

Т. Г. ЦАТУРЯН

ОБЪЕМ И СИСТЕМАТИКА РОДА *PHELIPAEA* DESF.

Приводятся результаты систематической обработки рода *Phelipaea*. В процессе исследования были использованы данные морфологического строения и анатомической структуры стебля и чешуй, установлены их питающие растения.

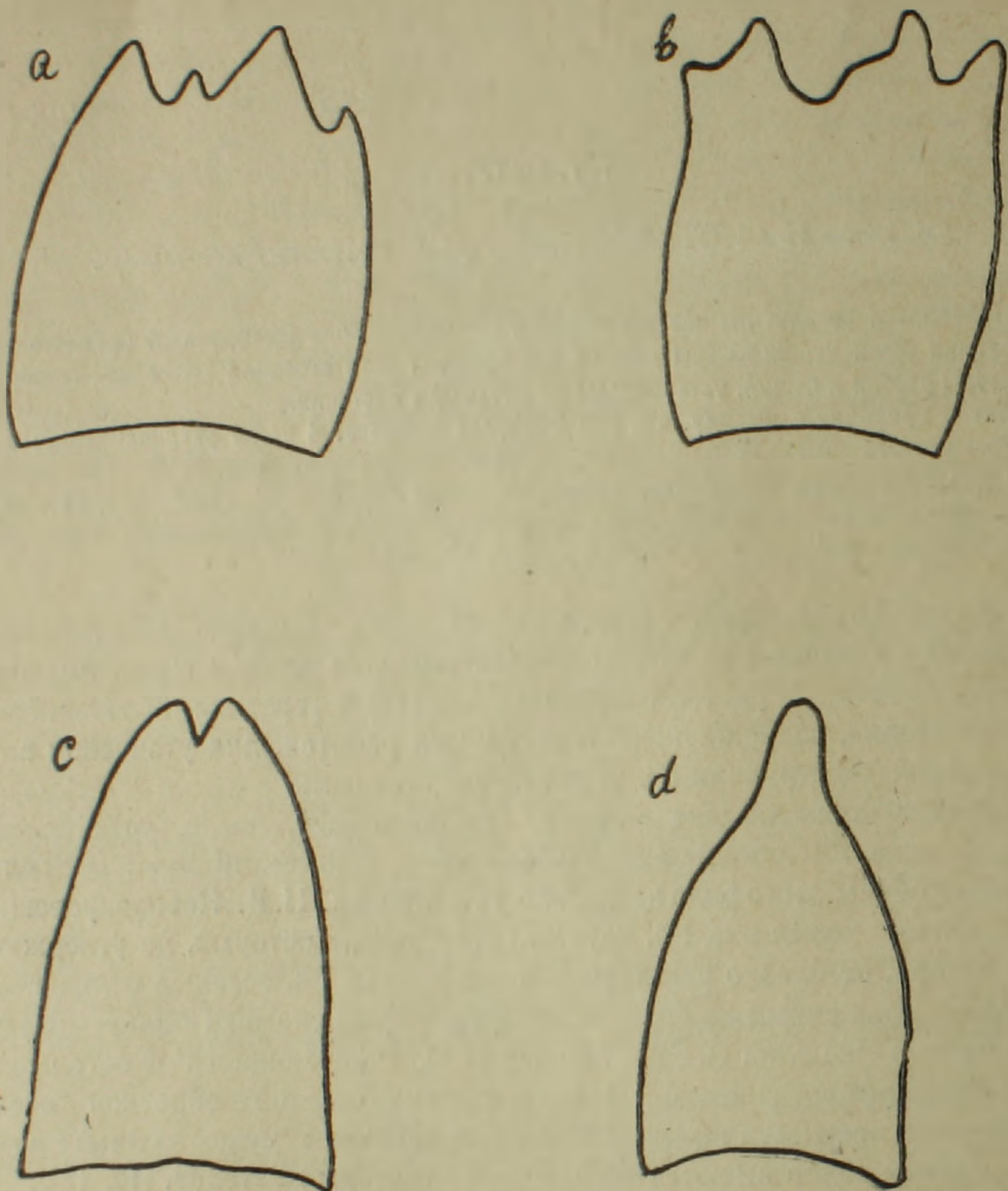
Автор приходит к выводу, что род *Phelipaea* включает 4 четко различающихся вида: *Ph. coccinea* (MB) Poir., *Ph. bayerinii* Novopokr., *Ph. helenae* Popl., *Ph. tournefortii* Desf. Показано, что при разграничении видов *Phelipaea* привлечение анатомического метода является крайне необходимым. Отрицается монофаговость и эндемичность *Phelipaea helenae*.

Род *Phelipaea* Desf. в целом в пределах Советского Союза специальному изучению не подвергался. Некоторые данные о нем имеются лишь в работах Гроссгейма [6], Цвелева [13] и Терехина и Ивансвой [12]. Сведения, содержащиеся в указанных работах, для уточнения внутриродовой конструкции являются недостаточными.

Еще издавна в пределах рода *Phelipaea* Desf. было установлено всего 2 вида *Ph. coccinea* (MB) Poir. и *Ph. tournefortii* Desf. В последующем объем этого рода несколько расширился. И. В. Новопокровским был описан новый вид *Ph. bayerinii* Novopokr., который, по утверждению автора, от близко родственного ему вида *Ph. coccinea* отличается хорошо выраженными морфологическими признаками. Поплавской [10] был найден еще один вид *Ph. helenae* Popl., отличающийся от остальных помимо морфологического строения, лимонно-желтой окраской всего растения, в частности венчика. Однако о реальном существовании двух упомянутых видов имеются возражения некоторых авторов. [12, 13].

Перед нами была поставлена задача уточнить объем рода фелипен. Для разрешения этого вопроса в процессе исследований мы не ограничились изучением лишь морфологической структуры. Нами был учтен комплекс признаков, в том числе данные анатомического строения стебля и чешуй, географо-экологические условия, а также питающие их растения. Последнее обстоятельство при разграничении видов цветковых паразитов является одним из важных факторов, оказывающих значительное влияние на процесс их формирования и становления. [2]. При выполнении настоящей работы нами был просмотрен Кавказский и Среднеазиатский гербарии БИН-а АН ССР в г. Ленинграде, гербарии БИН-а АН АрмССР, кафедры высших растений ЕГУ, а также многочисленные личные сборы.

Ниже приводится краткое описание видов фелипен.



Чешуи некоторых видов фелипей. a, b — *Ph. helenae*, c, d — *Ph. coccinea*.

Phelipaea helenae Popl. Растение желтое, коротко-железисто опушенное окрашенными и бесцветными волосками. Чешуи немногочисленные, мясистые, ширско-треугольные, стеблеобъемлющие с зазубренной или выемчатой вершиной, у основания железисто-волосистые (табл. I). Чашечка желтая, зигоморфная, слегка двугубая, реже почти актиноморфная. Венчик снаружи густо железисто-волосистый, слегка двугубый, лимонно-желтый с красноватыми жилками совнутри, вследствие чего иногда почти оранжево-желтый. Нити тычинок у основания расширены, пыльники желтые. Завязь грушевидная, желтая, с красноватым оттенком. Рыльце ярко-желтое, дисковидное с загнутыми вниз краями и углублением в центре.

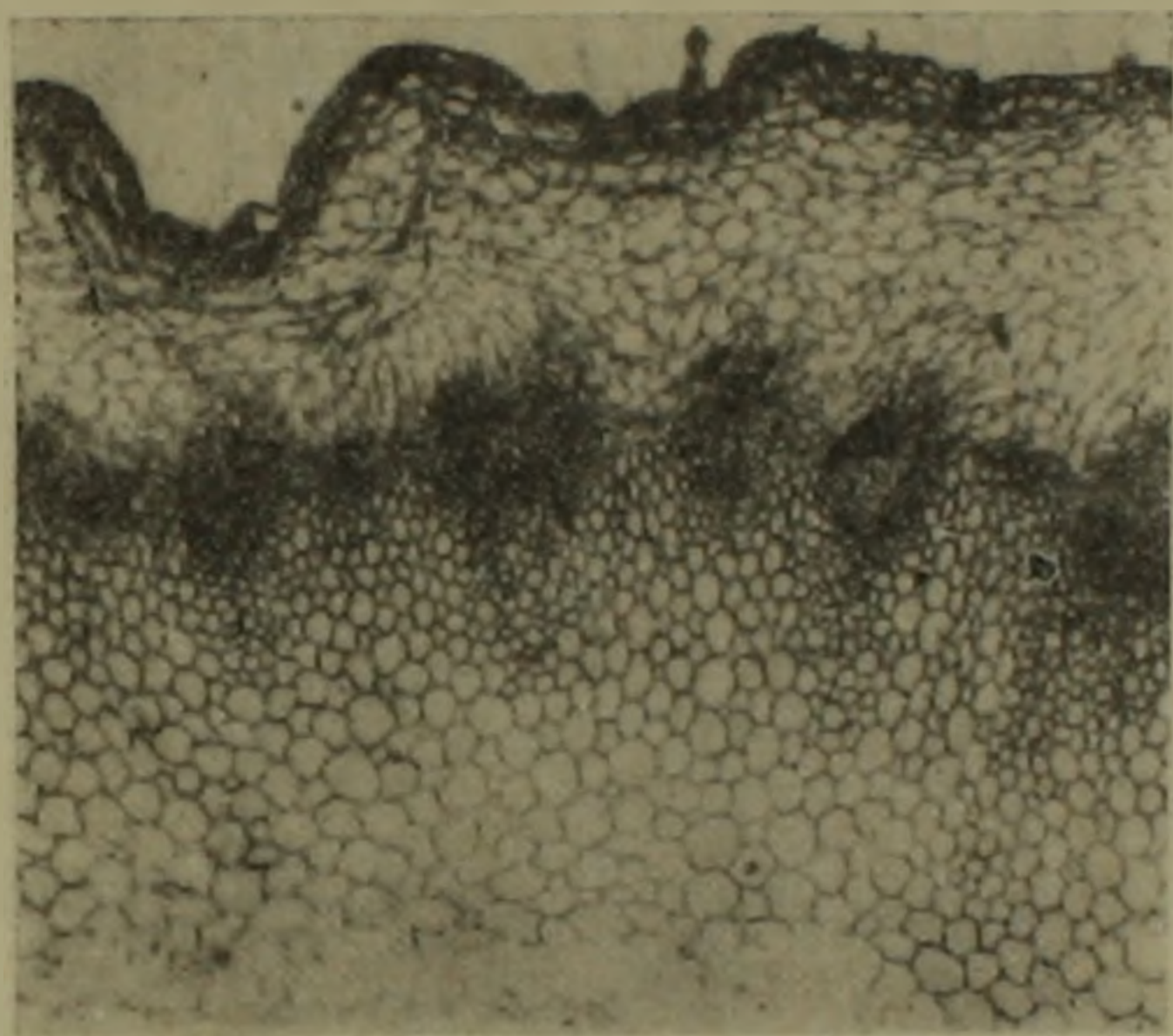
Паразитирует на *Psephellus declinatus* (MB) C. Koch. *Centaurea*

declinata MB и видах *Tanacetum* L. На открытых каменистых склонах предгорной зоны и в лесах.

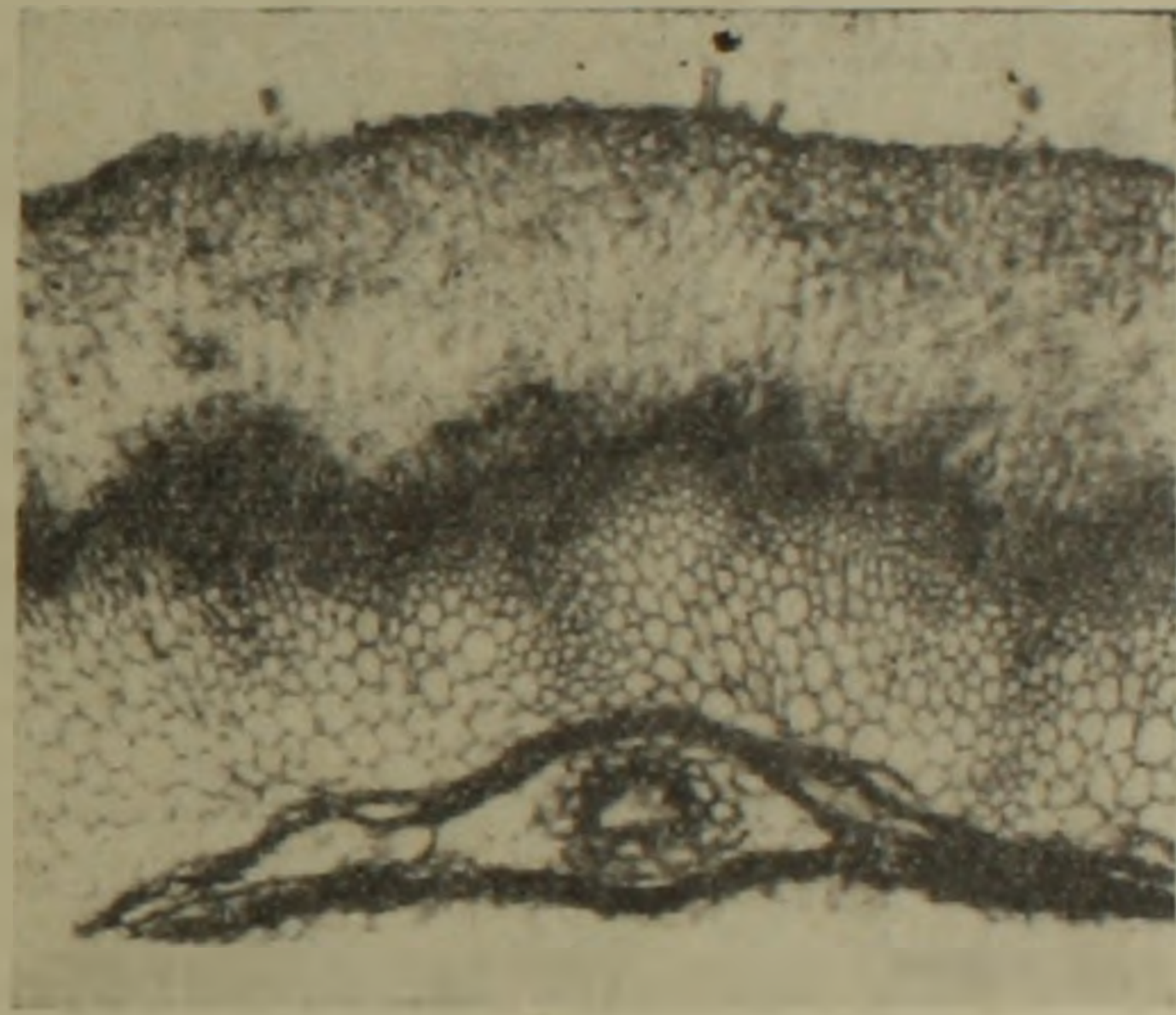
Анатомическое строение стебля (табл. 2, рис. b). Стебель округлый, слегка волнистый. Эпидерма хорошо выражена и представлена мелкими толстостенными клетками местами заполненными бурым содержимым*. Коровая паренхима хорошо развита, состоит из 7—9 слоев клеток. В ней находятся тяжи «выделительной» ткани. Проводящая система представлена мелкими, сближенными пучками. Элементы ксилемы развиты лучше флоэмы. Перимедуллярная зона состоит из 5—6 слоев крупных толстостенных клеток, переходящих в «выделительный тяж», в котором наблюдаются своеобразные полости лизигенного происхождения.

Анатомическое строение чешуи (табл. 3, рис. a). Верхняя эпидерма выражена четко и представлена толстостенными извилистыми клетками, местами заполненными бурым содержимым. Мезофилл не дифференци-

Таблица 2



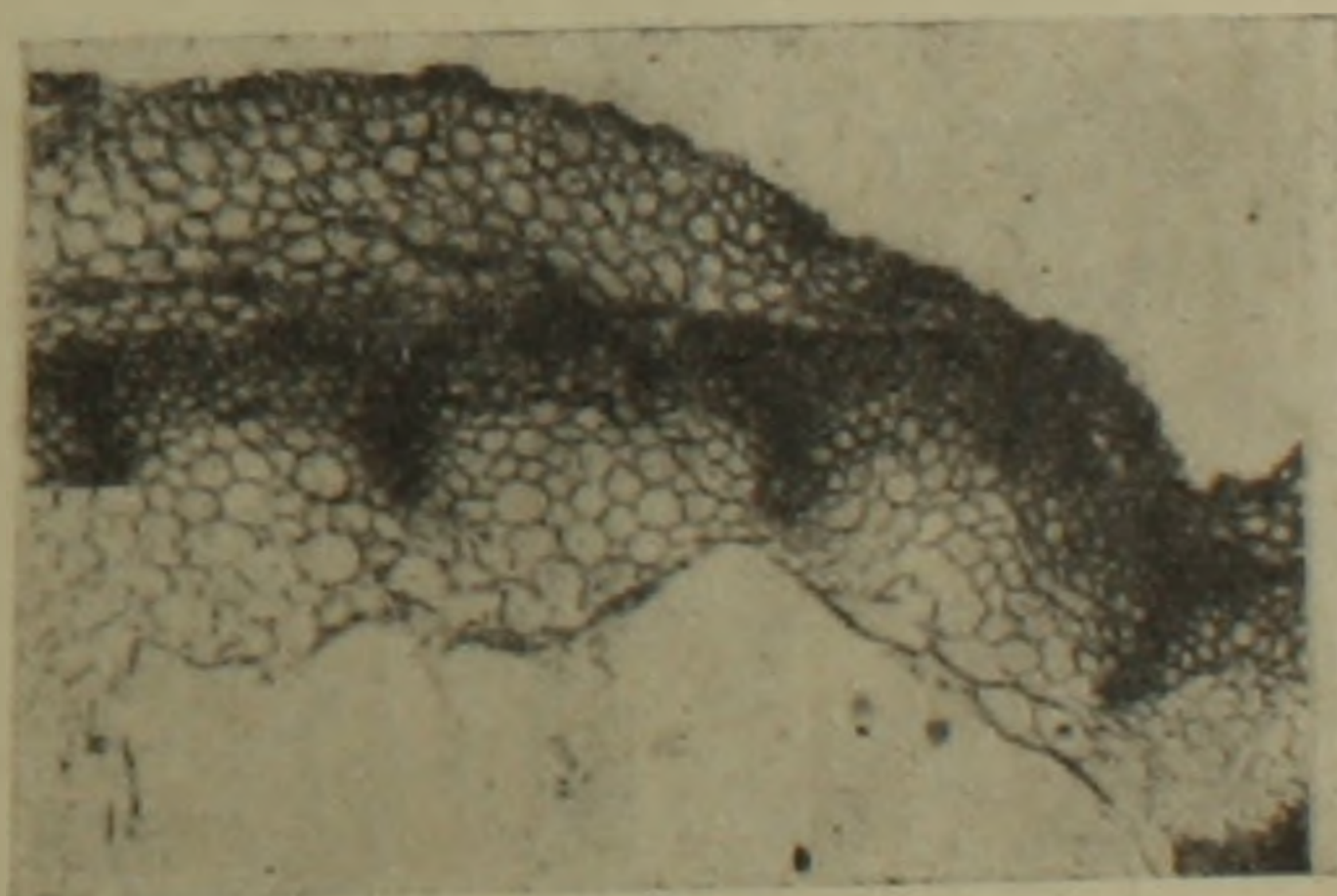
a



b



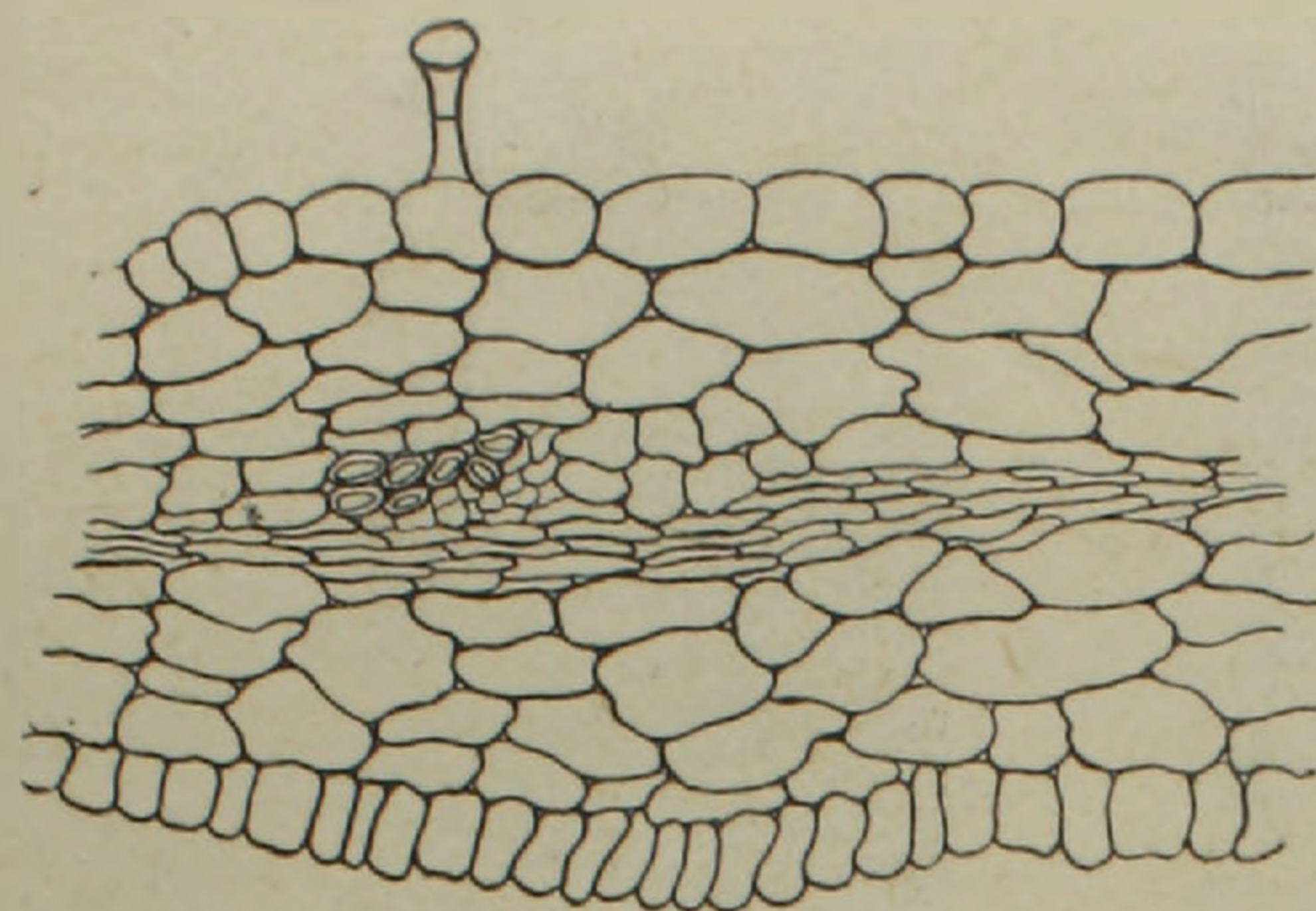
c



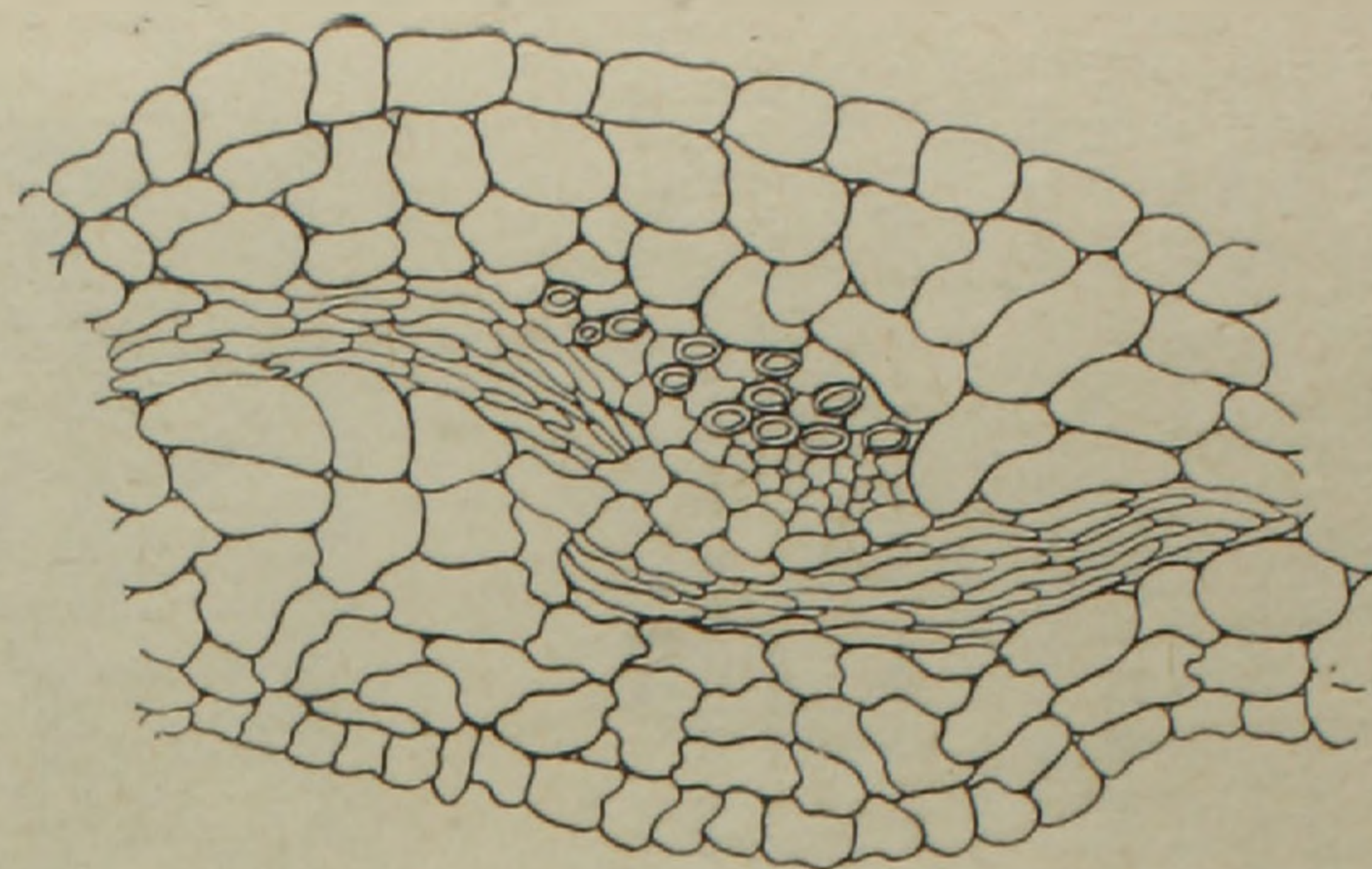
d

Анатомическое строение стебля видов фелипен. a — *Ph. coccinea*, b — *Ph. helenae*, c — *Ph. bayerinii*, d — *Ph. tournefortii*.

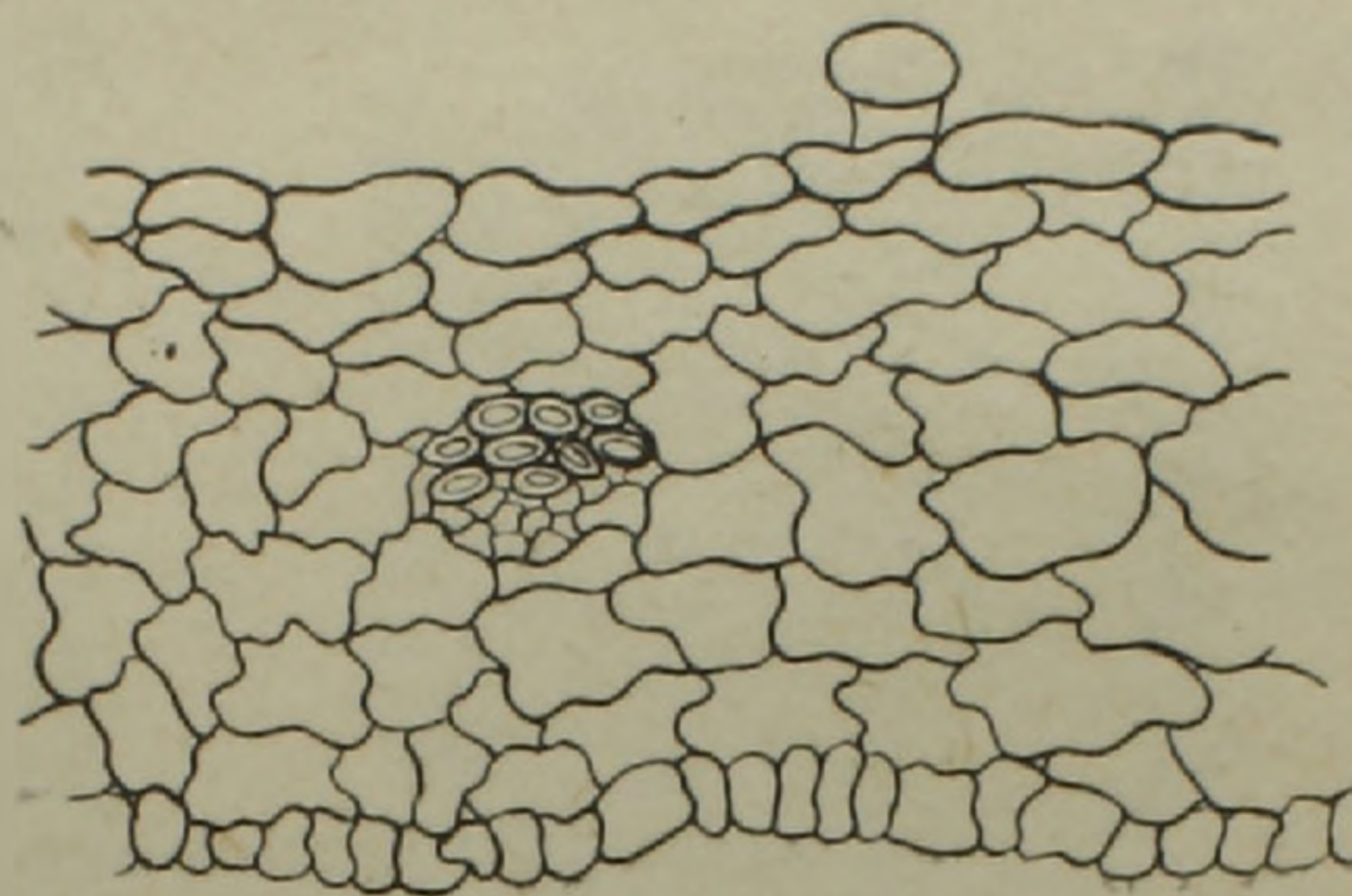
* У всех видов *Phelipaea* в тканях стеблей и чешуй наблюдаются отдельные клетки или группы клеток, заполненные темно-бурым содержимым. Иногда эти участки образуют прерывистые или сплошные тяжи, причем расположение их, по-видимому, закономерно для отдельных видов. О природе и значении их в литературе нет сведений. В настоящее время над выяснением характера этих образований ведутся исследования.



a



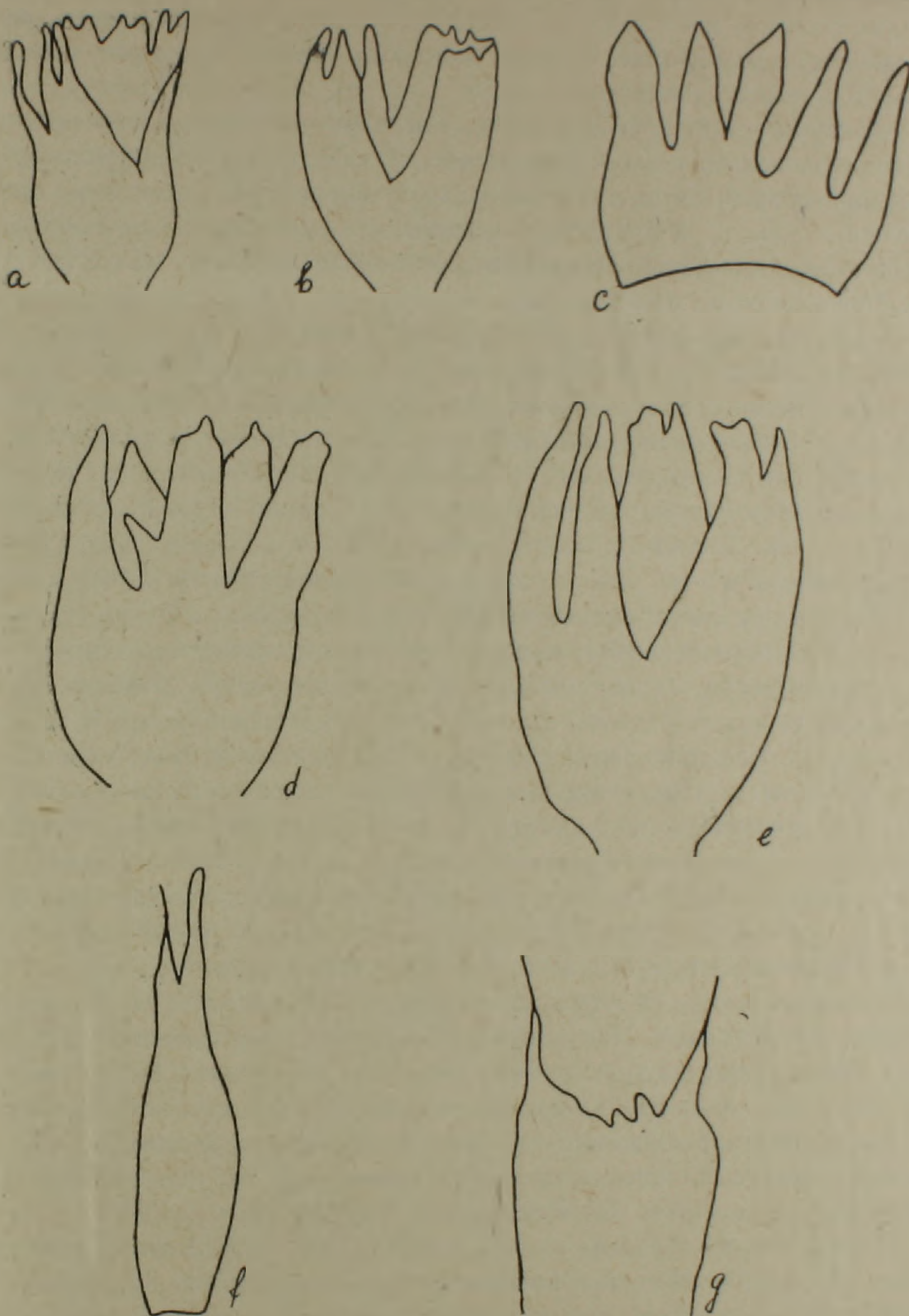
b



c

Анатомическое строение чешуй видов *Phelipaea*. а — *Ph. helenae*, б — *Ph. coccinea*, с — *Ph. bayeri* H. B.

Таблица 4



Различные формы чашечек видов *Phelipaea*. а, б — чашечки *Ph. helenae*, с — то же в развернутом виде, д, е — чашечки *Ph. tournefortii*, ф, г — нижняя (а) и верхняя (б) губы *Ph. tournefortii*.

сотрудниками кафедры высших растений ЕГУ. В данной работе, следуя некоторым авторам [9], которые приписывают подобным тяжам и клеткам выделительную функцию, мы условно употребляем предложенное ими выражение «выделительные» тяжи, клетки и т. д.

рован, клетки его крупные, со слегка извилистыми стенками. «Выделительная система» представлена в виде тяжей или отдельных клеток, расположенных в мезофилле. Нижняя эпидерма выражена хорошо, клетки ее толстостенные, извилистые.

Phelipaea bayerinii Novopokr. Растение коротко-железисто опушенное окрашенными волосками. Стебель красно-бурый, не гладкий, у основания покрыт многочисленными, густо расположенными чешуями. Стеблевые чешуи полустеблеобъемлющие, продолговато-треугольные, заостренные. Чашечка буро-красная, зигоморфная, иногда почти двугубая. Венчик ярко-красный, рыльце щитовидное.

Анатомическое строение стебля (табл. 2, рис. с). На срезе контур стебля округлый, сильно извилистый, почти ребристый. Эпидерма представлена толстостенными извилистыми клетками, заполненными бурым содержимым. Клетки коровой паренхимы также сильно извилисты, заполнены бурым содержимым. Тут имеются полости лизигенного происхождения. Проводящая система состоит из небольших, редко расположенных пучков. Ксилема развита хорошо, флоэма несколько подавлена. Перимедуллярная зона развита хорошо. Она представлена 7—9 слоями толстостенных клеток с сильно извилистыми стенками, которые переходят в хорошо выраженный тяж, состоящий из выделительных клеток.

Анатомическое строение чешуи. В строении чешуи дифференциации не наблюдается. Верхняя эпидерма почти не ограничена. Весь мезофилл состоит из сплюснутых клеток с сильно извилистыми стенками. Четко отличается лишь нижняя эпидерма, представленная рядом вытянутых в радиальном направлении клеток с негладкими стенками. «Выделительные клетки» не образуют сплошного тяжа. Имеются различной конфигурации полости лизигенного происхождения. Клетки нижней эпидермы слегка удлинены в радиальном направлении (табл. 3, рис. с).

Phelipae tournefortii Desf. Растение темно-красное, густо покрыто железистыми и простыми волосками, ножки железистых волосков длинные, 2—4 членные. Немногочисленные чешуи расположены у основания стебля. Чашечка зигоморфная, реже почти двугубая. Венчик ярко-красный, у основания трубки нередко желтый. Тычиночные нити желтые, под пыльниками красноватые, опушены цветными, железистыми волосками, пыльники войлочно опушенные. Рыльце ярко-красное, щитовидное. Паразитирует на видах *Tanacetum* L. и *Achillea* L.

Анатомическое строение стебля (табл. 2, рис. d). Контур стебля сильно ребристый. Эпидерма хорошо развита и представлена округло-квадратными толстостенными клетками, иногда заполненными темно-бурым содержимым. Коровая паренхима развита неравномерно, количество слоев клеток варьирует от 3 до 10—12. Среди клеток паренхимы встречаются более крупные клетки, заполненные бурым содержимым.

На границе между коровой паренхимой и проводящей тканью находится ряд «выделительных клеток» расположенных сплошным кольцом. Проводящая система состоит из крупных, сближенных пучков. Элементы ксилемы развиты нормально. Флоэма несколько подавлена. Периме-

дуллярная зона состоит из 5—7 тонкостенных округлых клеток, переходящих в узкие тяжи.

Анатомическое строение чешии. Поверхность извилистая. Верхняя эпидерма выражена хорошо. Клетки ее почти квадратные, толстостенные, заполнены бурым содержимым. Мезофилл не дифференцирован, он состоит из 14—15 слоев многоугольных, изредка сплюснутых клеток, местами заполненных бурым содержимым. Нижняя эпидерма выражена четко, клетки ее слегка сплюснуты.

Phelipaea coccinea (MB) Poir. Растение буро-красное, усеяно окрашенными короткими железистыми волосками. Чешии немногочисленные, полустеблеобъемлющие, (табл. 1). Чашечка иногда длинно-зубчатая, слегка зигоморфная, реже почти двугубая. Венчик ярко-красный, у основания часто желтый. Рыльце двураздельное, в начале цветения лимонно-желтое, позже темно-виновое. Столбик морковно-красный, позже темнеющий. Паразитирует на *Psephellus declinatus* (MB) C. Koch. и видах *Tanacetum* L. На открытых каменисто-щебнистых склонах предгорной зоны.

Анатомическое строение стебля. (табл. 2, рис. а). На срезе контур стебля округлый, слабо волнистый. Эпидерма состоит из мелких, толстостенных, заполненных бурым содержимым клеток. Встречаются железистые волоски. Коровая паренхима развита неравномерно, количество слоев ее варьирует в пределах 3—16, в ней имеются тяжи выделительной ткани. Проводящая система развита хорошо, пучки ее сближены. Элементы пучков ксилемы развиты нормально, лишь флоэма несколько подавлена. Перимедуллярная зона развита хорошо, количество ее слоев достигает до 16. На границе перимедуллярной зоны и сердцевины находится хорошо выраженный тяж «выделительных клеток».

Анатомическое строение чешии (табл. 3, рис. б). Верхняя эпидерма состоит из тонкостенных клеток. Мезофилл не дифференцирован, состоит из крупных клеток с извилистыми стенками. Выделительные клетки образуют неравномерно утолщенный прерывистый тяж. Нижняя эпидерма слабо отличается от мезофилла, клетки ее мелкие, различной конфигурации, с извилистыми внутренними стенками.

Обсуждение. Несмотря на то, что в капитальной сводке «Флора СССР» *Phelipaea helenae* приводится как отдельный вид, тем не менее авторы обработки этого рода [13], сомневаясь в его самостоятельности, полагают, что окраска его есть «обычное проявление полихромизма у одних и тех же особей *Ph. coccinea*, и что на Кавказе *Ph. helenae*, по-видимому, не встречается (указание нового местонахождения Мцхеты оказалось ошибочным)».

Аналогичного мнения придерживаются также Терехин и Иванова [12]. По их утверждению красные и желтые фелипен экологически и физиологически не разобщены, так как оба вида являются обитателями открытых каменистых склонов, питающим же их растением являются виды *Psephellus*.

Мы думаем, что на данном этапе изученности рода *Phelipaea* в

СССР делать выводы об общности питающих растений и приуроченности видов ее к определенным условиям существования нет достаточного основания, так как существующие сборы далеко не полны и, в подавляющем большинстве случаев, в гербариях представлены без питающих растений. Видимо, при обработке рода фелипей региональные гербарии и сводки были использованы в недостаточной степени, что сказалось на полноте сведений и привело к неправильной трактовке некоторыми авторами объема рода и состава питающих растений видов *Phelipaea*, а также возведения некоторыми авторами *Phelipaea helenae* в ранг эндемиков Крыма.

В подтверждение сказанного приведем примеры. Обычно для *Phelipaea coccinea* в качестве местообитания указываются открытые каменистые склоны, однако Львовым [8] этот вид был обнаружен в тиссово-грабовом лесу одного из районов Дагестана. Нами же — в лесах Дилижанского и Азизбековского районов.

По данным Поплавской [10], *Ph. helenae* также произрастает на каменистых склонах. В условиях же Армянской ССР этот вид, в основном, обитает в лесах Дилижанского района.

Новое нахождение места произрастания видов *Phelipaea* в лесной зоне, по-видимому, объяснимо тем, что представители семейства *Orobanchaceae* произошли в лесах умеренной зоны и постепенно рассеялись, приспособились к открытым каменистым склонам предгорной и горной зон, достигая иногда до 1800—2000 м над ур. моря.

Аналогичная картина наблюдается и в отношении питающих растений *Ph. helenae* и *Ph. coccinea*. Одним автором [10] для *Ph. helenae* в качестве питающего растения приводится *Centaurea declinata* MB, другим [12] — виды *Psephellus*, нами же она обнаружена на *Fagus orientalis*. *Phelipaea coccinea* по утверждению Терехина и Ивановой паразитирует на видах *Psephellus*, в условиях же Армянской ССР питающим ее растением является, в основном, *Pyrethrum chiliophyllum* Fisch. et C. A. Mey. (*Tanacetum chiliophyllum* (Fisch.) et C. A. Mey.) Sch. Bip. и реже *Centaurea declinata* MB.

Несколько сомнительным нам представляется также и высказывание об окраске *Ph. helenae* как об обычном проявлении полихромизма. Говорить о проявлении полихромизма можно лишь в тех случаях, когда отличительным является только окраска цветков. В данном же случае различный цвет коррелирует как с морфологическими, так и анатомическими отличиями. Цветковые паразиты весьма лабильны.

Лабильность морфологических признаков особенно явно выражена в строении чашечки видов фелипей, при изучении которых нам не удалось установить константной формы даже в пределах одного и того же вида. Для подтверждения этого приводятся схематические зарисовки (изображения) чашечки некоторых видов фелипей (табл. 4).

Несмотря на кажущуюся однотипность морфологического строения *Ph. coccinea* и *Ph. helenae*, тем не менее между ними наблюдаются существенные отличия, которые могут быть использованы в качестве ви-

ловых признаков. Морфологические отличия: Чешуи *Ph. helenae* стеблеобъемлющие, на вершине двух-трех зубчатые, у *Ph. soccinea* чешуи полустеблеобъемлющие, в основном однозубчатые. Рыльце у нее дисковидное, у *Ph. soccinea* же — двураздельное. Некоторые отличия наблюдаются и в строении чашечки, которая у *Ph. soccinea* в основном зигоморфная, реже почти двугубая, между тем, как у *Ph. helenae* чашечка почти актиноморфная, реже зигоморфная или слегка двугубая. Отличаются эти два вида и характером опушения: все волоски *Ph. soccinea* окрашены, между тем как у *Ph. helenae* наряду с окрашенными имеются и бесцветные волоски.

Сравнивая анатомическое строение стебля *Ph. soccinea* *Ph. helenae*, мы замечаем ряд глубоких отличий. Если у *Ph. soccinea* коровая паренхима варьирует по количеству слоев клеток (от 3 до 16), то у *Ph. helenae* коровая паренхима не варьирует и представлена 7—9 слоями клеток. Проводящие пучки у *Ph. soccinea* значительно крупнее, чем у *Ph. helenae*. В отличие от *Ph. helenae* у *Ph. soccinea* хорошо выражена перимедуллярная зона, представленная 10 слоями, в то время как у *Ph. helenae* она состоит всего из 5—6 слоев.

По анатомическому строению чешуи эти виды также хорошо отличаются. У *Ph. soccinea* клетки наружной эпидермы крупные, тонкостенные, у *Ph. helenae* они мелкие и довольно толстостенные.

«Выделительная система» *Ph. soccinea* представлена крупными тяжами у *Ph. helenae*, она состоит как из тяжей, так и из отдельных клеток. Клетки наружной эпидермы чешуек *Ph. soccinea* не четко отличаются от клеток мезофилла, в то время как у *Ph. helenae* они хорошо отличимы.

В связи с этим, нам представляется, что для отождествления двух четко выраженных видов, каковыми являются *Ph. soccinea* (MB) Poig и *Ph. helenae* Popl нет оснований.

Следующим спорным видом является *Phelipaea bayerinii* Novorok. Во «Флора СССР» этот вид не приведен. Авторы [13] обработки рода *Phelipaea* придерживаются того мнения, что, по-видимому, *Ph. bayerinii* был описан И. В. Новопкровским по экземплярам *Ph. soccinea* сросшимися задними лопастями чашечки.

Гроссгейм [6], признавая самостоятельность *Ph. bayerinii*, считает, что основным отличительным признаком его от *Phelipaea soccinea* является двугубая чашечка со значительно удлиненными зубцами нижней губы в отличие от чашечки *Ph. helenae*, которую он считает почти актиноморфной. Однако, как нами показано, признак этот не может служить критерием разграничения видов фелипей.

Несомненно, между *Ph. soccinea* Poig. и *Ph. bayerinii* имеется габитуальное сходство, но при ближайшем ознакомлении с их, как внешним, так и внутренним строением обнаруживаются существенные отличия.

Морфологически *Ph. bayerinii* Novorokg отличаются следующим: нижняя часть стебля несколько утолщена и покрыта многочисленными

чешуями. У остальных видов это явление выражено не четко. В отличие от всех видов, чешуи *Ph. bayerinii* продолговато-треугольные, на вершине заостренные и несколько меньше размерами. Более четко отличаются указанные два вида по анатомической структуре. Сравнивая внутреннюю структуру стебля *Ph. bayerinii* с другими видами, можно отметить резкое отличие его от остальных видов. Первым делом бросается в глаза следующее: стебель его сильно ребристый, коровая же паренхима полностью превращена в выделительную ткань, что не наблюдается у *Phelipaea coccinea*. Проводящие пучки *Ph. bayerinii* очень мелкие, расположены не часто. Перимедуллярная зона развита значительно слабее (7—9 слоев), чем у *Ph. coccinea* (16 слоев).

По строению чешуи эти два вида также резко отличны. У *Ph. bayerinii* наружная эпидерма не отдифференцирована от мезофилла. Вся толща мезофилла представлена сплюснутыми клетками с сильно извилистыми стенками. Выделительные клетки не образуют сплошных тяжей. У *Ph. bayerinii* хорошо отдифференцирована нижняя эпидерма, представленная клетками, удлиненными в радиальном направлении.

Из приведенных данных не трудно убедиться в том, что и по анатомической структуре *Ph. bayerinii* резко отличается от всех остальных видов, что несомненно является довольно убедительным доводом в пользу трактовки его самостоятельности. *Phelipaea tournefortii* морфологически отличается от всех видов отсутствием стеблевых чешуи и довольно длинными железистыми волосками с 2—4-членными ножками. Анатомически *Ph. tournefortii* также отличается от других видов этого рода своеобразным строением коровой паренхимы, в которой наблюдаются отдельные группы выделительных клеток. Во внутреннем строении чешуи имеется большое количество выделительных клеток.

Полученные данные приводят к выводу, что род *Phelipaea* включает в себе 4 четко отграниченных вида: *Phelipaea tournefortii* Desf., *Phelipaea coccinea* (MB) Poir., *Phelipaea helenae* Popl., *Phelipaea bayerinii* Novopokr.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 22.I 1974 г.

Թ. Գ. ԾԱՏՈՒՐՅԱՆ

PHELIPAEA DESF. ՑԵՂԻ ԾԱՎԱՆԸ ԵՎ ԿԱՐԳԱԲԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Բերվում են *Phelipaea* Desf. ցեղի կարգաբանական ուսումնասիրության արդյունքները: Հետազոտության ընթացքում օգտագործվել են վեգետատիվ օրգանների մորֆոլոգիական և անատոմիական կառուցվածքների տվյալները, ինչպես նաև հաստատվել են նրանց սնող բույսերը:

Հեղինակը դալիս է այն եզրակացության, որ *Phelipaea* ցեղն իր մեջ ընդգրկում է հստակ սահմանազատված տեսակներ՝ *Phelipaea coccinea* (MB) Poir., *Ph. bayerinii* Novopokr., *Ph. helenae* Popl., *Ph. tournefortii* Desf.

Ցույց է տրված, որ *Phelipaea* Desf. տեսակների սահմանադաշտ-
ման համար անատոմիական մեթոդի կիրառումը ծայրաստիճան անհրաժեշտ է:
Ժխտվում է *Phelipaea helenae* Popl.-ի մոնոֆագ և էնդեմ լինելը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1966.
2. Бейлин И. Г. Эволюция паразитизма у цветковых паразитов. Бюл. МОИП. 3. 1948.
3. Бейлин И. Г. Паразитизм у высших цветковых растений. 1967.
4. Бейлин И. Г. Паразитологический метод в систематике. 1968.
5. Гавриленко Б. Д. Ботанический журнал. Б. Ж., 50, 6, 1965.
6. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949.
7. Купревич В. Ф. Вид как этап эволюции и гетеротрофных и автотрофных растений. Проблемы ботаники. М.—Л., 1950.
8. Львов П. Л. Ботанический журнал, 45, 3, 1960.
9. Мамулян Е. М. Сб. студ. науч. трудов. Ереван, 1970.
10. Поплавская Г. И. ДАН СССР, 18—19, 1928.
11. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954.
12. Терехин Э. С. и Иванова Г. И. Ботанический журнал, 50, 8, 1965.
13. Цвелев Н. Н. Флора СССР. том 23, 1958.
14. Beck von Mannagetta G. Monographia der gattung Orobanche, 1890.