листья в области соцветия также довольно длинные, до 1.5(2) см. Клубочки состоят из 3–7 цветков. Околоцветник при плодах (хотя бы у большей части цветков) имеет резко неравные выросты, направленные почти горизонтально, а также небольшие, вертикально расположенные бугорки, в том числе по средней жилке листочков околоцветника, или только один листочек развивает почти горизонтально отклоненный конусовидный вырост. Темные семена диаметром 1–1.3 мм, светлые семена разного размера, от 0.8 до 1.2 мм.

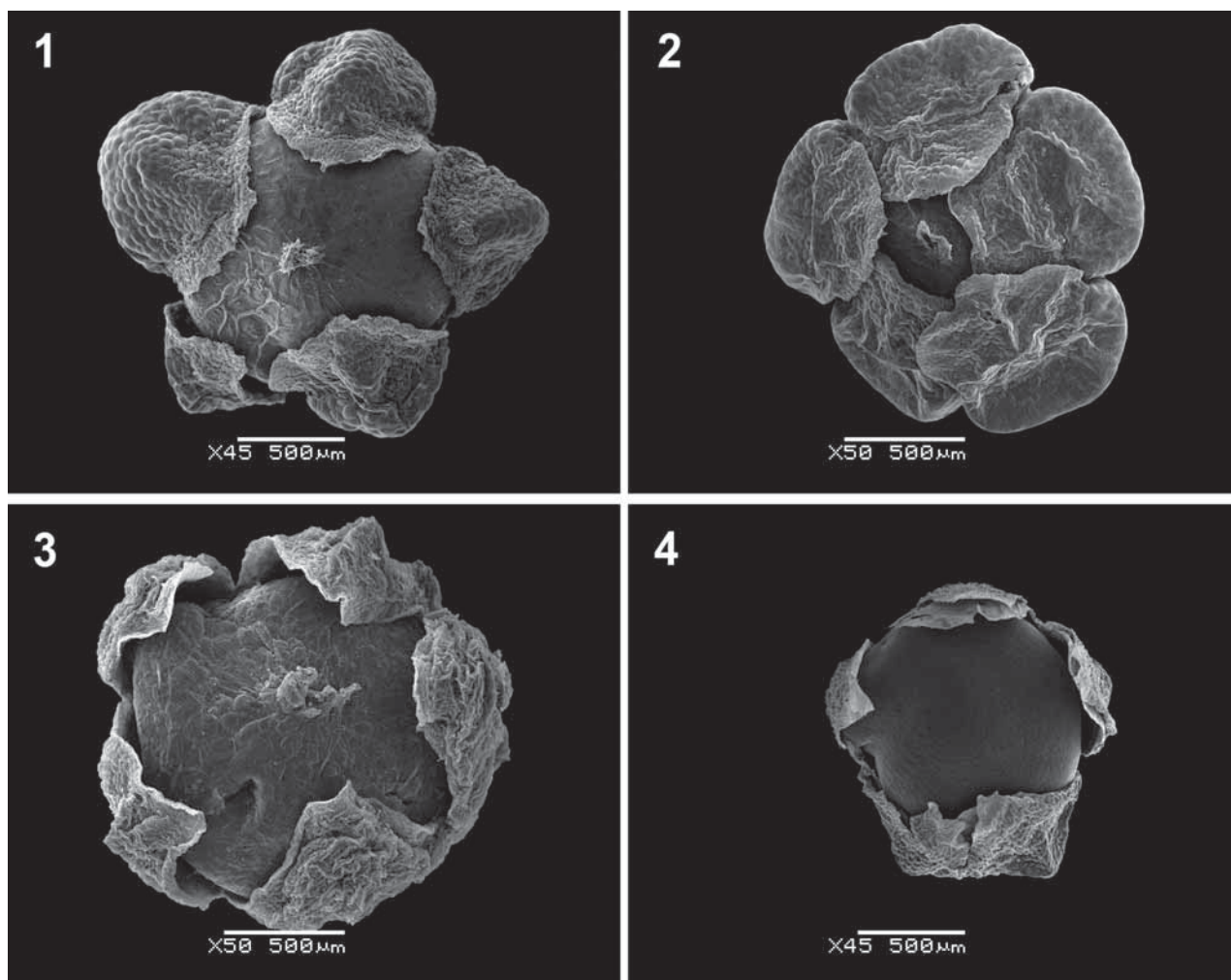
Солонцы и солончаки. Степень встречаемости выяснена недостаточно.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Волгоградская; Оренбургская; Самарская; Саратовская; Ульяновская обл.

Прежние данные для Ростовской области (Вахненко и др., 2004) представляются ошибочными и относятся к *S. salsa*.

Общее распространение: Западная, Восточная Сибирь; Казахстан; Монголия.





Илл. 72. Форма листочков околоцветника у видов *Suaeda* subgen. *Brezia*: 1 – *S. prostrata*, 2 – *S. heterophylla*, 3 – *S. crassifolia*, 4 – *S. pannonica* (перикарпий разорван, видна ультраскульптура поверхности семенной кожуры).

**10. *S. kulundensis* Lomon. et Freitag, Willdenowia 38(1): 99 (2008) — С. кулундинская.**

Holotypus: Курганская обл., Петуховский р-н, северный берег р. Медвежье, 55°14' N, 67°58' E, alt=107 м, 14.IX.2005, М. Ломоносова 755 (NS; isotypus — ALTВ, В, К, KAS, LE !, MW !, ТК).

Однолетние растения с прямостоячим стеблем высотой до 90 см и косо вверх направленными боковыми ветвями. Листья длиной до 2(3)см. Соцветие обычно прерванное, реже б. м. плотное. Прицветники превышают клубочки цветков. Околоцветник из срастающихся примерно на половину своей длины листочков. При плодах один из 5 листочков приобретает конусообразные и вытянутые очертания. Крыловидные выросты свободные (не срастающиеся между собой), цельнокрайние или волнистые. Темные семена диаметром (длиной) 1.1–1.5 мм, с заметной скульптурой; светло-коричневые семена диаметром около 2 мм.

Солонцы и солончаки. Вид, тяготеющий к степной зоне. Степень встречаемости выяснена недостаточно.

**Распространение:** Оренбургская (LE); Самарская (NS; PVB); Волгоградская (KAS) обл. Сведения для Башкирии («Между Алабугой и Кирпичиками», LE: Lomonosova et al., l.c.) относятся к Челябинской области, однако произрастание вида как в Башкирии, так и в Саратовской обл. очень вероятно.

Общее распространение: Россия (в основном, в пределах азиатской части); Казахстан; Западный Китай.

**11. *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge, Тр. Петерб. Имп. Бот. сада 6(2): 429 (1880). — С. раз-  
нолистная.**

Bas.: *Schoberia heterophylla* Kar. et Kir., Bull. Soc. Nat. Mosc. 14: 734 (1841).

Lectotypus (Губанов и др., 1998): [Kazachstania, in argilloso-salsis inter fl. Kurtschum et lacum Noor-Saissan] a. 1840, Karelin et Kiriloff 996 (LE! iso — MW!).

Однолетники с прямостоячим стеблем высотой до 70 см. Листья резко различные: нижние вегетативные листья длиной до 1.5 см, быстро отсыхающие, прицветные листья значительно короче, до 5–7 мм. Хотя бы некоторые листочки околоцветника развивают при плодах равные, но небольшие (до 0.7 мм) горизонтальные крылья (Илл. 72-2). Семена двух типов: темные семена 0.7–0.9 мм, выпуклые, по краю немного островатые, с заметной ультраскульптурой; светло-коричневые семена диаметром 1–1.4 мм, плоские или немного выпуклые, с тонкой тестой.

Края солончаков и соленых озер. В нашем регионе редкое растение, находящееся на западном пределе ареала.

**Распространение** (Илл. 87): Астраханская (г. Богдо и окрестности; дельта р. Волги); Волгоградская (Заволжье: оз. Эльтон и Горькое) обл. Вид на западном пределе ареала.

Общее распространение: Закавказье (образцы, возможно, относятся к новому виду); Средняя Азия (в основном, опустыненные степи и пустыни северного типа).

**12. *S. crassifolia* Pall., Ill. Pl.: 54, fig. 46 (1803) — С. толстолистная.**

Lectotypus (Freitag, Lomonosova, 2006): [Iran] Gilan, S.G. *Gmelin* (LE!).

Syn.: *Echinopsilon crassifolium* (Pall.) Moq., *Chenop. Monogr. Enum.*: 89 (1840);

*Schoberia obtusifolia* Bunge, *Beitr. Fl. Russl.*: 290 (1852);

Lectotypus (Freitag, Lomonosova, 2006): [Kazakhstan] E deserto trans-Uralensi, in salinis Ustjurtensibus, Sept. 1840, *Cederholm* (P; isolectotypi: P, LE).

*Suaeda obtusifolia* (Bunge) Trautv., *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc.* 40: 62 (1867);

*S. drepanophylla* Litv., *Sched. Herb. Fl. Ross.* 6: 109 (1908);

Lectotypus (Freitag, Lomonosova, 2006): [Uzbekistan] Бухарские владения, солончак близ ст. Фараб, 12.X.1901, N. *Androsov* (LE; isolectotypi: LE, МНА).

Однолетники высотой до 40 см. Листья серповидные (загнутые), сильно мясистые, на конце тупые. Соцветие рыхлое, длиной до 10 см. Листочки околоцветника при плодах вздутые, с небольшими конусовидными выростами (Илл. 72-3), примерно равными по величине. Красные семена диаметром около 1 мм, без выраженной ультраскульптуры. Светло-коричневые семена диаметром 1.5–1.7 мм.

**Распространение:** Краснодарский кр. (побережье).

Общее распространение: Казахстан; Иран; Западный Китай.

**13. *S. salsa* (L.) Pall., Ill. Pl.: 46 (1803) — С. солончаковая.**

Bas.: *Chenopodium salsum* L., *Sp. Pl.*: 221 (1753).

Lectotypus (Freitag, Lomonosova, 2006): *Herb. Linn.* 315.12 (LINN).

Epitypus (Freitag, Lomonosova, l.c.): Россия, Астраханская обл., северная часть, ост.[ановка] «Новострой», солончак в понижении с *Tamarix* и *Salicornia*, 7.X.2004, М. Ломоносова 716 (NS; isoepitypi — AA, ALTB, B, C, E, G, GB, JE, K, KAS, LD, LE !, МНА, MW, NS, TK, W).

Syn.: *Salsola salsa* (L.) L., *Sp. Pl.*, ed. 2: 324 (1762);

*Schoberia salsa* (L.) C.A. Mey. in *Ledeb., Fl. Alt.* 1: 401 (1829).

*Suaeda maritima* var. *salsa* (L.) Moq., *Chenop. Monogr. Enum.*: 128 (1840);

*Chenopodina salsa* (L.) Moq. in *DC., Prodr.* 13(2): 160 (1849);

*Suaeda maritima* subsp. *salsa* (L.) Soó in Soó et Javorka, *Magyar Nov. Kezik.* 2: 785 (1951).

Однолетние, темно-зеленые или серовато-зеленые растения с прямостоячим стеблем высотой до 70 см. Листья длиной до 3 см. Кроющие листья в верхней части соцветия в 2–4 раза

длиннее цветковых клубочков (кроющие листья терминальных клубочков максимум в 2 раза длиннее). Клубочки четковидные, из 5–10 цветков. Диаметр околоцветника при плодах более 1.5 мм. Красные семена диаметром 1–1.4 мм, светло-коричневые — около 1.5 мм.

Солонцы и солончаки.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Ростовская; Самарская; Саратовская обл.

Общее распространение: Восточная и Юго-Восточная Европа; Кавказ; Казахстан; Южная Сибирь.

**14. *S. pannonica* (Beck) Graebn. in Asch. et Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 5: 202 (1913) — С. венгерская.**

Vas.: *Schoberia pannonica* Beck in Reichenb., Icon. Fl. Germ. Helv. 24: 169 (1909);

Lectotypus (Tomšovic in Freitag et al., 1996): Hungaria, Com. Alba, prope Velence, IX.1879, Tauscher (PRC-455015, central specimen, photo!).

*Suaeda maritima* L. subsp. *pannonica* (Beck) Soó ex P.B. Ball, Fedd. Repert. 69: 44 (1964).

Однолетние растения с восходящими или прямостоячими побегами высотой до 50 см. Нижние листья длиной до 3 см, шириной 1–2 мм. Цветки собраны по (1)3–7 в пазухах брактеей. Место прикрепления околоцветника к оси смещено к его краю; листочки околоцветника (5) спаяны до половины длины, при плодах один из них с более выраженным капюшонообразным выростом (Илл. 72-4), остальные — без выростов или с очень короткими одинаковыми выростами (иногда плоды, формирующиеся из терминальных цветков, могут иметь одинаковые небольшие выросты: Fischer, Kästner, 2011). Темные семена немного вытянутые, широкоовальные из-за выдающегося зародышевого корешка, диаметром 1–1.3 мм, толщиной 0.5–0.6 мм, с нерезким, туповатым килем; коричневые семена диаметром 1.3–1.5 мм.

Железнодорожное полотно, пески техногенного происхождения, рудничные отвалы.

**Распространение** (Илл. 87): Пока собрано однажды: Рязанская обл., г. Рязань, пос. Строитель, по направлению к пос. Петкино, на песке, IX.2011, собр. Т. Палкина sub *Suaeda prostrata* (MW). Новый вид для флоры России.

Общее распространение: Средняя Европа (солонцы). Как заносное собрано также в 2009 г. в Белоруссии (MW). Все просмотренные экземпляры заносного происхождения способны плодоносить в наших условиях, но степень натурализации пока неизвестна. В Средней Европе *S. pannonica* также иногда переходит на техногенные местообитания (Freitag et al., 1996); указания на встречаемость вида в юго-восточной России в цитируемой работе ошибочны.

## **6. Subfam. *Salsoloideae* ('*Salsoloides*') Raf., Fl. Tellur. 3: 45 (1837), incl. *Camphorosmoideae* Ulbr.**

Турпс: *Salsola* L.

Однолетники, полукустарники, кустарники или деревья, голые или опушенные простыми, двуконечными или пузыревидными волосками. Листья обычно вальковатые или шиловидные, иногда уплощенные, мясистые или жесткие, с разными типами анатомической структуры листа и фотосинтеза. Цветки одиночные или собранные в цимозные соцветия. Околоцветник из 4–5 свободных или в разной степени срастающихся листочков, при плодах нередко с крыловидными или бугорчатыми выростами. Перикарпий поделен на несколько анатомо-топографических зон, плотно прилегает к тонкой спермодерме. Семя с периспермом или без него. Зародыш горизонтально или вертикально расположенный, подковообразный или спирально скрученный на 1.5–3 оборота.

### **Trib. *Camphorosmeae* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 83 (1840).**

Турпс: *Camphorosma* L.

Растения голые или покрыты простыми волосками. Цветки с 4- или 5-членным, обычно спаянным в нижней половине или выше околоцветником, без прицветников. Околоцветник при плодах часто меняет форму и консистенцию, реже почти неизменяющийся. Зародыш подковообразный, перисперм чаще обильный.

Не менее 20 родов или немногим менее 200 видов, с наибольшим разнообразием в Австралии.



## 22. Род Камфоросма — *Camphorosma* L., Sp. Pl.: 122 (1753)

Турпу: *C. monspeliaca* L.

Полукустарнички, реже полукустарники, образующие дерновинки, или растения однолетние. Опушение из простых волосков, обычно хорошо заметное (ко времени плодоношения растений опушение частично исчезающее). Листья шиловидные, в основании немного расширенные или по всей длине равные, шириной до 2 мм, на верхушке без заострения. Соцветия из скученно расположенных цветков. Околоцветник бокаловидный, из 4 спаянных более чем на половину, равных или неодинаковых по длине листочков. Тычинок 4, пыльники без придатка. Стилдии в основании сростаются в столбик. Зародыш семени вертикальный, подковообразный. Перисперм более или менее заметный.

1. Полукустарнички, реже полукустарники. Оси соцветия беловатые от густого спутанного опушения ..... 2

– Однолетники. Ось соцветия красноватая или беловатая, голая или рассеянно опушенная. — 1. *C. songorica*.

2. Полукустарнички с плагиотропными побегами. Ветвеукоренение и придаточные корни часто имеются. Листья шиловидные. Репродуктивные побеги 10–50 см дл. Околоцветник длиной 3(3.5) мм, с 2 боковыми длинными и 2 короткими зубцами. Плод овальный, длиной 1.5–2 мм. — 2. *C. monspeliaca*.

– Полукустарнички с ортотропными побегами. Листья линейно-шиловидные. Репродуктивные побеги длиной 25–80 см. Околоцветник длиной 1.5 мм, с 4 одинаковыми зубцами. Плод округлый, длиной около 1 мм. — 3. *C. lessingii*.

**1. *C. songorica*** Bunge, Тр. Петерб. Имп. Бот. сада 6: 415 (1879) — **К. джунгарская** (Илл. 73).  
Турпу: n.v.

Однолетние растения высотой до 40 см с прямыми или распластанными побегами. Стебель нередко с красным оттенком, довольно густо опушен простыми волосками. Листья длиной до 1 см, шиловидные или линейно-шиловидные, опушенные. Соцветия компактные, из сближенных цветков. Околоцветник длиной 3–3.5 мм. Пыльники длиной около 1 мм. Плод овальный, длиной 1.7–2.5 мм, с пленчатым перикарпием.

Солонцы, края солончаков.

До сих пор остается неясным вопрос об ареале и надежных морфологических отличиях этого вида от средневропейского, более голого таксона *C. annua*. Вполне возможно, что оба вида встречаются на нашей территории.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская; Воронежская (Поворинский р-н, окрестности с. Байчурово, 10.VIII.2001, В.А. Агафонов, MW); Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Ростовская; Самарская (левобережные р-ны: LE, MW, PVB); Саратовская; Ульяновская (левобережные р-ны: LE, MW; PVB) обл.

Общее распространение: Средняя, Юго-Восточная Европа, Средняя Азия.

**2. *C. monspeliaca*** L., Sp. Pl.: 122 (1753) — **К. монпельйская**.

Lectotypus (Hedge in Jarvis et al., 1993): Herb. Burser XXV: 55 (UPS).

Лектотипификация Jafri et Rateeb (1978) аннулирована, так как образец 165.2 (LINN) не аннотирован Линнеем.

Полукустарнички или (реже) полукустарники высотой до 50 см, образующие дерновинки. Листья шиловидные или линейные, слабо расширенные в основании или по всей длине равные, длиной до 1 см, опушенные полуприжатыми волосками; в их пазухах обычно имеются брахибласты. Ось соцветия белая из-за наличия спутанных простых волосков. Околоцветник из 4 спаянных не менее чем наполовину, немного неравных по длине листочков. Пыльники длиной 1.2–1.3 мм. Плод (без очень длинных столбика и рылец) около 1.5 мм.



Илл. 73. Гербарный лист *Camphorosma songorica*.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия (юг); Волгоградская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Самарская (юго-восток); Саратовская обл.

Общее распространение: Южная, Средняя, Восточная Европа; Средняя и Передняя Азия, южная Сибирь.

3. *C. lessingii* Litv., Тр. Бот. муз. Акад. Наук 2: 96 (1905) — К. Лессинга.

Лектотип пока не выбран (Freitag, in prep.).

По облику схоже с *C. monspeliaca*, но листья короче, до 7 мм, репродуктивные побеги обычно прямые, околоцветник и плод мельче. Комплекс критических таксонов, нуждающихся в ревизии.

**Распространение:** Астраханская; Оренбургская обл.

Общее распространение: Средняя, Передняя и Центральная Азия.

### 23. Род Бассия — *Bassia* All., Mélanges Phil. Mat. Soc. Roy. Turin. 3: 177 (1766)

Типус: *B. muricata* All.

Син.: *Chenolea* Thunb., Nov. Gen. Pl. 1: 10 (1781);

Типус: *C. diffusa* Thunb.

*Willemetia* Maerckl., Schrad. J. Bot. 3(1): 330 (1800) nom. inval., non Necker 1790;

*Kochia* Roth, Schrad. J. Bot. 1(2): 307 p.p. (1801);

Типус: *K. arenaria* Roth (= *Bassia laniflora*).

*Echinopsilon* Moq. in Soyer-Willemet, Ann. Sci. Nat., ser. 2(2): 127 (1834) p.p.;

*Chenoleoides* Botsch., Бот. журн. 61(10): 1408 (1976);

Типус: *C. arabica* (Boiss.) Botsch. (= *Bassia arabica*).

Однолетники или полукустарники, всегда опушенные простыми шелковистыми, спутанными или шерстистыми волосками. Листья плоские, цельнокрайние или вальковатые, с кранц-анатомией и  $C_4$  типом фотосинтеза, без остроконечия на верхушке. Цветки собраны по нескольку в пазухах прицветников. Околоцветник из 5 голых или в разной степени опушенных листочков, спаянных в нижней половине. Тычинок 5, пыльники без придатков. Листочки околоцветника при плодах чаще с крыльями, шиловидными придатками или бугорками, которые развиваются близ их середины, реже выросты отсутствуют. У некоторых видов степень формирования таких выростов может быть различной в пределах одного растения (гетероантокарпия); в особенности это выражено у *Bassia scoparia* (см. также Aellen, 1954 sub *Kochia*). Плод сухой. Зародыш горизонтальный или вертикальный, подковообразный.

Около 20 видов, распространенных в семиаридных и аридных регионах Евразии. Современная систематика и таксономия этого рода претерпели значительные изменения (см. Kadereit, Freitag, 2011). Однако и ранее родство некоторых таксонов, рассматривавшихся в составе родов *Bassia* и *Kochia*, было очевидно (Сухоруков, 2003 б).

1. Полукустарнички или полукустарники с линейными или линейно-ланцетными листьями. Прицветные листья в верхней части соцветия, как правило, немного превышают клубочки цветков или вовсе редуцированы. Листочки околоцветника при плодах с крыловидными выростами. — 1. *B. prostrata*.

– Однолетники с вальковатыми нитевидными или плоскими продолговатыми листьями. Прицветные листья по всей длине соцветия значительно длиннее цветковых клубочков..... 2

2. Листья плоские..... 3

– Листья вальковатые. Листочки околоцветника развивают при плодах крыловидные выросты. — 3. *B. laniflora*.

3. Листочки околоцветника опушенные, развивают при плодах шиловидные, крючковидно загнутые на конце выросты. Листья длиной до 2.5 см, одножилковые или с 2 неясными бо-



ковыми жилками; нижние листья овальные или продолговато-овальные, остальные — ланцетные или линейно-ланцетные. — 2. *B. hyssopifolia*.

– Листочки околоцветника голые или реснитчатые, при плодах с крыловидными выростами или бугорками. Хотя бы нижние листья более длинные (до 8 см), продолговатые, лопатчатые; верхние листья уже, ланцетные или линейные. — 4. *B. scoraria*.

**1. *B. prostrata* (L.) A.J. Scott, Fedd. Repert. 89(2-3): 108 (1978) — Б. простертая, или Изень.**

Bas.: *Salsola prostrata* L., Sp. Pl.: 222 (1753);

Lectotypus (Tan in Tan et Strid, 1997): Herb. Linn. No. 315.15 (LINN!).

Syn.: *Kochia prostrata* (L.) Schrad., Neues J. Bot. 3(3-4): 85 (1809).

*K. suffruticulosa* Less., Linnaea 9: 202 (1835).

Полукустарнички или полукустарники высотой до 20–70(100) см, ветвистые в базальной части. Нижние листья длиной до 2.5 см. Листья линейные или линейно-ланцетные, как и стебель, опушенные. Прицветные листья обычно редуцированные, почти не превышают клубочки из 2–5 цветков, реже (в нижней части) длиннее их. Околоцветник густоопушенный, его листочки развивают при плодах крыловидные выросты (белого цвета с темными жилками) диаметром 3.5–6 мм. Пыльники длиной 0.8–1.2 мм. Плоды диаметром 2–2.5 мм.

Обычное растение степных, пустынных и горно-пустынных регионов Евразии. В нашей флоре встречается на степных микроповышениях, солонцах, песчаных массивах, мелах и мергелях. Растение с широкой экологической амплитудой.

**Распространение** (Илл. 87): Астраханская обл.; Башкирия (южная часть); Белгородская (юго-вост.); Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская; Пензенская (Неверкинский р-н, в 5 км южнее с. Октябрьское, V.2013, Полумордвинова, Новикова, MW); Ростовская; Самарская; Саратовская; Тамбовская обл. (юго-вост.); Татарстан; Ульяновская обл.

Общее распространение: Умеренные, преимущественно аридные регионы Евразии. Заносное в пустынной зоне США.

**2. *B. hyssopifolia* (Pall.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 547 (1891) — Б. иссополистная (Илл. 74).**

Bas.: *Salsola hyssopifolia* Pall., Reise 1: 491 (1771);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): «In salsis subhumidis ad Volgam Jaicum...» (LE!).

Образцы из BM (3 листа), судя по всему, получены из Испании, и их отождествление с *B. hyssopifolia* представляется сомнительным, так как испанские образцы (*B. reuteriana* s.str.) отличаются от восточноевропейских растений более голым околоцветником и общим габитусом.

Syn.: *Chenopodium lanuginosum* Moench, Meth.: 330 (1794);

*Willemetia lanata* Maerkl., J. Bot. 3(1): 330 (1801) nom. illegit.;

*Kochia hyssopifolia* (Pall.) Roth, Neue Beitr.: 176 (1802);

*Echinopsilon lanatum* (Maerckl.) Moq. in Soyer-Willemet, Ann. Sci. Nat., ser. 2, 2: 127 (1834) nom. illegit.;

*E. hyssopifolium* (Pall.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 87 (1840);

*E. caspicum* Bunge, Mém. Sav. Étr. Petersb. 7: 455 (1851).

Однолетники высотой до 40(60) см. Нижние листья продолговатые или ланцетно-продолговатые, реже ланцетные, длиной до 2.5 см, верхние — ланцетные или линейно-ланцетные, все одножилковые, опушенные. Цветки по несколько в пазухах прицветных листьев, в основании с пучком б.м. длинных волосков. Околоцветник хотя бы в верхней половине опушенный; его листочки спаяны на 1/3–1/2, при плодах формируют у своей середины крючковидно загнутые внутрь придатки. Плоды диаметром 1.3–1.6 мм.

Встречается спорадично или б. м. часто по краям солончаков, на солонцах, иногда на песках или как рудеральное растение.



Илл. 74. Гербарный лист *Bassia hyssopifolia*.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл. (преимущественно районы, расположенные на левом берегу р. Волги); Калмыкия; Краснодарский кр.; Ростовская (южная часть, редко); Самарская (юго-восток); Саратовская (левобережные юго-восточные районы, на правобережье Волги вид известен в окрестностях г. Саратова, близ с. Атамановка: MW); Оренбургская; Ульяновская (крайне редко) обл.

Общее распространение: Преимущественно аридные и семиаридные регионы Евразии, включая Кавказ, южную Украину, Среднюю Азию, Ближний Восток (на юг до Ирака и Саудовской Аравии). В Средней Европе достигает на севере своего ареала Австрию и Венгрию; как редкое заносное растение (б. ч. старые сборы) известно в Литве (BILAS), Германии (E) и на юге Швеции (H). Также занесено в Австралию, Северную и Южную (Arroyo et al., 2000) Америку. В Северной Африке, Испании и южной Франции существует морфологически слабо обособленный, но принимаемый за самостоятельный и географически выделенный вид *B. reuteriana* Gürke. В пределах западного Китая *B. hyssopifolia* представлена, видимо, особым таксоном с узкими листьями и слабоопушенным околоцветником.

**3. *B. laniflora* (S.G. Gmel.) A.J. Scott, Fedd. Repert. 89(2–3): 108 (1978) — Б. шерстистоцветковая.**

Bas.: *Salsola laniflora* S.G. Gmel., Reise 1: 160 et tab. 37 (1774);

Lectotypus: not designated (syntypi in Pr!);

Syn.: *Kochia arenaria* Roth, Schrad. J. Bot. 1(2): 307 (1801);

*Salsola arenaria* Waldst. et Kit., Descr. Icon. Pl. Hung. 1: 80 (1802);

*S. dasyantha* Pall., Ill. Pl.: 19 (1803);

*S. tenuifolia* M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 1: 188 (1808);

*Kochia dasyantha* (Pall.) Schrad., Neues J. Bot. 3, 3–4: 86 (1809);

*K. laniflora* (S.G. Gmel.) Borb., Balaton Fl.: 340 (1900).

Однолетние, обычно ветвистые в базальной части растения высотой до 50–70(100) см с дуговидно восходящими ветвями. Листья нитевидные, (полу)вальковатые, нижние листья длиной до 3 см, остальные — до 1–1.5 см. Соцветие олиственное, из клубочков, состоящих из 2–5 цветков, нередко при основании с пучком длинных волосков. Околоцветник опушенный, его листочки развивают при плодах у своей середины крыловидные выросты (белого цвета с темными жилками) диаметром 3–5.5(6.5) мм. Пыльники длиной 0.7–1.3 мм. Плоды диаметром 1.5–2 мм.

Встречается на аллювиальных наносах в поймах рек, песчаных степях, по опушкам сосновых лесов, иногда на мелах и мергелях, от лесостепи до опустыненной степи. Крайний северный предел ареала совпадает с южной границей подзоны широколиственных лесов.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия; Белгородская; Брянская (Новозыбковский р-н, опушка сосняка в 5 км к западу от пос. Вышков, 10.VIII.1974 и 20.VII.1975, Ю.Е. Алексеев; MW, МНА); Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Курская; Липецкая; Пензенская; Оренбургская; Ростовская; Рязанская; Самарская; Саратовская; Тамбовская обл.; Татарстан; Ульяновская обл.; как редкое заносное растение в Ленинградской; Московской (юго-восток); Нижегородской; Тульской обл.

Общее распространение: Казахстан; Южная Сибирь; Кавказ; Северо-Запад Центральной Азии; Малая Азия; Средняя и Южная Европа. Первичный ареал вида располагается в степной зоне.

**4. *B. scoparia* (L.) A.J. Scott, Fedd. Repert. 89(2–3): 108 (1978) — Б. веничная.**

Bas.: *Chenopodium scoparium* L., Sp. Pl.: 221 (1753);

Lectotypus (Jafri, Rateeb, 1978): Herb. Linn. 313.20 (LINN).

Syn.: *Suaeda sieversiana* Pall., Ill. Pl. 45 (1803);



*Kochia scoparia* (L.) Schrad., Neues J. 3, 3(4): 85 (1809);

*K. sieversiana* (Pall.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 415 (1829);

*K. scoparia*  $\beta$  [var.] *densiflora* Turcz. ex Moq. in DC., Prodr. 13(2): 131 (1849);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): In hortis oleraceis ad stationem Lipow, prope Kiachtam, 1829, Turcz. [aninov] 171 (LE!).

*K. scoparia* subsp. *densiflora* (Turcz. ex Moq.) Aellen in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., ed. 2, 3(2): 710 (1961);

*K. parodii* Aellen, Verh. Naturf. Ges. Basel 50: 151 (1939) [vidi spec. auth. in MW!];

*K. densiflora* (Turcz. ex Moq.) Aellen, Mitt. Basler Bot. Ges. 2(1): 13 (1954);

*Bassia scoparia* subsp. *densiflora* (Turcz. ex Moq.) Cirujano et Velayos, An. Jard. Bot. Madrid 44(2): 577 (1987).

Однолетники с обычно разветвленным стеблем высотой до 100–150(200) см. Листья плоские, лопатчатые, ланцетные или линейно-ланцетные; нижние листья длиной до 7–8 см, с хорошо выраженными тремя жилками. Соцветие олиственное, прицветные листья значительно превышают клубочки из 2–5 цветков. Околоцветник голый или лишь реснитчато опушенный, при плодах у своей середины без выростов или с небольшими выростами в виде крыльев или бугорков диаметром до 3.5 мм, белого или красноватого цвета, с едва заметными темноватыми жилками. Пыльники длиной 0.8–1 мм. Плоды овальные, длиной 2–2.2 мм.

**Распространение:** Во всех областях и республиках (как археофит или неофит), за исключением арктических северо-восточных районов. К северу достигает юга Кольского полуострова, Вологодской и Архангельской областей (по железнодорожному полотну). В более южных регионах обычное железнодорожное растение, иногда встречающееся также на других рудеральных местообитаниях. В степной зоне часто разводится для изготовления веников. Происхождение неизвестно, однако следует отметить, что особый подвид с опушенным околоцветником, описанный ранее как *Kochia scoparia* subsp. *hirsutissima* Sukhor., встречается в горных районах Центральной Азии.

Общее распространение: Евразия; Северная Африка (заносное); Северная и Южная Америка (заносное).

**Примечание:** *B. scoparia* следует принимать в широком объеме, включая *B. sieversiana* (= *Kochia sieversiana* = *K. densiflora*). Последний таксон отличается от *K. scoparia* s.str. лишь наличием длинных извилистых волосков в основании цветковых клубочков. Этот признак весьма вариабельный (Мосякин, 1996; Mavrodiev, Suchorukow, 2002); но других отличий между этими таксонами не найдено, в том числе в пределах их первичного ареала (равнинные территории Центральной Азии). Такие же формы с длинным пучком волосков при основании цветковых клубочков встречаются также, например, у *B. laniflora*. Типовой подвид чрезвычайно вариабельный по опушению, наличию или отсутствию выростов на листочках околоцветника (см. также Aellen, 1954). Молекулярные исследования также не подтверждают выделение *B. sieversiana* в качестве сепаратного вида (Kadereit, Freitag, 2011).

В озеленении часто используют форму, описанную как *Kochia scoparia* f. *trichophylla* Schinz et Thell., Verz. Säm. Bot. Gart. Zürich: 10 (1909). Такие растения сильно ветвятся в основании и имеют более узкие, линейные или линейно-ланцетные листья. Weinert (1982) указывает на естественное произрастание таких растений в Пакистане.

## 24. Род Седобассия — *Sedobassia* Freitag et G. Kadereit, Taxon 60(1): 72 (2011)

Typus: *S. sedoides* (Pall.) Freitag et G. Kadereit.

Однолетние, густоопушенные простыми (полу)прижатыми волосками растения высотой до 60(80) см, при сушке обычно чернеющие. Стебель простой или ветвистый, белошерстистый от спутанных волосков. Листья полуальковатые, серо-зеленые (при сушке черноватые),

длиной до 2(2.5–3) см, шириной 1–2.5 мм. Цветки по 1–3 в пазухах прицветных листьев. Околоцветник опушенный, 5-членный, его листочки спаяны на 1/3–1/2, при плодах нераскрывающиеся и развивающиеся у своей середины треугольно-шиловидные или шиловидные, голые или скудно опушенные выросты длиной 0.8–1.5 мм. Столбик длиной около 0.2 мм, стилодии с рыльцами длиной около 0.7 мм. Семена яйцевидные или овальные, длиной 1.7–2.2 мм.

1 вид в степях и северных пустынях Евразии.

**1. *S. sedoides* (Pall.) Freitag et G. Kadereit, Taxon 60(1): 72 (2011) nom. cons. prop. — С. очитковидная.**

Bas.: *Salsola sedoides* Pall., Reise 1: 213 (1771) non L. 1759;

Lectotypus (Freitag, Sennikov, 2014a): Ad Jaikum et Volgam in salsis, argillosis irriguis ubique etiam borealioribus (LE). Предложение о консервации *Salsola sedoides* Pall. дано в отдельной заметке (Freitag, Sennikov, 2014b).

Syn.: *Bassia sedoides* (Pall.) Asch. in Schweinfurth, Beitr. Fl. Aethiop. 1: 187 (1867) in adn.;

*Suaeda sedifolia* Pall., Ill. Pl.: 41, tab. 32–34 (1805);

Lectotypus (Freitag, Sennikov, 2014a): Tab. 33 in Pall., l.c. (1805).

*Echinopsilon sedoides* (Pall.) Moq. in Soyer-Willemet, Ann. Sci. Nat., ser. 2, 2: 127 (1834);

*Bassia sedoides* (Pall.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 547 (1891) nom. superfl.

Описание вида совпадает с описанием рода.

Степные микроповышения, солонцовые почвы, вторичные местообитания, иногда на песках и меловых субстратах. Обыкновенно в степях и северных пустынях.

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия (южная половина); Белгородская; Волгоградская; Воронежская обл.; Краснодарский кр.; Курская (редко); Липецкая; Мордовия (Ромодановский р-н, окрестности с. Кочурово, верхняя часть склонов южной экспозиции, 7.IX.1979, В. Левин, GMU); Оренбургская; Пензенская; Ростовская; Самарская; Саратовская; Тамбовская обл.; Татарстан; Тульская (окраина г. Венев, южный известняковый склон, близ дороги, 30.VIII.1949, А. Скворцов; MW); Ульяновская обл. Как редкое заносное растение известно из Ленинградской; Московской (несколько современных сборов в MW, МНА); Тверской обл. (близ Твери, на полотне ж.д. у разъезда «Дорошиха», 3.VIII.1917, М. Назаров 2801; MW); Удмуртии.

Общее распространение: Средняя и Юго-Восточная Европа; Казахстан и северная часть Средней Азии; юг Западной Сибири; северо-запад Центральной Азии; как редкое заносное в Западной и Северной Европе.

## **25. Род Спиробассия — *Spirobassia* Freitag et G. Kadereit, Taxon 60(1): 71 (2011)**

Typus: *S. hirsuta* (L.) Freitag et G. Kadereit

Однолетние, ветвистые в нижней и средней частях растения высотой до 60 см. Стебель и листья густо покрыты простыми отстоящими волосками длиной до 1.5(2) мм, позднее частично опадающими. Листья в свежем виде мясистые, вальковатые, длиной до 1.5(2) см. Соцветие олиственное; прицветные листья длиннее одиночных или скученных по 2(3) цветков. Оси соцветия штопоровидно изогнутые. Околоцветник из 5 листочков, 2 или 3 листочка формируют шиловидные выросты; остальные — с небольшими бугорками или вовсе без них. Плод 1.5–2 мм. Зародыш семени горизонтальный.

1 вид в южных степях Евразии и на побережьях морей Западной и Южной Европы.

**1. *S. hirsuta* (L.) Freitag et G. Kadereit, Taxon 60(1): 71 (2011) — С. шерстистая (Илл. 75).**

Bas.: *Chenopodium hirsutum* L., Sp. Pl.: 221 (1753);

Lectotypus (Jonsell et Jarvis, 1994): Herb. Burser XVI (2): 19 (UPS).

Syn.: *Suaeda albida* Pall., Ill. Pl.: 53 (1803);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Tab. XLV in Pallas, l.c. (1803);

*Kochia hirsuta* (L.) Nolte, Novit. Fl. Holsat.: 24 (1826);



Илл. 75. Гербарный лист *Spirobassia hirsuta*.



*Willemetia hirsuta* (L.) Moq., Ann. Sci. Nat., ser. 2, 1: 210 (1834) nom. illegit.;  
*Echinopsilon hirsutum* (L.) Moq. in Soyer-Willemet, Ann. Sci. Nat., ser. 2, 2: 127 (1834);  
*Bassia hirsuta* (L.) Asch. in Schweinfurth, Beitr. Fl. Aethiop. 1: 187 (1867) in adn.;  
*B. hirsuta* (L.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 547 (1891) nom. superfl.

Описание вида совпадает с описанием рода.

Встречается по солончакам (вне региона также на маршах); рассеянно, но в местах произрастания часто в большом количестве.

**Распространение** (Илл. 87): Астраханская; Волгоградская обл. (южная часть); Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская (азиатская часть: Светлинский р-н, ТЛТ); Ростовская (юг); Саратовская обл. (Балаковский уезд [Краснопартизанский р-н], с. Б. Кушум, 2.VIII.1919, собр. А. Николюхин, LE). Образец из Самарской обл. (Т. Плаксина, 2011 г.), определенный как *Bassia hirsuta*, представляет собой *Sedobassia sedoides*.

Общее распространение: Казахстан; Западная, Южная Европа; западная часть Северной Америки (как заносное растение).

### **Trib. Caroxyleae** Akhani et Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 947 (2007)

Typus: *Caroxylon* Moq.

Однолетние или многолетние растения (полукустарники или кустарники), обычно опушенные простыми, короткими и длинными многоклеточными волосками (длинные простые волоски часто имеют расширенное основание, или «подиум»), реже голые или покрыты двуконечными или пузыревидными волосками. Листья очередные или супротивные, нередко очень короткие и при основании часто с горбиком, на конце тупые или заостренные. Пыльники на конце с крупным или маленьким придатком. Околоцветник с крыльями или бугорками, редко без них.

По-видимому, не менее 15 родов и 300 видов в Евразии и Африке. Наиболее представительные роды — *Caroxylon* и *Climacoptera*.

## **26. Род Кароксилон — Caroxylon** Thunb., Nov. Gen. Pl. 2: 37 (1782)

Typus: *C. salsola* Thunb. (= *C. aphyllum* (L.f.) Tzvel.).

Syn.: *Nitrosalsola* Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 80 (1993);

Typus: *N. nitraria* (Pall.) Tzvel. (= *C. nitrarium*).

Однолетники или (полу)кустарники, в свежем виде при растирании обычно неприятно пахнущие. Опушение из простых (в большинстве случаев зазубренных) волосков, но у ряда видов имеются пузыревидные или двуконечные волоски. Листья до 3 см, обычно очередные, реже — супротивные, вальковатые, с более или менее выраженным бугорком при основании, верхние вегетативные листья и прицветники нередко редуцированные до влагалищ. Цветки с 2 прицветничками, габитуально схожими с прицветниками. Цветки (4)5-членные, из равных листочков, при плодах развивающих белые, желтые или красные крыловидные выросты или бугорки, реже придатки не образуются. Тычинок (4)5, с пыльниками, разделенными до середины или почти до верхушки и на конце имеющими едва заметные, невздутые конусовидные придатки. Зародыш семени, как правило, горизонтальный.

В роде содержится не менее 70 видов, распространенных в аридных областях Евразии и Африки. Тем не менее, его точное число пока не подлежит однозначной оценке в силу слабой изученности объема ряда видов и недостатка материала для молекулярных исследований.

1. Растения покрыты прижатыми двуконечными и (особенно оси) спутанными простыми волосками. Почки шаровидные. Полукустарничек. — 1. *C. nodulosum*.

– Растения почти голые или покрыты только простыми волосками. Шаровидные почки отсутствуют..... 2

2. Однолетники. Нижние листья длиной до 2 см, как и стебель, шерстисто опушенные, быстро опадающие и почти без бугорка; шерстистое опушение ко времени цветения исчеза-

ющее. Прицветные листья в основании с небольшим бугорком. Теки пыльников свободные доверху. Крыловидные выросты на листочках околоцветника белые или желтовато-белые, диаметром 5–8 мм. — 4. *C. nitrarium*.

– Полукустарнички с разной степенью одревеснения, нередко образующие каудекс. Теки пыльников в верхней части спаянные..... 3

3. Растения высотой до 150 см с мощным многоглавым каудексом. Соцветие очень густое. Крыловидные выросты на листочках околоцветника белые, желтоватые или розоватые, диаметром около 1 см. — 3. *S. dendroides*.

– Растения высотой до 50 см. Соцветия негустые..... 4

4. Листья, в том числе прицветные, в основании без выраженного бугорка. Листочки околоцветника густоопушенные. Крыловидные выросты на околоцветнике диаметром 7–9 мм, красных оттенков, впоследствии бурющие. — 4. *C. orientale*.

– Верхние вегетативные, а также прицветные листья с небольшим бугорком. Крыловидные выросты на околоцветнике диаметром 5–7 мм, белые или желтоватые. –2. *C. laricinum*.

**1. *C. nodulosum* Moq. in DC., Prodr. 13(2): 177 (1849) — К. узловатый.**

Syntypi: LE!, G!, P?

Syn.: *Salsola nodulosa* (Moq.) Pjin во Фл. Юго-Востока 4: 222 (1930).

Серебристо-сероватые от простых и двуконечных волосков полукустарнички высотой до 30 см, обычно растопыренно-ветвистые в нижней части. Почки в нижней части побегов шаровидные, листья, как и прицветники, влагалищевидные, длиной до 2 мм, с небольшим горбиком при основании. Листочки околоцветника (5) опушенные, формирующие крыловидные выросты (диаметр околоцветника с крыльями 8–10 мм). Теки пыльников доверху свободные. Рыльца тонкие, островатые. Плод диаметром около 2 мм.

Глинистые пустыни.

**Распространение:** Известен только один старый сбор из окрестностей г. Астрахани («Astracanae, August 1823, Prescott»; LE). Вероятно нахождение вида на юге Калмыкии.

Общее распространение: Кавказ; Передняя и Средняя Азия.

**2. *C. laricinum* (Pall.) Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 81 (1993) — К. лиственничный (Илл. 76).**

Bas.: *Salsola laricina* Pall., Ill: 21 (1803).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [без даты и места сбора, но, протологу, «...deserti Caspici, praesertim inter Volgae ostia et Cuman fluvium...»] BM-001125432!).

Ветвистые в основании полукустарнички с небольшим (до 10 см) одревеснением осей. Побеги высотой до 50 см, беловатые, опушенные искривленными и часто спутанными простыми волосками; при плодоношении опушение почти исчезающее. Листья длиной до 1(1.3) см, в их пазухах имеются многочисленные укороченные побеги. Соцветие негустое; прицветники в верхней его части примерно равны прицветничкам. Листочки околоцветника тупые, по краю густоопушенные, впоследствии теряющие волоски, при плодах развивают белые или желтоватые крыловидные выросты (диаметр крыльев околоцветника не превышает 7 мм).

Встречается на микроповышениях в подзоне опустыненных степей, солонцах, иногда на мелах и каменистых склонах. Первичный ареал вида лежит в подзоне опустыненных степей (один из доминантов растительных сообществ). Спорадично в северных пустынях.

**Распространение:** Астраханская; Башкирия (Хайбулинский р-н, юго-восточнее г. Акъяра, солонцеватый выгон, 11.IX.1934, собр. Л. Киркопуло 40 MW); Волгоградская обл.; Калмыкия; Оренбургская; Ростовская (южная половина); Самарская (юго-восток); Саратовская (на левобережье и в окрестностях г. Саратова: MW).

Общее распространение: Казахстан; южная часть Украины. Принадлежность образцов из Турции к *C. laricinum* неоспорна.



Илл. 76. Гербарный лист *Caroxylon laricinum*.



**3. *C. dendroides* (Pall.) Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 81 (1993) — К. древовидный (Илл. 77-1).  
Bas.: *Salsola dendroides* Pall., Ill. Pl.: 22 (1803)**

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [без даты и места сбора, но, по протологу, «..deserti Caspici, praesertim inter Volgae ostia et Cuman fluvium...»] BM-000950605, left specimen!). Правый образец представляет собой *C. laricinum*! Лектотипификация, проведенная Freitag (1997), согласно Art. 9.11 и 9.14 (International..., 2012), недействительна.

Полукустарнички с мощным каудексом, от которого отходит несколько толстых (диаметром до 5–7 мм) стеблей высотой до 150 см. Опушение побегов из искривленных, коротких простых волосков с небольшой примесью длинных волосков (последний тип опушения чаще локализован в нижней части побегов). Листья длиной до 7–10 мм, отчасти сохраняющиеся, верхние стеблевые листья и прицветники длиной до 3 мм, все с горбиком при основании, голые или рассеянно опушенные. Соцветие длинное, густое. Прицветники примерно равны прицветничкам или немного короче последних, все явственно килеватые. Листочки околоцветника (5) свободные, голые или в верхней части опушенные искривленными волосками, при плодах развивают белые, розоватые или желтоватые крыловидные выросты (диаметр околоцветника с крыльями составляет 7–10 мм), 3 внешних листочка с полукруглыми крыльями, остальные 2 — с более узкими выростами. Плод диаметром около 1.5 мм. Перикарпий бесцветный, немного сочный в верхней части плода. Растение при растирании с неприятным запахом.

Встречается по так называемым Бэровским буграм, глинистым пустыням, нередко на вторичных местообитаниях. В дельте Волги обыкновенно.

**Распространение:** Астраханская обл., Калмыкия. Как заносное (эфемерофит) собрано в Удмуртии: г. Ижевск, южный край ж.-д. ст. Ижевск–1, между ж.-д. путями, 1 вегет. экз., 2.X.1984, А.Н. Пузырев (LE). Один старый образец собран значительно севернее основного ареала (Simbirsk [Ульяновск], leg. Vesenmeyer, K !), однако данное указание представляется сомнительным, и не исключено, что этот сбор сделан южнее или восточнее указанного ориентира (равно как и некоторые другие образцы с пометкой «*Rossia meridionalis*, K!»).

Общее распространение: Широко распространенное растение в Ирано-Туранской флористической области.

**4. *C. nitrarium* (Pall.) Akhani et Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 947 (2007). — К. натронный.  
Bas.: *Salsola nitraria* Pall., Ill. Pl.: 23 (1803).**

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Россия, окрестности г. Астрахани] «In colle ruderali nitroso Scharenoi Bugor, paulo supra Astrachaniam ad ipsam Volgam sito», P.S. Pallas (BM!);

Syn.: *S. spissa* M. Bieb., Mem. Soc. Nat. Mosc. 1: 103 (1811);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Ex deserto Wolgico-Uralensi, ex herb. Trinius 7489 (MW !).

*Salsola pseudonitraria* Aellen, Anz. Österreich. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 98: 26 (1961);

Holotypus: Iraq, distr. Basra, desertum meridionale (Southern desert), Naziriya, 10 km SE Ur in fosca secus viam, 6.11.1956, K.H. Rechinger 8178 (E! iso — W!);

*Nitrosalsola nitraria* (Pall.) Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 80 (1993).

Синонимизация *Halogeton jaubertianus* Bal. с *C. nitrarium*, иногда встречающаяся в литературе (sub *Salsola nitraria*), требует проверки, так как первый вид представляет собой рассеянно опушенное растение с расставленными листьями (?isotypus: Carradoce, vers 1100 m, VII.1816, Dr. Balansa 1119, FI!).

Однолетние сильно ветвистые растения высотой до 50 см, с резким неприятным запахом. Ювенильные растения шерстистоопушенные, быстро теряющие волоски и при плодах становящиеся почти голыми или с рассеянными искривленными простыми волосками. Нижние листья длиной до 2 см, как и средние листья, быстро опадающие, с небольшим горбиком при основании. Прицветники длиной до 3 мм, примерно равны или немного короче прицветничков, все с небольшим килем или без него. Листочки околоцветника (5) голые, при плодах с крыловидными выростами белого или желтоватого цвета (диаметр околоцветника с крыльями









Илл. 77. 1 – *Caroxylon dendroides*, 2 – *Ryankovia brachiata*, 3 – *Neocaspia foliosa*, 4 – *Anabasis salsa*.  
Фото автора (1, 2 – Калмыкия, 3, 4 – Волгоградская область).



ми — 5–8 мм), 3 внешних листочка с полукруглыми крыльями, остальные — с продолговатыми выростами. Теки пыльников доверху свободные. Диаметр плода 1–1.5 мм.

Обыкновенное растение пустынной зоны. Встречается на песках, в глинистых пустынях.

**Распространение** (Илл. 88): **Астраханская; Волгоградская обл.** (юго-восток); **Калмыкия**. Как заносное (эфемерофит) собрано в **Удмуртии**: г. Глазов, на россыпи привозного ракушечника боковой ж.-д. ветки ст. Глазов близ завода «Химмаш». 1 экз., 13.VIII.1986, А.Н. Пузырев (LE).

Общее распространение: Широко распространенное растение во всем Ирано-Туране. Как заносное растение (эфемерофит) известно из окрестностей г. Оулу (Финляндия), единично, ex herb. priv. Särkkä (vidi!).

**5. *C. orientale*** (S.G. Gmel.) Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 80 (1993) — **К. восточный**.

Bas.: *Salsola orientalis* S.G. Gmel., Reise: 4: 47 (1784).

Typus: not designated.

Syn.: *S. rigida* Pall., Ill. Pl.: 20 (1803) [vidi spec. auth. in LE!].

Typus: not designated.

Растопыренно-ветвистые полукустарники высотой до 50 см. Однолетние побеги и листья густо опушены простыми волосками. Листья в основании с малозаметным горбиком (у прицветных листьев горбик обычно выражен), длиной до 1 см. Листочки околоцветника опушены спутанными волосками, при плодах развивают крыловидные выросты (диаметр крыльев составляет 7–9 мм).

Встречается по глинистым засоленным пустыням на равнине и в нижнем горном поясе. В Средней Азии обыкновенно. В нашей флоре очень редкое растение, известное только по сборам начала XIX века без конкретной привязки к населенному пункту, может быть найдено в Астраханской области.

**Распространение**: Ближайшее местонахождение известно в окрестностях пос. Ганюшкино (Казахстан, Атырауская область).

Общее распространение: Средняя, Передняя, Центральная Азия. Обыкновенное растение в средних пустынях. В Восточном Средиземноморье и в Северной Африке, несмотря на ряд указаний, встречаются близкородственные таксоны.

## **27. Род Пьянковия — *Pyanckovia* Akhani et Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 949 (2007)**

Typus: *P. brachiata*.

Однолетние, ветвистые в базальной части растения высотой до 35 см. Стебель голый или покрыт короткими волосками (заметными обычно в верхней части растения). Листья вальковатые, длиной до 2.5(3) см, отогнутые от стебля, прямые или серповидно загнутые, на конце с небольшим, желтоватым, коническим остроконечием, с характерным опушением из простых волосков двоякого типа: волоски первого типа короткие и искривленные, без «подиума», вторые — длинные (3–5 мм) и отстоящие — с «подиумом» (последний тип волосков также очень характерен для верхушки листа, образуя «кисточку»). Листочки околоцветника (5) развивают при плодоношении растений крыловидные, красные или желтые (затем буреющие) выросты. Листочки над крыльями опушены короткими прижатыми волосками, сходятся конусом и полностью прикрывают плод. Тычинок 5; длина придатков пыльников составляет не менее половины длины самих пыльников. Стилодии (2) свободные; рыльца нитевидные. Зародыш семени вертикальный.

Монотипный род.

**1. *P. brachiata*** (Pall.) Akhani et Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 949 (2007) — **П. короткая** (Илл. 77-2).

Bas.: *Salsola brachiata* Pall., Ill. Pl. 30 (1803).

Lectotypus (Прагов, 1986): «In siccis squalidis salsis deserti australioris circa Volgum frequens, P.S. Pallas» (LE).  
Такого образца в европейском секторе LE мною не обнаружено.

Syn.: *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., Сб. работ, посвящ. Акад. Сукачеву: 114 (1956).

Описание вида совпадает с описанием рода.

Этот вид долгое время входил в род *Climacoptera*, но отличается от него, по крайней мере, тремя признаками: не избегающими на стебель листьями с небольшим коническим остроконечием, оригинальным опушением и вертикальным положением зародыша семени.

Глинистые засоленные пустыни и опустыненные степи, нарушенные местообитания; обычно.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Оренбургская; Саратовская обл. (районы, расположенные на левобережье Волги).

Общее распространение: Восточное Предкавказье; Средняя и Передняя Азия; Западная Сибирь (юг); Западный Китай.

## 28. Род Климакоптера — *Climacoptera* Botsch., Сб. работ, посв. Акад. Сукачеву: 111 (1956)

Typus: *C. lanata* (Pall.) Botsch.

Однолетние ветвистые растения, обычно покрытые простыми волосками, реже — почти голые. Листья очередные, редко нижние листья супротивные, обычно избегающие на стебель, мясистые, на конце тупые. Цветки одиночные в пазухах прицветных листьев, с двумя прицветничками, схожими по форме с прицветным листом. Околоцветник из 5 свободных или в основании спаянных, голых или опушенных листочков, при плодах развивающих около своей середины крыловидные выросты красных или желтых тонов (при плодоношении становящихся коричневыми); внешние листочки околоцветника имеют широкие, полукруглые крылья, внутренние листочки — более узкие выросты. Между листочками околоцветника и крыльями имеется небольшой выступ. Тычинок 5, пыльники на конце с хорошо заметным, овальным или продолговатым придатком желтого, розового или белого цвета. Стилодии (2) свободные или срастаются на большем или меньшем протяжении в столбик (важный таксономический признак). Семена с горизонтальным зародышем.

Объем рода не подлежит однозначной оценке, однако я склонен следовать мнению Прагова (1986) о значительной таксономической диверсификации рода в аридных регионах Евразии (не менее 60 видов). Различия между многими видами касаются мелких признаков репродуктивной сферы (окраска придатков пыльников, степень разделения пыльников или соотношение длины между рыльцами/стилодиями и столбиком).

1. Листочки околоцветника выше крыловидных выростов голые. Растения незначительно опушенные, при плодоношении почти полностью теряющие волоски. — 1. *C. crassa*.

– Листочки околоцветника выше крыловидных выростов опушенные. Растения с кочковатым беловойлочным опушением, при плодоношении отчасти сохраняющимся. — 2. *C. lanata*.

1. *C. crassa* (M. Bieb.) Botsch., Сб. работ, посв. Акад. Сукачеву: 112 (1956) — **К. мясистая**.

Bas.: *Salsola crassa* M. Bieb., Mem. Soc. Nat. Mosc. 1: 100 (1806).

Lectotypus (Freitag, 1997): [Россия, собрано на Нижней Волге и в Дагестане] Ad Wolgam inferiorem et in planitibus circa Kislar, M. von Bieberstein (LE!).

Растения с рассеянным опушением, при плодах почти полностью оголяющиеся. Листочки околоцветника над крыльями голые. Рыльца по длине равны столбику или немного длиннее его.

Глинистые солончаковые почвы. Довольно часто встречается в заволжских опустыненных степях.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская; Калмыкия; Оренбургская; Саратовская (районы на левобережье р. Волги) обл.

Общее распространение: Кавказ, Малая и Передняя Азия, западная часть Средней Азии.

2. *C. lanata* (Pall.) Botsch., Сб. работ, посв. Акад. Сукачеву: 112 (1956) — **К. шерстистая.**

Bas.: *Salsola lanata* Pall., Reise 2: 736 (1776).

Holotypus (?): [Казахстан, Атырауская обл.] Saratschik [Сарайчик], 18.VIII.1773, N. Sokolof (LE, vidi spec. auth. in BM-000950609).

Растения белшерстистые, при плодоношении с кочковатым опушением. Листочки околоцветника над крыльями опушенные. Рыльца очень короткие, в несколько раз короче столбика.

Глинистые солончаковые почвы. Редко.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.

Общее распространение: Средняя, Передняя и Центральная Азия. Вид с самым протяженным ареалом в роде *Climacoptera*, встречается часто во многих районах Средней Азии.

## 29. Род Петросимония — *Petrosimonia* Bunge, Anabas. Rev.: 52 (1862)

Lectotypus (Ulbrich, 1934): *P. monandra* (Pall.) Bunge

Однолетние растения, покрытые прижатыми двуконечными волосками (с обычно небольшой примесью простых полуотстоящих волосков). Листья очередные или супротивные, в основании расширенные, вальковатые или полувальковатые, б.м. мясистые. Цветки расположены по одному, с прицветником и двумя прицветничками. Околоцветник пленчатый, из 1–5 при плодах неразрастающихся листочков. Тычинок 1–5. Пыльники крупные, выступающие из околоцветника, с придатками, иногда слипающимися между собой верхними частями. Перикарпий пленчатый, тонкий, обычно бесцветный или окрашенный в розоватые или желтоватые тона в верхней части плода. Семя без перисперма. Зародыш спирально скрученный, вертикальный.

В роде 10–11 видов, распространенных в Ирано-Туране.

1. Все листья супротивные. Листочков околоцветника 3 или 5; тычинок 5. — 7. *P. brachiata*.

– По крайней мере верхние листья очередные..... 2

2. Листья выше основания шириной 0.5–0.7 мм. Цветки в соцветии скученные. Тычинка

1, реже 2. Растение пепельно-серое. — 1. *P. monandra*.

– Листья шириной не менее 1 мм. Тычинок 2–5. Растения нередко с красноватым оттенком..... 3

3. Растения по всей длине сильноветвистые (образующие при плодах форму «перекати-поле»), но на северном пределе ареала иногда образующие короткие, супротивно расположенные боковые побеги. Вегетативные листья длиной до 6(7) см; нижние прицветные листья длиной до 4–5 см, значительно превышающие прицветнички и цветки. Листочков околоцветника 3. Тычинок 2–3. — 5. *P. triandra*.

– Растения ветвистые, но не образуют форму «перекати-поле». Листочков околоцветника обычно 2, реже 3..... 4

4. Листочков околоцветника 2(3), тычинок 5. Придатки пыльников слипшиеся между собой..... 5

– Тычинок 2–3. Придатки пыльников не слипаются. — 6. *P. litvinovii*.

5. Прицветные листья верхних цветков короче прицветничков и листочков околоцветника. — 2. *P. oppositifolia*.



– Прицветные листья длиннее цветков или равны им ..... 6  
6. Прицветные листья отогнутые от осей, обычно серовато-опушенные, на верхушке не утолщенные, превышают листочки околоцветника. — 4. *P. glauca*.

– Прицветные листья прямые, скудно опушенные, на верхушке несколько утолщенные, примерно равны листочкам околоцветника. — 3. *P. brachyphylla*.

**1. *P. monandra*** (Pall.) Bunge, Anabas. Rev.: 53 (1862) — **П. однотоичинковая** (Илл. 78).

Bas.: *Polycnemon monandrum* Pall., Reise 1: 483 (1771).

Lectotypus (Sukhorukov et Freitag, designated here): [without locality and date] BM-000503492 !

*Halimocnemis monandra* (Pall.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 384 (1829).

Растения пепельно-серые, с прямостоячим ветвистым стеблем высотой до 30 см. Листья нитевидные, нижние — длиной до 2 см. Соцветие из скученно расположенных цветков. Прицветные листья примерно равны прицветничкам и даже короче последних; прицветнички на большем протяжении беловатые. Листочки околоцветника (3–4) опушенные, но обычно оголяющиеся. Тычинок 1–2; придатки пыльников не слипаются. Плод длиной около 1.5 мм.

Глинистые степные участки, нарушенные местообитания. Часто в подзоне опустыненных степей.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Саратовская обл. (Заволжье).

Общее распространение: Казахстан; юг Западной Сибири.

**2. *P. oppositifolia*** (Pall.) Litv., Список раст. Герб. Русск. фл. 7: 13 (1911) — **П. супротивнолистная**.

Bas.: *Polycnemon oppositifolium* Pall., Reise 1, app.: 484, tab. E, fig. 2 (1771).

Lectotypus (Сухоруков в Сухоруков и Акопян, 2013): [Россия] Astrachan [P.S. Pallas] (LE!).

Syn.: *Polycnemon crassifolium* Pall., Ill. Pl.: 64 (1803);

Syntypi: BM, LE.

*Halimocnemis crassifolia* (Pall.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 385 (1829);

*Petrosimonia crassifolia* (Pall.) Bunge, Anabas. Rev.: 55 (1862).

Однолетники высотой до 40 см с прямостоячим стеблем и развитыми боковыми ветвями. Опушение короткое. Нижние листья супротивные или очередные, длиной до 7 см. Верхние листья очередные, короткие (до 2 см), прицветники верхних цветков в соцветии короче прицветничков. Листочки околоцветника (2) голые. Пыльники слипающиеся на верхушке. Рыльца примерно равны столбику. Плод длиной около 2 мм.

Края солончаков.

**Распространение:** Астраханская, Волгоградская обл., Калмыкия, Краснодарский кр., Оренбургская, Ростовская, Саратовская обл. (левобережные районы Волги).

Общее распространение: *P. oppositifolia* — один из самых распространенных видов рода, встречается в Средней, Восточной Европе, юге Западной Сибири, Казахстане, северной части Средней Азии, на Кавказе.

**3. *P. brachyphylla*** (Bunge) Iljin, Материалы комиссии экспедиц. исслед. АН 26(2): 282 (1930) — **П. коротколистная** (Илл. 79).

Syn.: *P. crassifolia* var. *brachyphylla* Bunge, Anabas. Rev.: 56 (1862);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Songoria [Kazakhstan] Saryssu [р. Сары-су], A. Schrenk (LE, right-handed specimen !). Образец, указанный в качестве типа *P. brachyphylla* (Lacus Elton, 17.IX.1915, М.М. Iljin 451, LE: Ильин, 1930 а), не может быть типовым образцом по причине наличия аутентичных образцов, виденных А. Бунге.

*Halimocnemis decipiens* Becker (nomen) in herb. K-000899694 !



Илл. 78. Гербарный лист *Petrosimonia monandra*.



Илл. 79. Гербарный лист *Petrosimonia brachyphylla*.



Образцы этого вида были известны еще Палласу, который обозначил его как «*Polycnenum*» с этикеткой: «in locis salsis siccis trans-Irtish ... 24. Sept.» (ВМ!). Также в гербарии Вильденова один из двух образцов, лежащих под названием *Polycnenum scleranthoides* (B-W 00842020), представляет собой *Petrosimonia brachyphylla* (см. также ремарки по *Petrosimonia litvinovii*). Весьма возможно, что Вильденков не изучил детально этот образец, так как он лежит среди видов родства «Triandria».

Однолетники с распластанными или приподнимающимися стеблями. Листья зеленые или серовато-зеленые, длиной до 2 см. Прицветники равны прицветничкам или немного превышают их, на верхушке явственно утолщенные и обычно с едва заметным туповатым остроконечием. Околоцветник из 2 листочков, которые на верхушке разорваны или цельные и обычно имеют пучок волосков. Рыльца по длине превышают столбик в 2–3 раза. Перикарпий бесцветный, пленчатый, но у некоторых цветков бывает розовато или желтовато окрашенным.

Края солончаков, солончаковые луга, засоленные днища балок, преимущественно в опустыненной степи. В Европейской России это растение считается редким, однако в последнее время обнаружено автором в двух достаточно удаленных друг от друга пунктах.

**Распространение** (Илл. 88): **Волгоградская** (Палласовский р-н, в 2 км южнее пос. Вишневка, сухой солонец у канала, 8.IX.2001, А. Сухоруков; LE, MW; оз. Эльгон (LE); а также старый сбор из Сарепты: K!), **Калмыкия** (Приютненский р-н, дорога от Элисты до Маныча, примерно в 30 км от Элисты, Черный колодец, 29.IX.2012, А. Сухоруков, Е, G, MW); **Оренбургская** обл. (Буртинский р-н, солонец между пос. Донским и Белявским, 27.VII.1931, собр. Л. Скворцова; MOSP).

Общее распространение: Казахстан (в пределах опустыненной степи).

#### 4. *P. glauca* (Pall.) Bunge, Anabas. Revis.: 58 (1862) — **П. сизая**.

Vas.: *Polycnenum glaucum* Pall., Ill. Pl.: 63, tab. 53 & 54 (1803).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Нижняя Волга] In squalidis ad Sarpam copiose, ВМ-001125434!). Аутентичные образцы также имеются в LE.

*P. glaucescens* (Bunge) Iljin, Материалы комиссии экспедиц. исслед. АН 26(2): 280 (1930).

*P. crassifolia* (Pall.) Bunge var. *glaucescens* Bunge, Мém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), ser. 7, 4(11): 56 (1862).

Lectotypus: not designated.

*Petrosimonia glauca* является более ранним валидным названием для этого вида, и таксономическая путаница началась еще со времен Палласа, который в диагнозе указал число листочков околоцветника, равное 5. На самом деле, 2 прицветничка, окружающие цветок, очень схожи с листочками околоцветника, число которых у наших популяций составляет 2–3. У иранских и туркменских образцов, габитуально очень схожих с нашими, но не тождественных даже друг другу, околоцветник состоит из 5 листочков, и их таксономический статус нуждается в корректировке. То же самое касается западнокитайских, почти голых растений.

Однолетники с прямостоячим, ветвистым от основания стеблем; базальные побеги дуговидно восходящие. Все растение серое. Нижние листья длиной до 6 см, как и средние листья, дугообразно отогнутые. Листочков околоцветника 2, на верхушке бахромчатых. Пыльники длиной около 2 мм (вместе с небольшим придатком), разделенные снизу примерно на треть, на верхушке слипающиеся между собой. Столбик в 1.5–2.5 раза короче темных рылец.

Края солончаков. Редкое растение.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл., Калмыкия.

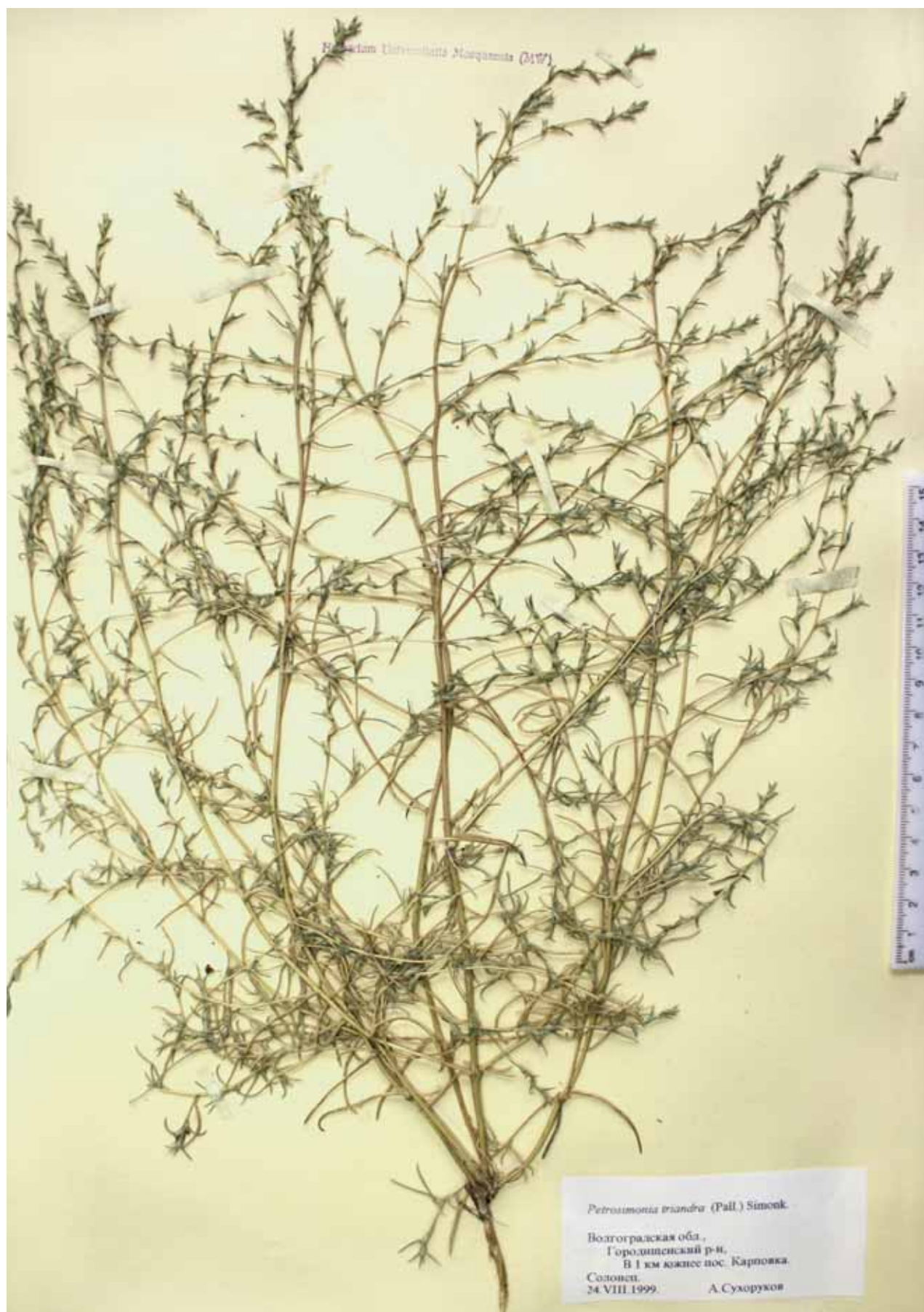
Общее распространение. Южная Сибирь; Казахстан; Восточное Закавказье; Иран?; Западный Китай.

#### 5. *P. triandra* (Pall.) Rechinger, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 39: 244 (1889) — **П. трехтычинковая** (Илл. 80).

Vas.: *Polycnenum triandrum* Pall., Reise 1, app.: 483 (1771).

Lectotypus (Сухоруков в Сухоруков и Аюбян, 2013): [Ad mare] Casp.[icum, P.S. Pallas] (LE!).

Обычно комбинацию в роде *Petrosimonia* приписывают Simonkaï, однако проверив оба издания книги J.F. Schur «Enumeratio Plantarum Transsilvaniae», в которой комбинация якобы валидизирована, я не мог найти



Илл. 80. Гербарный лист *Petrosimonia triandra*.

названия *Petrosimonia triandra*. Rechinger (1889) перевел *Polycnenum triandrum* в род *Petrosimonia*, процитировав сбор из селения Schindawur (сейчас — город Шенабад в провинции Восточный Азербайджан, Иран). Этот вид не встречается в Иране и, скорее всего, образец относится к другому виду (*P. glauca* или *P. nigdeensis*, хотя в Иране последний вид также пока не известен), но сама комбинация законна.

Сyn.: *Polycnenum salsum* Willd., Sp. Pl. 1(1): 192 (1797);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Russia] Habitat in Sibiriae locis subsalsis arenosis, herb. Willdenow (B-W 00840 02 0 !);

*Anabasis triandra* (Pall.) M. Bieb., Besch. Länd. Casp.: 154 (1800);

*Polycnenum volvox* Pall., Illustr. Pl.: 60 (1803);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [ad mare] Casp.[ium] (LE !).

*Halimocnemis volvox* (Pall.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 383 (1829);

*Petrosimonia volvox* (Pall.) Bunge, Anabas. Rev.: 54 (1862).

Сильно ветвистые по всей длине однолетники высотой до 40 см, обычно с красным оттенком. Молодые части довольно густо покрыты волосками, однако при плодоношении растения часто выглядят почти голыми. Нижние и средние листья длиной до 6(7) см, отставленные от стебля, очередные или только нижние листья супротивные. Соцветие рыхлое. Прицветники длиннее прицветничков и цветков. Околоцветник из 3 голых листочков. Тычинок (2)3. Пыльники не слипаются между собой, каждый из них с 2-зубчатым придатком. Плод длиной около 2.5 мм.

Встречается по краям солончаков, степным микроповышениям, иногда как сорное на залежах в степной и полупустынной зонах. В подзоне северных пустынь значительно реже.

**Распространение.** Астраханская; Волгоградская; Воронежская обл.; Калмыкия, Ростовская; Самарская (левобережье р. Волги, нередко в Большечерниговском р-не); Саратовская (левобережье и приволжские правобережные районы), Ульяновская (Радищевский р-н, в 4 км к югу от с. Паньшино, солонец, 26.VII.1996, собр. Л. Шалдыбина; MW).

Общее распространение. Южная, Средняя и Восточная (Украина и Молдавия) Европа; Кавказ; Казахстан (значительно редееет к востоку); Южная Сибирь.

**6. *P. litvinovii*** Korsh., Tent. Fl. Ross. Orient.: 358 (1898) — П. Литвинова (Илл. 81).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Оренб.[ургская] губ., солончаки близ Карагай-Покровского, 24.VII. [18]98, Д.И. Литвинов (LE !).

Сyn.: *P. diandra* Litv., Список раст. Русск. Фл. 7: 145 (1911)

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Prov. Irkutsk, distr. Balagansk, in salsis pr. Ust-Osinsk, 16.VIII.1909, N. Maltzev 2371 (LE ! iso — MW !).

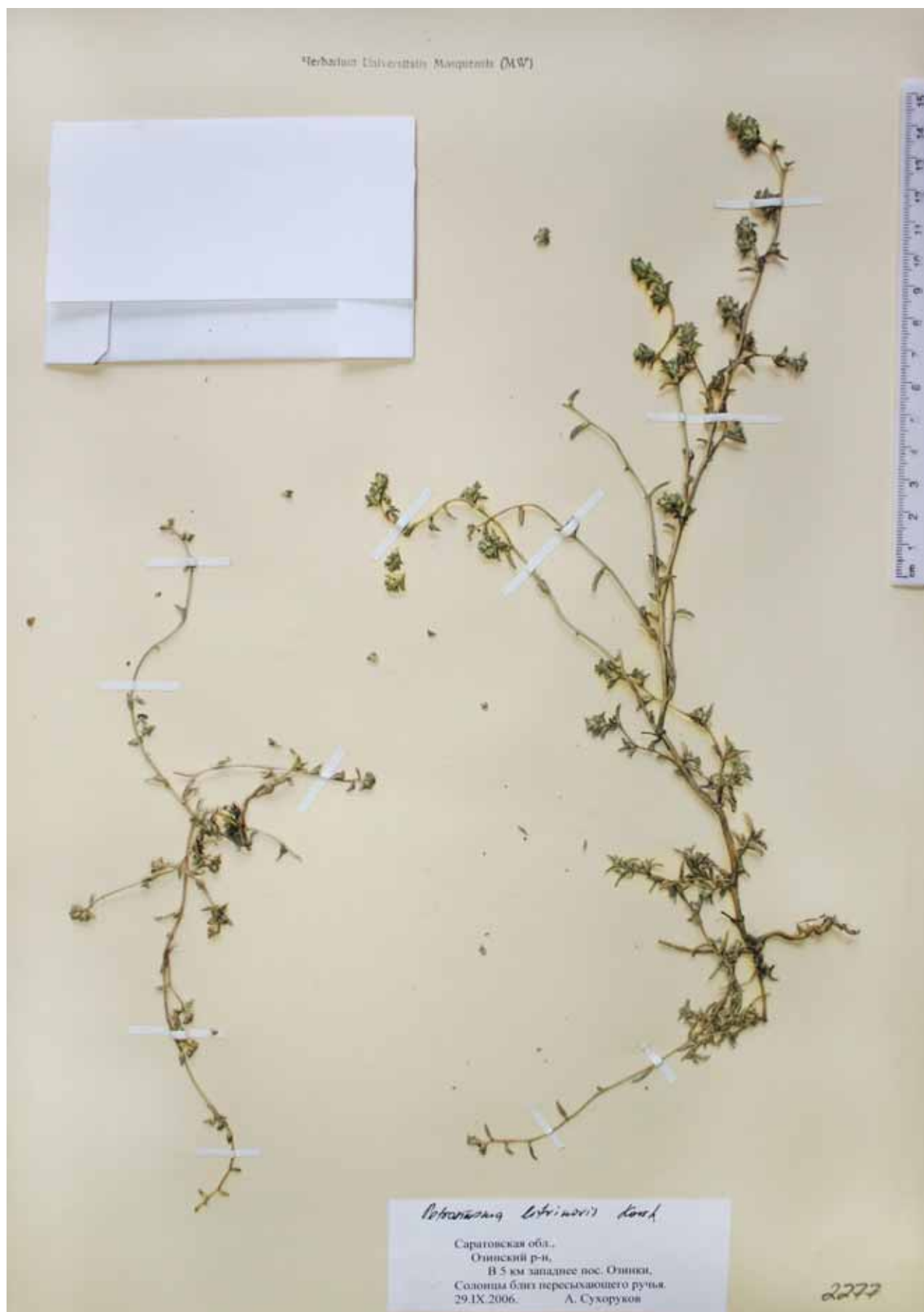
*Polycnenum scleranthoides* Willd. in herb. (B-W 00842010), Moq. in DC., Prodr. 13(2): 336 (1849) quoad syn. *Polycnenum bonariense* (!). «Habitat in Siberia».

Однолетники с обычно распланными побегами, или главный стебель (до 25 см) прямой, а боковые ветви распланные или восходящие. Нижние листья длиной до 2 см. Основание листьев, в том числе прицветных листьев, беловатое. Соцветие в основании прерванное, в верхней части скученное. Прицветные листья хотя бы немного длиннее прицветничков и цветков. Околоцветник голый, из 2(3) листочков. Пыльники почти без придатка, неслипающиеся между собой. Плод длиной 2–2.5 мм.

Степные солонцы, иногда сорное на залежах или по обочинам грунтовых дорог в подзоне опустыненных степей (в основном, восточнее р. Волги). В северных пустынях встречается редко. В нашем регионе обыкновенно в левобережных районах Волгоградской обл., на остальной территории как довольно редкое или спорадично распространенное растение, однако в местах произрастания может встречаться в большом количестве.

**Распространение.** Волгоградская обл.; Калмыкия; Оренбургская; Ростовская (Цимлянский р-н, хут. Черкасский, на корковом солонце, 23.VII.1941, собр. А. Богдан, Е. Кравцова; RV); Самарская (Сызранский р-н, Урусовский участок, засоленный выгон, № 3247,





Илл. 81. Гербарный лист *Petrosimonia litvinovii*.

24.VIII.1930, собр. В.И. Смирнов; РКМ; Красноярский р-н, с. Елховка: РКМ; также несколько сборов из Большечерниговского р-на); **Саратовская** (левобережье и приволжские правобережные районы); **Ульяновская** обл. (Радищевский р-н, близ с. Паньшино, на солончаке у основания крутых склонов к р. Волге, 16.VII.2003, собр. Т.Б. Силаева, С.В. Саксонов, М.М. Гафурова: MW, PVB).

Общее распространение. Казахстан, Южный Урал, Южная Сибирь.

**7. *P. brachiata* (Pall.) Bunge, Anabas. Rev.: 59 (1862) — П. короткая.**

Bas.: *Polycnenum brachiatum* Pall., Ill. Pl.: 62, tab. 52 (1803).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Крым, Судак] Sudagh ... copiose [P.S. Pallas] (BM-001125436, right specimen !).

Syn.: *Anabasis conjugata* Hoffm., Hort. Mosq. № 184 (1808);

*Halimocnemis hohenackeri* C. Presl, Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss., ser. 5, 3: 539 (1845).

Holotypus: In Georgia caucasica, leg. Hohenacker (Pr-198110 !).

Однолетние растения высотой до 40 см; стебель с прижатыми двуконечными волосками, иногда красноватый. Листья супротивные, распростертые или отогнутые книзу, также с прижатым опушением. Листочки околоцветника (5) голые или только на верхушке опушенные простыми волосками; тычинок 5, пыльники не слипаются друг с другом, с небольшими 3-зубчатыми придатками. Плод длиной около 3 мм.

Бэровские бугры, солонцы и солончаки.

**Распространение:** Астраханская (часто на юге); Волгоградская обл. (Заволжье); Калмыкия; Краснодарский кр.; Ростовская; Саратовская обл. (крайний юго-восток).

Общее распространение: Кавказ, Средняя, Передняя и Малая Азия, Иран, Южная Европа.

### **30. Род Офайстон — *Ofaiston* Raf., Fl. Tellur. 3: 46 (1837)**

Typus: *O. paucifolium* (= *O. monandrum*).

Однолетние сероватые растения с суккулентным, маловетвистым или реже одиночным стеблем. Опушение из двуконечных и простых волосков (при плодоношении чаще заметное в нижней части растения). Хорошо выражена гетерофиллия: нижние 2–3 листа вальковатые, длиной до 2.5 см, обычно опадающие ко времени плодоношения растения; остальные — короткие, треугольные, длиной до 3 мм. Цветки развиваются в пазухах всех листьев, начиная с самых первых (длинных). Тычинка 1. Околоцветник нижних 2–4 цветков имеет, как правило, 3 листочка и при плодах не развивает даже зачатков крыловидных выростов. Плоды, развивающиеся из этих цветков, имеют сухой, тонкий (толщиной до 20 мкм), белопленчатый или только в верхней части окрашенный в красные оттенки, но топографически недифференцированный перикарпий из 2–3 слоев, без жировых включений или с небольшим количеством включений. Семена таких плодов имеют светло-коричневый зародыш. Цветки, развивающиеся выше (их число на растении более 10), имеют 3–4 листочка околоцветника; 3 внешних, широких листочка развивают при плодах у своей середины или в верхней трети зачатки крыловидных выростов, а четвертый (если имеется), более узкий и малозаметный, не имеет таких зачатков. Плоды, появляющиеся из таких цветков, в своей верхней части ярко окрашенные в оранжевые оттенки и содержат водоносную паренхиму. Зародыш семян этих плодов с зелеными семядолями, его корешок в верхней части зеленый, в нижней — желтоватый.

Монотипный род.

**1. *O. monandrum* (Pall.) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 203 (1849) — О. однотоычинковый.**

Bas.: *Salsola monandra* Pall., Reise 3: 724 (1776);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [without locality and date] BM-000950621 !).

Syn.: *Ofaiston paucifolium* Raf., Fl. Tellur. 3: 46 (1837).

Альтернативное название для *Salsola monandra*, предложенное Рафинеском (цит. соч.).

Описание вида совпадает с описанием рода.

Солончаки, глинистые засоленные пустыни. В ряде районов опустыненной степи, особенно в Заволжье, встречается часто.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Оренбургская; Ростовская (старый сбор в RV близ границы с Калмыкией, см. Вахненко и др., 2004); Саратовская обл.

Общее распространение: Казахстан; Средняя Азия (север); Причерноморье (изолированное местонахождение в окрестностях Джанкоя).

### 31. Род Нанофитон — *Nanophyton* Less., Linnaea 9: 197 (1834)

Турус: *N. caspicum* Less. (= *N. erinaceum*).

Подушковидные кустарнички высотой до 20 см. Каудекс мощный. Листья очередные, очень скученно расположенные, мясистые, вальковатые, в основании с пучком извилистых простых волосков, на верхушке обычно с заострением. Цветки развиваются в пазухах верхних листьев, с 2 прицветничками, и имеют 5-листный свободный околоцветник, при плодах сильно увеличивающийся (длиной до 1 см) и вздувающийся, на спинке без выростов или бугорков. Плод в верхней части с водоносными субэпидермальными слоями, иногда слегка окрашенный в красные тона. Семя с вертикальным спиральным зародышем.

В роде около 8 литофильных видов, распространенных в северных нагорных пустынях и опустыненных степях Азии. Подробной диагностики видов рода все еще не существует.

1. *N. erinaceum* (Pall.) Bunge, Mém. Ac. Sci. Petersb., ser. 7, 4(11): 51 (1862) — **Н. ежовый**.

Bas.: *Polycnatum erinaceum* Pall., Ill. Pl.: 58 (1803).

Турус: n.v. Вид описан из Оренбургской области.

Syn.: *Polycnatum juniperinum* M. Bieb., Mem. Soc. Nat. Mosc. 1: 154 (1806);

*Halimocnemis juniperina* (M. Bieb.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 386 (1829);

*Nanophyton caspicum* Less., Linnaea 9: 197 (1834).

Турус: n.v.

Описание вида совпадает с описанием рода.

Каменистые осыпи.

**Распространение:** Оренбургская обл.

Общее распространение: Казахстан, юго-запад Сибири.

### 32. Род Халимокнемис — *Halimocnemis* C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: 381 (1829)

Lectotypus (Akhani et al., 2007): *H. sclerosperma* (Pall.) C.A. Mey.

Syn.: *Halanthium* K. Koch, Linnaea 17: 313 (1844);

Турус: *H. rarifolium* K. Koch.

*Halotis* Bunge, Anabas. Rev.: 73 (1862);

Турус: *H. occulta* Bunge.

*Gamanthus* Bunge, Anabas. Rev.: 76 (1862);

Lectotypus (Ulbrich, 1934): *G. pilosus* (Pall.) Bunge.

Однолетние растения, голые или покрытые короткими и длинными простыми волосками. Листья очередные, вальковатые, мясистые, жестковатые (при сушке становящиеся очень жесткими), часто с конусовидным необламывающимся остроконечием на верхушке. Цветки одиночные или собраны по 2, в последнем случае прицветники сростаются основаниями и приобретают твердую консистенцию, формируя соплодие из 2 плодов. Околоцветник конусовидный или колбовидный, из (3)4 или 5 плотно прижатых листочков, при плодах почти на всем протяжении (кроме верхушки) нередко твердеет, на спинной части без выростов или с



бугорчатыми или крыловидными придатками. Тычинок 4 или 5; пыльники с крупным придатком белого, желтого или розового цвета. Семена с вертикальным зародышем.

В роде не менее 25 ирано-туранских видов, с учетом таксонов, переведенных в состав *Halimocnemis* из трех приведенных в качестве синонимов родов.

**1. *H. sclerosperma* (Pall.) C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Alt. 1: (1829) — X. твердосемянный.**

**Bas.: *Polycnemum sclerospermum* Pall., Reise 3: 725 (1776).**

**Lectotypus (Sukhorukov, designated here):** In praeruptis Astrachaniae [leg. Pallas] (BM-001125435 ! upper specimen).

Однолетние, рассеянно волосистые (при плодах часто теряющее опушение) растения высотой до 40 см. Листья длиной до 4 см, с коническим остроконечием, опушены, как и стебель в верхней части, короткими и длинными (в меньшем числе) простыми волосками. Прицветники острые, равны околоцветнику или длиннее его. Околоцветник длиной 0.7–0.9 см, из 4 прижатоопушенных или голых листочков, которые срстаются в основании, или два из них срстаются на большем протяжении (с образованием 3-членного околоцветника), ко времени плодоношения одревесневающих почти по всей длине. Пыльники (вместе с придатком) длиной 2.5–3 мм; придаток крупный (примерно равный по длине самому пыльнику), эллиптический, белого цвета. Плод длиной 3–3.5 мм (без учета длинного столбика и рылец), с пленчатым перикарпием (но в месте перехода в столбик плод с более плотным перикарпием).

Опустыненные степи, солончаки. Довольно редкое растение, но в некоторых местах (окрестности оз. Баскунчак) часто.

**Распространение: Астраханская; Волгоградская обл. (юг); Калмыкия.**

**Общее распространение: Казахстан.**

Для Оренбургской области на основании старого сбора («Orsk», LE) приводился другой вида рода — *H. karelinii* Moq., который хорошо отличается загрузленными прицветниками, которые по длине меньше 5-членного околоцветника. Ареал этого вида лежит значительно южнее Оренбургской области, и его произрастание в пределах современных границ региона маловероятно.

### **Trib. *Salsoleae* s.str.**

**Typus: *Salsola* L.**

Однолетние или многолетние (полукустарники, кустарники или деревья) растения, голые, с папиллами (сосочками) или простыми волосками (в особенности в пазухах листьев), не имеющими «подиума». Листья очередные или супротивные, иногда редуцированные до влагалищ, на конце тупые или (чаще) с остроконечием. Пыльники тычинок с незаметным или коротким придатком. Околоцветник с крыльями или бугорками, редко без них.

Число родов точно не определено, но, видимо, не менее 15 (с около 100 видами), с распространением большей частью в Центральной, Передней Азии и Средиземноморье.

### **33. Под Солянка — *Salsola* L., Sp. Pl.: 222 (1753)**

**Lectotypus (Britton, Brown, 1913): *S. soda* L.**

**Syn.: *Soda* Fourr., Ann. Soc. Linn. Lyon, n.s. 17: 145 (1869).**

Растения однолетние, ветвистые, голые или покрытые сосочками. Оси побегов имеют под эпидермальным слоем кольцо из колленхимы. Листья супротивные или очередные (чаще в верхней части растения), вальковатые, мясистые (в высушенном состоянии плотные), с небольшим, легко обламывающимся беловатым остроконечием длиной до 0.4(0.7) мм. Листочки околоцветника (5) голые, развивают при плодах небольшие бугорки или крылья, или же околоцветник гладкий, без выростов. Основание околоцветника ячеистое. Семена с горизонтальным или косо расположенным зародышем.

Этот род сейчас рассматривается в узком смысле и насчитывает, по всей вероятности, всего несколько видов.

1. Нижние листья длиной до 8 см. Цветки расположены в пазухах прицветных листьев по 1(2). Плод диаметром 3–4 мм. — 1. *S. soda*.

– Нижние листья длиной до 3 см. Цветки расположены в пазухах прицветных листьев по (2)3. Плод диаметром 2–2.5 мм. — 2. *S. acutifolia*.

**1. *S. soda* L., Sp. Pl.: 223 (1753) — С. содоносная.**

Lectotypus (Hedge in Jarvis et al., 1993): [Europa australis] Herb. Linn. 315.7 (LINN).

Syn.: *Kali inermis* Moench, Meth.: 331 (1794) **syn. nov.**;

*Kali soda* (L.) Scop., Fl. Carniol. ed. 2, 1: 175 (1772) nom. illegit.;

*Salsola longifolia* Lam., Fl. France 3: 241 (1779) nom. illegit. non Forssk. 1775.

Однолетние, обычно ветвистые растения высотой до 80 см. Побеги голые (рассеянные простые волоски заметны большей частью в пазухах листьев). Нижние листья длиной до 8 см, но встречаются экземпляры с укороченными (2.5–3 см) нижними листьями (такие экземпляры ошибочно принимаются за следующий вид). Цветки по 1. Околоцветник из немного налегающих друг на друга листочков, при плодах на большем протяжении плотный и развивающийся выше середины небольшие бугорковидные выросты. Семя с горизонтальным или косо расположенным зародышем.

Солончаки, морские побережья, в основном в степной зоне, значительно реже в северных пустынях.

**Распространение.** Астраханская; Волгоградская (юг и юго-восток) обл.; Калмыкия; Краснодарский кр.; Оренбургская (юг); Ростовская (южная половина); Самарская (крайний юго-восток); Саратовская обл. (юго-восток). Как редкое заносное собрано в г. Москве, Окружная ж.д. у ЗИЛа, на куче угля, 1988, В.С. Сорокин (MW). Очевидно, эфемерофит.

Общее распространение. Передняя Азия; Закавказье; Казахстан; Южная и Западная Европа (б.ч. по литоральным полосам); Восточное Средиземноморье (редко); Северная Африка; как заносное и спорадично встречающееся в Северной и Южной Америке.

**2. *S. acutifolia* (Bunge) Botsch., Бот. материалы герб. Бот. ин-та АН СССР 22: 29 (1963) — С. остролистная.**

Bas.: *Halogeton acutifolius* Bunge, Rel. Lehm.: 477 (1852);

Typus: [Kasachstania, Salzlehm nördlich von der Karakum-Wüste, 24.VI.1841] leg. A. Lehmann (LE!).

*Salsola mutica* C.A. Mey. in Becker, Bull. Soc. Nat. Mosc. 27(2): 455 (1854) nomen nud.;

*S. soda* var. *mutica* (C.A. Mey.) Trautv., Bull. Soc. Nat. Mosc. 40: 66 (1867) nom. illegit.

По облику *S. acutifolia* схожа с *S. soda*, но нижние листья короткие (длиной до 3 см), цветки собраны по (2)3, плоды меньшего диаметра.

Встречается по солончакам в подзоне опустыненных степей; часто.

**Распространение.** Астраханская; Волгоградская обл. (б.ч. левобережные р-ны); Калмыкия (северо-восток); Оренбургская (азиатская часть: Светлинский р-н, TLT); Самарская (крайний юго-восток); Саратовская обл. (левобережные р-ны). Экземпляры *S. acutifolia* из Ростовской обл. (окрестности г. Семикаракорска), приведенные в монографии Rilke (1999), относятся к *S. soda* с необычно короткими листьями.

Общее распространение: Казахстан (преимущественно подзона опустыненных степей).

**34. Род Калийник — *Kali* Mill., Gard. Dict. Abr., ed. 4, 2: 715 (1754)**

Lectotypus (Akhani et al., 2007, sub *K. soda* Moench nom. illegit.): *K. turgida*.

Однолетние растения или (редко) полукустарнички, голые или покрыты короткими простыми волосками (сосочками). Листья шиловидные или линейно-шиловидные, от мягких до твердых, острые или с беловатым остроконечием. Цветки образуются как в пределах длинного соцветия (по 1 или несколько в пазухах прицветников), так и (у некоторых видов) в

пазухах нижних и средних листьев в виде клубочков. Такие клубочки очень плотные, легко опадающие и состоят из двух сближенных цветков, которые окружены прицветниками и прицветничками. Листочки околоцветника голые или с папиллами, пленчатые (но иногда ко времени плодоношения растения твердеющие), нередко развивающие крылья или бугорки. Тычинок 5. Перикарпий пленчатый, без папилл. Семя с горизонтальным зародышем.

В роде не менее 12 видов, распространенных, в основном, в аридных областях Евразии. Как представляется, комплекс *K. tragus* содержит значительно больше видов, чем считается в настоящее время. Остаются слабо изученными центральноазиатские растения, их разнообразие в настоящее время явно занижено. Внутривидовая молекулярная филогения этой сложной группы отсутствует.

Перед сдачей книги в печать вышла статья Akhani et al. (2014), в которой обоснованно предлагается считать род *Kali* среднего рода. Таким образом, все видовые эпитеты должны оканчиваться на «um», а не на «a». Здесь за эпитетамми оставлен женский род, как это было в предыдущих сводках (например, Akhani et al., 2007; Gutermann, 2011).

1. Листья (даже нижние) короткие, до 1.5 см, с малозаметным, часто обламываемым остроконечием длиной до 0.5–0.7 мм. Крыловидные выросты на листочках околоцветника всегда развитые, сначала красные, впоследствии буреющие. — 6. *K. tamariscina*.

– Листья на конце с беловатым остроконечием длиной 1.5–3.5 мм; нижние листья длиннее.....2

2. Небольшие растения высотой до 20(30) см, оси которых покрыты (даже при плодоношении) густо расположенными сосочковидными волосками. Околоцветник при плодах с выростами в виде небольших бугорков или вовсе не развивает их. Растения Балтийского моря. — 1. *K. turgida*.

– Растения голые или скудно (особенно при плодоношении) опушенные ..... 3

3. Прицветные листья прижаты к осям. Околоцветник при плодах без крыльев или с выростами в виде небольших бугорков. Диаспоры как в виде отдельных плодов, так и в виде клубочков, состоящих из двух цветков и расположенных в нижней части растений (такие клубочки опадают вместе с прицветными листьями и прицветничками). — 4. *K. collina*.

– Прицветные листья отогнуты от осей. Околоцветник при плодах развивает крыловидные выросты (кроме околоцветника цветков, собранных в клубочки, если таковые имеются) ..... 4

4. Листочки околоцветника выше крыловидных выростов белопленчатые, неострые, как бы смятые..... 5

– Листочки околоцветника при плодах выше крыловидных выростов острые, твердые, собраны конусом. Растения песчаных пустынь крайнего юго-востока Европейской России. — 5. *K. paulsenii*.

5. Вегетативные листья тонкие, прицветники жесткие. Околоцветник (кроме цветков, собранных в клубочки) развивают крыловидные выросты. Широко распространенные растения. — 2. *K. tragus* (s.str).

– Все листья и прицветники толстые, суккулентные. Листочки околоцветника как с крыльями, так и с бугорками, или вовсе без выростов. Литорали Черного и Азовского морей. — 3. *K. pontica*.

**1. *K. turgida* (Dumort.) Gutermann, Phytion (Horn) 51(1): 98 (2011) — К. калийный, или вздутый.**

Bas.: *Salsola turgida* Dumort., Fl. Belg.: 23 (1827).

Holotypus: [Нидерланды] Zandvoort (BR-1092161 — photo!).

Syn.: *Salsola kali* L., Sp. Pl.: 222 (1753);

Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 1994, emend. Rilke, 1999): Herb. Burser XVI (2): 24 (UPS, правый экземпляр).

*Kali soda* (L.) Moench, Meth.: 331 (1794) nom. illegit., non Scop. 1772.



Однолетники высотой до 20(30) см, ветвистые в базальной части. Стебель и ветви (а также листья) покрыты густо расположенными сосочковидными волосками. Нижние листья длиной до 3 см (остальные — короче). Прицветные листья сростаются в основании с прицветниками и несколько вздуты. Соцветия плотные. Листочки околоцветника (5) налегают друг на друга, сростаются в основании, пленчатые, кувшиновидные, при плодах становятся перепончатыми (за исключением конуса), без выростов или лишь с небольшими бугорками. Стилодии сросшиеся до 1/3. Плоды диаметром 2–2.5 мм.

Берега Балтийского и Северного морей.

**Распространение:** Калининградская и Ленинградская обл.; редко.

Общее распространение: Умеренная зона Европы. Все или подавляющее большинство указаний о произрастании на литоральных Средиземного моря ошибочны и относятся к *K. tragus* или *K. pontica*.

**2. *K. tragus* (L.) Scop., Fl. Carniol., ed. 2, 1: 175 (1772) — К. козлиный.**

Bas.: *Salsola tragus* L., Cent. Pl. 2: 13 (1756).

Lectotypus (Degen, 1937): Herb. Linn. 315.3 (LINN);

Epitypus (Rilke, 1999): Herb. Burser 16(2): 24 (UPS, левый экземпляр).

Syn.: *Salsola caroliniana* Walter, Fl. Carol.: 111 (1788);

? *S. tragus* subsp. *iberica* Sennen et Pau, Bull. Acad. Int. Geogr. Bot. 3, 18: 476 (1908);

*S. pestifer* A. Nelson, New Man. Bot. Centr. Rocky Mt., ed. 2: 169 (1909);

*S. ruthenica* Iljin, Сорн. раст. СССР 2: 137 (1934);

? *S. iberica* (Sennen et Pau) Botsch. in Czerepanov, Свод изм. доп. к «Фл. СССР»: 192 (1973);

*S. australis* auct. non R.Br.

**Примечание:** Здесь даны только наиболее распространенные синонимы *K. tragus*. Полная синонимика приводится в работе Rilke (1999). Тем не менее, некоторые сомнения по синонимизации *K. tragus* остались. В частности, это касается *Kali australis* (R. Br.) Akhani et Roalson, описанной из Австралии (Brown, 1810, sub *Salsola*).

Однолетники высотой до 80 см (в пустынях высота растений может быть существенно больше). Стебель ветвистый, зеленый или красноватый, голый или с рассеянными сосочками. Нижние листья тонкие, несуккулентные. В пазухах нижних и средних листьев всегда имеются двучетковые клубочки; их околоцветники без выростов или с мелкими бугорками. Листочки околоцветника у цветков в соцветии развивают крыловидные выросты диаметром 6–11 мм, белого, розоватого или коричневого цвета. Конус (верхняя часть околоцветника) смятый, белопленчатый.

Степи (особенно песчаные), пустыни, щебнистые внутриконтинентальные местообитания, вторичные группировки, в т.ч. по железнодорожному полотну.

**Распространение:** Во всех областях и республиках, кроме Мурманской обл.; Ненецкого АО. Северная граница естественного ареала совпадает с границей лесостепи. Растение с широкой экологической амплитудой. В лесной зоне встречается часто, но почти исключительно по железнодорожному полотну.

Общее распространение: Внетропические районы Евразии. Занесено в Северную и Южную (Arroyo et al., 2000) Америку.

**3. *K. pontica* (Pall.) Sukhor., Нов. сист. высш. раст. 42: 106 (2011) — К. понтический.**

Bas.: *Salsola kali* L. var. *pontica* Pall., Ill. Pl.: 37 (1803);

Lectotypus (Rilke, 1999): [Крым] Sudagh [Sudak, Судак] sub *Salsola tragus* (BM-000016635!).

Syn.: *Salsola tragus* subsp. *pontica* (Pall.) Rilke, Bibl. Bot. 149: 133 (1999);

*Salsola controversa* Todaro ex Nym., Consp. Fl. Eur. 3: 631 (1881);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Palermo, in arenosis maritimis, IX.[sensu anno], Todaro 1088 (K-000899539 !, iso — K-000899540 !). Растение голое.

*S. pontica* (Pall.) Degen, Fl. Veleb. 2: 47 (1937);

*S. kali* L. var. *crassa* Eig, Palest. J. Bot., Jerusalem ser. 3(3): 129 (1945);

Holotypus: [Israel] Acre plain, sands between Haifa and Acre, 5.X.1924, A. Eig (HUJ-44997 !).

*Kali tragus* subsp. *pontica* (Pall.) Mosyakin, Укр. бот. журн. 69(3): 395 (2012).

Однолетники высотой до 50 см, по многим признакам схожи с *K. tragus*, но листья суккулентные, длиной до 6 см, толстые, низбегающие; листочки околоцветника при плодах могут быть с крыльями, небольшими бугорками или вовсе не формировать выросты; крылья, если образуются, цельнокрайние или чаще выемчато-зубчатые, неравные по форме и, как правило, мелкие.

Встречается по побережью Азовского и Черного морей, спорадично.

**Распространение:** Краснодарский край и Ростовская обл.

Общее распространение: Литоральные полосы Средиземного, Черного, Азовского морей; спорадично на Каспийском море (Азербайджан и Иран). В Восточном Средиземноморье обыкновенно (наблюдения автора).

**4. *K. collina*** (Pall.) Akhani et Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 946 (2007) — **К. холмовой** (Илл. 82).

Bas.: *Salsola collina* Pall., Ill. Pl.: 34 (1803);

Lectotypus (Rilke, 1999): Habitat in Siberia, Pallas (LIV, isotypi — BM !).

Syn.: *Salsola erubescens* Schrad., Ind. Sem. Hort. Ac. Gott.: 5 (1834);

*Salsola ircutiana* Gand., Bull. Soc. Bot. France 60: 421 (1913);

Lectotypus (Rilke, 1999): Herb. Fl. Ross. Exsicc. 2372a (LY).

*S. chinensis* Gand., Bull. Soc. Bot. France 60: 421 (1913);

Holotypus: [NE China] Tche-Fou, VIII.1860, Debeaux (LY).

Однолетние, сильно ветвистые растения, обычно образующие форму «перекати-поле». Стебли и листья темно-зеленые, голые или скудно опушенные простыми волосками. Все листья вальковатые, с беловатым остроконечием 0.6–2 мм; нижние листья длиной 2–8 см. В пазухах нижних и средних листьев в большом количестве развиваются клубочки, состоящие из двух цветков, которые окружены оберткой из прицветных листьев и прицветничков. Кроме клубочков, растение формирует терминальные колосовидные соцветия; каждый цветок прикрыт прицветным листом, прижатым к оси соцветия, и двумя прицветничками. Околоцветник из 5 налегающих друг на друга пленчатых листочков, которые при плодах в своей верхней части формируют небольшие бугорки (иногда вовсе без них).

Встречается по щебнистым склонам, на песках, но чаще по железнодорожному полотну в лесной и лесостепной зонах. Первичный ареал *K. collina* охватывает север и запад Центральной Азии. Не исключено, что вторичная область распространения вида связана с миграциями кочевников; в XIX столетии она проходила по Южному Уралу и Среднему Поволжью (на юг до Саратовской области), где он неоднократно собирался коллекторами (LE). В настоящее время это обычное железнодорожное растение в подзонах лесостепи, широколиственных лесов и южной тайги. На северо-западе Европейской России этот вид уже не может считаться эфемерофитом, как предполагалось ранее (Баранова, Хилова, 1990): его находки становятся все чаще, в том числе в соседней Финляндии (Sukhorukov, Uotila, 2007). Часто смешивается с *K. tragus*, вследствие чего степень встречаемости в зарубежной Европе практически не выяснена.

**Распространение:** Архангельская обл.; Башкирия; Белгородская (редко); Брянская; Владимирская; Воронежская; Ивановская; Калининградская; Калужская; Кировская обл.; Коми; Курская (редко); Ленинградская обл.; Марий-Эл; Мордовия; Московская; Мурманская (редко); Нижегородская; Оренбургская; Пензенская; Пермская; Псковская; Самарская; Свердловская; Саратовская (в этой области, в окрестностях Новоузенска, вид собирался еще И.Г. Борщовым во второй половине XIX века: MSK); Тамбовская обл.; Татарстан; Тверская; Тульская; Ульяновская обл.; Чувашия.





Илл. 82. Гербарный лист *Kali collina*.



Общее распространение: Первичный ареал простирается почти через всю Центральную Азию (Монголию, Китай, Кыргызстан, горный Казахстан, Таджикистан, южнее до горных пустынь Каракурума); как заносное в лесных и лесостепных районах Евразии.

**5. *K. paulsenii*** (Litv.) Akhani et Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 946 (2007) — **К. Паульсена.**

Bas.: *Salsola paulsenii* Litv., Изв. Туркестан. отд. Имп. русск. геогр. о-ва 4(5): 28 (1905).

Typus: Turkestan [Turkmenistan], Dominium Buchara, in arenosis subsalsis pr. Farab ad fl. Amu-Darja, 14.IX.1903, leg. N. Androssow, M. Kelow (LE!, cum isotypi — LE!, MW!).

Syn.: *S. pellucida* Litv., Sched. Herb. Fl. Ross. 8: 49 (1913);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Turkmenistan] Dominium Buchara, in arenosis pr. Farab, 14.IX.1913, N. Androssow 2434 (LE! isolectotypi — MW!).

*S. elegantissima* Pjin, Материалы экспедиц. исслед. АН 26: 282 (1930);

Typus: [Kazakhstan] Adaevski u., Ust-Urt, Mangyschlak, Tumgacha, 8.X.1926, Rusanov 186 (LE).

Растения сильно ветвистые и обычно образующие форму «перекасти-поле», высотой до 1 м. Стебли и листья голые или чаще с короткими папиллами. Цветки двух типов: первые (их большинство) развивают при плодах крыловидные выросты (обычно 3 или 4 листочка имеют округлые крылья, а 1 или 2 внутренних — более узкие, шиловидные или обратотреугольные). Цветков второго типа меньшинство: чаще всего они образуются в пазухах нижних листьев или как дополнительные образования в соцветии и имеют только зачатки выростов в виде бугорков или небольшой оторочки. Тубус околоцветника всех цветков составляет около 2 мм. Конус — 2–2.5 мм, голый или с небольшими папиллами, твердый, несминающийся.

По песчаным и супесчаным пустыням. В Средней Азии довольно обыкновенно.

**Распространение:** Астраханская обл. (обыкновенно); Калмыкия. Ранее собралось также: 1) [Оренбургская обл.], «prope Orsk, leg. Antonow» (LE); 2) [Волгоградская обл.], «Sarepta, 1852, leg. Claus» (LE). Более поздних сборов из этих областей нет. Указания на занос в Московскую область (Игнатов и др., 1990) относятся к *K. tragus*.

Общее распространение: Средняя, Передняя и Центральная Азия, Восточное Закавказье.

Близкий вид *K. praecox* (Litv.) Sukhor. (*Salsola kali* L. var. *praecox* Litv.), хорошо отличающийся от *K. paulsenii* небольшим ростом, заметным опушением всего растения и ранним плодоношением (VI–VII), не встречается на нашей территории, несмотря на ряд указаний (например, Иванов, 1989; Цвелёв, 1996 sub *Salsola*). Северная граница ареала этого таксона проходит по средней части Казахстана (см. также Rilke, 1999).

**6. *K. tamariscina*** (Pall.) Akhani et Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 946 (2007) — **К. тамарисковый** (Илл. 83).

Bas.: *Salsola tamariscina* Pall., Ill. Pl.: 33 (1803).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Rossia, prope mare Caspium, Pallas] «cum calicib.[us] fructiferis» (BM-000613134; vidi spec. auth. in LE! and BM!).

Syn.: *Caroxylon tamariscinum* (Pall.) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 174 (1849).

Однолетники серого или серо-зеленого цвета, высотой до 50 см, голые или скудно опушенные. Стебель чаще ветвистый, с восходящими или вверх направленными ветвями. Листья длиной до 1.5 см, шиловидные и твердые, с небольшим и малозаметным остроконечием длиной до 0.5–0.7 мм. Клубочки цветков в нижней части растения отсутствуют. Околоцветник при плодах с крыльями, которые окрашены в красные, а затем коричневые тона, листочки в верхней части (конусе) шиловидные или узкотреугольные, с малозаметным килем.

Обыкновенное растение в южных и опустыненных степях; встречается по степным микроповышениям, солонцам, иногда также на мелах, мергелях и каменистых осыпях.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская; Воронежская (спорадично и в целом редко) обл.; Калмыкия; Оренбургская; Ростовская; Самарская; Саратовская; Ульяновская обл.

Общее распространение: Предкавказье; Украина; Казахстан; север Средней Азии (Узбекистан); Китай (Синдзянь).



Илл. 83. Гербарный лист *Kali tamariscina*.

### 35. Род Боялыч — *Xylosalsola* Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1):81 (1993)

Typus: *X. arbuscula* (Pall.) Tzvel.

Голые или покрытые сосочками полукустарники, кустарники или деревья. Листья очередные, вальковатые, в основании расширенные, но выше него внезапно перетянутые, на конце тупые или с небольшим неколючим остроконечием. Околоцветник из 5 свободных, пленчатых и обычно тупых листочков, при плодах развивающих крупные крылья розового или белого цвета (впоследствии буреющие). Плод сухой, в верхней части более плотный. Семена с горизонтальным зародышем.

Объем этого рода, выделенного из сборного рода *Salsola*, точно не установлен. Согласно Akhani et al. (2007) в него также входят древовидные представители (*X. richteri*, *X. paletzkiana*).

#### 1. *X. arbuscula* (Pall.) Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 81 (1993) — Б. древовидный.

Bas.: *Salsola arbuscula* Pall., Reise 1: 487 (1771).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [without data and locality] BM-000950604 !).

Кустарники или полукустарники высотой до 1 м. Побеги 1–3 годов молочно-белые, голые или с короткими сосочками. Листья длиной до 2(3) см, на конце с коротким неколючим остроконечием. Прицветники длиннее прицветничков и цветков. Листочки околоцветника голые, хрящеватые, беловатые или зеленоватые, тупые, отогнутые, при плодах с крыльями диаметром 8–11 мм, розового или желто-белого цвета, впоследствии буреющие, выше крыльев вдавленные и вверху остающиеся отогнутыми в разные стороны. Пыльники длиной 2.2–3.2 мм, до середины разделенные, их придатки до 0.5 мм. Столбик с рыльцами бурый. Плод диаметром 2.2–2.7 мм.

Произрастает на глинистых, нередко гипсоносных субстратах, песках, мергелях, склонах чинков. В равнинной Средней Азии довольно обыкновенное растение. На нашей территории проходит северо-западная граница ареала; встречается очень редко и отдельными местонахождениями.

**Распространение:** Астраханская (Баскунчак и окрестности: LE, MW); Волгоградская обл. (окрестности Камышина). Старые сборы имелись из Сарепты (Ильин, 1930), где вид, очевидно, более не встречается.

Общее распространение: Средняя, Передняя и Центральная Азия.

### 36. Род Неокаспия — *Neocaspiä* Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 81 (1993)

Сyn.: *Caspiä* Galushko, Нов. сист. высш. раст. 13: 250 (1976) nom. illegit. non Pison. ex Scop. (1777).

Тип рода: *N. foliosa* (L.) Tzvel.

Родовой статус *Neocaspiä* окончательно не подтвержден. Несмотря на то, что род оказывается наиболее близким к *Salsola* s.str. (Akhani et al., 2007), морфологические и карпологические отличия между ними довольно существенны. Последние молекулярные исследования по ряду групп *Salsola* s.l. (Wen et al., 2014) не дают уверенного ответа на иные таксономические решения, кроме признания родового статуса *Neocaspiä*.

Однолетние голые растения высотой до 40 см, ветвистые в базальной части с дуговидно восходящими боковыми побегами. Листья длиной до 1 см, мясистые, зеленые или сизовато-зеленые, серповидно изогнутые, на верхушке булавовидно утолщенные, без остроконечия. Цветки одиночные в пазухах прицветных листьев. Прицветнички мелкие, зеленоватые. Листочки околоцветника свободные, выше середины при плодах развивают небольшие, округлые, белые или желтоватые, выемчатые крылья; на верхушке (выше крыльев) туповатые, неплотно прикрывающие плод, который в своей верхней половине имеет сочный, оранжевый перикарпий; в нижней, прикрытой околоцветником части плода перикарпий прозрачный, зеленый. Семя с просвечивающим горизонтальным зародышем. При сушке растения чернеют.

В роде (в его современном понимании) 1 вид.



1. *N. foliosa* (L.) Tzvel., Укр. бот. журн. 50(1): 81 (1993) — **Н. олиственная** (Илл. 77-3).

Bas.: *Anabasis foliosa* L., Sp. Pl.: 223 (1753);

Lectotypus (Sukhorukov et al., submitted): Herb. Linn. 316.3 left-handed specimen (LINN!).

Лектотипификация, предпринятая Iamónico et al., 2012), отвергается, так как правый образец (небольшой фрагмент растения) представляет собой *Suaeda* sp.

Образцы под номером 316.4 (три фрагмента *Anabasis foliosa*) не аннотированы Линнеем и не могут служить оригинальным материалом, цитированным в «Species Plantarum» (Linnaeus, 1753).

Syn.: *A. foliata* Pall., Reise 1: 422 (1771);

*Salsola clavifolia* Pall., Reise 2: 486 (1773);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Astrachan (LE!).

*Salsola baccifera* Pall., Ill. Pl. tab. 23 (1803).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [without date and locality] BM-000950607, left specimen).

*Caspia foliosa* (L.) Galushko, Нов. сист. высш. раст. 13: 250 (1976) nom. illegit.

Описание вида совпадает с описанием рода.

Довольно обыкновенное растение в опустыненных степях. Встречается на степных микроповышениях, солонцах, меловых выходах или (в пределах ценоотического ареала) как рудеральное растение.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская обл.; Калмыкия; Оренбургская; Ростовская (Ергени); Саратовская (восток и юго-восток) обл.

Общее распространение: Предкавказье; Казахстан; Западный Китай.

### 37. Род Ноэя — *Noaea* Moq. in DC., Prodr. 13(2): 207 (1849)

Lectotypus (Ulbrich, 1934): *N. spinosissima* (L. f.) Moq. (= *N. mucronata*).

Однолетники, полукустарнички или полукустарники, голые или покрытые сосочками, в пазухах листьев с пучком простых волосков. Ветви часто оканчиваются остроконечием. Листья очередные, прямые или отклоненные, шиловидные, жесткие, с остроконечием на верхушке. Цветки с прицветником и 2 прицветничками, с 5-членным околоцветником и 5 тычинками. Околоцветник при плодах развивает крыловидные выросты желтого или красного цвета (впоследствии буреющие). Плоды сухие. Семена с вертикальным зародышем.

В роде около 6 видов, однако разнообразие таксонов внутри рода явно недооценено, особенно в пределах Малой Азии. На нашей территории 1 очень редкий вид.

1. *N. mucronata* (Forssk.) Asch. et Schweinf., Mem. Inst. Egypt 2: 131 (1887) — **Н. остроко-  
нечная.**

Bas.: *Salsola mucronata* Forssk., Fl. Aeg.-Arab.: 56 (1775);

Lectotypus (Freitag, 1989): Egypt: Alexandria, ad catacombas, X.1761, P. Forsskal 182 (C, spec. auth. in BM!).

Syn.: *Anabasis spinosissima* L.f., Suppl.: 173 (1781);

*Salsola echinus* Labill., Icon. Pl. Syr. 2: 10 & tab. 5 (1791);

*Noaea spinosissima* (L.f.) Moq. in DC., Prodr. 13(2): 29 (1849).

Ветвистые от основания полукустарники высотой до 1(1.5) м, с боковыми побегами, заканчивающимися остроконечием. Листья до 5 см, шиловидные (шириной до 1 мм), с небольшим беловатым остроконечием. Прицветные листья схожи с вегетативными, равны прицветничкам или немного длиннее последних, все зеленые. Цветки по 1, с беловатым, голым околоцветником; все 5 листочков развивают при плодах чуть ниже своей середины крыловидные выросты бордового или пурпурного цвета. Зрелые плоды длиной 2.5–3 мм, зеленые или в верхней части от желтых до оранжевых, с остающимся столбиком и рыльцами длиной около 2 мм. Зародыш в семени вертикальный, скрученный на 3 оборота, зеленый (корешок желтоватый).

Каменистые осыпи, известняковые склоны, рудеральные места.

**Распространение:** Только старый сбор 19 века из окрестностей Астрахани (MW): «Astrachan, [leg.] Prescott». Возможны отдельные новые находки в Западном Прикаспии.

Общее распространение: Кавказ, Передняя, Малая Азия, южная часть Средней Азии (редко), Южная Европа, Северная Африка. Довольно обыкновенное растение в Передней Азии и Восточном Средиземноморье.

### 38. Род Ежовник, или Анабазис — *Anabasis* L., Sp. Pl. 223 (1753)

Lectotypus (Hitchcock, Green, 1929): *A. aphylla* L.

Syn.: *Brachylepis* C.A. Mey. in Ledeb., Ic. Pl. Fl. Ross. 1: 12 (1829);

Typus: *B. salsa* C.A. Mey. (= *Anabasis salsa*).

*Esfandiarina* Charif et Aellen in Aellen, Verh. Naturforsch. Ges. Basel 63: 262 (1952);

Typus: *E. calcarea* Charif et Aellen (= *Anabasis calcarea*).

Полукустарники или полукустарнички (в этом случае с мощным многоглавым каудексом), реже однолетние растения (*A. annua*). Однолетние стебли округлые или немного угловатые, иногда с 2 или 4 бороздками, голые или с папиллами. На поперечных срезах однолетние побеги с многослойной эпидермой (очень редко эпидерма однослойная) толщиной от 10 до 175 мкм; число слоев чаще 2–4, однако у некоторых таксонов оно может быть более 5 (что является хорошим диагностическим признаком). Устьица б. м. погруженные. Гиподерма, как правило, также имеется, ее клетки к концу вегетации растений содержат друзы оксалата кальция. Листья супротивные, с длинными или редуцированными до бугорков или влагалищ листьями, в пазухах которых имеются хорошо заметные простые волоски. Листья, если имеются, на конце тупые, остроконечные или с длинной щетинкой. Цветки чаще по 1, реже по 3 или более, с прицветным листом и (обычно) с 2 прицветничками зеленого цвета. Листочки околоцветника (5) в двух кругах (3+2), пленчатые, свободные, при плодах чаще развивают крыловидные, вертикальные или горизонтально распростертые, белые, желтоватые или красные (при плодах буреющие) выросты, отходящие от основания или средней части листочков; иногда крыльев нет. Плоды окрашенные (по крайней мере, в своей верхней части), голые или с папиллами, с однослойной или многослойной (в верхней части) эпидермой (также хороший диагностический признак), с семенем, имеющим вертикальный, скрученный примерно на 2 оборота зеленый зародыш.

В роде около 30 видов, распространенных в аридных регионах Евразии. Центр разнообразия рода наблюдается в Ирано-Туране. Известно несколько вариантов классификационных систем (см. Коровин, 1935, Ильин, 1936 б; Васильева, 1977), однако они представляются на сегодняшний момент сборными. Некоторые авторы допускают существование рода *Brachylepis* C.A. Mey. В настоящей работе этот род не признается ввиду отсутствия надежных отличительных признаков между *Anabasis*, *Brachylepis* или *Esfandiarina* (Sukhorukov, 2008; Сухоруков, Байков, 2009), такие же данные получены по молекулярной филогении *Salsoleae* (Akhani et al., 2007). Тем не менее, *A. setifera* и *A. annua* в последнее время переведены в состав рода *Salsola* (Akhani et al., 2007; Akhani et al., 2013), хотя Masson et al. (личное сообщение) склонны рассматривать оба таксона в составе рода *Anabasis*.

Род содержит около 30 видов в Северной Африке и аридных регионах Евразии. В нашей флоре 3 вида.

1. Нанофанерофит (полукустарник) высотой (20)40–100 см. Крылья на листочках околоцветника белые или желтоватые. — 1. *A. aphylla*.

– Хамефиты высотой до 30 см. Крылья отсутствуют или окрашены в красные тона (и впоследствии буреют)..... 2

2. Листья длиной до 4 мм, треугольные. Околоцветник не развивает крыльев. Стебель ветвистый. Солончаки и солонцы. — 2. *A. salsa*.

– Листья в виде охватывающих стебель влагалищ. 3 (иногда 5) листочка околоцветника развивают крылья. Растения с мощным каудексом и неветвистыми годичными побегами. Мела и каменистые осыпи. — 3. *A. cretacea*.

**1. *A. aphylla* L., Sp. Pl.: 223 (1753) — *Е. безлистный* (Илл. 37-3).**

Lectotypus (Hedge in Jarvis et al., 1993): Herb. Linn. 316.1 (LINN).

Syn.: *A. tatarica* Pall., Ill. Pl.: 13, tab. 8 (1803).

Lectotypus (Sukhorukov, hic designatus): Pallas, l.c. tab. 8 (1803).

Полукустарники с высокой степенью одревеснения побегов (нанофанерофиты) высотой до 100 см. Однолетние побеги (кроме пазух листа) голые, округлые, зеленого цвета. Эпидерма стебля толщиной 35–50 мкм, состоит из 2–4 слоев. Листья в виде треугольных, обычно закругленных влагалищ. Соцветие ветвистое. Только 3 внешних листочка околоцветника развивают вертикальные, белые или желтоватые крыловидные выросты, отходящие от их основания. Плод диаметром 3–3.5 мм, в верхней части красный, с однослойной эпидермой толщиной 30–45 мкм.

Глинистые пустыни, опустыненные степи, края солончаков, микроповышения, иногда на стравленных местообитаниях. В северных и средних пустынях обычно.

**Распространение:** Астраханская; Волгоградская (южная часть) обл.; Калмыкия.

Общее распространение: Средняя, Юго-Западная и Центральная Азия; Иран; Кавказ.

**2. *A. salsa* (C.A. Mey.) Benth. in Engler et Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1a: 87 (1893) — *Е. солончаковый* (Илл. 77-4).**

Bas.: *Brachylepis salsa* C.A. Mey. in Ledeb., Ic. Pl. Fl. Ross. 1: 12 (1829);

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Altai, in campis argilloso-salsis, C.A. Meyer (LE!).

Сильно ветвистые полукустарнички с зелеными или красноватыми однолетними побегами. Каудекс разветвленный. Однолетние побеги (кроме пазух листа) голые, округлые, зеленого или красного цвета. Эпидерма стебля толщиной 50–62 мкм, состоит из 2–3 слоев. Листья очень короткие (до 4 мм), треугольные. Соцветие ветвистое. Околоцветник не меняется при плодах и не формирует крыловидных выростов. Плод диаметром 3–3.5 мм, в верхней части красный, с однослойной эпидермой толщиной 25–40 мкм.

Глинистые пустыни, степные микроповышения. Обычно в подзоне опустыненных степей (полупустынь).

**Распространение:** Астраханская обл.; Башкирия (южная часть: MOSM); Волгоградская; Калмыкия; Оренбургская (преимущественно в азиатской части); Саратовская обл. (юго-восточные р-ны).

Общее распространение: Восточный Кавказ; Казахстан (обычно в средней и южной части); север Средней Азии; Западная Сибирь (юг); Центральная Азия.

**3. *A. cretacea* Pall., Reise 1: 493 (1771) — *Е. меловой* (Илл. 37-2).**

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): «ex Sibiria» [Pallas] (LE!).

Небольшие растения (хамефиты) с ежегодно отходящими от многоглавого неразветвленного каудекса однолетними, сизоватыми, неветвистыми побегами длиной до 15 см. Эпидерма стебля толщиной 50–75 мкм, состоит из 2–3 слоев. Листья почти незаметные. Три (редко все 5) листочка околоцветника развивают крылья. Зрелые плоды диаметром 3.3–4 мм, в верхней части оранжево-красные, с однослойной эпидермой толщиной 30–50 мкм.

Меловые склоны и каменистые осыпи.

**Распространение** (Илл. 88): Башкирия (Хайбуллинский р-н, около холма в 2.5 км к северо-востоку от с. Акъяр, 4.VII.2001, В.Б. Голуб и др., TLT); Оренбургская; Саратовская (восточные районы) обл. В Озинском р-не Саратовской области на мелах обыкновенно. Вид на западном пределе ареала.

Общее распространение: Казахстан; юг Западной Сибири; Синдзянь (Китай).



**\*Род Гиргензония — *Girgensohnia* Bunge ex Fenzl in Ledebour,  
Fl. Rossica 3: 835 (1851)**

Typus: *G. oppositiflora* (Pall.) Fenzl

Однолетние, обычно сильно разветвленные от основания растения, голые или опушенные короткими сосочковидными волосками. Стебли с однослойной эпидермой. Листья супротивные, линейно-шиловидные, на верхушке с небольшим остроконечием. Цветки в пазухах прицветников одиночные, с 2 прицветничками. Околоцветник белопленчатый, из 5 листочков. При плодах листочки околоцветника конусовидно сходящиеся, 2 или 3 из них развивают немного выше своей середины крыловидные выросты, реже реже их нет (*G. minima*). Пыльники длиной 0.4–1.0 мм, надсвязник короткий, длиной до 0.2 мм. Рыльце головчатое или двураздельное, сидячее или на очень коротком (до 0.2 мм) столбике. Плоды овальные. Перикарпий пленчатый, состоящий из 3–5 слоев (хорошо выраженных в верхней части плода: Илл. 84-2), в верхней части плода с папиллами. Семя с вертикальным зародышем, корешок которого направлен вверх.

В роде 5 однолетних видов, один из них может быть встречен в пустынях Астраханской области.

–\**G. oppositiflora* (Pall.) Fenzl in Ledebour, Fl. Ross. 3: 835 (1851) — **Г. супротивноцветковая.**

Bas.: *Salsola oppositiflora* Pall., Reise 2: 735 (1773);

Lectotypus (Sukhorukov et Hedge in Sukhorukov, 2007 c): [Kasachstania] Ad Jaicum lecta, Pallas (LE).

*Chenopodium oppositifolium* L.f., Suppl.: 172 (1781);

*Polycnemum oppositifolium* Willd., Sp. Pl. 1: 193 (1797);

Видовой эпитет у Вильденова и Линнея (мл.) хоть и изменен на «*oppositifolium*», но явно имеет отношение к *Salsola oppositiflora* Pall., поскольку оба ссылаются на этот таксон как первоисточник.

*Anabasis oppositiflora* (Pall.) M. Bieb., Mem. Soc. Nat. Mosc. 1: 148 (1806);

*A. oppositiflora* (Pall.) Schrad., Neues J. Bot. 3: 89 (1809), nom. superfl.;

*Halogeton oppositiflorus* (Pall.) C.A. Mey. in Ledebour, Fl. Alt. 1: 378 (1829), in adn.;

*H. oppositiflorus* (Pall.) Moq., Chenop. Monogr. Enum. 161 (1840), nom. superfl.;

*Noaea oppositiflora* (Pall.) Moq., in DC., Prodr. 13(2): 209 (1849);

*Anabasis heteroptera* Jaub. et Spach, Ill. Pl. Orient. 2: 45 (1844–1846);

Lectotypus (Sukhorukov et Hedge in Sukhorukov, 2007 c): tab. 133 in Jaub. & Spach, l.c. (1844–1846).

*Girgensohnia heteroptera* (Jaub. et Spach) Bunge, Rel. Lehmann.: 303 (1852);

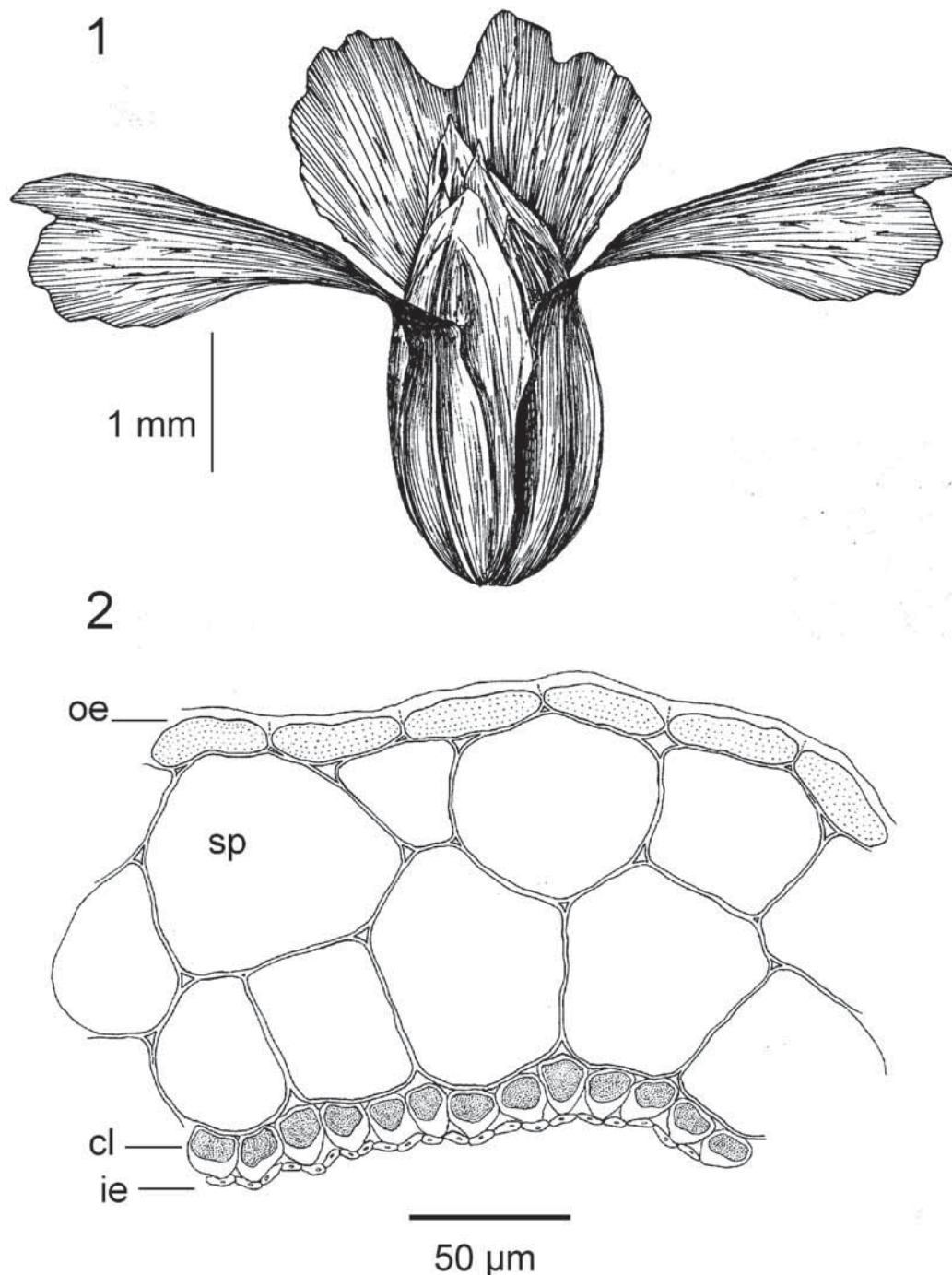
Эпитет «*heteroptera*» дан из-за различного пространственного положения крыловидных выростов на листочках околоцветника: крыловидный вырост адаксиального (приближенного к стеблю) листочка вертикально направленный, а два абаксиальных — горизонтально расположенные.

*G. pallasii* Bunge, Rel. Lehm.: 303 (1852);

Lectotypus (Sukhorukov, 2007 c): Songoria & Deserto Songor[ico], Bunge (P!)

В герб. Муз. Ест. истории Парижа (P) лежит два образца *G. pallasii*, подписанных А. Бунге. Один из них содержит два экземпляра с разными этикетками («Deserto Songorico» и «Iter Persicum» 1858-59, Al. de Bunge), однако этот образец не может быть лектотипом хотя бы по дате сбора (1858-59). Поскольку в протологе А. Бунге указывал место сбора «Kirghisensteppe» («Songoria»), то представляется оправданным считать лектотипом именно «сонгорский» образец.

Однолетние растения высотой (10–15)20–40(50) см, ветвящиеся в базальной части, с выраженным главным стеблем и дуговидно восходящими или направленными под острым углом к стеблю побегами. Нижние листья длиной до 1.5 см, реже листья длиной до 3.0–3.5 см. Листочки околоцветника при цветении длиной 2.8–3.5 мм, при плодах 3.3–4 мм. Крыловидные выросты широкоовальные или ширококоромбические (Илл. 84-1), от цельных и зубчатых до выгрызенных, ко времени плодоношения обычно приобретающие коричневатую или бурю окраску, расположены в разных плоскостях: крыло адаксиального листочка вертикаль-

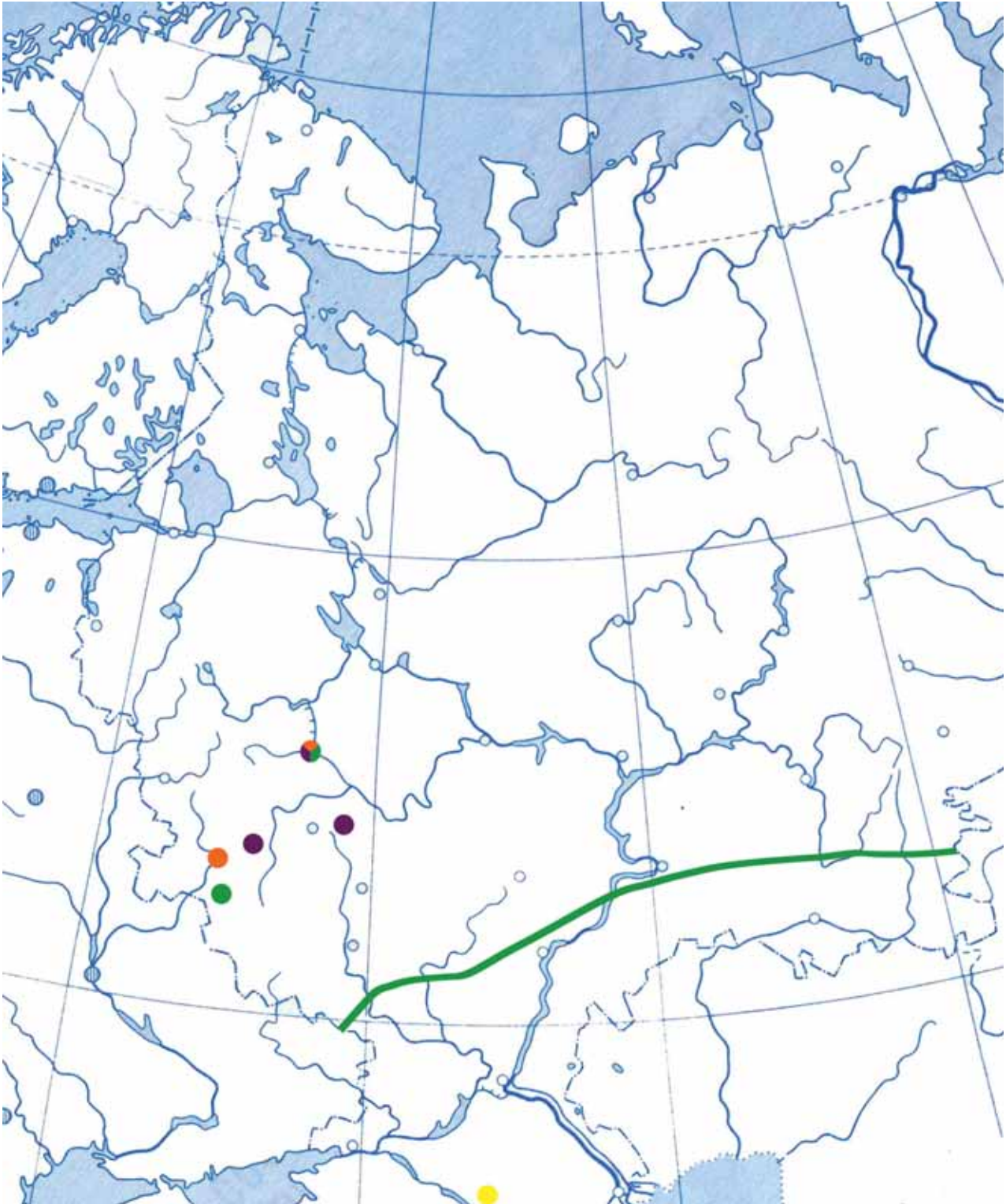


Илл. 84. 1 – околоцветник *Girgensohnia oppositiflora* с 3 крыловидными выростами, 2 – поперечный срез перикарпий в верхней части плода. Условные обозначения: cl – кристаллоносный слой, oe – внешний слой перикарпия, sp – паренхима, ie – внутренняя эпидерма.

ное, а крылья латеральных листочков — в горизонтальном положении. Расстояние между местом отхождения крыла до верхушки листочка околоцветника составляет 1–1.5 мм. Пыльники длиной 0.4–0.6 мм. Плоды длиной 2–2.5(2.7) мм.

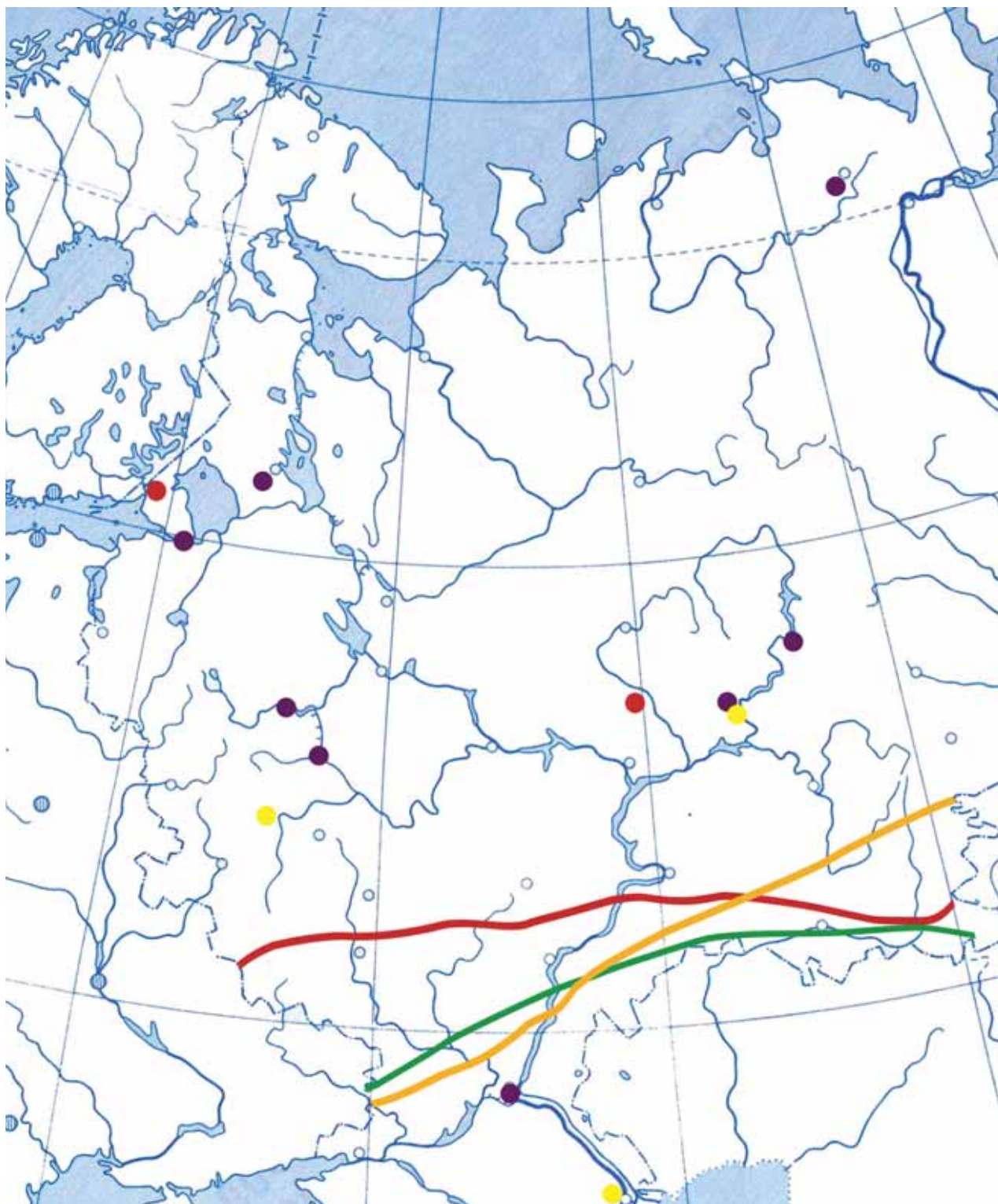
**Распространение:** Указано для юго-востока Европейской части России: окрестности г. Астрахань (Ball, 1964), однако ни одного сбора обнаружить не удалось. Ближайшее местонахождение к России (в 12 км к востоку от границы с Астраханской областью) известно из Западного Казахстана (пос. Биш-Чохо).

Общее распространение: Средняя Азия; Ближний Восток; Китай (Джунгария).

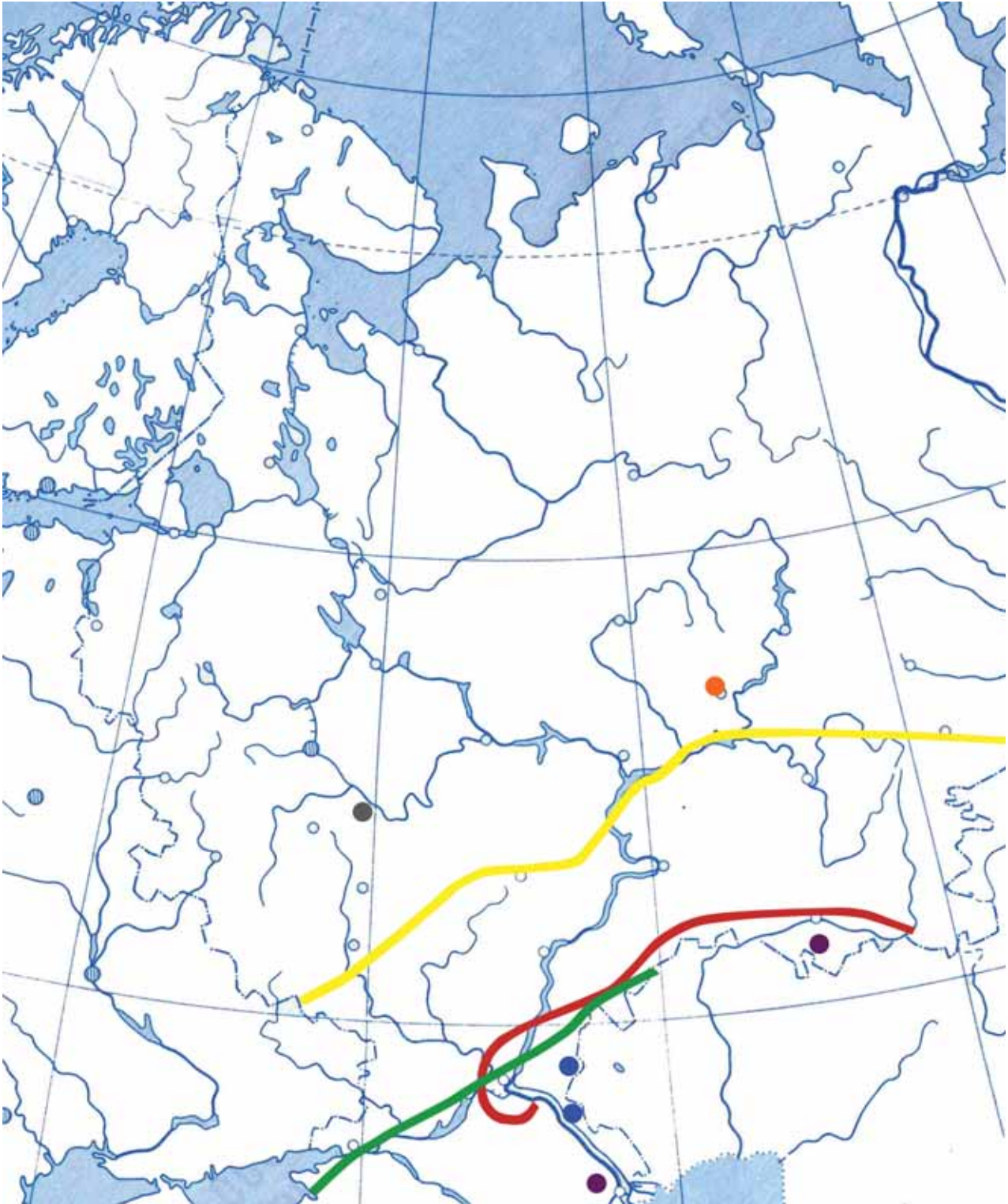


Илл. 85. Распространение видов: зеленая линия – северная граница ареала *Dysphania botrys*; зеленые точки – места заносов вида вне основного ядра ареала; фиолетовые точки – находки *D. schraderiana*; оранжевые точки – находки *Chenopodium virgatum*; желтая точка – находка *Chenopodium probstii*. Комбинированные многоцветные точки означают находки указанных видов в одном радиусе (Москва и Московская область).



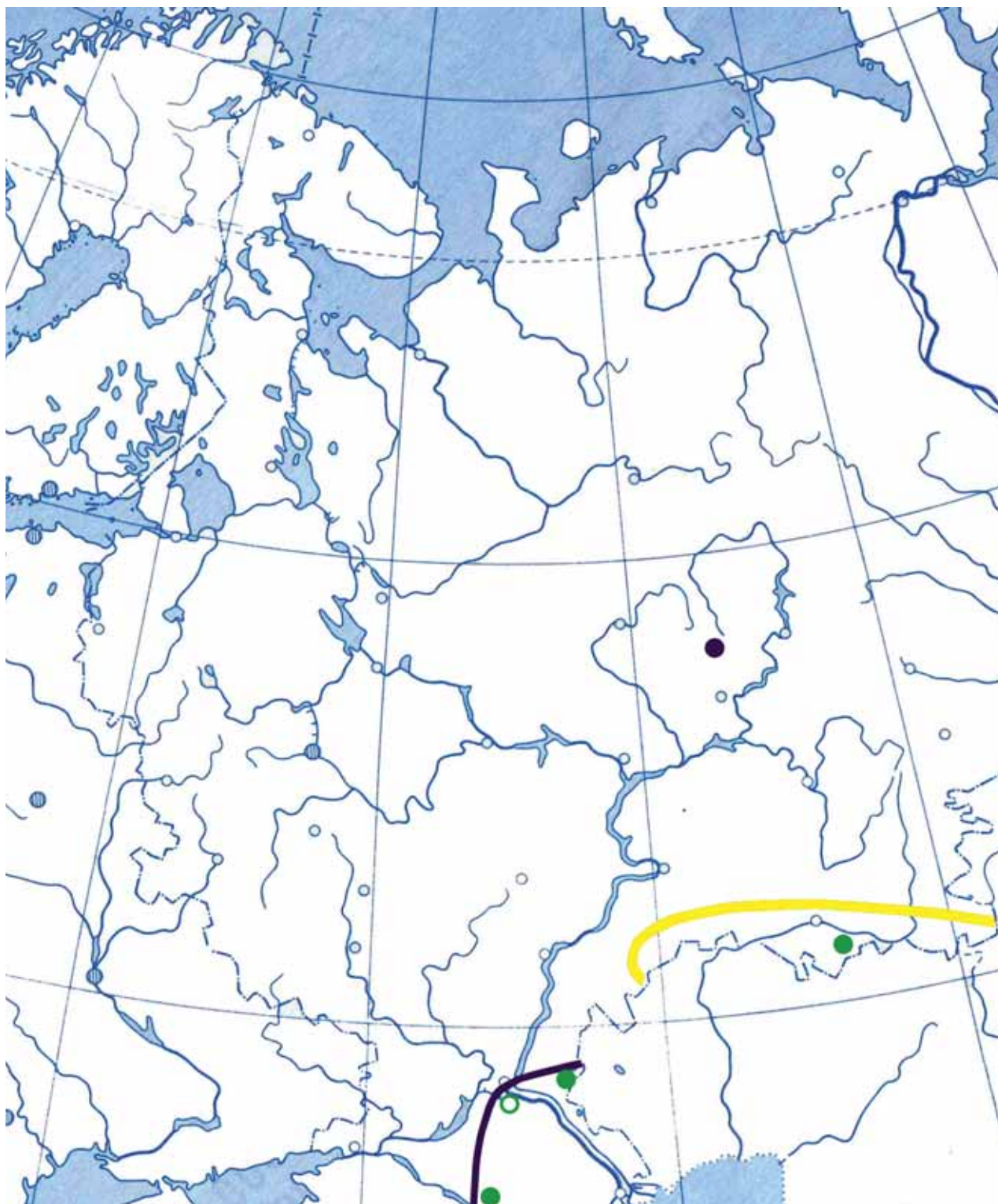


Илл. 86. Распространение видов: зеленая линия – северная граница ареала *Atriplex sphaeromorpha*; красная линия – северная граница ареала *Atriplex micrantha*, красные точки – места заносов вида вне основного ядра ареала; светло-коричневая линия – северная граница ареала *Atriplex aucheri*; фиолетовые точки – находки *Atriplex laevis*; желтые точки – находки *Atriplex sibirica*.



Илл. 87. Распространение видов: желтая линия – северная граница ареала *Bassia prostrata*; зеленая линия – северная граница ареала *Spirobassia hirsuta*; красная линия – северо-западный предел ареала *Suaeda physophora*; оранжевая точка – находка *Corispermum macrocarpum*; фиолетовые точки – находки *Kalidium caspicum*; синие точки – находки *Suaeda heterophylla*, серая точка – находка *S. pannonica* (занос).





Илл. 88. Распространение видов: фиолетовая линия – северная граница ареала *Caroxylon nitrarium*, фиолетовой точкой обозначен единственный занос вне пределов ареала; желтая линия – западный предел ареала *Anabasis cretacea*; зеленые точки – местонахождения *Petrosimonia brachyphylla* (незаштрихованный кружок – местонахождение в XIX веке [Сарепта], где вид более не найден).



## НОВЫЕ ВИДЫ, КОМБИНАЦИИ И ЛЕКТОТИПИФИКАЦИЯ ТАКСОНОВ CHENOPODIACEAE, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ ВНЕ ПРЕДЕЛОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

### Новый для науки вид

#### *Dysphanieae*

*Dysphania neglecta* Sukhor. sp. nova (Fig. 3–4).

Annual up to 70 cm tall, green, very aromatic; stem, leaves and perianth segments densely covered with simple and glandular hairs (Fig. 7–3); lower leaves long-petiolate, up to 10 cm, middle and lower leaves shorter, up to 5 cm; inflorescence subtended by the leaves in its lower part, terminal branch up to 45 cm long and 4 cm wide, with lateral branches not exceeded its length; perianth of 5 almost free segments of 0.8–1.2 mm; fruits 0.7–0.8 mm, subspherical, black with stripes, papillate throughout, keeled and sometimes with grooves near the keel. Flowering time: July — September. Fruiting time (in Far West Nepal and probably in the neighbouring Indian Uttarakhand Pradesh): late September–October.

Holotype: **Far West Nepal**, Jumla prov., Jumla town, 29°16'28"N 82°11'01"E, weed in the city, alt. 2400 m, 23.IX.2013, A. Sukhorukov 241 (BM, iso — MW).

Additional specimens seen: **India** [Jammu & Kashmir state, southern part] Flora of Bashar, North-Western Himalayas, hab. Jangi, alt. 9500 ft, 15.VIII.1890, herb. J. Lace 514 (B-10 0448352); **Nepal**: 1) Uthu, alt. 8000 ft, 31.VII.1952, O. Polunin, W.R. Sykes, L.H.J. Williams 4970 (BM); 2) border of Jumla & Mugu prov., 1 km from Naurigar village, alt. ca. 2300 m, along the stream, 23.IX.2013, A. Sukhorukov (G).

Ecology and distribution: not rare in Far West Nepal at altitudes 2000–3000 m (central montane belt) along streams or as a weed in vegetable gardens or near paths or roads.

Related to *D. botrys* (*Dysphania* sect. *Botryoides*) but plants of the new species are taller (up to 70 cm); stem, leaves and perianth more densely covered with simple and glandular hairs; inflorescence longer with more densely arranged flowers. The plant grows on clayey or loamy (not sandy) substrates in conditions of abundant precipitation in summer and early September. It can often be encountered together with *D. nepalensis*, which is distinguished by the smaller habit, reddish stems in autumn, laxer inflorescences, perianth pubescence (for more details see Sukhorukov, 2012) and earlier fruiting time (September). In the ITS molecular tree (Krinitsyna in Kadereit, in prep.), *D. neglecta* forms the sister clade to all *D. botrys*.

The Himalaya including Bhutan, India, Nepal, and Pakistan is now recognized as a diversity centre of the genus *Dysphania* with the following native species: *D. bhutanica* Sukhor., *D. himalaica* Uotila, *D. kitiae* Uotila, *D. nepalensis* Colla, *D. tibetica* Uotila. A more detailed examination of the Nepali *Chenopodiaceae* and their distribution patterns will be prepared separately.

### Новые комбинации

#### *Chenopodioideae*

*Oxybasis mexicana* (Moq.) Sukhor., comb. nova.

Bas.: *Chenopodium mexicanum* Moq. in DC., Prodr. 13(2): 70 (1849).

Typus: «In America sept. circa Mexico, Berlandier 451», n.v. (P).

Отличается от *O. glauca* s.str. очень широкими, ромбическими листьями и мамиллятным перикарпием. Произрастает в Мексике.

### **Salsoloideae-Camphorosmeae**

***Grubovia eriophora*** (Stephan ex Bieb.) Sukhor. comb. nova.

Bas.: *Salsola eriophora* Stephan ex Bieb., Mém. Soc. Nat. Mosc. 4: 16 (1813).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): "Sibir" [leg. Stephan] 140 (LE!).

Syn.: *Kochia krylovii* Litv. in Krylov, Фл. Алтай и Томск. губ. 5: 1121 (1909);

*Grubovia krylovii* (Litv.) Freitag & G. Kadereit, Taxon 60(1): 72 (2011).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Russia] Алтай, Чуйская степь в северо-западном конце, 26-28. VII.1901, П. Крылов 1 (LE!).

Название *Salsola eriophora* совершенно забыто в литературе (например, Ильин, 1936 б; Kadereit & Freitag, 2011), но еще примечательно и то, что оба аутентичных образца Штефана были просмотрены Д.И. Литвиновым, М.М. Ильиным и В.П. Бочанцевым в типовой коллекции Сибирского и Дальневосточного сектора гербария БИНа и снабжены этикетками «*Kochia krylovii*». *Salsola eriophora* была очень точно описана Штефаном (Bieberstein, 1813), в особенности касательно таких признаков, как опушение растений, листьев и характера выростов на листочках околоцветника. *Kochia krylovii* Litv. (Крылов, 1909) по морфологии идентична с *Salsola eriophora* и, таким образом, является более поздним синонимом последнего названия. *Grubovia eriophora* близка к *G. dasyphylla*, но отличается крыловидными (а не шиловидными) выростами листочков околоцветника при плодах.

### **Salsoloideae-Caroxyleae**

***Caroxylon micrantherum*** (Botsch.) Sukhor. comb. nova.

Bas.: *Salsola micranthera* Botsch., Бот. материалы герб. ин-та ботаники АН УзССР 13: 5 (1952).

Holotypus: [Узбекистан, Ферганская область, Шахирмадан] Ферганская долина, солончак в 1 версте на север от ст. Ванновской, 1.X.1931, Закржевский 44000 (TASH).

Распространение: Средняя Азия (Узбекистан, Кыргызстан, Казахстан, Таджикистан).

***Kaviria azaurena*** (Mouterde) Sukhor. comb. nova.

*Salsola azaurena* Mouterde, Nouv. Fl. Liban & Syrie 1 : 433 (1966).

Holotypus: Syria, Jabal Dahek, entre Soukhne et Deir-ez-Zor, sur sol gypseaux, 9.XI.1955, M. Pabot (AUB?). Как мне сообщила куратор гербария Американского университета Бейрута Синно Сауд (Nada Sinno Saoud), среди типовых образцов AUB этого вида не значится.

Syn.: *Salsola spinosa* Pabot in Khatib, Contrib. Syst. Chenop. Syrie : 146 (1959) nom. illegit. non Lam. (1779).

*Caroxylon azaurenium* (Mouterde) T.A. Theodorova, Turczaninowia 14(3): 75 (2011).

По всем морфологическим признакам (отсутствию горбиков при основании листьев; длинных, хорошо отделенных от пыльников пузыревидных придатков) вид является частью рода *Kaviria*. От других таксонов *S. azaurena* хорошо отличается колючими побегами и округлым основанием брактеев. Распространение: Сирия, Ирак.

### **Suaedoideae**

***Suaeda anatolica*** (Aellen) Sukhor., comb. nova.

Bas.: *Suaeda prostrata* subsp. *anatolica* Aellen, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 28 : 32 (1967).

Holotypus: Turkey: prov. Konya: Kashanan, 7.IX.1947, P.H. Davis 14754 (E-? iso — K-000899737 !; iso — W-1962-0018221 !). Голотипа вида в гербарии E, несмотря в цитирование в протологе (Aellen, 1967), нет.

Этот вид описан из Центральной Анатолии. Образцы из равнинного Ирака (K!) морфологически не отличаются от типовых экземпляров. От *S. prostrata* (а также европейского приморского вида *S. maritima*) данный таксон выделяется околоцветником, один листочек которого имеет больший капюшонообразный вырост по сравнению с остальными 4 листочками. По этому признаку *S. anatolica* может сближаться с паннонским эндемиком *S. rannonica*, однако отличается острыми листьями, лодочкообразными (сверху вогнутыми) прицветниками и мелкими семенами (0.8–1 мм). В настоящее время группа *S. maritima* обоснованно подвергается дроблению на ряд более естественных, ареалогически обособленных видов (см. также Freitag et al., 2013).

### Лектотипификация таксонов

Лектотипификация нижеприведенных таксонов проведена для проекта «Flora of Iraq», vol. 5, part 1 (формат данного определителя, находящегося в печати, не предусматривает лектотипификацию).

***Atriplex tatarica* var. *desertorum*** Eig, Palest. J. Bot., Jerusalem ser., 3: 122 (1945).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): Palestine, Judean desert, Opps. km 26 on Jerusalem-Jericho road Maestricht, deep gravelly crumbling soil, northern exposure, 2.IV.1935, A. Eig & M. Zohary s.n. (HUIJ-28253 !). Эта разновидность относится к группе *Atriplex tatarica*.

***Atriplex thunbergiifolia*** (Boiss. & Noë) Boiss., Fl. Orient. 4: 911 (1879).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Iraq] Kutt am Tigris, V.1851, Noë 993 (G ! iso K ! LE !). Синоним *A. belangeri* (Moq.) Boiss.

***Kochia monticola*** Boiss. ex Moq. in DC., Prodr. 13(2): 133 (1849).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Persia australis] in locis alpis Kuh-Daëna, ubi nomads tentoria sua constituent, 21.VII.1842, Th. Kotschy 521.715 (G !, iso — K! ). Горный ближневосточный вид, рассматриваемый в составе рода *Bassia* (*B. monticola* (Boiss). Kuntze).

***Salsola jordanicola*** Eig in Palest. J. Bot., Jerusalem ser., 3(3): 130 (1945).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): [Israel] Judaeen desert, Wadi Qilt, calcareous limestone, 6.X.1928, R. Gabrieldith s.n. (HUIJ-20772 !). В настоящее время вид относится к роду *Caroxylon* (*C. jordanicola* (Eig) Akhani et Roalson).

***Halocharis brachyura*** Eig in Palest. J. Bot., Jerusalem ser. 3: 137 (1945); Fl. Lowland Iraq: 209 (1964).

Lectotypus (Sukhorukov, designated here): S Iraq, near the banks of Chankula river, 2 km sideward of the main Baghdad-Basra way, 6.4.1933, A. Eig & M. Zohary 896 (HUIJ-20769).

***Anabasis annua*** Bunge in Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., sér. 7, 4(11): 46 (1862).

Lectotype (Sukhorukov, designated here): inter Heart & Tebes, X-XI.1858, herb. Bungeanum (K-000899493, lower left-handed specimen !).



## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность А.К. Тимонину, давшему много полезных замечаний в процессе прочтения данной работы, А.П. Меликяну, моему первому научному руководителю, многим другим коллегам, среди которых хотелось бы выделить А.И. Константинову, Н.Н. Цвелева, М.А. Кушунину, Е.В. Мавродиева, М.В. Нилову, А.В. Боброва, А.Г. Девятова, М.С. Романова, А.А. Криницыну, А.С. Сперанскую, Е.Е. Макарова, Х.Х. Джалилову, В.М. Васюкова, С.А. Колесникова, М.Н. Ломоносову, Т.А. Федорову, А.И. Солопова, А. Данина (A. Danin, Hebrew University Jerusalem), Д. Иамонико (D. Iamónico, Sapienza Univ., Rome, Italy), А. Шмиду (A. Shmida, Hebrew University Jerusalem), Дж. Харпера (G. Harper, RBGE), И.В. Беляеву (I. Belyaeva, Kew Bot. Gardens), Ш. Газанфар (Sh. Ghazanfar, Kew Bot. Gardens), Й. Вальтера (J. Walter, NHM Wien), Э. Витека (E. Vitek, NHM Wien), Ф. Верлува (F. Verloove, Nat. Bot. Garden Belgium), Г. Кадерайт (G. Kadereit, Univ. Mainz), Х. Фрайтага (H. Freitag, Univ. Kassel), Х. Ахани (H. Akhani, Tehran Univ.), П. Уотилу (P. Uotila, Bot. Museum Univ. Helsinki, Finland). Я также очень признателен Российскому фонду фундаментальных исследований (РФФИ) и его экспертам за многолетнюю финансовую поддержку исследований (инициативные проекты 05-04-49143, 08-03-00393, 11-04-00123, 14-04-00136), Израильской Академии Наук, Королевскому Ботаническому саду Кью, Ботаническому саду Женевы. Публикация монографии стала возможной благодаря издательскому проекту РФФИ 14-04-07034-д.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адвентивная флора Москвы и Московской области / под ред. М.С. Игнатова. М.: КМК, 2012. 536 с.
- Арбузова О.Н. *Chenopodiaceae* // Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. Т. 4 / под ред. Л.Ю. Буданцева. М.; СПб.: КМК, 2005. С. 9–12.
- Арциховский В. Рост саксаула и анатомическое строение его ствола // Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. 1928. Т. 19, № 4. С. 287–358.
- Байгозина В.П., Зорина М.С., Фурсова Н.В. Морфологические особенности семян природной флоры Казахстана // Интродукция природной флоры Казахстана / под ред. И.О. Байтулина и др. Алма-Ата: Наука, 1984. С. 88–94.
- Байков К.С. SYNAP — новый алгоритм филогенетических построений // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57, № 2. С. 165–176.
- Баранова Е.В., Хилова Е.В. Материалы к географической характеристике некоторых представителей антропогенного элемента флоры Северо-Запада европейской части РСФСР // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1990. Вып. 1. С. 35–44.
- Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений. М.: Изд-во МГУ, 2005. 77 с.
- Березуцкий М.А., Мавродиев Е.В., Сухоруков А.П. О новых, редких и критических таксонах флоры юго-востока Европы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 6. С. 63–65.
- Блукет Н.А. К систематике рода *Ceratocarpus* в связи с диморфизмом его плодов // 25 лет научно-педагогической и общественной деятельности Б.А. Келлера / под ред. А.Я. Гордягина. Воронеж, 1931. С. 23–32.
- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М.: Либроком, 2009. 400 с.
- Бочанцев В.П. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 989–1001.
- 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., Липшиц С.Ю. К вопросу об объеме вида у высших растений // Бот. журн. 1955. Т. 40, № 4. С. 542–547.
- Брагина Е.А., Батыгина Т.Б. Diaspora // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3 / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 420–428.
- Бутник А.А. Строение покровов плодов маревых // Морфобиологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана / под ред. Д.К. Саидова. Ташкент: Фан, 1972. С. 17–28.
- Бутник А.А. Об адаптивных признаках листьев маревых // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана / под ред. Д.К. Саидова. Ташкент: Фан, 1977. С. 4–15.
- Бутник А.А. Строение плодов видов рода *Nanophyton* Less. // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (*Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Leguminosae*) / под ред. Д.К. Саидова. Ташкент: Фан, 1979. С. 20–28.

Бутник А.А. Карпологическая характеристика представителей семейства *Chenopodiaceae* // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 10. С. 1433–1443.

Бутник А.А. Семейство *Chenopodiaceae* // Сравнительная анатомия семян Т. 3 / под ред. А.Л.Тахтаджяна. Л.: Наука, 1991. С. 77–82.

Бутник А.А., Пайзиева С.А., Нигманова Р.Н. Адаптивная эволюция анатомического строения пустынных растений // Проблемы освоения пустынь. 1989. № 4. С. 78–83.

Бутник А.А., Нигманова Р.Н., Пайзиева С.А., Саидов Д.К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 1: Деревья, кустарники. Ташкент: Фан, 1991. 148 с.

Бутник А.А., Ашурметов О.А., Нигманова Р.Н., Пайзиева С.А. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 2. Ташкент: Фан, 2001. 132 с.

Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 3. Алма-Ата: Наука, 1965. 461 с.

Василевская В.К. Особый тип анатомической структуры в семействе *Chenopodiaceae* // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 1. С. 103–108.

Васильева А.Н. Материалы к систематике ежовников Казахстана // Бот. материалы Герб. Ин-та бот. АН КазССР. 1977. Вып. 10. С. 15–23.

Васюков В.М. Растения Пензенской области (конспект флоры). Пенза: Изд-во ПГУ, 2004. 190 с.

Вахненко Д.В., Сухоруков А.П., Федяева В.В., Шишлова Ж.Н., Шмараева А.Н. Конспект видов семейства маревых (*Chenopodiaceae*) Ростовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, вып. 4. С. 62–64.

Веселова Т.Д. О систематическом положении Центросеменных в связи с данными эмбриологии // Морфология Центросеменных как источник эволюционной информации / под ред. В.Н. Тихомирова, А.Н. Сладкова. М., 1990. С. 28–48.

Веселова Т.Д., Кондорская В.Р. Развитие генеративных органов *Atriplex nitens* Schkuhr // Морфология Центросеменных как источник эволюционной информации / Под ред. В.Н. Тихомирова, А.Н. Сладкова. М., 1990. С. 48–65.

Вознесенская Е.В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов семейства *Chenopodiaceae* I // Бот. журн. 1976 а. Т. 61, № 3. С. 342–351.

Вознесенская Е.В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов семейства *Chenopodiaceae* II // Бот. журн. 1976 б. Т. 61, № 11. С. 1546–1557.

Ворошилов В.Н. Обзор видов *Chenopodium* L. из секции *Ambrina* (Spach) Hook. fil. // Бот. журн. 1942. Т. 27, № 3–4. С. 33–47.

Ворошилов В.Н. Определитель растений Советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.

Вульф Е.В. Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.

Вышенская Т.Д. *Sactaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1991. С. 41–57.

Глазкова Е.А. *Beta maritima* (*Chenopodiaceae*) — новый вид для флоры России // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 1. С. 34–45.

Голоскоков В.П. *Chenopodiaceae* // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Т. 1 / под ред. В.П. Голоскокова. Алма-Ата: Наука, 1969. С. 271–320.

Гордеева Т.К., Ларин И.В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.; Л.: Наука, 1965. 159 с.

Грубов В.И. Растения Центральной Азии. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966. 135 с.

Губанов И.А., Багдасарова Т.В., Баландина Т.П. Научное наследие выдающихся русских флористов Г.С. Карелина и И.П. Кирилова. М., 1998. 95 с.

Гусев Ю.Д. *Anabasis* // Флора Восточной Европы. Т. 9 / под ред. Н.Н. Цвелёва. СПб.: Мир и семья-95, 1996. С. 91–92.



Девятков А.Г., Ермилова И.Ю. Изменение структуры плодов и семян в связи с переходом к односемянности в трибе *Caryophylleae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, вып. 3. С. 69–73.

Девятков А.Г., Королькова Е.О., Полевова С.В. Изменение морфолого-анатомической структуры плодов и семян в трибе *Paronychieae* (*Caryophyllaceae*) в связи с переходом к односемянности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 4. С. 67–70.

Димо Н.А., Келлер Б.А. В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Саратов: Изд. Саратов. губ. земства, 1907. 215 с.

Ефимова Т.П., Сентемов В.В., Сентемова А.В. Новые для Удмуртии виды растений // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 3. С. 438–440.

Жапакова У.Н. Морфолого-натомическое строение плодов *Salsola richteri* Kar. и *Salsola paletziana* Litv. // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (*Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Leguminosae*) / под ред. Д.К. Саидова. Ташкент: ФАН, 1979. С. 10–19.

Жапакова У.Н., Орловский Н.С., Пак Т.Г. Действие солей на прорастание диморфных плодов *Suaeda heterophylla* (*Chenopodiaceae*) // Аридные экосистемы. 2006. Т. 12, № 30–31. С. 113–119.

Запрометова Н.С., Абраменко Л.К. Биология прорастания семян и морфология проростков некоторых видов *Atriplex* // Полезные дикорастущие растения Узбекистана / под ред. Д.К. Саидова. Ташкент, 1968. С. 60–64.

Зернов А.С. Растения Северо-Западного Закавказья. М.: Изд. МПГУ, 2000. 130 с.

Иванов В.В. Определитель растений Северного Прикаспия. Маревые и Лилейные. Л.: Наука, 1989. 93 с.

Игнатов М.С. Семейство *Chenopodiaceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / под ред. С.С.Харкевича. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1988. С. 15–37.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области / под ред. А.К. Скворцова. М., 1990. С. 5–105.

Иконников С.С. Род *Corrigiola* (*Illecebraceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 12. С. 113–118.

Ильин М.М. Растительность Эльтонской котловины // Изв. Гл. бот. сада. 1927. Т. 26, вып. 4. С. 371–414.

Ильин М.М. *Corispermum declinatum* Stephan как новый сорняк в посевах Европейской части СССР // Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. 1928. Т. 19, вып. 2. С. 69–72.

Ильин М.М. Новые виды рода *Corispermum* L. // Изв. Гл. бот. сада. 1929. Т. 28, вып. 5–6. С. 637–654.

Ильин М.М. Некоторые новые виды флоры Казахстана // Материалы Комиссии экспед. исслед. 1930 а. Вып. 26. С. 277–287.

Ильин М.М. Семейство *Chenopodiaceae* // Флора Юго-Востока Европейской части СССР. Т. 4 / под ред. Б.А.Федченко. Л.: Изд. Гл. бот. сада, 1930 б. С. 123–239.

Ильин М.М. Новые солянковы флоры СССР // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. I. 1936 а. Вып. 3. С. 157–165.

Ильин М.М. Сем-во *Chenopodiaceae*; Addenda (описание *Chenopodium pamiricum*) // Флора СССР. Т. 6 / под ред. В.Л.Комарова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936 б. С. 2–354; 873.

Ильин М.М. К происхождению флоры пустынь Средней Азии // Сов. ботаника. 1937. Т. 6. С. 95–109.

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. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1946 а. Вып. 2. С. 197–256.

- Ильин М.М. Новый вид верблюдки из Украины // Бот. материалы герб. Бот. ин-та АН СССР. 1946 б. Т. 9, вып. 12. С. 262.
- Ильин М.М. Флоры литоралей и пустынь в их взаимосвязях // Сов. ботаника. 1947. Т. 15, вып. 5. С. 249–267.
- Ильин М.М. *Chenopodiaceae* // Флора УРСР. Т. 4 / под ред. М.И. Котова. Киев: Изд-во АН УРСР, 1952. С. 260–400 (На укр. яз.).
- Ильин М.М. *Chenopodiaceae* // Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд, испр. и доп. / под ред. Б.К. Шишкина. Л.: Колос, 1964. С. 238–274.
- Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. Т. 4. *Nyctagynaceae–Salicaceae* / под ред. Л.Ю. Буданцева. М.; СПб: КМК, 2005. 466 с.
- Каден Н.Н. Еще раз о способах вскрывания плодов // Бот. журн. 1964 а. Т. 49, № 12. С. 1776–1779.
- Каден Н.Н. Основы эволюционной морфологии плодов: дис. ... д-ра биол. наук. М., 1964 б. 669 с.
- Камаева Г.М. Разноплодие и разносемянность сорных видов мари и лебеды в Воронежской области // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана / под ред. К.Ф. Хмелева. Воронеж, 1987. С. 57–62.
- Камаева Г.М. Микрокарпология рода *Corispermum* L. // Исследования растительного и животного мира заповедника «Галичья гора». Воронеж, 1982. С. 22–27.
- Камаева Г.М., Шатунова Н.Ф. Сравнительная характеристика спермодермы родов *Amaranthus* L. и *Atriplex* L. // Морфологическая эволюция высших растений: материалы 6-го Моск. совещ. по филогении. М.: МОИП, 1981. С. 51–52.
- Камелин Р.В. Древнее ксерофильное семейство *Chenopodiaceae* во флоре Турана и Средней Азии // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 5. С. 441–464.
- Камелина О.П., Проскурина О.Б. К эмбриологии *Stegnosperma halimifolium* (*Stegnospermataceae*). Распределение эмбриологических признаков в порядке *Caryophyllales* // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 721–730.
- Каменецкая И.В. Естественная растительность Джаныбекского стационара // Тр. Комплекс. науч. экспед. по вопросам полезащитного лесоразведения. 1952. Т. 2, вып. 3. С. 101–162.
- Каменский К.В. Основы сельскохозяйственного семеноведения. М., 1931. 264 с.
- Капранова Н.Н. *Aizoaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1991. С. 17–22.
- Келлер Е.Ф. Строение эпидермиса у различных видов рода *Anabasis* в зависимости от окружающей обстановки // 25 лет научно-педагогической и общественной деятельности Б.А. Келлера / под ред. А.Я. Гордягина. Воронеж: Коммуна, 1931. С. 62–66.
- Клоков М.В. О днепровских и некоторых других видах рода *Corispermum* L. // Бот. материалы Гербария Бот. ин-та АН СССР. 1960. Т. 20. С. 90–136.
- Клоков М.В., Краснова А.Н., Вынаев Г.В., Третьяков Д.И. Хорологические и таксономические заметки о белорусских верблюдках (род *Corispermum* L.) // Новости сист. высш. низш. раст. 1981. [6/тома]. С. 29–37.
- Клышев Л.К. Биология *Anabasis aphylla* L. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. 350с.
- Кондорская В.Р. О соцветиях рода *Chenopodium* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 78–87.
- Кондорская В.Р. Особенности строения соцветий трибы *Atripliceae* С.А. Меу. семейства *Chenopodiaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 1. С. 104–114.
- Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1 / под ред. Н.Н. Цвелева. М.: КМК, 2012. 632с.
- Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и южного Казахстана. М.; Ташкент, 1934. 480 с.

- Коровин Е.П. Очерки по истории развития растительности Средней Азии // Бюл. Средне-азитск. гос. ун-та. 1935. Вып. 20, № 4. С. 183–218.
- Котт С.А. Карантинные сорняки и меры борьбы с ними. М., 1955. 384 с.
- Кравцова Т.И. *Didiereaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1991. С. 34–39.
- Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 403 с.
- Крылов П.Н. Флора Алтая и Томской губернии. Т. 5. *Salsolaceae–Betulaceae*. Томск: Типо-тография Сибирск. печ. дела, 1909. 1089–1252.
- Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Т. 4: *Salicaceae–Amaranthaceae*. Томск, 1930. 979с.
- Левина Р.Е. Новый аспект в трактовке гетерокарпии // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 5. С. 680–684.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблем). М.: Наука, 1981. 96 с.
- Лейсле Ф.Ф. К экологии и анатомии галофитов и ксерофитов с редуцированными листьями // Бот. журн. 1949. Т. 34, № 3. С. 253–266.
- Ломоносова М.Н. *Chenopodiaceae* // Флора Сибири. Т. 5 / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1992. С. 135–183.
- Ломоносова М.Н. Морфология и ультраскульптура поверхности семян у видов подсемейства *Suaedoideae* (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 736–744.
- Мавродиев Е.В., Сухоруков А.П. Некоторые новые и критические таксоны флоры крайнего юго-востока Европы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 1. С. 77–83.
- Маевский П.Ф. Флора Средней России. 4-е изд. М.: Изд. Сабашниковых, 1917. 731 с.
- Малышева Р.А. К вопросу о разноплодии у Покрытосеменных // Бот. журн. 1953. Т. 38, № 3. С. 360–366.
- Мартыненко В.А. *Chenopodiaceae* // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Т. 2 / под ред. А.И. Толмачёва. Л.: Наука, 1976. С. 186–194.
- Махмудова М.А. О распространении видов рода *Anabasis* L. в СССР // Узб. биол. журн. 1990. № 2. С. 44–46.
- Медведева Н.А. Род *Atriplex* во флоре Европейской части СССР и на Кавказе: дис. ... канд. биол. наук. Л., 1991. 253 с.
- Медведева Н.А. Род *Atriplex* // Флора Восточной Европы. Т. 9 / Под ред. Н.Н. Цвелёва. СПб.: Мир и семья-95, 1996. С. 44–54.
- Медведева Н.А. О новых и редких видах во флоре Ленинградской области // Новости сист. высш. раст. 2000. Т. 32. С. 186–187.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс). Русское издание. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 192 с.
- Меликян А.П. Положение семейств *Vixaceae* и *Simmondsiaceae* в системе // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 8. С. 1043–1047.
- Меликян А.П. Сравнительная анатомия спермодермы представителей *Phytolaccaceae* и некоторых сближаемых с ними семейств в связи с систематикой и родственными взаимоотношениями // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука, 1986. С. 54–56.
- Меликян А.П., Девятков А.Г. Основные карпологические термины. М., 2001. 47 с.
- Мосякин С.Л. Критический обзор видов рода *Corispermum* флоры Украины // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45, № 5. С. 19–23 (На укр. яз.).
- Мосякин С.Л. *Chenopodium*, *Kochia*, *Corispermum* // Флора Восточной Европы. Т. 9 / под ред. Н.Н. Цвелёва. СПб.: Мир и семья-95, 1996. С. 27–44; 60–62; 63–69.



- Мосякин С.Л. Систематика, фитогеография и генезис семейства *Chenopodiaceae* Vent.: дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 2003. 525 с.
- Мусаева Ш.С. Сравнительно-анатомическое изучение годичных побегов некоторых видов рода *Anabasis* L. (сем. *Chenopodiaceae*) // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (*Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Leguminosae*) / под ред. Д.К. Саидова. Ташкент: Фан, 1979. С. 63–67.
- Нигманова Р.Н., Пайзиева С.А. Строение плодов и зародышей видов рода *Aellenia* Ulbr. // Морфогенез растений аридной зоны / под ред. Д.К. Саидова. Ташкент: Фан, 1973. С. 3–7.
- Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона. Киев: Наукова думка, 1992. 277 с.
- Определитель сосудистых растений Тамбовской области / А.П. Сухоруков и др.; под ред. А.П. Сухорукова. Тула: Гриф и К, 2010. 350 с.
- Павлов Н.В. Флора Центрального Казахстана. Ч. 2. М.: Красный пролетарий, 1935. 549с.
- Пайзиева С.А., Атамуратов Р. О морфологической природе каудекса *Anabasis eriopoda* (Schrenk) Benth. // Узб. биол. журн. 1989. № 5. С. 31–34.
- Петрова Л.Р. *Simmondsiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1991. С. 125–127.
- Пискунов В.П. К вопросу о гетерокарпии у аксириса щирицевидного (*Axyris amaranthoides*) // Учен. зап. Ульяновск. гос. пед. ин-та. 1968. Т. 23, вып. 3. С. 188–192.
- Плиско М.А. *Tetragoniaceae, Molluginaceae, Portulacaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1991. С. 22–24; 24–27; 28–33.
- Плиско М.А.: *Anacardiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 5 / под ред. М.Ф. Даниловой и др. СПб.: Мир и семья, 1996. С. 445–469.
- Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 351 с.
- Попов М.Г. *Atriplex megalotheca* sp. nov. // Флора СССР. Т. 6 / Под ред. В.Л. Комарова. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1936. С. 873.
- Попов М.Г. Флора Средней Сибири. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 913 с.
- Попова Л.Н., Камаева Г.М. Морфолого-анатомические особенности семян и плодов рода *Atriplex* L. // Актуальные вопросы современной ботаники: Материалы 5-го Всесоюз. совещ. молодых ученых. Киев: Наук. думка, 1977. С. 124–126.
- Пратов У. Маревые (*Chenopodiaceae*) Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1970. 168 с.
- Пратов У. Семейство *Chenopodiaceae* // Конспект флоры Средней Азии. Т. 3 / под ред. А.И. Введенского. Ташкент: Фан, 1972. С. 29–137.
- Пратов У. *Anabasis ebracteolata* Korov. ex Botsch. и его положение в системе рода // Узб. биол. журн. 1976. № 3. С. 45–50.
- Пратов У. Род *Climacoptera* Botsch. (Систематика, география, филогения и вопросы охраны). Ташкент: ФАН, 1986. 68 с.
- Редченко В.П. Биология прорастания семян маревых // Тр. Туркмен. сельхоз. ин-та. 1956. Т. 8. С. 267–274.
- Рожановский С.Ю. Сравнительная ксероморфность основных видов растений Устюрта // Тр. Ин-та бот. АН УзССР. 1952. Т. 1. С. 69–76.
- Рябинина З.Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург: Изд. УрО РАН, 1998. 163 с.
- Сидоренко Г.Т., Кинзикаева Г.К., Овчинников П.Н. *Chenopodium, Atriplex, Axyris* // Флора Таджикской ССР. Т. 3 / под ред. П.Н. Овчинникова. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. С. 317–329; 330–342; 349–352.
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области I // Бюл. Гл. бот. сада. 1973. Т. 87. С. 5–11.

Скрипник Н.П. Семейство *Chenopodiaceae* // Определитель высших растений Украины / под ред. Ю.Н. Прокудина. Киев: Наук. думка, 1987. С. 84–93.

Смирнова С.А. Морфология цветка, плода и семени сорных маревых СССР: дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 383 с.

Смирнова С.А. Вероятные направления структурной специализации плодов и семян маревых СССР // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, Биол. 1984. Вып. 1. С. 24–28.

Солянов А.А. Флора Пензенской области. Пенза: Изд. ПГПУ, 2001. 310 с.

Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов, Х.Х. Джалилова, Г.М. Ильина, Н.В. Чубатова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.

Станков С.С., Талиев В.И. Определитель высших растений Европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1949. 1151 с.

Сухоруков А.П. Виды рода *Atriplex* в средней полосе европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 54–58.

Сухоруков А.П. Маревые Средней России. М.: Диалог-МГУ, 1999 а. 35 с.

Сухоруков А.П. Некоторые общие направления эволюции рода *Atriplex* L. s.l. (*Chenopodiaceae*) // X Моск. совещ. по филогении растений: материалы конф. / под ред. А.П. Меликяна, Л.И. Лотовой. М., 1999 б. С. 166–168.

Сухоруков А.П. О распространении *Atriplex sphaeromorpha* Pjin (*Chenopodiaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999 в. Т. 104, вып. 6. С. 58–59.

Сухоруков А.П. О хорологическом аспекте в систематике однолетних представителей рода *Atriplex* L.s.l. (*Chenopodiaceae*) // 6-я Междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. Серебрякова: тр. / под ред. А.Г. Еленевского. М.: Изд-во МПГУ, 1999 г. С. 200–201.

Сухоруков А.П. К распространению видов рода *Atriplex* L. — Лебеда (*Chenopodiaceae*) в России и сопредельных государствах (в пределах бывшего СССР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003 а. Т. 108, вып. 1. С. 38–50.

Сухоруков А.П. О взаимоотношении родов *Bassia* All. и *Kochia* Roth // Ботанические исследования в Азиатской России: материалы XI съезда Рус. бот. о-ва. Барнаул: АзБука, 2003 б. Т. 1. С. 291.

Сухоруков А.П. Систематика и хорология видов рода *Atriplex* L.s.l. (*Chenopodiaceae*), произрастающих в России и сопредельных государствах: дис. ... канд. биол. наук. М., 2003 в. 180 с. + 97 илл.

Сухоруков А.П. Конспект видов сосудистых растений Джаныбекского биологического стационара и его окрестностей. М.: Макс-Пресс, 2005. 34 с.

Сухоруков А.П. Новые данные по диагностике средне- и нижневолжских видов рода *Corispermum* L. // Бюл. бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2006 а. Т. 5. С. 49–54.

Сухоруков А.П. Типовые образцы видов рода *Corispermum* (*Chenopodiaceae*) Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) // Бот. журн. 2006 б. Т. 91, № 9. С. 1424–1426.

Сухоруков А.П. Хорологический метод в решении проблем филогенеза и систематики евразийских представителей семейства *Chenopodiaceae* // Аридные экосистемы. 2007. Т. 13, № 32. С. 19–33.

Сухоруков А.П. Методика карпологических исследований в изучении фоссильных семян представителей *Chenopodiaceae* на территории Восточной Европы // Современное состояние, проблемы и перспективы региональных ботанических исследований: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 90-летию Воронеж. гос. ун-та и 50-летию Воронеж. отд-ния. Рус. бот. о-ва. Воронеж, 2008 а. С. 315–317.

Сухоруков А.П. О гетеродиаспории и ее сущности // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений / под ред. С.Н. Опарина. Ульяновск, 2008 б. С. 189–191.

Сухоруков А.П. Гетеродиаспория и ее связь с гетероантокарпией и диморфизмом плодов и семян на примере некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115, вып. 6. С. 39–47.

Сухоруков А.П. Анализ репродуктивных признаков крупных групп рода *Dysphania* (клада *Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) в связи с географической изоляцией // Методы аналитической флористики и проблемы флорогенеза: материалы 1-й науч.-практ. конф. Астрахань, 2012 а. С. 64–67 (текст; список литературы в общем регистре).

Сухоруков А.П. Таксономические заметки и дополнения к распространению представителей семейства *Chenopodiaceae* в Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012 б. Т. 117, вып. 6. С. 70–72.

Сухоруков А.П., Акоюн Ж.А. Конспект семейства *Chenopodiaceae* Кавказа. М.: Макс Пресс, 2013. 76 с.

Сухоруков А.П., Березуцкий М.А. Материалы к познанию флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 6. С. 53–58.

Сухоруков А.П., Байков К.С. Эволюционно-морфологический анализ диагностических признаков рода *Anabasis* (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 10. С. 1439–1463.

Сухоруков А.П., Кушунина М.А. Дополнения к адвентивной флоре Белгородской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 6. С. 78–79.

Сухоруков А.П., Акоюн Ж.А., Зернов А.С. О некоторых новых и критических представителях семейства *Chenopodiaceae* на Кавказе // Новости сист. высш. раст. 2011 (2010). Т. 42. С. 106–110.

Тахтаджян А.Л. К экологии *Ceratocarpus arenarius* L. // Сов. ботаника. 1934. Вып. 4. С. 22–28.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.

Тимонин А.К. Аномальное вторичное утолщение Центросеменных. Специфика морфофункциональной эволюции растений. М.: КМК, 2011. 355 с.

Тихомиров В.Н. О плодах и соплодиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 3. С. 59–65.

Тутаюк В.Х., Халилова Ф.Р. Анатомические исследования стебля у некоторых видов ежовника (*Anabasis* L.), произрастающих на Апшероне // Докл. АН АзССР. 1967. Т. 23, вып. 2. С. 57–62.

Фалькович М.И., Ковалев О.В. Обзор системы высших таксонов маревых (*Chenopodiaceae*) и проблемы происхождения семейства // Фазовые переходы в биологических системах и эволюция сбиоразнообразия / под ред. О.В. Ковалева, С.Г. Жилина. СПб.: Изд. Зоол. ин-та, 2007. С. 80–115.

Федоров А.А. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 928 с.

Федорова Т.А. Морфолого-систематическое исследование щириц (*Amaranthus* L., *Amaranthaceae* Juss.) Европейской России и сопредельных территорий: дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 187 с.

Федорова Т.А. Филогенетические отношения южноафриканских солянок (секции *Caroxylon* и *Tetragonae* рода *Caroxylon*, *Chenopodiaceae*) по данным морфологии и молекулярной филогении // Turczaninovia. 2011. Т. 14, № 3. Р. 69–76.

Федотова Т.А. *Basellaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1991. С. 34–39.

Холоденко Б.Г. Формирование семян у аксириса и садовой ледебы // Агробиология. 1952. Т. 3. С. 135–138.



- Хребтов А.А. Аксирис в клеверных семенниках Свердловской области и меры борьбы с ним // Тр. Перм. сельхоз. ин-та. 1939. Т. 7, вып. 4. С. 145–152.
- Цвелев Н.Н. О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. 1981. Т. 18. С. 247–257.
- Цвелев Н.Н. Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50, вып. 1. С. 78–85.
- Цвелев Н.Н. *Krascheninnikovia*, *Salsola* // Флора Восточной Европы. Т. 9 / под ред. Н.Н. Цвелева. СПб.: Мир и семья-95, 1996. С. 56–57; 80–83.
- Цвелев Н.Н. Новые комбинации таксонов сосудистых растений // Новости сист. высш. раст. 2000 а. Т. 32. С. 181–185.
- Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб.: Изд-во СПХФА, 2000 б. 781 с.
- Цингер В.Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М.: Университет. тип., 1885. 520 с.
- Шмальгаузен И.Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Кавказа. Т. 2. Киев, 1897. 752 с.
- Шульц В.А. Род Мыльнянка (*Saponaria* L. s.l.) во флоре СССР. Рига: Зинатне, 1989. 128 с.
- Abromeit J., Jentzsch A., Vogel G. Flora von Ost- und Westpreussen. Berlin, 1903.
- Aellen P. Beitrag zur Systematik der *Chenopodium*-Arten Amerikas, vorwiegend auf Grund der Sammlung des United States National Museum in Washington I, II // Fedd. Repert. 1929. Bd. 26 (1–6; 7–15). P. 31–64; 119–160.
- Aellen P. Die systematische Stellung und Gliederung der R.Brownschen Gattung *Dysphania* // Bot. Jahrb. Syst. 1930. Bd. 63. S. 483–491.
- Aellen P. Die wolladventiven Chenopodien Europas // Verh. Naturf. Ges. Basel. 1930. Bd. 41. S. 77–104.
- Aellen P. *Halimione* Aellen, eine rehabilitierte *Chenopodiaceen*-Gattung // Verh. Naturf. Ges. Basel. 1938 a. Bd. 49. S. 118–130.
- Aellen P. Die orientalischen *Obione*-Arten // Verh. Naturf. Ges. Basel. 1938 b. Bd. 49. S. 131–137.
- Aellen P. Revision der australischen und neuseeländischen *Chenopodiaceen* I: *Theleophyton*, *Atriplex*, *Morrisiella*, *Blackiella*, *Senniella*, *Pachypharynx* // Bot. Jahrb. Syst. 1938c. Bd. 68. S. 345–434.
- Aellen P. Die *Atriplex*-Arten des Orients // Bot. Jahrb. Syst. 1939 a. Bd. 70, H. 1. S. 1–65.
- Aellen P. *Exomis* und *Manochlamys* in Südafrika // Bot. Jahrb. Syst. 1939 b. Bd. 70, H. 3. S. 373–381.
- Aellen P. Zur systematischen Stellung von *Girgensohnia fruticulosa* Bunge // Candollea. 1949. Vol. 12. P. 157–162.
- Aellen P. Ergebnisse einer botanisch-zoologischen Sammelreise durch den Iran 1948/1949. Botanische Ergebnisse I. *Chenopodiaceae*: *Cornulaca*, *Anthochlamys*, *Aellenia*, *Horaninovia* // Verh. Naturforsch. Ges. Basel. 1950. Bd. 61. S. 157–198.
- Aellen P. Ergebnisse einer botanisch-zoologischen Sammelreise durch den Iran 1948/1949. Botanische Ergebnisse II. *Chenopodiaceae*: *Agriophyllum*, *Esfandiaria*, *Eurotia* // Verh. Naturforsch. Ges. Basel. 1952. Bd. 63. S. 253–272.
- Aellen P. Ergebnisse einer botanisch-zoologischen Sammelreise durch den Iran. Botanische Ergebnisse IV: *Chenopodiaceae*: *Kochia* // Mitt. Basler Bot. Ges. 1954. Jahrg. 2, № 1. S. 4–16.
- Aellen P. New *Chenopodiaceae* from Turkey // Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1967. Vol. 28. P. 29–34.
- Aellen P. *Chenopodiaceae* // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa Bd. 3, Teil 2. Berlin, 1979. S. 533–747.
- Aellen P., Hillcoat D. *Chenopodiaceae* // Rechinger K.H. Flora of Lowland Iraq. Weinheim: Kramer Verlag, 1964. P. 180–212.

Aellen P., Townsend C.C. *Fadenia* — a new genus of *Chenopodiaceae* from tropical Africa // Kew Bull. 1972. Vol. 27, № 3. P. 501–503.

Akeroyd J.R. *Atriplex*, *Halimione* // Flora Europaea. 2. ed. Vol. 1 / red.: T.G. Tutin et al. Cambridge: Univ. Press, 1991. P. 115–117.

Akhani H., Khoshravesh R. The relationship and different  $C_4$  Kranz anatomy of *Bassia eriantha* and *Bassia eriophora*, two often confused Irano-Turanian and Saharo-Sindian species // Phytotaxa. 2013. Vol. 93, № 1. P. 1–24.

Akhani H., Trimborn P., Ziegler H. Photosynthetic pathways in *Chenopodiaceae* from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 206. P. 187–221.

Akhani H., Edwards G., Roalson E.H. Diversification of the Old world *Salsoleae* s.l. (*Chenopodiaceae*): molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification // Intern. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168, № 6. P. 931–956.

Akhani H., Barroca J., Koteeva N., Voznesenskaya E., Franceschi V., Edwards G., Ghaffari S.M., Ziegler H. *Bienertia sinuspersici* (*Chenopodiaceae*): A new species from Southwest Asia and discovery of third terrestrial  $C_4$  plant without Kranz anatomy // Syst. Bot. 2005. Vol. 30, № 2. P. 290–301.

Allorge L. French naturalists in the Levant during the Ottoman Empire // Medicographia. 2006. Vol. 28, № 3. P. 301–309.

Al-Turki T.A., Ghafoor A. The genus *Chenopodium* L. in Saudi Arabia // Fedd. Repert. 1996. Bd. 107, H. 3–4. P. 189–208.

Alvarado Reyes E., Flores Olvera H. *Suaeda pulvinata* (*Chenopodiaceae*), a new species from saline lakes of central Mexico // Willdenowia. 2013. Vol. 43, № 2. P. 309–314.

Applequist W.L., Pratt D.B. The Malagasy endemic *Dendroportulaca* (*Portulacaceae*) is referable to *Deeringia* (*Amaranthaceae*): molecular and morphological evidence // Taxon. 2005. Vol. 54, № 3. P. 681–687.

Applequist W.L., Wallace R.S. Phylogeny of the Madagascan endemic family *Didiereaceae*. // Pl. Syst. Evol. 2000. Vol. 221, № 3–4. P. 157–166.

Applequist W.L., Wallace R.S. Expanded circumscription of *Didiereaceae* and its division into three subfamilies // Adansonia. 2003. Vol. 25, № 1. P. 13–16.

Arroyo M.T.K., Marticorena C., Matthei O., Cavieres L. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions // Invasive species in a changing World / ed.: H.A. Mooney, R.J. Hobbs. Washington: Island Press, 2000. P. 385–421.

Ascherson P., Graebner P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 5. Leipzig: Gebr. Bornträger, 1919. 948 S.

Ascherson P. Flora der Provinz Brandenburg. Berlin, 1864. 1034 S.

Ascherson P. *Atriplex tataricum* L. bei Berlin, und über Einschleppung südosteuropäischer Pflanzen in Mitteleuropa // Verh. Bot. Verein Prov. Brandenburg. 1882. Jahrg. 23. S. 60–62.

Baar H. Zur Anatomie und Keimungsphysiologie heteromorpher Samen von *Chenopodium album* und *Atriplex nitens* // Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien. 1913. Bd. 121. S. 21–40.

Bafeel S.O., Arif I.A., Al-Homaidan A.A., Khan H.A., Ahamed A., Bakir M.A. Assessment of DNA barcoding for the identification of *Chenopodium murale* L. (*Chenopodiaceae*) // Int. J. Biol. 2012. Vol. 4, № 4. P. 66–74.

Baillon M.H. Développement de la fleur femelle du *Sarcobatus* // Bull. Mensuel Soc. Linn. Paris. 1887. Vol. 1 (№ 82). P. 649.

Ball P.W. *Girgensohnia*, *Arthrocnemum* s.l. (incl. *Sarcocornia*) // Flora Europaea. Vol. 1 / red.: T.G. Tutin et al. Cambridge, 1964. P. 107; 121.

Baranov A.I. On the perianth and seed characters of *Chenopodium hybridum* and *C. gigantospermum* // Rhodora. 1964. Vol. 66. P. 168–171.

Baskin C.C., Baskin J.M. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego etc.: Academic Press, 1998. 666 p.

Baskin J.M., Lu J.J., Baskin C.C., Tan D.Y., Wang L. Diaspore dispersal ability and degree of dormancy in heteromorphic species of cold deserts of northwest China: a review // Persp. Pl. Ecol., Evol. Syst. 2014. Vol. 16. P. 93–99.

Basset I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds. 32. *Chenopodium album* L. // Can. J. Pl. Sci. 1978. Vol. 58. P. 1061–1072.

Basset I.J., Crompton C.W. The genus *Chenopodium* in Canada // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60, № 5. P. 586–610.

Basset I.J., Crompton C.W., McNeill J., Taschereau P.M. The genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) in Canada // Monograph. 1983. № 31. P. 1–72.

Basset I.J., Crompton C.W. The genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) in Canada and Alaska III // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51, № 10. P. 1715–1723.

Becker D.A. Stem adscission in tumbleweeds of the *Chenopodiaceae*: *Kochia* // Am. J. Bot. 1978. Vol. 65, № 4. P. 375–383.

Becker H. Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies // Beih. Bot. Centralbl. 1913. Bd.29, Abt.1. S. 21–143.

Behnke H.-D. Ultrasculpture of sieve-element plastids in *Caryophyllales* (*Centrospermae*), evidence for the delimitation and classification of the order // Pl. Syst. Evol. 1976. Vol. 126, № 1. P. 1–54.

Behnke H.-D. Zur Skulptur der Pollen-Exine bei drei *Centrospermen* (*Gisekia*, *Limeum*, *Hectorella*), bei *Gyrostemonaceen* und *Rhabdodendraceen* // Pl. Syst. Evol. 1977. Vol. 128, № 3–4. P. 227–235.

Behnke H.-D. Sieve-element plastids, exine sculpturing and the systematic affinities of *Buxaceae* // Pl. Syst. Evol. 1982. Vol. 139, № 3–4. P. 257–266.

Behnke H.-D. Further studies of the sieve-element plastids of the *Caryophyllales* including *Barbeuia*, *Corrigiola*, *Lyallia*, *Microtea*, *Sarcobatus*, and *Telephium* // Pl. Syst. Evol. 1993. Vol. 186, № 3–4. P. 231–243.

Behnke H.-D. *Sarcobataceae* — a new family of *Caryophyllales* // Taxon. 1997. Vol. 46, № 3. P. 495–507.

Behnke H.-D., Turner B.L. On specific sieve-tube plastids in *Caryophyllales*: Further investigations with special reference to the *Bataceae* // Taxon. 1971. Vol. 20, № 5–6. P. 731–737.

Behnke H.-D., Mabry T.J., Neuman P., Barthlott W. Ultrastructural, micromorphological and phytochemical evidence for a “central position” of *Macarthuria* (*Molluginaceae*) within the *Caryophyllales* // Pl. Syst. Evol. 1983. Vol. 143, № 4. P. 151–161.

Bentham G., Hooker J.D. Genera Plantarum. Vol. 3, pt. 1. London: Reeve & Co.: 1880. 459 p.

Biancardi E., Panella L.W., Lewellen R.T. *Beta maritima*. The origin of beets. New York: Springer, 2012. 294 p.

Bieberstein M.F., von. Flora Taurico-Caucasica. Charcoviae: Typis Academicis. Vol. 1–2. 1808; Vol. 3. 1819.

Bieberstein M. Supplément au tableau des genres *Salsola*, *Anabasis* et *Polycnemonum* contenu dans le premier volume des Mémoires de la Société // Mém. Soc. Nat. Mosc. 1813. Vol. 4. P. 3–25.

Biondi E., Casavecchia S., Estrelles E., Soriano P. *Halocnemonum* M. Bieb. vegetation in the Mediterranean basin // Pl. Biosyst. 2013. Vol. 147, № 3. P. 536–547.

Bisalputra T. Anatomical and morphological studies in the *Chenopodiaceae* // Austr. J. Bot. 1960. Vol. 8, № 3. P. 226–242.

Bittrich V. *Caryophyllaceae* // 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. 206–236.



- Bittrich V., Kühn U. *Nyctaginaceae* // 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. Pp. 473–486.
- Blackwell W.H. The subfamilies of the *Chenopodiaceae* // Taxon. 1977. Vol. 26, № 4. P. 395–397.
- Bock B., Tison J.-M. Révisions nomenclaturales et taxonomiques (note n° 2) // Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest. Nouv. ser. 2012. Vol. 43. P. 209–220.
- Bogle A.L. The genera of *Nyctaginaceae* in the Southeastern United States // J. Arnold Arbor. 1974. Vol. 55, № 1. P. 1–37.
- Boissier E. Flora Orientalis Vol. 4. Genevae et Basileae, 1879. 1276 p.
- Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora. Dordrecht: Springer Verlag, 2007. 1046 p.
- Bokhari M.H., Wendelbo P. On anatomy, adaptations to xerophism and taxonomy of *Anabasis* inclusive *Esfandiaria* (*Chenopodiaceae*) // Bot. Notiser. 1978. Vol. 131. P. 279–292.
- Bonn S., Poschlod P. Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Wiesbaden: Quelle & Meyer, 1998. 404 S.
- Borsch T. Pollen types in *Amaranthaceae*. Morphology and evolutionary significance // Grana. 1998. Vol. 37. P. 129–142.
- Bortenschlager S., Auinger A., Blaha J., Simonsberger P. Pollenmorphology of the *Achatocarpaceae* (*Centrospermae*) // Ber. Naturwiss.-Med. Vereins Innsbruck. 1972. Bd. 59. S. 7–14.
- Botschantzev V. Species of the subtribe *Sevadinae* (*Chenopodiaceae*) // Kew Bull. 1975. Vol. 30, № 2. P. 367–370.
- Boulos L., Friis I., Gilbert M.G. Notes on the *Chenopodiaceae* of Ethiopia, Somalia and Southern Arabia // Nord. J. Bot. 1991. Vol. 11, № 3. P. 309–316.
- Bramwell D. The systematic position of the genus *Bosea* L. (*Amaranthaceae*) // Bot. Macaronesica. 1976. Vol. 2. P. 19–24, 1 plate.
- Brenan J.P.M. *Chenopodiaceae* // Flora of Tropical East Africa. *Chenopodiaceae*. Vol. 7 / ed.: W.B. Turrill, E. Milne-Redhead. London: Crown Agents, 1954. 26 p.
- Brenan J.P.M. *Chenopodium* // Flora Europaea. Vol. 1 / ed.: T.G. Tutin et al. Cambridge: Univ. Press, 1964. P. 92–95.
- Brenan J.P.M. *Chenopodiaceae* // Flore des Mascareignes. La Réunion, Maurice, Rodrigues. 136. Myoporaceae to 148. Hydnoraceae / ed.: J. Bosser, Th. Cadet, J. Cuého, W. Marais. Mauritius-Paris-Kew-Réunion: Sugar Industry Research Institute etc., 1994. P. 1–8.
- Britton N., Brown A. An Illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions. Ed. 2. Vol. 2. New-York, 1913. 735 p.
- Brockington S.F. Evolution and development of petals in *Aizoaceae* (*Caryophyllales*). PhD Dissertation. Gainesville: Univ. Florida, 2009.
- Brockington S.F., Alexandre R., Ramdial J., Moore M.J., Crawley S., Dhingra A., Hilu K., Soltis D.E., Soltis P.S. Phylogeny of the *Caryophyllales* sensu lato: Revisiting hypotheses on pollination biology and perianth differentiation in the core *Caryophyllales* // Int. J. Pl. Sci. 2009. Vol. 170, № 5. P. 627–643.
- Brockington S.F., Walker R.H., Glover B.J., Soltis P.S., Soltis D.E. Complex pigment evolution in the *Caryophyllales* // New Phytol. 2011. Vol. 190. P. 854–864.
- Brockington S.F., Dos Santos P., Glover B., Ronse de Craene L. Androecial evolution in *Caryophyllales* in light of paraphyletic *Molluginaceae* // Am. J. Bot. 2013. Vol. 100, № 9. P. 1757–1778.
- Brown R. Prodromus florae Novae Hollandiae et insulae Van-Diemen, exhibens characteres plantarum quas annis 1802-1805 per oras utriusque insulae collegit et descripsit. Londini: Taylor & socii, 1810. 590 p.
- Brown N.E. *Salsola somalensis* // Bull. Misc. Inf. [VII. Diagnoses Africanæ: XXVII]. 1909. P. 50.

- Brown G.K., Varadarajan G.S. Studies in *Caryophyllales*. I. Re-evaluation and classification of *Phytolaccaceae* s.l. // Syst. Bot. 1985. Vol. 10, № 1. P. 49–63.
- Brullo S, Pavone P. *Cremonophyton lanfrancoi*: A new genus and species of *Chenopodiaceae* from Malta // Candollea. 1987. Vol. 42. P. 621–625.
- Brummitt R.K. Report of the Committee for Spermatophyta: 47 // Taxon. 1998. Vol. 47, №. 4. P. 863–872.
- Brummitt R.K. Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 60 // Taxon. 2009. Vol. 58, № 1. P. 280–292.
- Bunge A. Beitrag zur Kenntnis der Flor Russlands und Steppen Central-Asiens [Al. Lehmann Reliquiae botanicae]. St.-Petersburg, 1851. 535 S.
- Bunge A. Anabasearum revisio // Изв. Имп. АН. сер. 7. 1862. Т. 4, № 11. P. 1–102.
- Bunge A. Enumeratio plantaginearum salsolacearumque centralasiaticarum // Тр. Петерб. Имп. Бот. сада. 1880. Т. 6, № 2. P. 403–459.
- Busso C.A., Bonvissuto G.L. Structure of vegetation patches in northwestern Patagonia, Argentina // Biodivers. & Conserv. 2009. Vol. 18. P. 3017–3041.
- Buttler K.P. *Beta corolliflora* // Mitt. Bot. Staatssamml. München. 1975. Bd. 12. S. 289–296.
- Carlquist S. Wood anatomy of *Caryophyllaceae*: ecological, habital, systematic, and phylogenetic implications // Aliso. 1995. Vol. 14. P. 1–17.
- Carlquist S. Wood and stem anatomy of *Stegnosperma* (*Caryophyllales*): phylogenetic relationship, nature of lateral meristems and successive cambial activity // IAWA. 1999. Vol. 20. P. 149–163.
- Carlquist S. Wood and bark anatomy of *Achatocarpaceae* // Sida. 2000. Vol. 19. P. 71–78.
- Carlquist S. Wood anatomy and successive cambia in *Simmondsia* (*Simmondsiaceae*): Evidence for inclusion in *Caryophyllales* s.l. // Madroño. 2002. Vol. 49. P. 158–164.
- Carlquist S. *Asteropeia* and *Physena* (*Caryophyllales*): A case study in comparative wood anatomy // Brittonia. 2006. Vol. 58. P. 301–313.
- Carolin R.C., Jacobs S.W.L., Vesk M. Leaf structure in *Chenopodiaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1975. Bd. 95, H. 2. S. 226–255.
- Čelakovský L. Correspondenz // Österr. Bot. Zeitschr. 1872. Bd. 22. S. 168–169.
- Chen S.-H., Wu M.-J. A taxonomical study of the genus *Boerhavia* (*Nyctaginaceae*) in Taiwan // Taiwan. 2007. Vol. 52, № 4. P. 332–342.
- Chew S. Anatomical features of *Bougainvillea* (*Nyctaginaceae*) // SURG. 2010. Vol. 4. P. 72–78.
- Christin P.A., Sage T.L., Edwards E.J., Ogburn R.M., Khoshravesh R., Sage R.F. Complex evolutionary transitions and the significance of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> intermediate forms of photosynthesis in *Molluginaceae* // Evolution. 2011. Vol. 65, № 3. P. 643–660.
- Chu (Zhu) G.-L. *Archiatriplex*, a new Chenopodiaceous genus from China // J. Arnold Arb. 1987. Vol. 68. P. 461–469.
- Chu G.-L., Stutz H.C., Sanderson S.C. Morphology and taxonomic position of *Suckleya suckleyana* (*Chenopodiaceae*) // Am. J. Bot. 1991. Vol. 78, № 1. P. 63–68.
- Clemants S.E., Mosyakin S.L. *Dysphania*, *Chenopodium* // Flora of North America, North of Mexico. Vol. 4 / ed.: S.L. Welsh, C.W. Crompton, S.E. Clemants. New York-Oxford: Univ. Press, 2003. P. 267–275; 275–299.
- Cohn F. Beiträge zur Kenntnis der *Chenopodiaceen* // Flora. N.F. 1914. Bd. 6 (106). S. 51–89.
- Clement J., Mabry T., Wyler H., Dreiding A. Chemical review and evolutionary significance of the betalains // *Caryophyllales: evolution and systematics* / ed.: H-D. Behnke, T. Mabry. Berlin: Springer, 1994. P. 247–261.
- Corner E.J.H. The seeds of Diocotyledons. Vol. 1–2. Cambridge: Univ. Print. House, 1976. 568 p.
- Costea M., Waines G., Sanders A. Structure of the pericarp in some *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) species and its taxonomic significance // Aliso. 2001. Vol. 20. P. 51–60.

- Crawley S.S., Hilu K.W. Impact of missing data, gene choice, and taxon sampling on phylogenetic reconstruction: the *Caryophyllales* (Angiosperms) // *Pl. Syst. Evol.* 2012. Vol. 298, № 2. P. 297–312.
- Crocker W. Role of seed coats in delayed germination. Contributions from the Hill botanical laboratory // *Bot. Gaz.* 1906. Vol. 42. P. 265–291.
- Cuénoud P., Savolainen V., Chatrou L.W., Powell M., Grayer R.J., Chase M.W. Molecular phylogenetics of *Caryophyllales* based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcl*, *atbP*, and *matK* DNA sequences // *Am. J. Bot.* 2002. Vol. 89, № 1. P. 132–144.
- Cumming B.G. The dependence of germination on photoperiod, light quality, and temperature, in *Chenopodium* spp. // *Can. J. Bot.* 1963. Vol. 41, № 8. P. 1211–1233.
- Cumming N.M. Notes on strand plants. *Atriplex babingtonii* Woods // *Transaction & Proc. Bot. Soc. Edinburgh.* 1925. Vol. 29, pt. 2. P. 171–185.
- Danin A. Desert vegetation of Israel and Sinai. Jerusalem: Cana Publ. House, 1983. 148 p.
- Danin A., Sukhorukov A.P. 2009: *Chenopodium chenopodioides* // *Willdenowia.* Vol. 39 [Med-Checklist Notulae, 28]. P. 337.
- Danton P., Perrier C. Nouveau catalogue de la flore vasculaire de l' archipel Juan Fernández (Chili) // *Acta Bot. Gallica.* 2006. Vol. 153, № 4. P. 399–587.
- da Rosa S.M., de Souza L.A., Moscheta I.S. Morfo-anatomia do desenvolvimento do antocarpo e do fruto de *Pisonia aculeata* L. (*Nyctaginaceae*) // *Act. Cientif. Venez.* 2002. Vol. 53. P. 245–250.
- Degen A. Flora Velebitica. Vol. 2. Budapest, 1937. 667 p.
- Dickoré W.B. Zonation of flora and vegetation of the northern declivity of the Karakoram/ Kunlun Mountains (SW Xinjiang, China) // *GeoJournal.* 1991. Vol. 25, №2–3. P. 265–284.
- Diels L., Pritzel E. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzen Westaustraliens, ihrer Verbreitung und ihrer Lebensverhältnisse // *Bot. Jahrb. Syst.* 1905. Bd. 35. P. 55–662.
- Dinan L., Whiting P., Scott A.J. Taxonomic distribution of phytoecdysteroids in seeds of members of the *Chenopodiaceae* // *Biochem. Syst. Ecol.* 1998. Vol. 26. P. 553–576.
- Dolnik C., Peyrat J., Volodina A., Sokolov A. Neophytic *Corispermum pallasii* Stev. (*Chenopodiaceae*) invading migrating dunes of the southern coast of the Baltic Sea // *Polish J. Ecol.* 2011. Vol. 59, № 1. P. 95–103.
- Donoghue M.J., Bell C.D., Winkworth R.C. The evolution of the reproductive characters in *Dipsacales* // *Intern. J. Pl. Sci.* 2003. Vol. 164, № 5 (Supl.). P. S453–S464.
- Douglas N.A., Manos P.S. Molecular phylogeny of *Nyctaginaceae*: taxonomy, biogeography, and characters associated with a radiation of xerophytic genera in North America // *Am. J. Bot.* 2007. Vol. 94. P. 856–872.
- Douglas N.A., Spellenberg R. A new tribal classification of *Nyctaginaceae* // *Taxon.* 2010. Vol. 59, № 3. P. 905–910.
- Doweld A., Reveal J.L. New suprageneric names for vascular plants // *Phytologia.* 2008. Vol. 90. P. 416–417.
- Downie S.R., Katz-Downie D.S., Cho K.-J. Relationship in the *Caryophyllales* as suggested by phylogenetic analyses of partial chloroplast DNA ORF2280 homolog sequences // *Am. J. Bot.* 1997. Vol. 84, № 2. P. 253–273.
- Duby J.E. Botanicon Gallicum seu synopsis plantarum in flora gallica descriptarum. Ed. 2. Pt. 1. Paris: Desray, 1828. 544 p.
- Dumortier B.-C. Florula Belgica. Tournai: J. Casterman, 1827. 172 p.
- Eckardt T. Nachweis der Blattbürtigkeit („Phyllosporie“) grundständiger Samenanlagen bei Centrospermen // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1955. Bd. 68, H. 4. S. 167–182.
- Eckardt T. Blütenbau und Blütenentwicklung von *Dysphania myriocephala* Benth. // *Bot. Jahrb. Syst.* 1967 a. Bd. 86, H. 1–4. S. 20–37.
- Eckardt T. Vergleich von *Dysphania* mit *Chenopodium* und mit *Illecebraceae* // *Bauhinia.* 1967 b. Bd. 3, H. 2. S. 327–344.



- Eckhardt T. Zur Blütenmorphologie von *Dysphania plantaginella* Muell. // Phytomorphology. 1968. Vol. 17. S. 165–172.
- Eckardt T. Vom Blütenbau der *Centrospermen*-Gattung *Lophiocarpus* Turcz. // Phytion (Horn). 1974. Vol. 16. S. 13–27.
- Eichhorn M. German dictionary of biology. Vol. 1. London-New York, 1999. 903 p.
- Eichler A.W. Blüthendiagramme. Vol. 2. Leipzig: Engelmann, 1878. 347 S.
- Ellis J.R., Janick J. The chromosomes of *Spinacia oleracea* // Am. J. Bot. 1960. Vol. 47, № 3. P. 210–214.
- Ellner S., Shmida A. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? // Oecologia. 1981. Vol. 51. P. 133–144.
- Endress M.E., Bittrich V. *Molluginaceae* // 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 Verlag, 1993. P. 419–425.
- Engstrand L., Gustafsson M. Drawings of Scandinavian plants 81–100 // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. P. 283–286; 1973. Vol. 126. 1–6; 135–141; 273–276; 393–397; Vol. 127. 1974. 1–6; 159–164; 291–296; 457–463.
- Fahn A., Arzee T. Vascularization of articulated *Chenopodiaceae* and the nature of their fleshy cortex // Am. J. Bot. 1959. Vol. 46, № 5. P. 330–338.
- Fahn A., Dembo N. Structure and development of the epidermis in articulated *Chenopodiaceae* // Isr. J. Bot. 1964. Vol. 13. P. 177–192.
- Fay M.F., Cameron K.M., Prance G.T., Lledó M.D., Chase M.W. Familial relationships of *Rhabdodendron* (*Rhabdodendraceae*): plastid *rbcl* sequences indicate a Caryophyllid placement // Kew Bulletin. 1997. Vol. 52, № 4. P. 923–932.
- Feder J. Bemerkenswerte Funde an der Bahn zwischen Bremen-Vegesack und Nienburg/Weser // Abh. Naturf. Verein Bremen. 1998. Bd. 44, H. 1. S. 161–183.
- Fenzl E. *Anthochlamys* // Endlicher S. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindobonae: Beck Univ. Bibl., 1837. P. 300.
- Fenzl E. *Salsolaceae* [*Chenopodiaceae*] // Ledebour C.F. Flora Rossica. Vol. 3. Stuttgartiae: Schweizerbart, 1851. P. 689–853.
- Fior S., Karis P.O., Casazza G., Minuto L., Sala F. Molecular phylogeny of the *Caryophyllaceae* (*Caryophyllales*) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences // Am. J. Bot. 2006. Vol. 93, № 3. P. 399–411.
- Fischer F.E.L., Meyer C.A., Trautvetter E.R. Index seminum, quae Hortus botanicus Imperialis Petropolitanus pro mutua commutatione offert. Accedunt animadversiones botanicae nonnullae. II. St. Petersburg, 1835.
- Fischer M.A., Kästner A. Die *Suaeda*-Verwechslungsgeschichte: zwei prominente Arten der österreichischen Flora — und dennoch jahrzehnelang verkannt // Neilreichia. 2011. Bd. 6. S. 165–182.
- Fisher D.D., Schenk H.J., Thorsch J.A., Ferren W.R. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of  $C_3$  and  $C_4$  species of *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) in North America // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84, № 9. P. 1198–1210.
- Flores Olvera H., Fuentes-Soriano S., Hernández E.M. Pollen morphology and systematics of *Atripliceae* (*Chenopodiaceae*) // Grana. 2006. Vol. 45, № 3. P. 175–194.
- Flores Olvera H., Vrijdaghs A., Ochoterena H., Smets E. The need of re-investigate the nature of homoplastic characters: an ontogenetic case study of the ‘bracteoles’ of *Atripliceae* (*Chenopodiaceae*) // Ann. Bot. 2011. Vol. 108, № 5. P. 847–865.
- Frankton C., Basset T.J. The genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) in Canada I // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46, № 10. P. 1309–1313.

- Franchet A.R. Faune et flore des pays Çomalis (Afrique orientale). Paris: Challamel Ainé, 1882.
- Franz E. Beiträge zur Kenntnis der *Portulacaceen* und *Basellaceen* // Bot. Jahrb. Syst. 1908. Bd. 42, Beibl. 97. P. 1–46.
- Freitag H. Contributions to the Chenopod flora of Egypt // Flora. 1989. Bd. 183. S. 149–173.
- Freitag H. (with a contribution from S. Rilke). *Salsola* [s. l.] // Flora Iranica Vol. 172 / ed.: K.H. Rechinger. Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt, 1997. P. 154–255.
- Freitag H. Typification of *Salicornia perennans* Willd. (*Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) and signification of names by Pallas // Willdenowia. 2011. Vol. 41, № 2. P. 231–237.
- Freitag H., Lomonosova M.N. Typification and identity of *S. crassifolia*, *S. prostrata* and *S. salsa*, three often confused species of *Suaeda* sect. *Brezia* (*Chenopodiaceae, Suaedoideae*) // Willdenowia. 2006. Vol 36, Special issue. P. 21–36.
- Freitag H., Sennikov A. The nomenclatural history of *Salsola sedoides* L. and *Salsola sedoides* Pall. (*Suaedoideae* and *Camphorosmoideae, Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) // Taxon. 2014a. Vol. 63, № 1. P. 151–160.
- Freitag H., Sennikov A. Proposal to conserve the name *Salsola sedoides* Pall. against *S. sedoides* L. (*Amaranthaceae/Chenopodiaceae*) // Taxon. 2014b. Vol. 63, № 1. P. 186–187.
- Freitag H., Walter J., Wucherer W. Die Gattung *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) in Österreich, mit einem Ausblick auf die pannonischen Nachbarländer // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1996. Bd. 98 B (Suppl.). S. 343–367.
- Freitag H., Vural M., Adigüzel N. A remarkable new *Salsola* and some new records of *Chenopodiaceae* from Central Anatolia, Turkey // Willdenowia. 1999. Vol. 29. P. 123–139.
- Freitag H., Golub V.B., Yuritsyna N.A. Halophytic plant communities in the Northern Caspian lowlands: 1, annual halophytic communities // Phytocoenologia. 2001. Vol. 31, № 1. P. 63–108.
- Freitag H., Atamov V., Çetin E., Aslan M. The genus *Halothamnus* Jaub. et Spach (*Chenopodiaceae*) in Turkey // Turk. J. Bot. 2009. Vol. 33. P. 325–334.
- Freitag H., Brandt R., Chatreoor T., Akhane H. *Suaeda iranshahrii*, a new species of *Suaeda* subsp. *Brezia* (*Chenopodiaceae*) from the Persian Gulf coasts // Rostaniha. 2013. Vol. 14, № 1. P. 68–80.
- Friedrich H.-Ch. Studien über die natürliche Verwandtschaft der *Plumbaginales* und *Centrospermae* // Phytion (Horn). 1956. Bd. 6, H. 3–4. S. 220–263.
- Fuentes-Bazan S., Mansion G., Borsch T. Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium* // Mol. Phyl. Evol. 2012 a. Vol. 62. P. 359–374.
- Fuentes-Bazan S., Uotila P., Borsch T. A novel phylogeny-based generic classification for *Chenopodium* sensu lato, and a tribal rearrangement of *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae*) // Willdenowia. 2012 b. Vol. 42, № 1. P. 5–24.
- Fürnrohr A.E. [ed.] Notizen // Flora. 1850. Bd. 33, № 6. S. 94–96.
- Fürnrohr A.E. [ed.]. Berichtigung // Flora. 1851. Bd. 34, № 41. S. 656.
- Gaertner J. De fructibus et seminibus plantarum T. 2. 1791. 521 p., tabl.
- Garve E. Die *Atriplex*-Arten (*Chenopodiaceae*) der deutschen Nordseeküste // Tuexenia. 1982. Bd. 2. S. 287–333.
- Gentry H.S. The natural history of Jojoba (*Simmondsia chinensis*) and its cultural aspects // Econ. Bot. 1958. Vol. 12, № 3. P. 261–295.
- Ghadi R.R., Azizian D., Assadi M. Comparative anatomical analysis of stem in four genera of the tribe *Salsoleae, Chenopodiaceae* // Iran. J. Bot. 2006. Vol. 12, № 2. 169–182.
- Gilbert M.G. The taxonomic position of the genera *Telephium* and *Corrigiola* // Taxon. 1987. Vol. 36, № 1. P. 47–49.
- Greenberg A.K., Donoghue M.J. Molecular systematics and character evolution in *Caryophyllaceae* // Taxon. 2011. Vol. 60, № 6. P. 1637–1652.

- Gremillion K.J. The evolution of seed morphology in domesticated *Chenopodium*: an archeological case study // J. Ethnobiol. 1993. Vol. 13, № 2. P. 149–169.
- Greuter W., Burdet H.M., Long G. Med-Checklist: a critical inventory of vascular plants of the Circum-Mediterranean countries. 2. ed. Vol. 1. Geneve: Conservatoire Botanique, 1984. 330 p.
- Grimbach P. Vergleichende Anatomie verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies // Bot. Jahrb. Syst. 1914. Vol. 51, Beibl. 113. S. 1–52.
- Groves R.H. [ed.]. Australian vegetation. 2. ed. Cambridge: Univ. Press, 1994. 562 p.
- Grubert M. Bestimmung des Schleimgehaltes myxospermer Diasporen verschiedener Angiospermenfamilien // Pl. Syst. Evol. 1982. Vol. 141, №1. 7–21.
- Gudžinskas Z. Conspectus of alien plant species of Lithuania. 13: *Chenopodiaceae* // Bot. Lithuanica. 2000. Vol. 6, № 1. P. 3–16.
- Gudžinskas Z., Sukhorukov A.P. New and critical *Chenopodiaceae* taxa in Lithuania and Kaliningrad region // Bot. Lithuanica. 2004. Vol.10, № 1. P. 3–12.
- Gustafsson M. Distribution and effects of paracentric inversions in populations of *Atriplex longipes* // Hereditas. 1972. Vol. 71. P. 173–194.
- Gustafsson M. Evolutionary trends in the *Atriplex prostrata* group of Scandinavia. Taxonomy and morphological variation // Opera Bot. 1976. Vol. 39. P. 1–63.
- Gustafsson M. Taxonomic position and distribution of *Atriplex lapponica* (*Chenopodiaceae*) // Nord. J. Bot. 1986. Vol. 6, № 1. P. 11–13.
- Gustafsson M., Jonsell L., Uotila P., Karlsson T. Род *Atriplex* // Flora Nordica. Vol. 2. Stockholm, 2001. P. 32–47.
- Gutermann W. Notulae nomenclaturales 41–45 (Neue Namen bei *Cruciata* und *Kali* sowie einige kleinere Korrekturen) // Phytion (Horn). 2011. Bd. 51, H. 1. 95–102.
- Hakki M.I. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Chenopodium capitatum* und *Chenopodium foliosum* sowie weiteren *Chenopodiaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1972. Bd. 92, H. 2/3. S. 178–330.
- Hakki M.I. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Chenopodiaceae*: *Monolepis trifida* Schrad. // Bot. Jahrb. Syst. 1973. Bd. 94, H. 4. S. 481–497.
- Hakki M.I. On flower anatomy and embryology of *Lophiocarpus polystachyus* (*Lophiocarpaceae*) // Willdenowia. 2013. Vol. 43. P. 185–194.
- Hannan G.L. Heteromerycarpy and dual seed germination modes in *Platystemon californicus* (*Papaveraceae*) // Madroño. 1980. Vol. 27, № 4. P. 163–170.
- Harbaugh D.T., Nepokroeff N., Rabeler R.K., McNeill J., Zimmer E.A., Wagner W.L. A new lineage-based tribal classification of the family *Caryophyllaceae* // Intern. J. Pl. Sci. 2010. Vol. 171, № 2. P. 185–198.
- Harper J.L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977. 892 p.
- Hartmann H.E.K. Aizoaceae // 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. 37–69.
- Hassan N.M.S., Meve U., Liede-Schumann (f.) S. Seed coat morphology of *Aizoaceae*-*Sesuvioideae*, *Gisekiaceae* and *Molluginaceae* and its systematic significance // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 148, № 2. P. 189–206.
- Hauri H. *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara // Beih. Bot. Centralbl. 1912. Bd. 28, H. 1. S. 323–421.
- Hedge I.C. *Atriplex*, *Kirilovia*, *Corispermum*, *Anthochlamys*, *Anabasis*, *Haloxylon* // Flora Iranica Vol. 172. /red.: K.H. Rechinger. Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt, 1997. P. 63–87; 97–99; 110–114; 117–121; 305–315; 315–326.
- Heimerl A. *Nyctaginaceae*; *Achatocarpaceae* // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Ed. 2. Bd. 16c / ed.: A. Engler, H. Harms. Leipzig: Engelmann Verlag, 1934. S. 86–134; 174–178.



- Heiser C.D., Nelson D.C. On the origin of the cultivated Chenopods (*Chenopodium*) // Genetics. 1974. Vol. 78. P. 503–505.
- Heklau H. Proposal to conserve the name *Krascheninnikovia* against *Ceratooides* (*Chenopodiaceae*) // Taxon. 2006. Vol. 55, № 4. P. 1044–1045.
- Heklau H., Röser M. Delineation, taxonomy and phylogenetic relationships of the genus *Krascheninnikovia* (*Amaranthaceae* subtribe *Axyridinae*) // Taxon. 2008. Vol. 57. P. 563–576.
- Heller D., Heyn C.C. Conspectus Florae Orientalis. Fasc. 9. Jerusalem: The Israel Academy of Sciences and Humanities, 1994. 171 p.
- Hemsley W. B. The flora of Tibet or High Asia // J. Linn. Soc. (London) 1902. Vol. 35. P. 124–265.
- Hermann K., Meinhard J., Dobrev P., Linkies A., Pesek B., Hess B., Machackova I., Fischer U., Leubner-Metzger G. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid and abscisic acid during the germination of sugar beet (*Beta vulgaris* L.): a comparative study of fruits and seeds // J. Exp. Bot. 2007. Vol. 58, № 11. P. 3047–3060.
- Herron W. Study of seed production, seed identification, and seed germination of *Chenopodium* spp. // Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. 1953. [Issue] 320. P. 3–24.
- Hickey M., King C. 100 families of flowering plants. 2. ed. Cambridge etc.: Cambridge Univ. Press, 1988. 621 p.
- Hickey M., King C. The Cambridge illustrated glossary of botanical terms. Cambridge, 2000. 208 p.
- Hiitonen I. Suomen Kasvio. Helsinki: Kustannusosakeyhtiö, 1933. 771 p.
- Hill T.G., de Fraine E. On the seedling structure of certain *Centrospermae* // Ann. Bot. 1912. Vol. 26, №1. P. 175–199.
- Hils M.H., Thieret J.W., Morefield J.D. *Sarcobatus* // Flora of North America, North of Mexico. Vol. 4 / Editorial Committee. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. P. 387–389.
- Hitchcock A.S., Green M.L. Standard species of Linnaean genera of Phanerogamae // International Botanical Congress Cambridge (England). Nomenclature / ed.: T.A. Sprague. London, 1929. P. 110–199.
- Hofmann U. *Centrospermen*-Studien: 6. Morphologische Untersuchungen zur Umgrenzung und Gliederung von *Aizoaceen* // Bot. Jahrb. Syst. 1973. Bd. 93. S. 247–324.
- Hofmann U. *Centrospermen*-Studien: 9. Die Stellung von *Stegnosperma* innerhalb der *Centrospermen* // Ber. Deutschen Bot. Ges. 1977. Bd. 90. S. 39–52.
- Hohmann S., Kadereit J.W., Kadereit G. Understanding Mediterranean-Californian disjunctions: molecular evidence from *Chenopodiaceae*-*Betoideae* // Taxon. 2006. Vol. 55, № 1. P. 67–78.
- Holmgren N.H. *Micromonolepis* // Flora of North America, North of Mexico. Vol. 4 / Editorial Committee. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. Pp. 301–302.
- Hooker J.D. The Flora of British India. Vol. 5: *Chenopodiaceae* to *Orchideae*. London: Reeve & Co., 1890. 910 p.
- Huang R.F. 1995: Two new varieties of *Corispermum* (*Chenopodiaceae*) from Qinghai // Acta Phytotax. Sin. 33, № 3. P. 306–307.
- Huber-Morath A. Ergänzungen zu P.H. Davis' "Flora of Turkey and the East Aegean Islands" 1–6 (1965–1978). I // Candollea. 1980. Vol. 35, H. 2. S. 569–608.
- Iamónico D. Studies on the genus *Atriplex* (*Amaranthaceae*) in Italy. I. *Atriplex platysepala* Guss. // Lagasalia. 2010. Vol. 30. P. 305–312.
- Iamónico D. *Dysphania anthelmintica* (*Amaranthaceae*), new to the non-native flora of Italy, and taxonomic considerations on the related species // Hacquetia. 2011. Vol. 10, № 1. P. 41–48.
- Iamónico D. Studies on the genus *Atriplex* L. (*Amaranthaceae*) in Italy. III. *Atriplex macrodira* Guss. // Bot. Serb. 2012. Vol. 36, № 1. P. 53–57.
- Iamónico D., Jarvis Ch.E. Lectotypification of two Linnaean names in *Chenopodium* L. (*Amaranthaceae*) // Taxon. 2012. Vol. 61, № 4. P. 864–865.

- Iamonico D., Sukhorukov A.P. Studies on the genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) in Italy. VI. Names by Michele Tenore: *Atriplex axillaris*, *A. diffusa*, and *A. polysperma* // *Hacquetia*. 2014. Vol. 13, № 2. P. 85–90 (in press, early bird).
- Iamonico D., Sukhorukov A.P., Jarvis C.E. Lectotypification of the Linnaean name *Anabasis foliosa* L. (*Chenopodiaceae*) // *Taxon*. 2012. Vol. 61, № 5. P. 1103–1104.
- Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism // *Perspectives Pl. Ecol. Evol. Syst.* 2002. Vol. 5, № 1. P. 13–26.
- International Rules of Botanical Nomenclature (IRBN). Jena, 1935. XII, 152 p.
- International code of botanical nomenclature (Vienna Code) ed.: J. McNeill et al. Liechtenstein: Gantner Verlag, 2006. 568 p. (Regnum Vegetabile; vol. 146).
- International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) ed.: J. McNeill et al. // Melbourne: Gantner Verlag KG, 2012. (Regnum Vegetabile; vol. 154).
- Jacobs S.W.L. Review of leaf anatomy and ultrastructure in the *Chenopodiaceae* // *J. Torrey Bot. Soc.* 2001. Vol. 128, № 3. P. 236–253.
- Jafri S.M.H., Rateeb F.B. *Chenopodiaceae* // *Flora of Libya*. Vol. 58 / S.M.H. Jafri, A. El-Gadi (eds.). Tripoli, 1978. 109 p.
- Jalas J., Suominen J. *Atlas Florae Europaeae*. Vol. 5: *Chenopodiaceae* to *Basellaceae*. Helsinki, 1980. 119 p.
- Jansen S., Ronse de Craene L.P., Smets E. On the wood and stem anatomy of *Monococcus echinophorus* (*Phytolaccaceae* s.l.) // *Syst. Geogr. Pl.* 2000. Vol. 70. P. 171–179.
- Jarvis C.E. Order out of chaos. Linnaean names and their types. London: Linn. Soc. London & Nat. Hist. Mus., 2007. 1016 p.
- Jarvis C.E., Barrie F.R., Allan D.M., Reveal J.L. A list of Linnaean generic names and their types // *Regn. Veget.* 1993. Vol. 127. 100 p.
- Johansen D.A. *Plant embryology. Embryogeny of the Spermatophyta*. Waltham: Chronica Botanica Co., 1950. 305 p.
- Jones E.M. Taxonomic studies of the genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) in Britain // *Watsonia*. 1975. Vol. 10. P. 233–251.
- Jonsell B., Jarvis C.E. Lectotypifications of Linnaean names for Flora Nordica 1: *Lycopodiaceae-Papaveraceae* // *Nord. J. Bot.* 1994. Vol. 14, № 2. P. 145–164.
- Joshi A.C., Rao V.S. Floral anatomy of *Rivina humilis* L., and the theory of the carpel polymorphism // *New Phytol.* 1933. Vol. 32. P. 359–363.
- Judd W.S., Ferguson I.K. The genera of *Chenopodiaceae* in the southeastern United States // *Harvard Papers in Botany*. 1999. Vol. 4. P. 365–416.
- Jussieu A.L. *Genera Plantarum*. Parisiis: apud viduam Herissant et Theophilum Barrois, 1789.
- Kadereit G., Freitag H. Molecular phylogeny of *Camphorosmeae* (*Camphorosmoideae*, *Chenopodiaceae*): implications for biogeography, evolution of C<sub>4</sub>-photosynthesis and taxonomy // *Taxon*. 2011. Vol. 60, № 1. P. 51–78.
- Kadereit G., Hohmann S., Kadereit J.W. A synopsis of *Chenopodiaceae* subfam. *Betoideae* and notes on the taxonomy of *Beta* // *Willdenowia*. 2006 a. Vol. 36, Special issue. P. 9–19.
- Kadereit G., Mucina L., Freitag H. Phylogeny of *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*): diversification, biogeography, and evolutionary trends in leaf and flower morphology // *Taxon*. 2006 b. Vol. 55, № 3. P. 617–642.
- Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis // *Intern. J. Pl. Sci.* 2003. Vol. 164, № 6. P. 959–986.
- Kadereit G., Gotzek D., Jacobs S., Freitag H. Origin and age of Australian *Chenopodiaceae* // *Organism, Diversity & Evolution*. 2005. Vol. 5. P. 59–80.
- Kadereit G., Zacharias E., Mavrodiev E., Sukhorukov A.P. Molecular phylogeny of *Atripliceae* (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*): implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C<sub>4</sub> photosynthesis // *Am. J. Bot.* 2010. Vol. 97, № 10. P. 1664–1687.

Kadereit G., Ackerly D., Pirie M.D. A broader model for C<sub>4</sub> photosynthesis evolution in plants inferred from the goosefoot family (*Chenopodiaceae* s.s.) // Proc. Roy. Soc. Ser. B: Biol. Sci. 2012a. Vol. 279. P. 3304–3311.

Kadereit G., Piirainen M., Lambinon J., Vanderpoorten A. Cryptic taxa should have names: reflections in the glasswort genus *Salicornia* (*Amaranthaceae*) // Taxon. 2012b. Vol. 61, № 6. P. 1227–1239.

Kajale L.B. Embryo and seed development in the *Nyctaginaceae* I. Studies in the genus *Boerhaavia* // J. Ind. Bot. Soc. 1938. Vol. 17. P. 243–254.

Kajale L.B. A contribution to the embryology of the *Phytolaccaceae*. II. Fertilization and the development of embryo, seed and fruit in *Rivina humilis* L. and *Phytolacca dioica* L. // J. Ind. Bot. Soc. 1954. Vol. 23. P. 206–225.

Kapralov M.V., Akhani H., Voznesenskaya E.V., Edwards G., Franceschi V., Roalson E.H. Phylogenetic relationship in the *Salicornioideae/Suaedoideae/Salsoloideae* s.l. (*Chenopodiaceae*) clade and a clarification of the phylogenetic position of *Bienertia* and *Alexandra* using multiple DNA sequence datasets // Syst. Bot. 2006. Vol. 31, № 3. P. 571–585.

Karcz J., Kolano B., Maluszynska J. SEM studies on fruit and seed of some *Chenopodium* L. species (*Chenopodiaceae*) // Acta Biol. Cracov., ser. bot. 2005. Vol. 47 (suppl. 1) [XII Intern. Conf. Pl. Embryology: 5–7. Sept. 2005, Cracow]. P. 13.

Karelin G. Enumeratio plantarum quas in Turcomania et Persia boreali collectarum // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1839. [T. 12] № 2. P. 141–177.

Karelin G.S., Kirilov I.P. Enumeratio plantarum anno 1840 in regionibus altaicis et confinibus collectarum // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1841. № 4. P. 703–870.

Karsten H. Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Aufl. 2, Bd. 2. Gera-Untermhaus: Verlag Köhler, 1895. 791 S.

Kigel J. Seed germination in arid and semiarid regions // Seed development and germination / ed.: J. Kigel, G. Galili. New York etc., 1995. P. 645–699.

Killian C. *Anabasis aretioides* Coss. et Moq., endemique du Sud Oranais // Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. 1930. Vol. 30, № 8. P. 422–436.

Kimura M. A simple method for estimation evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotid sequences // J. Mol. Evol. 1980. Vol. 16. P. 111–120.

Kitagawa M. Lineamenta florae Manshuricae. Tokyo, 1939. 487 p.

Klak C., Khunou A., Reeves G., Hedderson T. A phylogenetic hypothesis for the *Aizoaceae* (*Caryophyllales*) based on four plastid DNA regions // Am. J. Bot. 2003. Vol. 90, № 10. P. 1433–1445.

Klimeš L., Dickoré B. A contribution to the vascular plant flora of Lower Ladakh (Jammu & Kashmir, India) // Willdenowia. 2005. Vol. 35, № 1. P. 125–153.

Koch K. Beiträge zu einer Flora des Orientes // Linnaea. 1849. Bd. 22. S. 177–352.

Kochánková J., Mándak B. Biological flora of Central Europe: *Atriplex tatarica* L. // Perspectives Pl. Ecol., Evol. & Syst. 2008. Vol. 10, № 4. P. 217–229.

Köhler E.: *Simmondsiaceae* // The families and genera of vascular plants. Vol. 5 / ed.: K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin etc.: Springer, 2003. Pp. 355–358.

Kolano B., Tomczak H., Molewska R., Jellen E.N., Maluszynska J. Distribution of 5S and 35S rRNA gene sites in 34 *Chenopodium* species (*Amaranthaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2012. Vol. 170, №2. P. 220–231.

Kothe-Heinrich G. Revision der Gattung *Halothamnus* (*Chenopodiaceae*) // Bibl. Bot. 1993. Vol. 143. S. 1–176.

Kowal T. A key for determination of the seeds of the genera *Chenopodium* L. and *Atriplex* L. // Monogr. Bot. 1953. Vol. 1. P. 87–163.

Kowal T. The morphological and anatomical features of the seeds of genus *Amaranthus* L. and keys for their determination // Monogr. Bot. 1954. Vol. 2. P. 162–193.



- Kowal T. Morphology and anatomy of the seeds in *Portulacaceae* Rchb. // Monogr. Bot. 1961. Vol. 12. P. 3–34 (На пол. яз.).
- Kozłowski T.T. Seed biology. Vol. 1–3. New York; London: New York Acad. Press, 1972.
- Kraus G. Über den Bau trockener Perikarprien // Jahrb. Wissenschaftl. Bot. 1866. Bd.5. S. 83–126.
- Krause E.H.L. Monographische Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Rubus*, insbesondere der Brombeeren Deutschlands und Virginien [Nova Synopsis Ruborum Germaniae et Virginiae]. Teil 1. Saarlouis: Selbstverlag, 1899. 105 S.; Taf. 12.
- Krause E.H.L. *Chenopodiaceae* // Flora von Deutschland in Abbildungen nach der Natur. Aufl. 2. Bd. 5 / ed.: J. Sturm. Stuttgart: Lutz Verlag, 1901. S. 1–64.
- 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.
- Kull U., Kühn B. On some constituents of *Bosea yervamora* fruits // Vieraea. 1978. Vol. 8, №1. P. 187–190.
- Kung H., Chu [Zhu], G.[L.], Tsien C., Li A., Ma C. The *Chenopodiaceae* in China // Act. Phytotax. Sinica. 1978. Vol. 16, № 1. P. 99–123 (На кит. яз., с англ. рез.).
- Kunkel G. Additions and corrections to O. Eriksson, A. Hansen & P. Sunding: “Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants 1974” // Cuadernos Bot. Canaria. 1975. Vol. 24. P. 29–59.
- Kunth K.S. Nova genera et species plantarum. Vol. 2. Paris: D’Hautel, 1817. 405 p, 184 tab.
- Kurtto A. *Corispermum* // Flora Nordica. Vol. 2 / ed.: B. Jonsell. Stockholm, 2001. P. 49–50.
- Lacroix Ch. Floral development of *Basella rubra* L. (*Basellaceae*). Thesis Master of Sci. Univ. McGill. 1986.
- Lamarck J.B.[P.A.M.]. Encyclopédie méthodique. Botanique. Paris, Liege. Vol. 1. 1783. 752 p.; Vol. 2. 1786. 774 p.
- Lara M.V., Offermann S., Smith M., Okita T.W., Andreo C.S., Edwards G.E. Leaf development in the single-cell C<sub>4</sub> system in *Bienertia sinuspersici*: expression of genes and peptide levels for C<sub>4</sub> metabolism in relation to chlorenchyma structure under different light conditions // Pl. Physiol. 2008. Vol. 148, № 1. P. 593–610.
- Le Duc A. A revision of *Mirabilis* section *Mirabilis* (*Nyctaginaceae*) // Sida. 1994. Vol. 16, № 4. P. 613–648.
- Ledebour C.F. Flora Altaica. T. 4. 1833. 336 p.
- Ledebour C.F. Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum, florum rossicam, imprimis altaicam, illustrantes. T. 1. 1829. 26 p., 100 tabl.
- Lee J., Kim S.Y., Park S.H., Ali M.A. Molecular phylogenetic relationships among members of the *Phytolaccaceae* sensu lato inferred from internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA // Genet. & Molec. Res. 2013. Vol. 12. P. 4515–4525.
- Lepschi B.J. A taxonomic revision of *Macarthuria* (*Molluginaceae*) in Western Australia // Nuytsia. 1996. Vol. 11, №1. P. 37–54.
- Letschert J.P.W. *Beta* sect. *Beta*: biogeographical patterns of variation, and taxonomy // Agric. Univ. Wageningen Pap. 1993. Vol. 93. P. 1–155.
- Lindley J. A note upon the genus *Sarcobatus*, Nees // London J. Bot. 1845. Vol. 4. P. 1–3.
- Lindley J. An introduction to botany. Ed. 4. Vol. 2. London, 1848.
- Link H.F. Enumeratio plantarum Hortii regii Berolinensis altera. Berolini [Berlin]: Reimer, 1922. 458 p.
- Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
- Linnaeus C. Genera plantarum, ed. 2. Holmiae, 1764.
- Liu S.-Z., Liu Y.-J., Ji Y.-F., Li Z.-Y., Zhang J.-H., Chen F. Seed germination of *Corispermum patelliforme* in different storage length at room temperature: a dominant annual species in the deserts of northern China // Pak. J. Bot. 2013. Vol. 45, № 3. P. 737–742.

- Lomonosova M.N., Freitag H. Typification of plant names *Suaedoideae* (*Chenopodiaceae*) published by P. Pallas, C.A. Meyer and A. Bunge // *Willdenowia*. 2011. Vol. 41, № 2. P. 217–229.
- Lomonosova M.N., Brandt R., Freitag H. *Suaeda corniculata* (*Chenopodiaceae*) and related new taxa from Eurasia // *Willdenowia*. 2008. Vol. 38, № 1. P. 81–109.
- Long D. G. *Chenopodiaceae* // *Flora of Bhutan including a record of plants from Sikkim*. Vol. 1, pt. 2 / A.J.C. Grierson, D.G. Long. Edinburgh: Royal Bot. Garden, 1984. P.216–219.
- López H.A., Caletto L. Flower structure and reproductive biology of *Bougainvillea stipitata* (*Nyctaginaceae*) // *Pl. Biol.* 2002. Vol. 4, № 4. P. 508–514.
- López-Fernández M.P., Maldonado S. Ricinosomes provide an early indicator of suspensor and endosperm cells destined to die during late seed development in quinoa (*Chenopodium quinoa*) // *Ann. Bot.* 2013. Vol. 112, № 7. P. 1253–1262.
- Mabry T.J. The order *Centrospermae* // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1977. Vol. 64. P. 210–220.
- Mahabale T.S., Solanky I.N. Studies in the *Chenopodiaceae*. Embryology of *Chenopodium ambrosioides* L. // *J. Univ. Bombay*. 1954 a. Vol. 22. P. 31–42.
- Mahabale T.S., Solanky I.N. Studies in the *Chenopodiaceae*. Embryology of *Chenopodium murale* L. // *J. Univ. Bombay*. 1954 b. Vol. 23. P. 25–37.
- Maheshwari H., Pullaiah T. Life history of *Basella rubra* L. and taxonomic status of the family *Basellaceae* // *J. Ind. Bot. Soc.* 1975. Vol. 54. P. 154–166.
- Mahrt M., Spellenberg R. Taxonomy of *Cyphomeris* (*Nyctaginaceae*) based on multivariate analyses of geographic variation // *Sida*. 1994. Vol. 16, № 4. P. 679–697.
- Malekloo M., Hamdi S.M.M., Assadi M., Nejadstari T. Morphological, micromorphological and anatomical studies of *Chenopodium album* complex in Iran // *Iran. J. Bot.* 2010. Vol. 16, № 1. P. 69–75.
- Mandák B. Seed heteromorphism and life cycle of plants: a literature review // *Preslia*. 1996. Vol. 69. P. 129–159.
- Mandák B., Pyšek P. History of the spread and habitat preferences of *Atriplex sagittata* (*Chenopodiaceae*) in the Czech Republic // *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses* / ed.: U. Starfinger, K. Edwards, I. Kowarik, M. Williamson. Leiden: Backuys Publ., 1998. P. 209–224.
- Mandák B., Pyšek P. How does density and nutrient stress affect allometry and fruit production in the heterocarpic species *Atriplex sagittata* (*Chenopodiaceae*)? // *Can. J. Bot.* 1999. Vol. 77, № 4. P. 1106–1119.
- Mandák B., Pyšek P. The effect of light quality, nitrate concentration and presence of bracteoles on germination of different fruit types in the heterocarpous *Atriplex sagittata* // *J. Ecol.* 2001 a. Vol. 89. P. 149–158.
- Mandák B., Pyšek P. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy // *J. Ecol.* 2001 b. Vol. 89. P. 159–165.
- Martin A.C. The comparative internal morphology of seeds // *Am. Midland Naturalist*. 1946. Vol. 36, № 3. P. 513–660.
- Masson R., Kadereit G. Phylogeny of *Polycnemoideae* (*Amaranthaceae*): implications for biogeography, character evolution and taxonomy // *Taxon*. 2013. Vol. 62, № 1. P. 100–111.
- Matilla A., Gallardo, M., Puga-Hermida M.I. Structural, physiological and molecular aspects of heterogeneity in seeds: a review // *Seed Sci. Res.* 2005. Vol. 15. P. 63–76.
- Mavrodiev E.V., Suchorukow A.P. Systematische Beiträge zur Flora von Kasachstan // *Ann. Naturhist. Mus. Wien*. 2002. Bd. 104B. S. 699–703.
- McNeill J. Synopsis of a revised classification of the *Portulacaceae* // *Taxon*. 1974. Vol. 23, № 5–6. P. 725–728.
- McNeill J., Bassett I.J., Crompton C.W., Taschereau P.M. Taxonomic and nomenclatural notes on *Atriplex* L. (*Chenopodiaceae*) // *Taxon*. 1983. Vol. 32, N. 4. P. 549–556.

- Meikle R.D. Supplementary notes on *Commicarpus* (*Nyctaginaceae*) // Kew Bull. 1979. Vol. 34, № 2. P. 341–343.
- Meikle R.D. Flora of Cyprus. Vol. 2. London: Royal Botanic Gardens Kew, 1985. 1136 p.
- Meimberg H., Dittrich P., Bringmann G., Schlauer J., Heubl G. Molecular phylogeny of *Caryophyllidae* s.l. based on *matK* sequences with special emphasis of carnivorous taxa // Pl. Biol. 2000. Vol. 2, № 2. P. 218–228.
- Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1–2. Oxford: Clarendon Press, 1950. 1500 p.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Karten. 1965.
- Meyer C.A. *Brachylepis* [Описание] // Ledebour C.F. Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum, Floram Rossicam, imprimis Altaicam, illustrantes. Londini etc., 1829. P. 12.
- Meyer C.A. Gen. *Blitum* + *Chenopodium*, *Chenopodieae* // Ledebour C.F., Flora Altaica. Vol. 1. Berolini, 1829. P. 11–14, 370–418.
- Miehe G., Miehe S., Kaiser K., Reudenbach C., Behrendes L., Duo L., Schlütz F. How old is pastoralism in Tibet? An ecological approach to the making of a Tibetan landscape // Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol. 2009. Vol. 276. P. 130–147.
- Miller A.G. *Nyctaginaceae* // Flora of the Arabian Peninsula and Socotra. Vol. 1 / ed.: A.G. Miller, T.A. Cope, J.A. Nyberg. Edinburgh: Univ. Press, 1996. P. 143–155.
- Moench C. Methodus plantas horti botanici et agri Marburgensis, a staminum situ describendi. Marburgi: Officina nova libraria academiae, 1794. 368 p.
- Moquin-Tandon A. Descriptions de plusieurs nouveaux genres de Chenopodees // Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 2. Vol. 1. 1834. P. 289–294.
- Moquin-Tandon A. *Chenopodearum monographica enumeratio*. Parisiis, 1840. 183 p.
- Moquin-Tandon A. *Salsolaceae* [*Chenopodiaceae*] // Candolle A. de. Prodrromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 13, pt. 2. Parisiis, 1849. P. 43–219.
- Moquin-Tandon A., Cosson E. Note sur l'*Anabasis alopecuroides* // Bull. Soc. Bot. Fr. 1857. Vol. 4. P. 1–4.
- Moquin-Tandon A., Cosson E. Description d'une nouvelle espèce d'*Anabasis* // Bull. Soc. Bot. Fr. 1862. Vol. 9. P. 299–301.
- Moravcová L., Pyšek P., Jarošík V., Havličková V., Zakravský P. Reproductive characteristics of neophytes of the Czech Republic: traits of invasive and non-invasive species // Preslia. 2010. Vol. 82, № 4. P. 365–390.
- Morton C.M., Karol K.G., Chase M.W. Taxonomic affinities of *Physena* (*Physenaceae*) and *Asteropeia* (*Theaceae*) // Bot. Rev. 1997. Vol. 63, № 3. P. 231–239.
- Mosyakin S.L. New infrageneric taxa of *Corispermum* L. (*Chenopodiaceae*) // Novon. 1994. Vol. 4. P. 153–154.
- Mosyakin S.L. New taxa of *Corispermum* L. (*Chenopodiaceae*), with preliminary comments on the taxonomy of the genus in North America // Novon. 1995. Vol. 5, № 4. P. 340–354.
- Mosyakin S.L. New subsections in *Corispermum* L. (*Chenopodiaceae*) // Thaiszia. 1997. Vol. 7. P. 9–15.
- Mosyakin S.L. *Corispermum* // Flora of North America, North of Mexico. Vol. 4 / Editorial Committee. New York, Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. P. 313–321.
- Mosyakin S.L. New nomenclatural combinations in *Blitum*, *Oxybasis*, *Chenopodiastrum*, and *Lipandra* (*Chenopodiaceae*) // Phytoneuron. 2013. (issue 2013-56). P. 1–8.
- Mosyakin S.L., Clemants S.E. New infrageneric taxa and combinations in *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) // Novon. 1996. Vol. 6, № 4. P. 398–403.
- Mosyakin S.L., Clemants S.E. New nomenclatural combinations in *Dysphania* R. Br. (*Chenopodiaceae*): taxa occurring in North America // Укр. бот. журн. 2002. Т. 59, № 4. С. 380–385.



Mosyakin S.L., Clemants S.E. Further transfers of glandular-pubescent species from *Chenopodium* subgen. *Ambrosia* to *Dysphania* (*Chenopodiaceae*) // J. Bot. Res. Inst. Texas. 2008. Vol. 2, № 1. P. 425–431.

Mulder C. Biogeographic re-appraisal of the *Chenopodiaceae* of Mediterranean drylands: A quantitative outline of their general ecological significance in the Holocene // Palaeoecology of Africa and the surrounding islands. Vol. 26 (Proceedings of 3<sup>rd</sup> African Palynology Conference held 1997 in Johannesburg). Rotterdam: Brookfield, 1999. P. 161–190.

Müller (Mueller) F. Description of new Australian plants chiefly from the colony of Victoria // Transact. & Proc. Victorian Inst. 1855. P. 114–135.

Müller J. *Buxaceae* // Candolle A. de. Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 16, pt. 1. Paris: C. Lahure, 1869. P. 9–23.

Müller P. Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen // Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich. 1955. Bd. 33. S. 1–151.

Müller K., Borsch T. Phylogenetics of *Amaranthaceae* based on matK/trnK sequence data: evidence from parsimony, likelihood, and Bayesian analyses // Ann. Missouri Bot. Gard. 2005. Vol. 92, № 1. P. 66–102.

Müller-Schneider P., Lhotska M. Zur Terminologie der Verbreitungsökologie der Blütenpflanzen // Folia Geobot. Phytotax. 1971. Vol. 6, № 4. P. 407–417.

Narayana H.S., Lodha B.C. Embryology of *Orygia decumbens* Forssk. (*Aizoaceae*) // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. P. 54–59.

Neff N.A. A rational basis for a priori character weighting // Syst. Zool. 1986. Vol. 35. P. 110–123.

Nelson A. New Manual of botany of the Central Rocky Mountains. (Vascular plants). Ed. 2. New York etc.: American Book Co., 1909.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 2. T. 2, Bd. 10 / Hrsg. K. Linsbauer. Berlin: Verlag Gebr. Bornträger, 1926. 364 S.

Nicolson D.H. Report of the General Committee: 8 // Taxon. 1999. Vol. 48, № 2. P. 373–378.

Nowicke J.W. Pollen morphology, exine structure and the relationships of *Basellaceae* and *Didiereaceae* to *Portulacaceae* // Syst. Bot. 1996. Vol. 21, № 2. P. 187–208.

Nowicke J.W., Skvarla J.J. Pollen morphology: The potential influence in higher order systematic // Ann. Missouri Bot. Gard. 1979. Vol. 66. P. 633–700.

Nowicke J.W., Skvarla J.J. Pollen morphology and the relationship of the *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*, and *Primulaceae* to the order *Centrospermae* // Smithsonian. Contrib. Bot. 1977. Vol. 37. P. 1–64.

Nuttall T. The genera of North American plants and a catalogue of the species. Vol. 1. Philadelphia: Heartt, 1818. 312 p.

Nyananyo B.L., Olowokudejo J.D. The taxonomic position of *Ceraria* Pears. & Steph., *Portulacaria* Jacq., and *Silvaea* Phil. // Fedd. Repert. 1986. Bd. 97, H. 11–12. 775–777.

Nyffeler R., Eggli U. Disintegration of *Portulacaceae*: a new familial classification of the suborder *Portulacineae* (*Caryophyllales*) based on molecular and morphological data // Taxon. 2010. Vol. 59, № 1. 227–240.

Ocaña M.E., Fernandez I., Pastor J. Fruit and seed morphology in *Paronychia* Miller from South-West Spain // Lagasalia. 1997. Vol. 19, № 1–2. P. 521–528.

Ogundipe O.T., Chase M. Phylogenetic analysis of *Amaranthaceae* based on matK DNA sequence data with emphasis on West African species // Turk. J. Bot. 2009. Vol. 33. P. 153–161.

Olivieri I., Berger A. Seed dimorphism for dispersal: Physiological, genetic and demographical aspects // Genetic differentiation and dispersal in plants / ed.: P. Jacquard, G. Heim, J. Antonovics. Berlin etc., 1984. P. 413–429.

Omer S. *Atriplex*, *Axyris* // Flora of Pakistan. Vol. 204 / ed.: S.I. Ali, M. Qaiser. St.-Louis: Missouri Botanical Press, 2001. P. 54–70; 76–77.

- Otto B. Merkmale von Samen, Früchten, generativen Germinulen und generativen Diasporen // Schriftenreihe für Vegetationskunde. 2002. Bd. 38. S. 177–196.
- Oyama S.O., de Souza L.A., Muneratto J.C., Meyer Albiero A.L. Morphological and anatomical features of the flowers and fruits during the development of *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (*Amaranthaceae*) // Brazil. Arch. Biol. Techn. 2010. Vol. 53. P. 1425–1432.
- Pal N. A contribution to the life-histories of *Stellaria media* Linn. and *Polycarpon loeflingiae* Benth. & Hook. // Proc. Nat. Inst. Sci. (India). Ser. B. 1952. Vol. 18. P. 363–378.
- Pax F. Zur Phylogenie der *Caryophyllaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1928. Bd. 61. S. 223–241.
- Pedrol J., Castroviejo S. A propósito del tratamiento taxonómico e nomenclatural del género *Suaeda* Forssk. ex Scop. (*Chenopodiaceae*) en “Flora Iberica” // An. Jard. Bot. Madrid. 1988. Vol. 45. P. 93–102.
- Perrier de la Bâthie H. *Basellaceae* // Flore de Madagascar et des Comores. (Plantes vasculaires). Vol. 72–76: *Basellaceae-Ranunculaceae* / ed.: H. Humbert. Paris: Firmin-Didot & Co., 1950. P. 1–7.
- Perron F., Légère A. Effects of crop management practices on *Echinochloa crus-galli* and *Chenopodium album* seed production in a maize/soyabean rotation // Weed Res. 2000. Vol. 40, № 6. P. 535–547.
- Phillips E.P. The genera of South African Flowering plants. Pretoria: The Government Printer, 1951. 923 p.
- Piirainen M. Flora Nordica notes. 1. *Salicornia* (*Chenopodiaceae*) in northern Europe: Typification and taxonomic notes // Ann. Bot. Fenn. 1991. Vol. 28, № 1. P. 81–85.
- Pijl L. van der. Principles of dispersal in Higher plants. Berlin etc., 1969. 153 p.
- Pijl L. van der. Dispersal in Higher plants. Ed. 3. Berlin etc., 1982. 215 p.
- Planchuelo A.M., Estudio de los frutos y semillas del género *Chenopodium* en la Argentina // Darwiniana. 1975. Vol. 19, № 2–4. P. 528–565.
- Podlech D. Zur Kenntnis der *Chenopodiaceen*-Flora Afghanistans (Beiträge zur Flora von Afghanistan VII) // Mitt. Bot. Staatssamml. München. 1975. Bd. 12. S. 51–90.
- Ponert J. *Chenopodium* x *perhybridum* sp. hybr. nov. = *Chenopodium hybridum* x *Chenopodium polyspermum* // Fedd. Repert. 1966. Bd. 73, H. 2. S. 100–102.
- Prance G.T. The systematic position of *Rhabdodendron* Gilg & Pilg. // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1968. Vol. 38. P. 127–146.
- Prance G.T. *Rhabdodendraceae* // Flora Neotropica (Monograph 11). New York: Hafner Co., 1972. 23 p.
- Prego I., Maldonado S., Otegu M. Seed structure and localization of reserves in *Chenopodium quinoa* // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. P. 481–488.
- Press J.R., Shrestha K.K., Sutton D.A. Annotated checklist of the flowering plants of Nepal. London: The Natural History Museum, 2000. 430 p.
- Prinz K., Weising K., Hensen I. Habitat fragmentation and recent bottlenecks influence genetic diversity of the Central European halophyte *Suaeda maritima* (*Chenopodiaceae*) // Am. J. Bot. 2013. Vol. 100, № 11. P. 2210–2218.
- Puckey H.L., Lill A., O’Dowd D.J. Fruit color choices of captive Silvereyes (*Zosterops lateralis*) // The Condor. 1996. Vol. 98. P. 780–790.
- Puff C., Weber A. Contributions to the morphology, anatomy, and karyology of *Rhabdodendron*, and a reconsideration of the systematic position of the *Rhabdodendronaceae* // Pl. Syst. Evol. 1976. Vol. 125, № 4. P. 195–222.
- Ramaut J.L., Jadot J., Lewalle d’Ardancourt J. Contribution a l’étude phytochimique de *Fredolia aretioides* Moq. et Coss. // 1-er Colloque Intern. Pl. Med. Maroc. Rabat, 1984. P. 121–124.
- Rana T.S., Narzary D., Ohri D. Molecular differentiation of *Chenopodium album* complex and some related species using ISSR profiles and ITS sequences // Gene. 2012. Vol. 495, № 1. P. 29–35.

- Rechinger K. [senior]. Beitrag zur Flora von Persien. Bearbeitung der von J.A. Knapp im Jahre 1884 in der Provinz Adserbidschan gesammelten Pflanzen // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1889. Bd. 39. S. 240–248.
- Rechinger K.-H. *Scleranthopsis*, eine neue *Caryophyllaceen*-Gattung aus Afghanistan // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1967. Bd. 70. S. 37–39.
- Rechinger K.-H. Plants of the Touran protected area, Iran // Iran. J. Bot. 1977. Vol. 1, № 2. P. 155–180.
- Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 64 / ed. W.L. Applequist // Taxon. 2011. Vol. 6, № 5. P. 1108–1117.
- Rettig J.H., Wilson H.D., Manhart J.R. Phylogeny of the *Caryophyllales* — gene sequence data // Taxon. 1992. Vol. 41, № 2. P. 201–209.
- Reveal J.L. Validation of ordinal names of extant vascular plants // Novon. 1992. Vol. 2. P. 238–240.
- Reynolds S.C.P. A catalogue of alien plants in Ireland. Dublin: National Botanical Gardens, 2002. 413 p.
- Rheede van Oudtshoorn K., van Rooyen M.W. Dispersal biology of desert plants. Berlin, 1999. 242 p.
- Rilke S. Revision der Sektion *Salsola* s.l. der Gattung *Salsola* (*Chenopodiaceae*) // Bibl. Bot. 1999. Bd. 149. 190 S.
- Roberts H.A., Neilson J.E. Seed survival and periodicity of seedling emergence in some species of *Atriplex*, *Chenopodium*, *Polygonum* and *Rumex* // Ann. Appl. Biol. 1980. Vol. 94. P. 111–120.
- Rocen T. Zur Embryologie der *Centrospermen*. Dissertation Ph.D. Uppsala: Appelbergs, 1927. 184 S.
- Rohweder O. *Centrospermen*-Studien 1. Der Blütenbau bei *Uebelinia kiwuensis* T.C.E. Fries // Bot. Jahrb. Syst. 1965. Bd. 83, H. 4. S. 406–418.
- Rohweder O. *Centrospermen*-Studien 4. Morphologie und Anatomie der Blüten, Früchte und Samen bei *Alsinoideen* und *Paronychioideen* s. lat. (*Caryophyllaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1970. Bd. 90, H 1–2. S. 201–271.
- Rohweder O., Urmi E. *Centrospermen*-Studien 5. Bau der Blüten, Früchte und Samen von *Pteranthus dichotomus* Forssk. (*Caryophyllaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1971. Bd. 90, H. 4. S. 447–468.
- Rohweder O., Urmi E. *Centrospermen*-Studien 10. Untersuchungen über den Bau der Blüten und Früchte von *Cucubalus baccifer* L. und *Drypis spinosa* L. // Bot. Jahrb. Syst. 1978. Bd. 100, H. 1. S. 1–25.
- Römer J.J., Schulters J.A., Schultes I.A. Mantissa in volumen primum systematis vegetabilium Caroli a Linné. Stuttgartiae: Cottae, 1822. 386 p.
- Ronse de Craene L.P. Reevaluation of the perianth and androecium in *Caryophyllales*: Implications for flower evolution // Pl. Syst. Evol. 2013. Vol. 299, № 9. P. 1599–1636.
- Roth A.G. Novae plantarum species praesertim Indiae Orientalis. Halberstadt, 1821.
- Roth I. Fruits of Angiosperms. Berlin & Stuttgart, Gebr. Bornträger, 1977. 675 p.
- Rousi A., Yli-Rekola M., Jokela P., Kalliola R., Pietilä L., Salo J. The fruit of *Ullucus* (*Basellaceae*), an old enigma // Taxon 1988. Vol. 37, № 1. P. 71–75.
- Saadeddin R., Doddema H. Anatomy of 'extreme' halophyte *Arthrocnemum fruticosum* (L.) Moq. in relation to its physiology // Ann. Bot. 1986. Vol. 57, № 4. P. 531–544.
- Sage R.F., Sage L.T., Percy R.W., Borsch T. The taxonomic distribution of C<sub>4</sub> photosynthesis in *Amaranthaceae* sensu stricto // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94, № 12. P. 1992–2003.
- Saini H.S., Bassi P.K., Spencer M.S. Seed germination in *Chenopodium album* L. // Pl. Physiol. 1985. Vol. 77. P. 940–943.
- Sanderson S.C., Stutz H.C., Stutz M., Roos R.C. Chromosome races in *Sarcobatus* (*Sarcobataceae*, *Caryophyllales*) // Great Basin Natur. 1999. Vol. 59, № 4. P. 301–314.



Sather D.N., York A., Pobursky K., Golenberg E.M. Sequence evolution and sex-specific expression patterns of the C class floral identity gene, SpAGAMOUS, in dioecious *Spinacia oleracea* L. // *Planta*. 2005. Vol. 222. P. 284–292.

Savulescu T., Rayss T. Materiale pentru Flora Basarabiei. T. 2a. Bucuresti, 1926. 230 p.

Schäferhoff B., Müller K.F., Borsch T. *Caryophyllales* phylogenetics: disentangling of *Phytolaccaceae* and *Molluginaceae* and description of *Microteaceae* as a new isolated family // *Willdenowia*. 2009. Vol. 39, № 2. P. 209–228.

Scharlock [б/имени]. Über die dreifach gestalteten Samen der *Atriplex nitens* Schkuhr // *Bot. Zeitung*. 1873. Bd. 31. S. 317–319.

Schenk H.J., Ferren W.R. On the sectional nomenclature of *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) // *Taxon*. 2001. Vol. 50, № 3. P. 857–873.

Schiman-Czeika H. Notes on the capsule dehiscence in *Acanthophyllum* (*Caryophyllaceae*) and allied genera // *Pl. Syst. Evol.* 1987 Vol. 155, № 1. P. 67–69.

Schinz H. *Amaranthaceae* // *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Bd. 3, T. 1a / ed.: A. Engler, K. Prantl. Leipzig: Engelmann Verlag, 1893. S. 91–118.

Schmid R. Floral and fruit anatomy of jojoba (*Simmondsia chinensis*) // *Memorias de la II Conferencia Internacional sobre la Jojoba y su aprovechamiento* (Febr. 1976). Mexico: Consejo Nacional de Ciencia & Tecnología, 1978. P. 143–148.

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen // *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Abt. 2. T. 2. Bd. 10 / Hrsg.: K. Linsbauer. Berlin: Verlag Gebr. Bornträger, 1929. 689 S.

Schur J.F. *Enumeratio plantarum Transsilvaniae*. Vindobonae: Braumueller, 1866. 984 p.

Schütze P.W. Molekulare Systematik der Gattung *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) und Evolution des C<sub>4</sub>-Photosynthesesyndroms: Dissertation Dr. rer. nat. Kassel, 2008.

Schütze P., Freitag H., Weising K. An integrated molecular and morphological study of the subfamily *Suaedoideae* Ulbr. (*Chenopodiaceae*) // *Pl. Syst. Evol.* 2003. Vol. 239, № 3–4. P. 257–286.

Schwarz O.C. *Atriplex micrantha* C.A. Mey. in Ledeb. und andere Meldearten. Nomenklatur, Morphologie, Verbreitung, Ökologie und Taxonomie // *Jahresh. Ges. Naturkunde Württemberg*. 2003. Bd. 159. S. 113–195.

Schwinghamer T.D., van Acker R.C. Emergence timing and persistence of *Kochia* (*Kochia scoparia*) // *Weed Sci.* 2008. Vol. 56, № 1. P. 37–41.

Scopoli I.A. *Deliciae florae et faunae Insubricae*. Vol. 2. Ticini, 1786. 115 p., 25 tabl.

Scott A.J. Reinstatement and revision of *Salicorniaceae* J. Agardh (*Caryophyllales*) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1977. Vol. 75, № 4. P. 357–374.

Scott A.J. Nomina conservanda proposita. *Salsolaceae* Moq. // *Taxon*. 1977. Vol. 26, № 2–3. P. 246.

Scott A.J. A review of the classification of *Chenopodium* L. and related genera // *Bot. Jahrb. Syst.* 1978 a. Bd. 100. P. 205–220.

Scott A.J. *Rhagodiinae*: A new subtribe in the *Chenopodiaceae* // *Fedd. Repert.* 1978 b. Bd. 89, H. 1. P. 1–11.

Scott A.J. A revision of the *Camphorosmioideae* (*Chenopodiaceae*) // *Fedd. Repert.* 1978 c. Bd. 89, H. 2–3. P. 101–119.

Sernander R. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren // *Kungl. Svenska Vet. Akad. Handlingar*. 1906. Bd. 41, № 7. S. 1–409.

Sernander R. Zur Morphologie und Biologie der Diasporen // *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Ups.* Ser. 4. 1927. Bd. Extraord. S. 1–104.

Seubert M. Über *Sarcobatus Maximiliani* Nees // *Bot. Zeitung*. 1844. Bd. 2. S. 753–755.

Shamrov I.I. Spatial-temporal co-ordination during ovary and ovule development in the lysicarpous gynoeceum // *Caryophyllales: New insights into the phylogeny, systematics and morphological evolution of the order: proc. sympos.* // ed.: A.K. Timonin, A.P. Sukhorukov, G.H. Harper, M.V. Nilova. Tula: Grif & Co, 2012. P. 32–36.

- Shepherd K.A., Wilson P.G. New combinations in the genus *Dysphania* (*Chenopodiaceae*) // *Nuytsia*. 2008. Vol. 18. P. 267–272.
- Shepherd K.A., Macfarlane T.D., Colmer T.D. Morphology, anatomy and histochemistry of *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*). Fruits and seeds // *Ann. Bot.* 2005. Vol. 95. P. 917–933.
- Shepherd K.A., Waycott M., Calladine A. Radiation of the Australian *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*) based on evidence from nuclear and chloroplast DNA sequences // *Am. J. Bot.* 2004. Vol. 91, № 9. P. 1387–1397.
- Sherry R.A., Eckard K.J., Lord E.M. Flower development in dioecious *Spinacia oleracea* (*Chenopodiaceae*) // *Am. J. Bot.* 1993. Vol. 80, № 3. P. 283–291.
- Silvertown J.W. Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds // *Am. Natur.* 1984. Vol. 124, № 1. P. 1–16.
- Silvertown J.[W.]. Seed ecology, dormancy, and germination: A modern synthesis from Baskin and Baskin // *Am. J. Bot.* 1999. Vol. 86, № 6. P. 903–905.
- Simón L.E. Notes sobre *Chenopodium* L. subgen. *Ambrosia* A.J. Scott (*Chenopodiaceae*). 1. Taxonomía. 2. Phytogeografía: áreas disyuntas // *An. Jard. Bot. Madrid*. 1996. Vol. 54. P. 137–148.
- Simón L.E. Variations des caractères foliaires chez *Chenopodium* subgen. *Ambrosia* sect. *Adenois* (*Chenopodiaceae*) en Amérique du Sud: Valeur taxonomique et évolutive // *Adansonia*. Ser. 3. 1997. Vol. 19, № 2. P. 293–320.
- Singh S. Understanding the weedy *Chenopodium* complex in the North Central States: Dissertation PhD. (Crop Sci.). Urbana (Illinois), 2010. 132 p.
- Skottsberg C. The phanerogams of the Juan Fernandez Islands // *The Natural history of Juan Fernandez and Ester Island*. Vol. 2 / ed.: C. Skottsberg. Uppsala: Almqvist & Wiksells Boktryckeri, 1922.
- Skvarla J.J., Nowicke J.W. Pollen fine structure and relationships of *Achatocarpus* Triana and *Phaulothamnus* A. Gray // *Taxon*. 1982. Vol. 31, № 2. P. 244–249.
- Smail-Saadoun N. Réponse adaptative de l'anatomie des Chénopodiacées du Sahara algérien à des conditions de vie d'aridité extrême // *Secheresse*. 2005. Vol. 16, № 2. P. 121–124.
- Smissen R.D., Clement J.C., Garnock-Jones P.J., Chambers G.K. Subfamilial relationships within *Caryophyllaceae* as inferred from 5<sup>nd</sup>dhF sequences // *Am. J. Bot.* 2002: Vol. 89, № 8. P. 1336–1341.
- Sohmer S.H. Revision of the genus *Charpentiera* (*Amaranthaceae*) // *Brittonia*. 1972. Vol. 24, №3. P. 283–312.
- Sohmer S.H. A preliminary report of the biology of the genus *Charpentiera* (*Amaranthaceae*) // *Pacific Sci.* 1973. Vol. 27, № 4. P. 399–405.
- Solereider H. Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart: Ferdinand Enke, 1899. 984 S.
- Sommier S., Levier R. Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum // *Тр. Петерб. Имп. Бот. сада*. 1890. Vol. 16. P. 1–586, 49 Tab.
- Spjut R.W. A systematic treatment of fruit types // *Mem. New York Bot. Gard.* 1994. Vol. 70. P. 1–182.
- Stace C.A. Eleven new combinations in the British flora // *Watsonia*. 2009. Vol. 27, № 3. P. 246–247.
- Stafleu F.A., Cowan R.S. Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. ed. 2 (Regn. Veget. Vol. 115). 1986. 926 p.
- Stahl E. Über den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms // *Bot. Zeitung*. 1880. Bd. 38. S. 868–874.
- Standley P.C. The *Allioniaceae* of Mexico and Central America // *Contrib. United States Nat. Herb. Smithsonian Inst.* 1911. Vol. 13. P. 377–430.
- Stapf O. *Salsola cycloptera* // Forbes H.O. The natural history of Sokotra and Abd-El-Kuri. Liverpool & London, 1903. P. 526–527.
- Steven C. Observationes in plantas rossicas et descriptiones specierum novarum // *Mém. Soc. Nat. Mosc.* 1817. Vol. 5. P. 334–356.

Strachey R., Duthie J.F. Catalogue of the plants of Kumaon and of the adjacent portions of Garhwal and Tibet, based on the collections made by Strachey and Winterbottom during the years 1846 to 1849 and on the catalogue originally prepared in 1852 by Sir Richard Strachey. London: Reeve & Co., 1906. 269 p.

Strazdinš J. *Corispermum* // Flora of the Baltic countries. Vol. 1 / ed.: L. Laasimer et al. Tartu, 1993. Pp. 230–234.

Struwig M., Jordaan A., Siebert S.J. Anatomical adaptations of *Boerhavia* L. and *Commicarpus* Standl. (*Nyctaginaceae*) for survival in arid environments of Namibia // Acta Biol. Cracov. Ser. bot. 2011a. Vol. 53, № 2. P. 50–58.

Struwig M., Jordaan A., Siebert S.J. Anatomy of the Southern African *Boerhavia* and *Commicarpus* species (*Nyctaginaceae*) // Bangladesh J. Pl. Taxon. 2011b. Vol. 18, № 2. P. 105–115.

Stutz H.C., Chu G.-L., Sanderson S.C. Evolutionary studies of *Atriplex*: Phylogenetic relationships of *Atriplex pleiantha* // Am. J. Bot. 1990. Vol. 77, № 3. P. 364–369.

Stuessy T.F., Marticorena C., Rodriguez R., Crawford D.J., Silva M.O. Endemism in the vascular flora of the Juan Fernandez Islands // Aliso. 1992. Vol. 13, № 2. P. 297–307.

Stutz S.S., Edwards G.E., Cousins A.B. Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis: efficiency and acclimation of *Bienertia sinuspersici* to growth under low light // New Phytol. 2014 (in press).

Sukhorukov [Suchorukow] A.P. Eine neue asiatische *Chenopodium*-Art aus der Sektion *Pseudoblitum* Hook. fil. (*Chenopodiaceae*) // Fedd. Repert. 1999. Bd. 110. H. 7–8. S. 493–497.

Sukhorukov A.P. *Atriplex altaica* Sukhor. — eine neue Art für die Flora des Altai-Gebirges // Fedd. Repert. 2000. Bd. 111, H. 3–4. S. 175–179.

Sukhorukov A.P. Floristische Beiträge zur Flora von Kasachstan // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2002 (publ. 2003). Bd. 104 B. S. 705–711.

Sukhorukov A.P. Karpologische Untersuchungen der *Axyris*-Arten (*Chenopodiaceae*) im Zusammenhang mit ihrer Diagnostik und Taxonomie // Fedd. Repert. 2005. Bd. 116. H. 3–4. S. 168–176.

Sukhorukov A.P. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und den benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen UdSSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (*Chenopodiaceae*) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Ser. B. 2006 (publ. V 2007). Bd. 108. S. 307–420.

Sukhorukov A.P. Einige neue und wenig bekannte Taxa aus der Familie *Chenopodiaceae* in Europa und im östlichen Mittelmeergebiet // Fedd. Repert. 2007 a. Bd. 118, H. 3–4. S. 73–83.

Sukhorukov A.P. Fruit anatomy and its taxonomic significance in *Corispermum* (*Corispermoideae*, *Chenopodiaceae*) // Willdenowia. 2007 b. Vol. 37, № 1. P. 63–87.

Sukhorukov A.P. Notes on the taxonomy of *Girgensohnia* (*Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) // Edinb. J. Bot. 2007 c. Vol. 64, № 3. P. 317–330.

Sukhorukov A.P. Ergänzungen zur Flora Iranica — Familie *Chenopodiaceae* // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Ser. B. 2008 a (publ. IV.2009). Bd. 110. S. 153–158.

Sukhorukov A.P. Fruit anatomy of *Anabasis* (*Salsoloideae*, *Chenopodiaceae*) // Austral. Syst. Bot. 2008 b. Vol. 21, №6. P. 431–442.

Sukhorukov A.P. *Atriplex nilotica* Sukhor. (sect. *Teutliopsis*, *Chenopodiaceae*) — eine neue Art für die ägyptische Flora // Fedd. Repert. 2010 a. Bd. 121, H. 1–2. S. 32–37.

Sukhorukov A.P. *Corispermum anatolicum* sp. nova // Willdenowia [Med-Checklist]. 2010 b. Bd. 40, № 2. P. 191.

Sukhorukov A.P. Ein Nachweis von *Corispermum filifolium* (*Chenopodiaceae*) aus Deutschland // Botanik & Naturschutz in Hessen. 2010 c. Bd. 23. S. 5–8.

Sukhorukov A.P. Proposal to reject the name *Corispermum orientale* (*Amaranthaceae*) // Taxon. 2010 d. Vol. 59, № 6. P. 1896–1897.

Sukhorukov A.P. *Axyris* (*Chenopodiaceae* s.str. or *Amaranthaceae* s.l.) in the Himalayas and Tibet // Willdenowia. 2011. Vol. 41, № 1. P. 75–82.



- Sukhorukov A.P. Taxonomic notes on *Dysphania* and *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) // Willdenowia. 2012. Vol. 42, № 2. P. 169–180.
- Sukhorukov A.P. A new *Atriplex* species from the island of Mauritius (*Amaranthaceae*) // Skvortsovia. 2013. Vol. 1, № 1. P. 75–80.
- Sukhorukov A.P., Uotila P. Additions and corrections to the alien *Chenopodiaceae* flora of Finland and NW Russia // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 2007. Vol. 83, № 2. P. 53–58.
- Sukhorukov A., Danin A. Taxonomic notes on *Atriplex* sect. *Teutliopsis* and sect. *Atriplex* in Israel and Syria // Fl. Medit. 2009. Vol. 19. P. 15–23.
- Sukhorukov A.P., Konstantinova A.I. Fruit anatomy of *Anthochlamys* (*Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) // Caryophyllales: New insights into the phylogeny, systematics and morphological evolution of the order: Proc. Sympos. / ed.: A.K. Timonin etc. Tula: Grif & Co., 2012. P. 92–97.
- Sukhorukov A.P., Zhang M. Fruit and seed anatomy of *Chenopodium* and related genera (*Chenopodioideae, Chenopodiaceae/Amaranthaceae*): Implications for evolution and phylogeny // PLOS ONE. 2013. Vol. 8, № 4. P. 1–18 (e61906), with electronic supplement.
- Sukhorukov A.P., Uotila P., Zhang M., Zhang H.-X., Speranskaya A.S., Krinitsyna A.A. New combinations in Asiatic *Oxybasis* (*Amaranthaceae* s.l.): evidence from morphological, carpological and molecular data // Phytotaxa. 2013. Vol. 144, № 1. P. 1–12.
- Sukhorukov A.P., Zhang M., Nilova M.V. The carpology and taxonomy of some Chinese *Corispermum* (*Amaranthaceae* s.l.) // Phytotaxa. 2014. Vol. 172, № 2. P. 81–93.
- Takhtajan A.L. Flowering plants. New York: Springer Verlag, 2009. 918 p.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. Mega5: Molecular evolutionary genetics analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony methods // Mol. Biol. Evol. 2011. Vol. 28, № 10. P. 2731–2739.
- Tan K. *Kochia* // Flora Hellenica. Vol. 1 / ed.: A. Strid, K. Tan. Koelz Sci. Books, 1997.
- Taschereau P.M. Taxonomy and distribution of *Atriplex* species in Nova Scotia // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50, № 7. P. 1571–1594.
- Taschereau P.M. Taxonomy of the *Atriplex* species indigenous to the British Isles // Watsonia. 1985. Vol. 15. P. 183–209.
- Taschereau P.M. Hybridization in the genus *Atriplex* section *Teutliopsis* (*Chenopodiaceae*) // Watsonia. 1986. Vol. 16. P. 153–162.
- Thakur H.A., Patil D.A. Taxonomic and phylogenetic assessment of the *Euphorbiaceae*: a review // J. Exp. Sci. 2011. Vol. 2. P. 37–46.
- The Angiosperm phylogeny group: An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 161, № 2. P. 105–121.
- Thiers B. Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York: Bot. Gard, 2008 (continuously updated). Mode of access: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>.
- Thulin M. Notes on *Tetragonia* (*Aizoaceae–Tetragonioideae*) in Somalia // Nord. J. Bot. 1993. Vol. 13, № 2. P. 165–167.
- Thulin M., Rydberg A., Thiede J. Identity of *Tetragonia pentandra* and taxonomy and distribution of *Patellifolia* (*Chenopodiaceae*) // Willdenowia. 2010. Vol. 40, № 1. P. 5–11.
- Tineo V. Catalogus plantarum Horti regii panormitani ad annum 1827. Panormi: Regali Typographia, 1827. 284 p.
- Torrey J. *Monolepis pusilla* sp. nov. // S. Watson. Botany (Report of the geological exploration of the fortieth parallel. Vol. 5). Washington: Government printing, 1871. 525 p.
- Townsend C.C. *Amaranthaceae* // 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 Verlag, 1993. P. 7–91.
- Trautvetter E.R. Enumeratio plantarum songoricarum a Dr. Alex. Schrenk annis 1840–1843 collectarum // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1867. T. 40, № 3. P. 50–123.

- Trautvetter E.R. *Plantarum species novas nonnullas* // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1868. T. 41, № 1. P. 460–464.
- Trautvetter E.R. *Incrementa florae phaenogamae rossicae. Fasc. 3* // Тр. Имп. С.-Петербург. Бот. сада. 1884. Т. 9, вып. 1. С. 1–220.
- Ulbrich E. *Chenopodiaceae* // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Bd. 16c / ed.: A. Engler, H. Harms. Leipzig, 1934. S. 379–584.
- Uotila P. Pollen morphology in European species of *Chenopodium* sect. *Chenopodium*, with special reference to *C. album* and *C. suecicum* // Ann. Bot. Fenn. 1974. T. 11. P. 44–58.
- Uotila P. Variation, distribution and taxonomy of *Chenopodium suecicum* and *C. album* in N Europe // Acta Bot. Fenn. 1978. Vol. 108. P. 1–35.
- Uotila P. *Chenopodium exsuccum*, a neglected species of the *C. foliosum* aggregate // Ann. Bot. Fenn. 1979. Vol. 16. P. 237–240.
- Uotila P. Taxonomic and nomenclatural notes on *Chenopodium* in the Flora Iranica area // Ann. Bot. Fenn. 1993. Vol. 30. P. 189–194.
- Uotila P. *Chenopodium* (s.l.) // Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge (Flora Iranica). Vol. 172 / ed.: K.H. Rechinger. Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt, 1997. P. 24–59.
- Uotila P. *Chenopodium* // Flora Nordica. Vol. 2 / ed.: B. Jonsell. Stockholm: The Bergius Foundation, 2001a. P. 4–31.
- Uotila P. Taxonomic and nomenclatural notes on *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) for Flora Nordica // Ann. Bot. Fenn. 2001 b. Vol. 38. P. 95–97.
- Uotila P. *Chenopodium* // Checklist of vascular plants of North Morocco with identification keys. Vol. 1 / ed.: B. Valdés, M. Rejdali, A. Achhal El Kadmiri, J.L. Jury, J.M. Montserrat. Madrid: Univ. de Sevilla, 2002. P. 112–115.
- Uotila P. *Dysphania* sect. *Botryodes* (*Amaranthaceae* s.lat.) in Asia // Willdenowia. 2013. Vol. 43, № 1. P. 65–80.
- Uotila P., Pellinen K. Chromosome numbers in vascular plants from Finland. // Act. Bot. Fennica. 1985. Vol. 130. P. 1–37.
- Urmi-König K. Blütentragende Spross-Systeme einiger *Chenopodiaceae* // Dissertationes Bot. 1981. Bd. 63. S. 1–150.
- van der Sman A.J.M., Blom C.W.P.M., van de Steeg H.M. Phenology and seed production in *Chenopodium rubrum*, *Rumex maritimus*, and *Rumex palustris* as related to photoperiod in river forelands // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70, №2. P. 392–400.
- Venable D.L. The evolutionary ecology of seed dimorphism // Am. Natur. 1985. Vol. 126, № 5. P. 577–595.
- Venable D.L., Lawlor L. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time // Oecologia. 1980. Vol. 46. P. 272–282.
- Ventenat E.P. Tableau du regne végétal, selon la méthode de Jussieu. Vol. 2. Paris: Drisonnier, 1799. 607 p.
- Verloove F. A new combination in *Oxybasis* (*Amaranthaceae*) // New J. Bot. 2013. Vol. 3, № 1. P. 59–60.
- Verloove F., Vandenberghe C. Nieuwe en interessante voederadvertieven voor de Belgische en Noordfranse flora, hoofdzakelijk in 1994 // Dumortiera. 1995. Vol. 61–62. P. 23–45.
- Verloove F., Lambinon J. The non-native vascular flora of Belgium: a new nothospecies and three new combinations // Syst. Geogr. Pl. 2006. Vol. 76. P. 217–220.
- Veselova T.D., Timonin A.C. *Pleuropetalum* Hook. fil. is still an anomalous member of *Amaranthaceae* Juss. An embryological evidence // Wulfenia. 2009. Vol. 16. P. 99–116.
- Vidéki R. *Cycloloma atriplicifolia* (Spreng.) Coulter and *Salsola collina* Pallas in Hungary // Fl. Pannonica. 2005. Vol. 3. P. 121–134 (на венг. яз.).

- Vierhapper F. Die systematische Stellung der Gattung *Scleranthus* // Österr. Bot. Zeitschr. 1907. Bd. 57, №2. S. 41–47; 91–96.
- Vogellehner D. Botanische Terminologie und Nomenklatur. 2. Aufl. Stuttgart, 1983. 140 S.
- Volkens G. *Chenopodiaceae* // Die Natürlichen Pflanzenfamilien Bd. 3, 1a. // ed.: A. Engler, K. Prantl. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1893. S. 36–91.
- Voznesenskaya E.V., Koteyeva N.K., Akhani H., Roalson E.H., Edwards G.E. Structural and physiological analyses in *Salsola* (*Chenopodiaceae*) indicate multiple transitions among C<sub>3</sub>, intermediate, and C<sub>4</sub> photosynthesis // J. Exp. Bot. 2013. Vol. 64, № 12. P. 3583–3604.
- Vrijdaghs A., Flores Olvera H., Smets E. Enigmatic floral structures in *Alternanthera*, *Iresine*, and *Tidestromia* (*Gomphrenoideae*, *Amaranthaceae*). A developmental homology assessment // Pl. Ecol. & Evol. 2014. Vol. 147, № 1. P. 49–66.
- Wahl H.A. A preliminary study of the genus *Chenopodium* in North America // Bartonica. 1954. № 27. P. 1–46.
- Waldstein F.C., Kitaibel P. Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae. Vol. 2. Viennae, 1805. 221 p., 200 tabl.
- Wallroth F.G. Schedulae criticae de plantis florum Halensis selectis. T. 1. Halae, 1822. 516 p.
- Walter H. Die Diagramme der *Phytolaccaceen* // Bot. Jahrb. Syst. 1906. Bd. 37, Beibl. 85. S. 1–57.
- Wang L., Huang Z., Baskin C.C., Baskin J.M., Dong M. Germination of dimorphic seeds of the desert annual halophyte *Suaeda aralocaspica* (*Chenopodiaceae*), a C<sub>4</sub> plant without Kranz anatomy // Ann. Bot. 2008. Vol. 102. P. 757–769.
- Wang L., Dong M., Huang Z.-Y. Review of research on seed heteromorphism and its ecological significance // Chinese J. Pl. Ecol. 2010. Vol. 34, № 5. P. 578–590.
- Walter H. *Phytolaccaceae* // Das Pflanzenreich. Bd. 39 / ed.: A. Engler. Leipzig: Engelmann Verlag, 1909. S. 1–154.
- Warming E. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 2. Aufl. Berlin: Verlag Gebr. Bornträger, 1902. 442 S.
- Watson S. Botany. Vol. 2. Cambridge: Wilson & Son: Univ. Press, 1880.
- Weber W.A. A new species and subgenus of *Atriplex* from southwestern Colorado // Madroño. 1950. Vol. 10. P. 187–191.
- Weber W.A. The genus *Teloxys* (*Chenopodiaceae*) // Phytologia. 1985. Vol. 58, № 7. P. 477–478.
- Wefferling K.M., Hoot S.B., Neves S.S. Phylogeny and fruit evolution in *Menispermaceae* // Am. J. Bot. 2013. Vol. 100, № 5. P. 883–905.
- Weinert E. Infraspesifische Taxa von *Kochia scoparia* (L.) Schrad. // Mitt. Florist. Kartographie. N.F. 1982. Bd. 8. S. 71–75.
- Welsh S.L. *Atriplex* // Flora of North America, North of Mexico. Vol. 4 / Editorial Committee. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. P. 322–381.
- Wen Z.-B., Zhang M.-L., Zhu G.-L., Sanderson S.C. Phylogeny of *Salsola* s. l. (*Chenopodiaceae*) based on DNA sequence data from ITS, *psbB-psbH*, and *rbcL*, with emphasis on taxa of northwestern China // Pl. Syst. Evol. 2010. Vol. 288. P. 25–42.
- Wen Z.-B., Zhang M.-L., Meng H.-H. *Salsola arbusculiformis* and *S. laricifolia* (*Chenopodiaceae*) in China // Nord. J. Bot. 2013. Vol. 32, № 2. P. 167–175.
- Werker E. Seed anatomy. Berlin, Stuttgart: Gebr. Bornträger, 1997. 424 p.
- Werker E., Fahn A. Vegetative shoot apex and the development of leaves in articulated *Chenopodiaceae* // Phytomorphology. 1967. Vol. 16. P. 393–401.
- Werker E., Many T. Heterocarpy and its ontogeny in *Aellenia austrani* (Post) Zoh. Light- and electron-microscope study // Isr. J. Bot. 1974. Vol. 23, № 3. P. 132–144.
- Westerlund C.A. Über die Gattung *Atriplex* // Linnaea. 1876. Bd. 40. S. 135–176.
- Wiger J. Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simaroubaceae* and *Burseraceae*. Thesis. Lund, 1935:



- Wight R. *Icones Plantarum Indiae Orientalis* (Figures of Indian Plants). Madras, 1852.
- Williams M.C. Biochemical analyses, germination and production of black and brown seed of *Halogeton glomeratus* // *Weeds*. 1960. Vol. 8, № 3. P. 452–461.
- Williams M.E. The development of the embryo of *Kochia scoparia* // *Bull. Torrey Bot. Club*. 1932. Vol. 59. P. 391–400; Tab. 25–26.
- Willson J., Spellenberg R. Observations on anthocarp anatomy in the subtribe *Mirabilinae* (*Nyctaginaceae*) // *Madroño*. 1977. Vol. 24, № 2. P. 104–111.
- Willson M.F., O'Dowd D.J. Fruit color polymorphism in a bird-dispersed shrub (*Rhagodia parabolica*) in Australia // *Evol. Ecol.* 1989. Vol. 3, № 1. P. 40–50.
- Willson M.F., Traveset A. The ecology of seed dispersal // *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Ed. 2 / ed.: M. Fenner. Wallingford, 2000. P. 85–110.
- Williams J.T. Biological flora of the British Isles. *Chenopodium rubrum* // *J. Ecol.* 1969. Vol. 57, № 3. P. 831–841.
- Williams J.T., Ford-Lloyd B.V. The systematics of the *Chenopodiaceae* // *Taxon*. 1974. Vol. 23, № 2–3. 353–354.
- Williams J.T., Harper J.L. Seed dimorphism and germination. I. The influence of nitrates and low temperatures on the germination of *Chenopodium album* // *Weed Res.* 1965. Vol. 5. P. 141–150.
- Williams J.T., Scott A.J., Ford-Lloyd B.V. *Patellaria*: a new genus in the *Chenopodiaceae* // *Fedd. Rept.* 1976. Bd. 87, H. 5. P. 289–292.
- Wilson P.G. Семейство *Chenopodiaceae* // *Flora of Australia*. Vol. 4 / ed.: A.S. George. Canberra: Australian Government Publishing Service, 1984. P. 81–317.
- Wilson P.G. Generic status in the *Chenopodiaceae* // *Austral. Syst. Soc. Newsletter*. 1987. Vol. 53. P. 78–85.
- Wilson R.C. *Abronia*: II. Anthocarp polymorphism and anatomy for nine species of *Abronia* found in California // *Aliso*. 1974. Vol. 8, № 2. P. 113–128.
- Wilson R.C. *Abronia*: III. Pericarp and seed coat anatomy and its ecological implications for nine species of *Abronia* // *Aliso*. 1975. Vol. 8. P. 289–299.
- Winter K.  $C_4$  plants of high biomass in arid regions of Asia — Occurrence of  $C_4$  photosynthesis in *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* from the Middle East and USSR // *Oecologia*. 1981. Vol. 48, № 1. P. 100–106.
- Wolter-Filho W., da Rocha A.I., Yoshida M., Cottlieb O.R. Chemosystematics of *Rhabdodendron* // *Phytochemistry*. 1989. Vol. 28, № 9. P. 2355–2357.
- Wunderlich R. Some remarks on the taxonomic significance of the seed coat // *Phytomorphology*. 1967. Vol. 17. P. 301–311.
- Xue J., Zhang M. Monophyly and infrageneric variation of *Corispermum* L. (*Chenopodiaceae*), evidence from sequence data *psbB-psbH*, *rbcL* and ITS // *J. Arid Land*. 2011. Vol. 4, № 4. P. 240–253.
- Yamaguchi H., Ichihara K., Takeno K., Hori Y., Saito T. Diversities in morphological characteristics and seed germination behavior in fruits of *Salsola komarovii* Iljin // *Bot. Mag. (Tokyo)*. 1990. Vol. 103. P. 177–190.
- Yao S., Lan H., Zhang F. Variation of seed heteromorphism in *Chenopodium album* and the effect of salinity stress on the descendants // *Ann. Bot.* 2010. Vol. 105. P. 1015–1025.
- Yaprak A.E., Kadereit G. A new species of *Halocnemum* M. Bieb. (*Amaranthaceae*) from southern Turkey // *Bot. J. Linn. Soc.* 2008. Vol. 158, № 4. P. 716–721.
- Yonekura K. *Chenopodiaceae* // *Flora of Mustang, Nepal* / ed.: H. Ohba, Y. Iokawa, L.R. Sharma. Tokyo: Kodansha Scientific Ltd., 2008. P. 53–61.
- Zacharias E.H., Baldwin B.G. A molecular phylogeny of North American *Atripliceae* (*Chenopodiaceae*), with implications for floral and photosynthetic pathway evolution // *Syst. Bot.* 2010. Vol. 35, № 4. P. 839–857.

Zahavy K. Notes on the germination of *Atriplex rosea* // Palest. J. Bot. 1954. Vol. 6, № 3–4. P. 375–378.

Zaman S., Padmesh S., Tawfiq H. Seed germination and viability of *Salsola imbricata* Forssk. // Intern. J. Biodivers. Conserv. 2010. Vol. 2, № 12. 388–394.

Zappettini G. The taxonomy of *Halogeton glomeratus* // Am. Midland Natur. 1953. Vol. 50, № 1. P. 238–247.

Zohary M. Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas // Beih. Bot. Centralbl. 1937. Bd. 56 A, H.1. S. 1–55.

Zohary M. Plant life in Palestine. New York: Ronald Press, 1962. 262 p.

Zhu G.-L. *Chenopodiaceae* // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol. 25, pt. 2 / ed.: H.-W. Kung, C.-P. Tsien. Beijing: Science Press, 1979. P. 115–135.

Zhu G.-L. On systematic position of *Baolia* Kung et G.L. Zhu in *Chenopodiaceae* // Act. Phytotax. Sinica. 1988. Vol. 26, № 4. P. 299–300.

Zhu G.-L. Origin, differentiation and geographical distribution of the *Chenopodiaceae* // Act. Phytotax. Sin. 1996. Vol. 34, № 5. Pp. 486–504 (на кит. яз., англ. рез.).

Zohary M. Flora of Palaestina. Vol. 1. Jerusalem: Israel Academy of Science and Humanities, 1966. 346 p.

Zhu G.-L., Mosyakin S.L., Clemants S.E. *Chenopodiaceae* // Flora of China. Vol. 5: *Ulmaceae–Basellaceae* / ed.: Z. Wu, P.H. Raven. St. Louis, 2003. P. 351–414.

## АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- A**
- Abronia latifolia* — 37, 186
- Acanthophyllum borsczovii* — 35, 185
- Acanthophyllum coloratum* — 35, 185
- Acanthophyllum paniculatum* — 185
- Achatocarpus bicornutus* — 34, 180
- Achatocarpus hasslerianus* — 34
- Achatocarpus microcarpus* — 34, 180
- Achatocarpus nigricans* — 34, 180
- Achatocarpus oaxacanus* — 34, 180
- Achatocarpus pubescens* — 34, 180
- Achyranthes bidentata* — 34, 169, 183
- Achyranthes porphyristachya* — 34, 183
- Achyronychia cooperi* — 35, 184
- Acleisanthes chenopodioides* — 37, 187
- Acroglochin chenopodioides* — 18, 25
- Aerva javanica* — 34, 183
- Aerva sanguinolenta* — 34, 183
- Agathophora alopecuroides* — 32
- Agathophytum bonus-henricus* — 215
- Agriophyllum arenarium* — 288, 290
- Agriophyllum lateriflorum* — 29
- Agriophyllum latifolium* — 29
- Agriophyllum pungens* — 29, 120, 288, 290
- Agriophyllum squarrosum* — 182, 290
- Allionia choisyi* — 37
- Allionia incarnata* — 37, 186
- Allmania nodiflora* — 34, 183
- Alluaudia ascendens* — 36, 186
- Alluaudia comosa* — 36, 186
- Alternanthera nodiflora* — 34, 183
- Alternanthera pungens* — 34, 183
- Amaranthus blitum* — 34, 182
- Amaranthus muricatus* — 182
- Amaranthus viridis* — 34, 182
- Ambrina ambrosioides* — 220
- Anabasis africana* — 32, 132
- Anabasis annua* — 5, 32, 125, 129, 130, 132, 133, 349
- Anabasis aphylla* — 32, 126, 128, 135, 182, 339, 340
- Anabasis aretioides* — 33, 126, 133
- Anabasis articulata* — 32, 128, 131, 132
- Anabasis brachiata* — 32, 132, 135
- Anabasis brevifolia* — 32, 129, 132
- Anabasis calcarea* — 32, 126, 132, 133, 135, 339
- Anabasis conjugata* — 327
- Anabasis cretacea* — 32, 126, 128, 130, 132, 339, 340, 346
- Anabasis ebracteolata* — 32, 125, 129, 133
- Anabasis elatior* — 32, 133, 135
- Anabasis eriopoda* — 22, 125, 126, 130, 132, 133
- Anabasis eugeniae* — 32, 126, 133
- Anabasis ferganica* — 32, 129, 133
- Anabasis foliata* — 338
- Anabasis foliosa* — 338
- Anabasis haussknechtii* — 126, 133, 135
- Anabasis heteroptera* — 341
- Anabasis hispanica* — 32, 130
- Anabasis jaxartica* — 32, 126, 129, 130, 132, 133, 134, 145, 182
- Anabasis oppositiflora* — 341
- Anabasis oropediorum* — 32, 129, 133
- Anabasis pelliottii* — 32, 129, 133
- Anabasis prostrata* — 32, 129, 133
- Anabasis salsa* — 5, 15, 32, 133, 135, 316, 339, 340
- Anabasis setifera* — 12, 32, 126, 128, 129, 131, 132, 182, 339
- Anabasis spinosissima* — 338
- Anabasis syriaca* — 32, 133
- Anabasis tianschanica* — 32, 133
- Anabasis triandra* — 325
- Anabasis truncata* — 32, 133
- Anabasis turkestanica* — 32, 145, 129, 133, 134
- Andradea floribunda* — 37, 186
- Anredera brachystachya* — 35, 175, 186
- Anredera cordifolia* — 35, 175, 185
- Anredera scandens* — 35, 175, 185
- Anserina bonus-henricus* — 215
- Anthochlamys afghanica* — 29, 118, 119, 120
- Anthochlamys multinervis* — 29, 118, 120
- Anthochlamys polygaloides* — 118, 119, 120, 121, 182
- Anthochlamys rechingeri* — 29, 117, 118, 120
- Anthochlamys tjanschanica* — 29, 119, 120
- Anthochlamys turcomanica* — 29, 118, 119, 120
- Aphanisma blitoides* — 25, 98, 181
- Archiatriplex nanpinensis* — 25, 72, 181



- Arthrocnemum belangerianum* — 276  
*Arthrocnemum macrostachyum* — 32, 141  
*Arthrophytum lehmannianum* — 33  
*Arthrophytum subulifolium* — 33  
*Asteropeia densiflora* — 35, 163, 180  
*Asteropeia multiflora* — 35, 180, 163, 164  
*Atriplex acadensis* — 249  
*Atriplex acuminata* — 246, 247  
*Atriplex adriatica* — 247  
*Atriplex agrestis* — 249  
*Atriplex alba* — 260  
*Atriplex amana* — 5, 249  
*Atriplex amblyostegia* — 247  
*Atriplex angustifolia* — 249, 251  
*Atriplex arazdajanica* — 263  
*Atriplex aristata* — 217  
*Atriplex astrachanica* — 247  
*Atriplex aucheri* — 78, 79, 242, 245, 247, 344  
*Atriplex axillaris* — 260  
*Atriplex babingtonii* — 258  
*Atriplex belangeri* — 349  
*Atriplex bengalensis* — 245  
*Atriplex besseriana* — 260  
*Atriplex californica* — 28  
*Atriplex calotheca* — 243, 256  
*Atriplex campestris* — 247  
*Atriplex cana* — 8, 15, 17, 76, 201, 242, 266  
*Atriplex crassifolia* — 258  
*Atriplex cristata* — 25  
*Atriplex deltoidea* — 255  
*Atriplex deserticola* — 25  
*Atriplex diffusa* — 263  
*Atriplex erecta* — 249  
*Atriplex eximia* — 25  
*Atriplex farinosa* var. *keniensis* — 25  
*Atriplex fissivalvis* — 25  
*Atriplex fominii* — 244, 264  
*Atriplex glabriuscula* — 243, 258  
*Atriplex glauca* — 25, 76  
*Atriplex gracilis* — 249  
*Atriplex graeci* — 260  
*Atriplex hastata* — 255, 258  
*Atriplex hastata*  $\beta$  *heterosperma* — 253  
*Atriplex hastata* subsp. *littoralis* — 251  
*Atriplex hastata* subsp. *polonica* — 256  
*Atriplex hastata* var. *calotheca* — 256  
*Atriplex hastata*  $\epsilon$  [var.?] *heterocarpa* — 253  
*Atriplex hastata* var. *littoralis* — 251  
*Atriplex herbstii* — 248  
*Atriplex hermannii* — 246  
*Atriplex heterantha* — 245, 246  
*Atriplex heterosperma* — 253  
*Atriplex hortensis* — 78, 79, 181, 197, 226, 242, 245, 250  
*Atriplex hortensis* subsp. *desertorum* — 247  
*Atriplex hortensis* subsp. *eu-hortensis* — 245  
*Atriplex hortensis* subsp. *nitens* — 246  
*Atriplex hortensis* var. *nitens* — 246  
*Atriplex imbricata* — 25  
*Atriplex incisa* — 263  
*Atriplex intracontinentalis* — 244, 251  
*Atriplex kuzenevae* — 243, 258  
*Atriplex laciniata* — 260  
*Atriplex laevis* — 25, 250, 253, 254, 344  
*Atriplex laevis* var. *patens* — 252  
*Atriplex lampa* — 25  
*Atriplex lanfrancoi* — 76, 241  
*Atriplex lapponica* — 259  
*Atriplex latifolia* — 255  
*Atriplex latifolia* subsp. *prostrata* — 256  
*Atriplex latifolia* subsp. *triangularis* — 256  
*Atriplex limosa* — 256  
*Atriplex littoralis* — 244, 251  
*Atriplex littoralis* var. *patens* — 252  
*Atriplex littoralis* var. *serrata* — 251  
*Atriplex longipes* — 243  
*Atriplex lucida* — 264  
*Atriplex macrodira* — 249  
*Atriplex marina* — 251  
*Atriplex maritima* — 251  
*Atriplex micrantha* — 243, 250, 253, 344  
*Atriplex micrantha* subsp. *conglomerata* — 255  
*Atriplex microsperma* — 255  
*Atriplex monoica* — 260  
*Atriplex nemorensis* — 249  
*Atriplex nilotica* — 253  
*Atriplex nitens* — 246  
*Atriplex northusana* — 248  
*Atriplex nudicaulis* — 15, 244, 257, 259  
*Atriplex oblongifolia* — 15, 235, 243, 247, 248  
*Atriplex obtusa* — 226  
*Atriplex olivieri* — 263  
*Atriplex oppositifolia* — 255  
*Atriplex oreophila* — 25  
*Atriplex patens* — 25, 244, 250, 252  
*Atriplex patula* — 15, 19–21, 25, 181, 241–247, 249, 250  
*Atriplex patula* subsp. *glabriuscula* — 258  
*Atriplex patula* var. *hololepis* — 247  
*Atriplex patula* var. *littoralis* — 251

- Atriplex patula* var. *macrodira* — 249  
*Atriplex patula* var. *oblongifolia* — 247  
*Atriplex patula* var. *prostrata* — 255  
*Atriplex pedunculata* — 267  
*Atriplex platysepala* — 256  
*Atriplex polonica* — 256  
*Atriplex polysperma* — 260  
*Atriplex portulacoides* — 267, 268  
*Atriplex praecox* — 259  
*Atriplex procumbens* — 249, 263  
*Atriplex prostrata* — 243, 255, 257  
*Atriplex prostrata* subsp. *calotheca* — 256  
*Atriplex prostrata* subsp. *polonica* — 256  
*Atriplex quinii* — 25  
*Atriplex rosea* — 244, 260, 261  
*Atriplex ruderalis* — 255  
*Atriplex sagittata* — 15, 25, 78–79, 149, 181, 242, 245, 246  
*Atriplex salina* — 249  
*Atriplex* sect. *Atriplex* — 249  
*Atriplex* sect. *Crassifolia* — 249  
*Atriplex* sect. *Dichospermum* — 245  
*Atriplex* sect. *Euatriples* — 245  
*Atriplex* sect. *Fruticulosae* — 266  
*Atriplex* sect. *Homospermae* — 248  
*Atriplex* sect. *Leiotheca* — 245, 248  
*Atriplex* sect. *Leiotheca* ser. *Heterosperma* — 248  
*Atriplex* sect. *Schizotheca* — 248  
subsect. *Suffruticosae* — 266  
*Atriplex* Sect. *Suffruticosae* — 266  
*Atriplex* sect. *Teutliopsis* — 248, 249  
*Atriplex* sect. *Teutliopsis* subsect. *Latifoliae* — 249  
*Atriplex serrata* — 251  
*Atriplex sibirica* — 25, 77, 241, 244, 264, 265, 344  
*Atriplex sinuata* — 263  
*Atriplex spatiosa* — 260  
*Atriplex sphaeromorpha* — 244, 261, 262, 344  
*Atriplex tatarica* — 5, 15, 25, 149, 235, 244, 247, 263, 349  
*Atriplex tatarica* var. *desertorum* — 5, 349  
*Atriplex thunbergiiifolia* — 349  
*Atriplex triangularis* — 255  
*Atriplex veneta* — 263  
*Atriplex verrucifera* — 267  
*Atriplex verticillata* — 260  
*Atriplex virgata* — 249  
*Axyris amaranthoides* — 25, 80–87, 181, 269, 270  
*Axyris caucasica* — 25, 80–87, 269  
*Axyris ceratoides* — 271  
*Axyris hybrida* — 25, 80–87, 200, 271  
*Axyris mira* — 8, 25, 80–87  
*Axyris prostrata* — 181  
*Axyris sphaerosperma* — 25, 80–87, 269
- В**
- Baolia bracteata* — 34, 171, 183  
*Basella alba* — 35, 175, 186  
*Basella paniculata* — 35, 175, 186  
*Bassia hirsuta* — 311  
*Bassia hyssopifolia* — 5, 202, 305, 306  
*Bassia laniflora* — 181, 205, 304, 307  
*Bassia monticola* — 6  
*Bassia prostrata* — 8, 15, 181, 201, 304, 305, 345  
*Bassia scoparia* — 6, 15, 33, 202, 304, 305, 308  
*Bassia scoparia* subsp. *densiflora* — 308  
*Bassia sedoides* — 309  
*Beta corolliflora* — 212  
*Beta maritima* — 210  
*Beta perennis* — 211  
*Beta vulgaris* — 25, 181, 210  
*Beta vulgaris* subsp. *maritima* — 211  
*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* — 211  
*Beta vulgaris* var. *cicla* — 211  
*Beta vulgaris* var. *maritima* — 211  
*Beta vulgaris* var. *perennis* — 211  
*Beta vulgaris* var. *rubra* — 211  
*Beta vulgaris* var. *vulgaris* — 211  
*Bienertia cycloptera* — 33, 123, 124, 200  
*Blitum asiaticum* — 26, 46, 54, 216  
*Blitum atriplicinum* — 26, 54, 96, 214  
*Blitum bonus-henricus* — 26, 43, 45, 54, 151, 181, 197, 213  
*Blitum californicum* — 42, 43–45, 53, 54, 151, 181  
*Blitum capitatum* — 26, 43, 45, 54, 181, 200, 216  
*Blitum chenopodioides* — 216, 239  
*Blitum litvinovii* — 26, 43, 45, 54  
*Blitum nuttallianum* — 214  
*Blitum rubrum* — 238  
*Blitum spathulatum* — 26, 52, 54  
*Blitum virgatum* — 26, 43, 44, 45, 54  
*Blutaparon portulacoides* — 34, 183  
*Blutaparon vermiculare* — 34, 183  
*Boerhavia diffusa* — 37, 173, 187  
*Boerhavia erecta* — 37, 187  
*Boerhavia palmeri* — 187  
*Boldoa purpurascens* — 37, 186  
*Bosea amherstiana* — 34, 168, 182  
*Bosea cypria* — 182  
*Bosea yervamora* — 34, 168, 169, 182  
*Bougainvillea campanulata* — 37, 186

*Bougainvillea glabra* — 37, 174, 186  
*Bougainvillea praecox* — 37  
*Brachylepis salsa* — 5, 125, 134, 135, 339, 340

## C

*Calyptrotheca taitensis* — 36, 173, 186  
*Camphorosma annua* — 302  
*Camphorosma lessingii* — 302, 304  
*Camphorosma monspeliaca* — 15, 33, 302  
*Camphorosma songorica* — 33, 205, 296, 303  
*Caroxylon dendroides* — 6, 312, 314, 316  
*Caroxylon incanescens* — 33  
*Caroxylon inermis* — 33  
*Caroxylon jordanicola* — 6, 349  
*Caroxylon laricinum* — 6, 15, 312, 313  
*Caroxylon micrantherum* — 6, 348  
*Caroxylon nitrarium* — 6, 312, 314, 346  
*Caroxylon nodulosum* — 201, 311, 312  
*Caroxylon orientale* — 312, 317  
*Caroxylon tamariscinum* — 335  
*Caspia foliosa* — 338  
*Celosia trigyna* — 34, 169, 183  
*Centemopsis gracilentia* — 34, 183  
*Ceraria longipedunculata* — 36, 176, 186  
*Ceraria namaquensis* — 36, 176, 186  
*Ceratocarpus arenarius* — 15, 143, 148, 181, 272  
*Ceratoides papposa* — 272  
*Ceratospermum papposum* — 272  
*Chamissoa altissima* — 34, 170, 183  
*Charpentiera obovata* — 34, 170, 182  
*Chenopodiastrum badachschanicum* — 26, 41, 55  
*Chenopodiastrum coronopus* — 26, 43, 55, 181  
*Chenopodiastrum fasciculosum* — 26, 41, 43, 45, 236  
*Chenopodiastrum hybridum* — 26, 41, 42, 45, 53, 55, 150, 181, 203, 236, 241  
*Chenopodiastrum murale* — 18, 26, 55, 181, 203, 233, 235  
*Chenopodiastrum simplex* — 26, 41, 43, 55, 236  
*Chenopodina microphylla* — 293  
*Chenopodina salsa* — 300  
*Chenopodium acerifolium* — 5, 26, 55, 226, 227, 228  
*Chenopodium acuminatum* — 26, 55, 225, 226  
*Chenopodium album* — 15, 19, 21, 26, 44, 52–53, 55, 79, 180, 226, 233  
*Chenopodium album* subsp. *karoi* — 228  
*Chenopodium album* var. *acuminatum* — 226  
*Chenopodium album* var. *klingsgraeffii* — 227  
*Chenopodium album* var. *vulvaria* — 232

*Chenopodium altissimum* — 294  
*Chenopodium ambrosioides* — 220  
*Chenopodium angulosum* — 236  
*Chenopodium aristatum* — 202, 217  
*Chenopodium astracanium* — 238  
*Chenopodium atripliciforme* — 27, 43, 55  
*Chenopodium atrovirens* — 43, 55, 180  
*Chenopodium badachschanicum* — 26  
*Chenopodium berlandieri* — 26, 45, 56  
*Chenopodium betaceum* — 229  
*Chenopodium bonus-henricus* — 22, 26, 214  
*Chenopodium boscianum* — 26, 43, 45, 56, 180  
*Chenopodium botryodes* — 239  
*Chenopodium botrys* — 221  
*Chenopodium bryoniifolium* — 226, 231  
*Chenopodium californicum* — 26  
*Chenopodium capitatum* — 21, 26, 200, 215  
*Chenopodium carnosulum* — 27, 56  
*Chenopodium carthagenense* — 233  
*Chenopodium chenopodioides* — 29, 239  
*Chenopodium chrysomelanospermum* — 236  
*Chenopodium concatenatum* — 227  
*Chenopodium coronopus* — 26  
*Chenopodium crassifolium* — 239  
*Chenopodium crusoeanum* — 8, 27, 43, 56  
*Chenopodium desiccatum* — 27, 56  
*Chenopodium detestans* — 27, 56  
*Chenopodium fasciculosum* — 26  
*Chenopodium ficifolium* — 27, 56, 180, 225, 229, 230  
*Chenopodium foetidum* — 222  
*Chenopodium foliosum* — 21, 26, 215  
*Chenopodium fremontii* — 27, 56, 180  
*Chenopodium frutescens* — 27, 56  
*Chenopodium giganteum* — 27, 42, 56, 180, 245  
*Chenopodium glaucum* — 29, 237  
*Chenopodium gracilispicum* — 27, 56, 231  
*Chenopodium gubanovii* — 63–64  
*Chenopodium hederiforme* — 27, 56  
*Chenopodium hians* — 27, 45, 56  
*Chenopodium hircinum* — 27, 57  
*Chenopodium hirsutum* — 309  
*Chenopodium hybridum* — 26, 236  
*Chenopodium iljinii* — 27, 57, 180  
*Chenopodium incanum* — 27, 45, 57  
*Chenopodium jenssejense* — 227, 228  
*Chenopodium karoi* — 27, 57, 226, 228  
*Chenopodium klingsgraeffii* — 227  
*Chenopodium lanuginosum* — 305  
*Chenopodium littorale* — 251



- Chenopodium litvinovii* — 26  
*Chenopodium macrospermum* — 29  
*Chenopodium mairei* — 27, 57  
*Chenopodium maritimum* — 298  
*Chenopodium maroccanum* — 233  
*Chenopodium melanospermum* —  
*Chenopodium mexicanum* — 6, 57, 238, 347  
*Chenopodium micranthum* — 63, 240  
*Chenopodium microspermum* — 238  
*Chenopodium minimum* — 48, 219  
*Chenopodium mucronatum* — 57  
*Chenopodium murale* — 26, 233  
*Chenopodium nesodendron* — 42, 44, 43, 57  
*Chenopodium nevadense* — 27, 42, 43, 57  
*Chenopodium novopokrovskyanum* — 27, 57  
*Chenopodium nutans* — 57, 191  
*Chenopodium oahuense* — 27, 58  
*Chenopodium oppositifolium* — 341  
*Chenopodium opulifolium* — 27, 58, 226, 231  
*Chenopodium pallescens* — 27, 43, 58  
*Chenopodium pallidicaule* — 27, 45, 53, 58  
*Chenopodium pallidum* — 27, 58  
*Chenopodium pamiricum* — 45, 53, 58, 232  
*Chenopodium paniculatum* — 27, 58  
*Chenopodium parabolicum* — 27, 58  
*Chenopodium phillipsianum* — 27, 58  
*Chenopodium polyspermum* — 240–241  
*Chenopodium pratericola* — 27, 43, 58, 226, 232  
*Chenopodium preissii* — 27, 58  
*Chenopodium probstii* — 27, 59, 226, 228, 343  
*Chenopodium prostratum* — 228  
*Chenopodium pumilio* — 221  
*Chenopodium quinoa* — 27, 45, 53, 59  
*Chenopodium rhombifolium* — 238  
*Chenopodium rubrum* — 15, 29, 62, 238  
*Chenopodium salsum* — 300  
*Chenopodium sanctae-clarae* — 8, 27, 43, 59  
*Chenopodium sancti-ambrosii* — 27, 40, 59  
*Chenopodium schraderianum* — 222  
*Chenopodium scoparium* — 307  
*Chenopodium serotinum* — 229  
*Chenopodium simplex* — 26  
*Chenopodium sosnovskyi* — 27, 59  
*Chenopodium standleyanum* — 27, 43, 59  
*Chenopodium striatifforme* — 229  
*Chenopodium strictum* — 28, 41, 43, 59, 226, 228  
*Chenopodium subglabrum* — 28, 43, 45, 59  
*Chenopodium suecicum* — 226, 227  
*Chenopodium tibeticum* — 219  
*Chenopodium trifidum* — 216  
*Chenopodium ugandae* — 28, 59  
*Chenopodium urbicum* — 29, 238, 240  
*Chenopodium urbicum subsp. sinicum* — 240  
*Chenopodium virgatum* — 215, 226, 229, 343  
*Chenopodium virginicum* — 48, 217  
*Chenopodium vulvaria* — 27, 41, 59, 180, 225, 226, 232  
*Chenopodium wolffii* — 27, 59  
*Climacoptera brachiata* — 204, 318  
*Climacoptera crassa* — 318  
*Climacoptera lanata* — 319  
*Colignonia scandens* — 37, 173–174, 186  
*Cometes abyssinica* — 35, 185  
*Commicarpus arabicus* — 37, 187  
*Commicarpus boissieri* — 37, 187  
*Commicarpus plumbagineus* — 37, 159, 187  
*Commicarpus sinuatus* — 37, 187  
*Corbichonia decumbens* — 36, 176, 178, 185  
*Corbichonia rubriviolacea* — 36, 185  
*Corispermum algidum* — 29, 105, 108, 278, 280  
*Corispermum altaicum* — 29, 106  
*Corispermum americanum* — 29, 104  
*Corispermum anatolicum* — 29, 106, 115, 116  
*Corispermum aralo-caspicum* — 29, 100, 104, 110, 278, 281, 282  
*Corispermum aralo-caspicum subsp. caucasicum* — 281  
*Corispermum bardunovii* — 29, 106  
*Corispermum bjelorussicum* — 29, 286, 288  
*Corispermum borysthenticum* — 29  
*Corispermum calvo-borysthenticum* — 29, 109  
*Corispermum calvum* — 29  
*Corispermum candelabrum* — 29, 107, 108  
*Corispermum caucasicum* — 30, 104, 108, 117, 278  
*Corispermum chinganicum* — 30, 103, 105, 110, 116  
*Corispermum coloratum* — 30  
*Corispermum crassifolium* — 30  
*Corispermum czernjaevii* — 30  
*Corispermum declinatum* — 30, 99, 106, 279, 281  
*Corispermum dutreuilii* — 30, 105, 112  
*Corispermum elongatum* — 30, 101, 106  
*Corispermum erosum* — 30, 106  
*Corispermum falcatum* — 30  
*Corispermum filifolium* — 30, 100, 102, 117, 279, 285  
*Corispermum gallicum* — 30, 100, 105, 108  
*Corispermum gelidum* — 30, 102, 105  
*Corispermum glabratum* — 30, 114  
*Corispermum gmelinii* — 30, 105, 106, 283

- Corispermum grubovii* — 30, 101  
*Corispermum heptapotamicum* — 30, 100, 101  
*Corispermum hilariae* — 30, 103, 105  
*Corispermum hookeri* — 30, 101, 107  
*Corispermum hybridum* — 30, 109, 288, 279  
*Corispermum hyssopifolium* — 30, 99, 182, 279, 288, 289  
*Corispermum insulare* — 30, 114  
*Corispermum intermedium* — 30, 103, 105, 108, 278, 280  
*Corispermum komarovii* — 30, 106, 109  
*Corispermum korovinii* — 30, 100, 104  
*Corispermum krylovii* — 30, 100, 106  
*Corispermum laxiflorum* — 30, 100, 117, 279, 281  
*Corispermum lehmannianum* — 31, 99, 104, 108  
*Corispermum lepidocarpum* — 31  
*Corispermum leptopterum* — 31, 107, 279, 286, 287  
*Corispermum macrocarpum* — 31, 106, 345, 279, 285  
*Corispermum marginatum* — 279  
*Corispermum marschallii* — 5, 100, 105, 278, 279  
*Corispermum membranaceum* — 286, 287  
*Corispermum microspermum* — 279, 283  
*Corispermum mongolicum* — 31, 105  
*Corispermum navicula* — 31, 106  
*Corispermum nitidulum* — 31, 100, 114  
*Corispermum nitidum* — 31, 108, 112, 114, 279, 283, 284  
*Corispermum orientale* — 114, 115, 380, 387  
*Corispermum "orientale"* — 31, 103  
*Corispermum pacificum* — 31, 106  
*Corispermum pallasii* — 106, 286, 287, 365  
*Corispermum pallidum* — 31, 106,  
*Corispermum pamiricum* — 31, 101, 105,  
*Corispermum papillosum* — 31, 100, 102, 104,  
*Corispermum patelliforme* — 31, 102, 104, 109, 110, 121, 372,  
*Corispermum piliferum* — 31, 101, 105, 111,  
*Corispermum puberulum* — 31, 103, 104, 116, 182,  
*Corispermum pungens* — 290,  
*Corispermum rechingeri* — 31, 100, 102, 115,  
*Corispermum redowskii* — 31, 105,  
*Corispermum retortum* — 31, 107  
*Corispermum sibiricum* — 31, 107  
*Corispermum squarrosum* — 290  
*Corispermum squarrosum subsp. uralense* — 280  
*Corispermum stenopterum* — 31, 105, 280  
*Corispermum tenue* — 32, 105  
*Corispermum tylocarpum* — 32, 100, 106  
*Corispermum ucrainicum* — 32, 104, 279, 285  
*Corispermum ulopterum* — 32, 101, 102, 103, 104, 182  
*Corispermum uralense* — 32, 105, 108, 280  
*Corispermum welshii* — 32, 106, 108, 113  
*Cornulaca monacantha* — 33, 137  
*Corrigiola africana* — 35, 184  
*Corrigiola andina* — 35, 166  
*Corrigiola capensis* — 35, 183  
*Corrigiola littoralis* — 35  
*Corrigiola telephiifolia* — 35, 184  
*Cremnophyton lanfrancoi* — 76, 241  
*Cryptocarpus pyriformis* — 37, 173–174, 186  
*Cyathula capitata* — 34, 183  
*Cyathula tomentosa* — 34, 183  
*Cyclolepis platyphylla* — 224  
*Cycloloma atriplicifolium* — 28, 48, 50, 60, 181, 222, 224  
*Cycloloma platyphyllum* — 222, 224  
*Cyphocarpa angustifolia* — 35, 183  
*Cyphomeris gypsophiloides* — 37, 187
- D**
- Decarya madagascariensis* — 36, 186  
*Deeringia amaranthoides* — 35, 183  
*Deeringia mirabilis* — 35, 171, 183  
*Digera muricata* — 35, 183  
*Diotis atriplicoides* — 267, 272  
*Drymaria cordata* — 35, 157, 184  
*Drypis spinosa* — 35, 184  
*Dysphania ambrosioides* — 28, 48, 50, 60, 181, 197, 219, 220  
*Dysphania anthelmintica* — 48, 60, 219, 221  
*Dysphania aristata* — 219  
*Dysphania bhutanica* — 28, 47, 48, 49, 60, 347  
*Dysphania bonariensis* — 28, 48, 60  
*Dysphania botrys* — 28, 47, 48, 49, 60, 219, 220, 343  
*Dysphania carinata* — 28, 60, 221  
*Dysphania chilensis* — 28, 48, 60  
*Dysphania congolana* — 28, 48, 50, 60  
*Dysphania cristata* — 28, 60  
*Dysphania graveolens* — 28, 47, 60, 181  
*Dysphania kitiae* — 28, 47, 49, 347  
*Dysphania littoralis* — 28, 61, 219  
*Dysphania multifida* — 48, 50, 61, 219  
*Dysphania neglecta* — 6, 14, 47, 347  
*Dysphania nepalensis* — 28, 47, 48, 49, 61, 347  
*Dysphania procera* — 28, 48, 49, 61, 222  
*Dysphania pseudomultiflora* — 28, 48, 50, 61

- Dysphania pumilio* — 28, 61, 220, 221  
*Dysphania schraderiana* — 28, 48, 49, 61, 219, 222, 223, 343  
*Dysphania tibetica* — 28, 48, 49, 61, 347  
*Dysphania tomentosa* — 28, 47, 61
- E**  
*Echinopsilon caspicum* — 305  
*Echinopsilon crassifolium* — 300  
*Echinopsilon hirsutum* — 311  
*Echinopsilon hyssopifolium* — 305  
*Echinopsilon lanatum* — 305  
*Echinopsilon sedoides* — 309  
*Einadia nutans* — 27, 57  
*Enchylaena tomentosa* — 33  
*Eremogone micradenia* — 35  
*Esfandiarica calcarea* — 126, 133–134, 339  
*Exomis microphylla* — 28, 74  
*Extriplex californica* — 28, 75  
*Fadenia zygophylloides* — 4, 33, 137, 139, 171, 182  
*Fredolia aretioides* — 33, 125, 133, 135  
*Froelichia drummondii* — 35  
*Froelichia gracilis* — 35, 170
- G**  
*Gallesia gorazema* — 38  
*Girgensohnia bungeana* — 33  
*Girgensohnia heteroptera* — 341  
*Girgensohnia minima* — 341  
*Girgensohnia oppositiflora* — 341, 342  
*Girgensohnia pallasii* — 341  
*Glinus oppositifolius* — 37  
*Gomphrena dispersa* — 35  
*Grayia spinosa* — 28  
*Grubovia eriophora* — 6, 348  
*Grubovia krylovii* — 348  
*Guapira discolor* — 37  
*Guapira graciliflora* — 174  
*Guapira obtusata* — 37  
*Guapira opposita* — 37  
*Guapira psammophila* — 37  
*Gymnocarpos decandrus* — 35  
*Gymnocarpos przewalskii* — 35
- H**  
*Hablitzia tamnoides* — 25, 97–98  
*Halimione pedunculata* — 28, 79, 203, 257, 267  
*Halimione portulacoides* — 28, 79  
*Halimione verrucifera* — 15, 17, 28, 79, 201, 257, 267
- Halimocnemis crassifolia* — 320  
*Halimocnemis hohenackeri* — 327  
*Halimocnemis juniperinum* — 328  
*Halimocnemis karelinii* — 33  
*Halimocnemis monandra* — 320  
*Halimocnemis sclerosperma* — 6, 329  
*Halimocnemis volvox* — 325  
*Halimus canus* — 266  
*Halimus pedunculatus* — 266–267  
*Halimus verruciferus* — 267  
*Halocharis brachyura* — 6, 349  
*Halocnemum caspicum* — 276  
*Halocnemum cruciatum* — 275  
*Halocnemum strobilaceum* — 5, 15, 17, 32, 141, 182, 275  
*Halogeton acutifolius* — 330  
*Halogeton jaubertianus* — 314  
*Halogeton oppositiflorus* — 341  
*Halopeplis amplexicaulis* — 32, 140, 141, 276  
*Halopeplis perfoliata* — 32, 140, 141  
*Halopeplis pygmaea* — 6, 141, 277  
*Halopeplis strobilacea* — 275  
*Halostachys belangeriana* — 32, 140, 182, 276  
*Halostachys caspica* — 276  
*Halothamnus auriculus* — 33, 137  
*Halothamnus bottae* — 33, 137, 182,  
*Halothamnus glaucus* — 33, 182  
*Halothamnus hispidus* — 33  
*Halothamnus somalensis* — 33  
*Halothamnus subaphyllus* — 33  
*Haloxylon persicum* — 33  
*Haloxylon thomsonii* — 33  
*Hammada eriantha* — 33  
*Hammada leptoclada* — 33  
*Hammada wakhanica* — 33  
*Hemichroa pentandra* — 35, 182  
*Herniaria glabra* — 35, 184  
*Herniaria hirsuta* — 35, 184  
*Herniaria olympica* — 35, 184  
*Hillieria latifolia* — 38, 185  
*Holmbergia tweedii* — 19, 28, 73, 74, 181, 191  
*Honckenya peploides* — 36, 184
- I**  
*Ijinia regelii* — 33, 137  
*Illecebrum verticillatum* — 36, 167, 184
- K**  
*Kali collina* — 148, 334  
*Kali inermis* — 330



*Kali komarovii* — 33  
*Kali paulsenii* — 6, 331, 335  
*Kali pontica* — 6, 331, 332  
*Kali praecox* — 335  
*Kali soda* — 330–331  
*Kali tamariscina* — 6, 136, 182, 331, 335, 336  
*Kali tragus* — 331, 332, 333, 136,  
*Kali turgida* — 15, 331  
*Kalidium caspicum* — 275, 345  
*Kalidium foliatum* — 6, 32, 141, 275  
*Kaviria azaurena* — 6, 348  
*Kochia arenaria* — 304, 307  
*Kochia dasyantha* — 307  
*Kochia densiflora* — 308  
*Kochia hirsuta* — 309  
*Kochia hyssopifolia* — 305  
*Kochia krylovii* — 6, 348  
*Kochia laniflora* — 307  
*Kochia monticola* — 6, 349  
*Kochia parodii* — 308  
*Kochia prostrata* — 201, 305  
*Kochia scoparia* — 6, 202, 308  
*Kochia scoparia*  $\beta$  [var.] *densiflora* — 308  
*Kochia sieversiana* — 308  
*Kochia suffruticulosa* — 305  
*Krascheninnikovia ceratoides* — 181, 271

## L

*Lagenantha gillettii* — 33, 182  
*Lecanocarpus aristatus* — 219  
*Limeum indicum* — 36, 179  
*Lipandra atriplicoides* — 240, 241  
*Lipandra polysperma* — 28, 43, 61, 241  
*Lipastrum perhybridum* — 241  
*Lophiocarpus burchellii* — 36, 178, 185  
*Lophiocarpus dinteri* — 36, 185  
*Lophiocarpus latifolius* — 36, 185  
*Lophiocarpus polystachyus* — 36  
*Lophiocarpus tenuissimus* — 36, 178, 185

## M

*Macarthuria australis* — 36, 163, 185  
*Macarthuria neocambrica* — 36, 185  
*Manochlamys albicans* — 28, 74  
*Mechowia grandiflora* — 35, 183  
*Microgynoecium tibeticum* — 8, 28, 71, 72, 74, 181  
*Micromonolepis pusilla* — 28, 52, 61  
*Microtea debilis* — 36, 165, 180  
*Microtea maypurensis* — 36, 164, 180  
*Microtea paniculata* — 36, 180

*Microtea portoricensis* — 36, 165  
*Minuartia caucasica* — 36  
*Minuartia hamata* — 35, 166, 184  
*Mirabilis albida* — 37, 187  
*Mirabilis alipes* — 187  
*Mirabilis himalaica* — 37, 187  
*Mirabilis laevis* — 37  
*Mirabilis odorata* — 37, 187  
*Mirabilis prostrata* — 37, 187  
*Monolepis asiatica* — 26, 45, 96, 216  
*Monolepis chenopodioides* — 216  
*Monolepis nuttalliana* — 26, 45, 46, 181, 216  
*Monolepis spathulata* — 26, 45, 52  
*Monolepis trifida* — 214, 216, 368  
*Morocarpus foliosus* — 215  
*Morrisiella morrisii* — 241

## N

*Nanophyton caspicum* — 328,  
*Nanophyton erinaceum* — 33, 328  
*Neea psychotrioides* — 37  
*Neea spruceana* — 37, 186  
*Neobotrydium botrys* — 219, 221  
*Neocaspia foliosa* — 6, 15, 136, 316, 337, 338  
*Nitrosalsola nitraria* — 314  
*Noaea minuta* — 33, 136, 154  
*Noaea mucronata* — 33, 136, 338  
*Noaea oppositiflora* — 341  
*Noaea spinosissima* — 338

## O

*Obione muricata* — 241, 264  
*Obione pedunculata* — 267  
*Obione sibirica* — 264  
*Obione verrucifera* — 267  
*Ofaiston monandrum* — 6, 15, 17, 136, 327  
*Ofaiston paucifolium* — 327  
*Oligandra atriplicoides* — 241  
*Ortega hispanica* — 36, 185  
*Orthosporum rubrum* — 238  
*Oxybaphus nyctagineus* — 37  
*Oxybasis antarctica* — 29  
*Oxybasis chenopodioides* — 29, 43, 44, 62, 181,  
 235, 236  
*Oxybasis glauca* — 15, 28, 29, 42, 43, 53, 60, 62,  
 146, 181, 237  
*Oxybasis macrosperma* — 29, 43, 62, 63, 95  
*Oxybasis mexicana* — 6, 347  
*Oxybasis micrantha* — 29, 62, 63, 64, 65, 237, 240  
*Oxybasis minutiflora* — 236, 239

*Oxybasis rubra* — 15, 29, 43, 62–63, 65, 89, 146, 181, 237, 386  
*Oxybasis urbica* — 29, 41–43, 62, 63, 89, 181, 237

## P

*Pachypharynx acuminata* — 241  
*Pandiaca heudelotii* — 35  
*Paronychia amani* — 36, 184  
*Paronychia arabica* — 36, 184  
*Paronychia argentea* — 36, 167, 184  
*Paronychia capitata* — 36, 168, 184  
*Paronychia chionaea* — 36, 167, 168, 184  
*Paronychia chlorothyrsa* — 36, 184  
*Paronychia kurdica* — 36, 168, 184  
*Patellifolia patellaris* — 25  
*Petiveria alliacea* — 37, 178, 185  
*Petrosimonia brachiata* — 33, 130, 319, 327  
*Petrosimonia brachyphylla* — 320, 322–323  
*Petrosimonia crassifolia* — 6, 320  
*Petrosimonia crassifolia* var. *brachyphylla* — 6, 320  
*Petrosimonia crassifolia* var. *glaucescens* — 323  
*Petrosimonia diandra* — 325  
*Petrosimonia glaucescens* — 323  
*Petrosimonia litvinovii* — 6, 15, 319, 323, 325, 326  
*Petrosimonia monandra* — 6, 319, 320, 321  
*Petrosimonia oppositifolia* — 15, 17, 319, 320  
*Petrosimonia triandra* — 319, 323, 325  
*Petrosimonia volvox* — 325  
*Phaeoptilum spinosum* — 37, 186  
*Phaulothamnus spinescens* — 34, 180  
*Physena madagascariensis* — 37, 163–164, 180  
*Physena sessiliflora* — 37, 163, 180  
*Pisonia aculeata* — 37, 174, 186  
*Pisonia umbellifera* — 37, 186  
*Pisoniella glabrata* — 37, 186  
*Pleuropetalum pleiogynum* — 35, 171, 183  
*Pleuropterantha revoilii* — 35, 169–170, 183  
*Pollichia campestris* — 36, 185  
*Polycnenum arvense* — 35, 157, 169, 182  
*Polycnenum brachiatum* — 6, 327  
*Polycnenum crassifolium* — 320  
*Polycnenum erinaceum* — 328  
*Polycnenum monandrum* — 6, 320  
*Polycnenum oppositifolium* — 320, 341  
*Polycnenum salsum* — 6, 325  
*Polycnenum scleranthoides* — 323, 325  
*Polycnenum sclerospermum* — 6, 329  
*Polycnenum triandrum* — 323, 325  
*Polycnenum volvox* — 6, 325  
*Polygonum aviculare* — 38, 187

*Proatriplex pleiantha* — 29, 73, 75, 181  
*Pseudopiantago friesii* — 35, 183  
*Pteranthus dichotomus* — 36, 185  
*Ptilotus fusiformis* — 35, 183  
*Ptilotus obovatus* — 35  
*Pupalia lappacea* — 35, 170, 183  
*Pyankovia brachiata* — 15, 204, 316, 317

## Q

*Quaternella confusa* — 35, 183

## R

*Reichenbachia hirsuta* — 37, 186  
*Rhabdodendron amazonicum* — 37, 180  
*Rhagodia parabolica* — 27, 58  
*Rhagodia preissii* — 27, 58  
*Rivina brasiliensis* — 38, 178, 185  
*Rivina purpurascens* — 38, 185  
*Roubieva bonariensis* — 28, 48, 60  
*Roubieva multifida* — 28, 48, 50, 61, 219

## S

*Salicornia acetaria* — 274  
*Salicornia brachiata* — 32  
*Salicornia caspica* — 275–276  
*Salicornia europaea* — 140, 273  
*Salicornia foliata* — 275  
*Salicornia herbacea* var. *acetaria* — 274  
*Salicornia herbacea* var. *prostrata* — 274  
*Salicornia heterantha* — 274  
*Salicornia perennans* — 15, 17, 32, 273  
*Salicornia procumbens* — 273  
*Salicornia procumbens* subsp. *pojarkovae* — 274  
*Salicornia procumbens* subsp. *procumbens* — 274  
*Salicornia prostrata* — 273  
*Salicornia prostrata* subsp. *simonkaiana* — 274  
*Salicornia pygmaea* — 277  
*Salicornia strobilacea* — 275  
*Salpianthus aequalis* — 37, 174, 186  
*Salsola acutifolia* — 204, 330  
*Salsola arbuscula* — 6, 201, 337  
*Salsola arenaria* — 307  
*Salsola atriplicifolia* — 224  
*Salsola australis* — 332  
*Salsola azaurena* — 6, 348  
*Salsola baccifera* — 338  
*Salsola brachiata* — 318  
*Salsola caroliniana* — 332  
*Salsola chinensis* — 333  
*Salsola clavifolia* — 6, 338

- Salsola collina* — 148, 333  
*Salsola controversa* — 6, 332  
*Salsola crassa* — 318  
*Salsola dasyantha* — 307  
*Salsola dendroides* — 314  
*Salsola echinus* — 338  
*Salsola elegantissima* — 335  
*Salsola eriophora* — 6, 348  
*Salsola hyssopifolia* — 305  
*Salsola iberica* — 332  
*Salsola ircutiana* — 333  
*Salsola jordanicola* — 349  
*Salsola kali* — 331–332, 335  
*Salsola kali* var. *crassa* — 333  
*Salsola kali* var. *pontica* — 332  
*Salsola kali* var. *praecox* — 335  
*Salsola lanata* — 319  
*Salsola laniflora* — 307  
*Salsola laricina* — 6, 312  
*Salsola longifolia* — 330  
*Salsola micranthera* — 6, 348  
*Salsola mucronata* — 338  
*Salsola mutica* — 330  
*Salsola nitraria* — 314  
*Salsola nodulosa* — 201, 312  
*Salsola oppositiflora* — 341  
*Salsola orientalis* — 317  
*Salsola paulsenii* — 335  
*Salsola pellucida* — 6, 335  
*Salsola pestifer* — 332  
*Salsola platyphylla* — 224  
*Salsola pontica* — 333  
*Salsola prostrata* — 305  
*Salsola rigida* — 317  
*Salsola ruthenica* — 332  
*Salsola salsa* — 300  
*Salsola sedoides* — 309  
*Salsola soda* — 204, 330  
*Salsola spissa* — 314  
*Salsola tamariscina* — 6, 335  
*Salsola tenuifolia* — 307  
*Salsola tragus* — 332  
*Salsola tragus* subsp. *iberica* — 332  
*Salsola tragus* subsp. *pontica* — 332  
*Salsola turgida* — 331  
*Salsola verticillata* — 33  
*Saltia papposa* — 35, 183  
*Saponaria ocymoides* — 36, 165, 185  
*Sarcathria strobilacea* — 275  
*Sarcobatus baileyi* — 38, 173, 182  
*Sarcobatus vermiculatus* — 38, 182  
*Schanginia arbuscula* — 6, 294  
*Schanginia inderiensis* — 294  
*Schanginia linifolia* — 293  
*Schiedea globosa* — 36, 184  
*Schindleria racemosa* — 38  
*Schizotheca littoralis* — 251  
*Schizotheca rosea* — 260  
*Schoberia acuminata* — 294  
*Schoberia altissima* — 294  
*Schoberia corniculata* — 298  
*Schoberia corniculata* α *prostrata* — 298  
*Schoberia dendroides* — 293  
*Schoberia heterophylla* — 300  
*Schoberia leiosperma* — 294  
*Schoberia maritima* — 298  
*Schoberia microphylla* — 293  
*Schoberia obtusifolia* — 300  
*Schoberia parviflora* — 296  
*Schoberia physophora* — 292  
*Schoberia salsa* — 300  
*Scleranthus neglectus* — 36, 184  
*Scleranthus perennis* — 36, 184  
*Scleranthus polycarpus* — 184, 36  
*Scleranthus uncinatus* — 36  
*Scleroblitum atriplicinum* — 26, 46, 181, 214  
*Sedobassia sedoides* — 15, 33, 308, 309, 311  
*Seguieria aculeata* — 38, 185  
*Seidlitzia rosmarinus* — 33  
*Senniella spongiosa* — 241  
*Sericocomopsis pallida* — 35, 183  
*Sericostachys scandens* — 35, 183  
*Simmondsia chinensis* — 38, 162–164, 180  
*Spergula arvensis* — 36, 167, 184  
*Spergularia salina* — 36, 184  
*Spinacia fera* — 46, 260  
*Spinacia glabra* — 213  
*Spinacia oleracea* — 29, 46, 62, 73, 181, 213  
*Spirobassia hirsuta* — 6, 33, 309, 310, 345  
*Stegnosperma cubense* — 38, 185  
*Stegnosperma halimifolium* — 38, 185  
*Stellaria monosperma* — 36, 167, 184, 197  
*Stutzia covillei* — 29  
*Suaeda acuminata* — 6, 123, 290, 292, 294, 295  
*Suaeda aegyptiaca* — 33, 122  
*Suaeda albida* — 6, 309  
*Suaeda altissima* — 33, 123, 182, 291, 294  
*Suaeda anatolica* — 348  
*Suaeda australis* — 4, 33, 123, 182  
*Suaeda baccifera* — 294



*Suaeda californica* — 33, 123  
*Suaeda chenopodioides* — 298  
*Suaeda confusa* — 6, 296  
*Suaeda corniculata* — 33, 292, 298  
*Suaeda corniculata* var. *prostrata* — 298  
*Suaeda crassifolia* — 292, 299, 300  
*Suaeda dendroides* — 291, 293  
*Suaeda drepanophylla* — 33, 300  
*Suaeda eltonica* — 292, 296  
*Suaeda glauca* — 34, 123  
*Suaeda heterocarpa* — 294  
*Suaeda heterophylla* — 123, 290, 291, 299, 300, 345  
*Suaeda kulundensis* — 292, 299  
*Suaeda linearis* — 34  
*Suaeda linifolia* — 15, 123, 182, 290, 293  
*Suaeda maritima* — 15, 34, 123, 292, 298, 300–301  
*Suaeda maritima* subsp. *salsa* — 300  
*Suaeda maritima* var. *salsa* — 300  
*Suaeda microphylla* — 291, 292  
*Suaeda monoica* — 10, 34, 182  
*Suaeda nigra* — 34, 182  
*Suaeda obtusifolia* — 300  
*Suaeda pannonica* — 34, 292, 299, 301, 345  
*Suaeda parviflora* — 296  
*Suaeda physophora* — 8, 15, 17, 266, 291, 292, 345  
*Suaeda prostrata* — 6, 34, 123, 291, 296, 297, 299, 301, 348  
*Suaeda prostrata* subsp. *anatolica* — 6, 348  
*Suaeda salsa* — 34, 123, 182, 292, 300  
*Suaeda sedifolia* — 309  
*Suaeda sieversiana* — 307  
*Suaeda splendens* — 34, 290  
*Suaeda vera* — 290  
*Suaeda vermiculata* — 34  
*Suckleya suckleyana* — 29, 87, 180

## T

*Telephium imperati* — 36, 165–167, 184  
*Telephium oligospermum* — 36  
*Telephium orientale* — 36, 184  
*Teloxys ambrosioides* — 220  
*Teloxys aristata* — 29, 48, 62, 181, 217, 218  
*Teloxys botrys* — 221  
*Teloxys schraderiana* — 222  
*Teutliopsis hastata* — 256  
*Teutliopsis patula* — 247, 249  
*Teutliopsis rosea* — 260  
*Teutliopsis tatarica* — 263  
*Tidestromia oblongifolia* — 35, 171, 183  
*Tournonia hookeriana* — 35, 173, 175, 186  
*Trichostigma octandrum* — 38

## U

*Ullucus tuberosus* — 35, 175, 186

## V

*Vulvaria ambrosioides* — 220  
*Vulvaria botrys* — 221  
*Vulvaria deltoidea* — 238  
*Vulvaria opulifolia* — 231  
*Vulvaria polysperma* — 241  
*Vulvaria vulgaris* — 232, 225

## W

*Willemetia hirsuta* — 311  
*Willemetia lanata* — 305

## X

*Xylosalsola arbuscula* — 6, 33, 137, 201, 337

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	7
Географический и фитосоциологический обзор семейства .....	8
Морфолого-анатомическая характеристика семейства <i>Chenopodiaceae</i> .....	18
Краткая история изучения систематики <i>Chenopodiaceae</i> и значение карпологических признаков.....	20
Состояние изученности карпологических признаков в семействе.....	21
Цели и задачи настоящего исследования.....	22
<b>Материал и методика</b> .....	<b>24</b>
<b>Карпологическое изучение семейства <i>Chenopodiaceae</i></b> .....	<b>40</b>
Подсемейство <i>Chenopodioideae</i> .....	40
Род <i>Chenopodium</i> s.l. ....	40
Триба <i>Anserineae</i> .....	45
Триба <i>Dysphanieae</i> .....	46
Карпология других родов <i>Chenopodieae</i> , претерпевших таксономические изменения.....	51
Гетероспермия в <i>Chenopodium</i> и сегрегатных родах.....	52
Дополнительное карпологическое описание исследованных видов <i>Chenopodium</i> и родственных таксонов .....	53
Азиатские таксоны из родства <i>Oxybasis rubra</i> – свет в конце тоннеля .....	62
Клады <i>Atriplex</i> и <i>Archiatriples</i> .....	64
Триба <i>Axyrideae</i> .....	80
Реконструкция наиболее важных карпологических признаков в <i>Chenopodioideae</i> в контексте молекулярной филогении .....	87
Общие заключения о дивергенции карпологических признаков в подсемействе <i>Chenopodioideae</i> .....	89
Подсемейство <i>Betoideae</i> .....	96
Подсемейство <i>Corispermoidae</i> .....	99
Карпология рода <i>Corispermum</i> .....	100
Ключ для определения выявленных карпологических групп рода <i>Corispermum</i> .....	109

Решение проблем таксономии группы <i>Corispermum orientale</i> на основе признаков строения плода.....	114
Диверсификация структуры плода в роде <i>Corispermum</i> .....	116
Род <i>Anthochlamys</i> .....	117
Взаимоотношения между родами внутри подсемейства <i>Corispermoideae</i> .....	121
Основные выводы по карпологии подсемейства <i>Corispermoideae</i> .....	122
Подсемейство <i>Suaedoideae</i> .....	122
Подсемейство <i>Salsoloideae</i> (incl. tribe <i>Camphorosmeae</i> ) .....	124
Карпология рода <i>Anabasis</i> в связи с проблемами систематики и филогении.....	125
Изучение других представителей подсемейства <i>Salsoloideae</i> s. str. ....	135
Триба <i>Camphorosmeae</i> .....	138
Основные выводы по карпологии подсемейства <i>Salsoloideae</i> .....	138
Подсемейство <i>Salicornioideae</i> .....	139
Гетеродиаспория и ее связь с гетероантокарпией и диморфизмом плодов и семян.....	143
Основные выводы по исследованию покровов плода и семени в семействе <i>Chenopodiaceae</i> .....	150
<b>Карпологическое изучение внешних по отношению к <i>Chenopodiaceae</i> клад центральных Кариофиллид.....</b>	<b>155</b>
Общие сведения об объеме порядка и карпологических признаках его групп.....	155
Карпологическая структура представителей центральных Кариофиллид.....	162
Сравнение карпологических признаков <i>Chenopodiaceae</i> и изученных внешних групп <i>Caryophyllales</i> .....	179
Исчерченность стенок тегмена – дополнительный признак для характеристики Центросеменных.....	190
Реконструкция эволюции наиболее важных карпологических признаков в порядке <i>Caryophyllales</i> .....	190
Выводы.....	199
Ревизия представителей семейства <i>Chenopodiaceae</i> на территории Европейской России.....	200
<b>Список литературы .....</b>	<b>351</b>
<b>Алфавитный указатель латинских названий .....</b>	<b>385</b>



*Александр Петрович Сухоруков*

**Карпология  
семейства *Chenopodiaceae*  
в связи с проблемами филогении,  
систематики и диагностики  
его представителей**



Подписано в печать 01.10.2014 г.  
Формат 60 × 84 / 8 . Печ. л. 50.  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 250 экз. Заказ № 83.

Отпечатано в ЗАО «Гриф и К»  
300062, г. Тула, ул. Октябрьская, 81-а.  
Тел./факс: +7 (4872) 49-73-73  
grif-tula@mail.ru