

А. П. МЕЛИКЯН, К. Г. АВАКЯН, Б. И. ДИЛЬДАРЯН

ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ СЕМЕЙСТВА FRANKENIACEAE

В работе излагаются результаты сравнительно-анатомического и палинологического изучения представителей семейства Frankeniaceae. Изучено строение стеблей и листьев представителей всех Frankeniaceae, за исключением Anthobrium. Установлено, что по структуре стебля и листа роды хорошо различаются. Виды Frankenia revoluta и Fr. laevis, которые рассматриваются обычно в объеме Frankenia hirsuta, являются вполне самостоятельными видами, так как отличаются многими важными признаками. Анатомическая структура листа и стебля хорошо отражает экологию представителей этого семейства, подавляющее большинство которых является галофитами.

Frankeniaceae является одним из крупных семейств в порядке Tamaricales, одного из продвинутых в филогенетическом древе двудольных.

Известно, что ряд авторов не выделяет порядка Tamaricales и семейства Frankeniaceae, Tamaricaceae, Fouquieriaceae, а наряду с Elatinaceae, Violaceae включает в порядок Violales. Однако, по мнению Хатчисона [1, 2], Гундерсена [3], Тахтаджяна [4, 5], Новака [6] и др. их следует выделить в отдельный порядок Tamaricales, так как они довольно хорошо обособлены по ряду важных признаков. Однако объем этого порядка также не является окончательно установленным, потому что виды этих семейств проявляют сходство с представителями пор. Theales и Violales. Для выяснения некоторых спорных вопросов систематики и объема порядка Tamaricales нами было проведено сравнительно-анатомическое и палинологическое исследование сем. Frankeniaceae, Fouquieriaceae и Tamaricaceae, а также некоторых семейств из порядков Violales и Theales. Работ, посвященных изучению анатомического строения представителей Frankeniaceae, довольно мало. Наиболее важными из них являются работы Саргиса [7] и Меткафа и Чок [8].

В этой статье, обобщены данные, касающиеся представителей семейства Frankeniaceae (Frankenia, Hypericopsis, Beatsonia, Niederleinia).

Семейство Frankeniaceae включает 5 родов и 60 видов, распространенных на всех континентах, но более характерных для Средиземноморья и Передней Азии. Наиболее крупным и распространенным в семействе является род Frankenia, включающий 35—40 видов. Виды рода Frankenia в основном галофильные однолетние или многолетние травянистые растения, полукустарники или некрупные кустарники с цельными эрикоидными листьями.

На территории СССР произрастает 3 вида *Frankenia* — *F. hirsuta* L., *F. bucharica* Basll., *F. pulverulenta* L., — относящиеся к средиземно морским видам подрода *Afra*. В Армении встречаются *Frankenia hirsuta* и *F. pulverulenta*. *F. pulverulenta* — однолетнее растение, встречающееся сравнительно чаще (Айгер-лич, Аревшат, Джрвеж, Вардашен, Даштакар, Айгеван). *F. hirsuta* — полукустарник с более ограниченным ареалом (Арагат, Джрвеж).

Нами изучено 10 видов *Frankenia* и по одному виду *Beatsonia*, *Hypericopsis* и *Niederleinia*.

Материал был получен из гербария БИН АН СССР, а также собран в разных районах Армении.

Строение стеблей, листьев и пыльцевых зерен изучалось по общепринятым методам. Для сравнения анатомического строения стеблей разных видов изучались срезы в средней, нижней и верхней частях стебля.

Строение стебля. (табл. 1, 2). Сравнительно-анатомическое изучение стебля представителей рода *Frankenia* показало, что на срезе он округлый или овальный, у некоторых видов слегка ребристый.

Стебли многих видов сильно опушены, причем у видов *F. hirsuta*, *F. raciflora* DC., *F. grandifolia* Cham. *F. laevis* L. опушение из простых волосков, а у *F. revoluta* Forsk., наряду с простыми, имеются и железистые. У видов же *F. pulverulenta* и *F. glomerata* Turcz. опушение сравнительно слабое.

Эпидермальные клетки у всех изученных видов вытянуты в тангентальном направлении с толстой наружной стенкой и хорошо выраженной кутикулой. У некоторых видов под эпидермой располагается слой гиподермы (*F. hirsuta*, *F. nodiflora* Lam.). Коровая паренхима развита хорошо, клетки ее довольно крупные, с мелкими межклетниками. Для рода характерно наличие в коре развитого кольца механической ткани. Флоэма и ксилема представлены хорошо. Перимедулярная зона у одних видов отсутствует, у других выражена. Сердцевина большей частью разрушается и лизируется, реже она компактная.

Наряду с общими чертами в анатомическом строении стеблей виды *Frankenia* довольно хорошо различаются рядом признаков. Эпидермальные клетки некоторых видов наполнены бурым содержимым, что характерно особенно для африканских, австралийских и южно-американских видов (подрод *Oceania*). По-видимому, это гидрофильное содержимое, основой которого являются дубильные вещества. Виды отличаются также и по количеству слоев клеток коровой паренхимы — от 3—4 слоев клеток у *F. pulverulenta* до 13—14 у *F. revoluta*. У *F. raciflora*, *F. revoluta*, *F. laevis* L. эти клетки также наполнены бурым содержимым. У некоторых видов в клетках паренхимы встречаются друзы оксалата кальция (*F. hirsuta*, *F. bucharica*, *F. laevis*, *F. grandifolia*).

Коровая паренхима *F. laevis* представлена хлоренхимой и клетками с гидрофильным содержимым. Механические клетки в коре у одних видов (*F. hirsuta*, *F. glomerata*, *F. pulverulenta*) составляют хорошо выраженное кольцо перидиклического происхождения, а у *F. revoluta* они образуются утолщениями стенок клеток первичной флоэмы и не

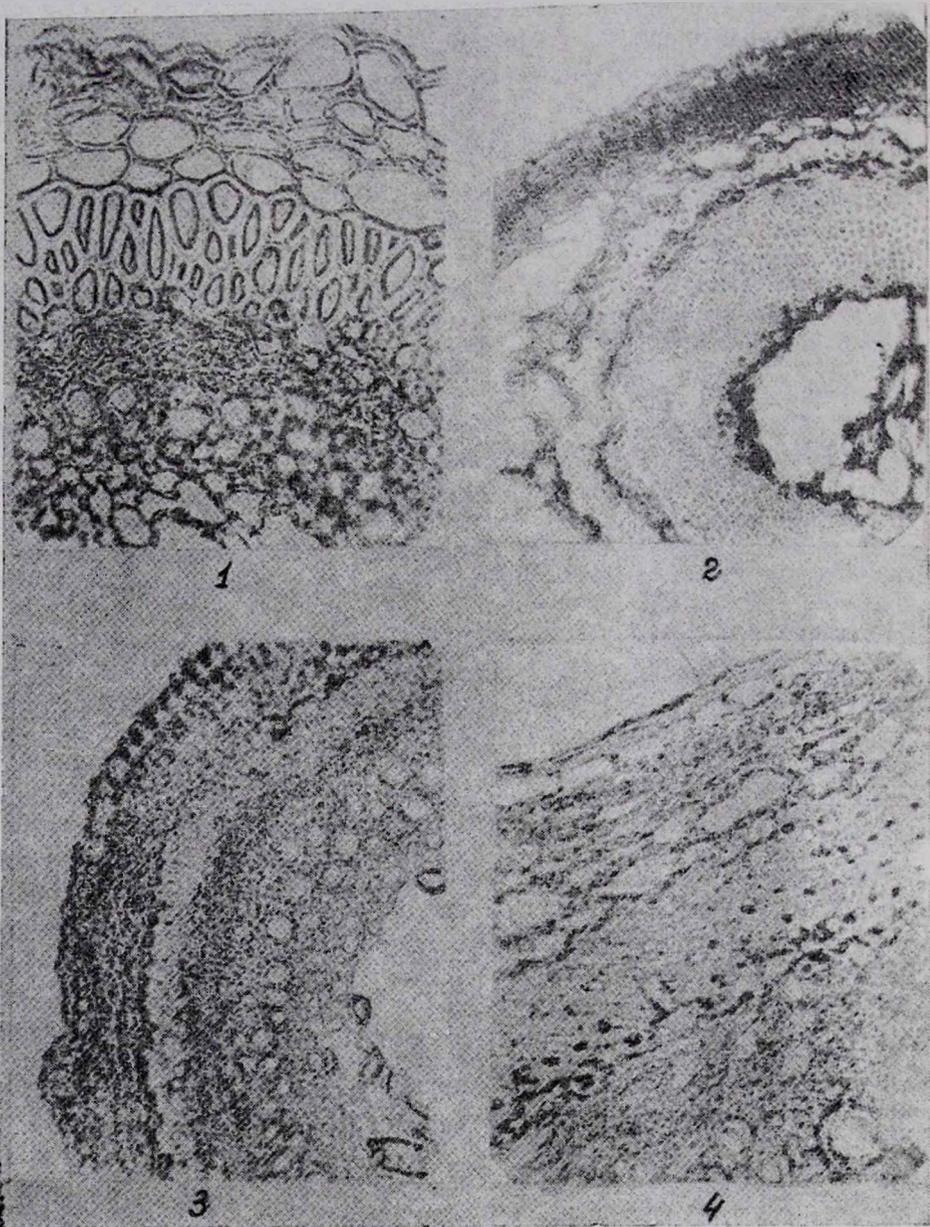


Таблица I. Анатомическое строение стеблей. *Frankenia*: 1. *F. pulverulenta*.
2. *F. paciflora*. 3. *F. hirsuta*. 4. *F. grandifolia*.

составляют сплошного кольца. У видов же *F. paciflora*, *F. chilensis* Presl., *F. laevis*, *F. grandifolia* механическое кольцо прерывается тонкостенными паренхимными клетками. В целом же механические клетки у различных видов отличаются своими размерами, формой, раз-

Таблица II

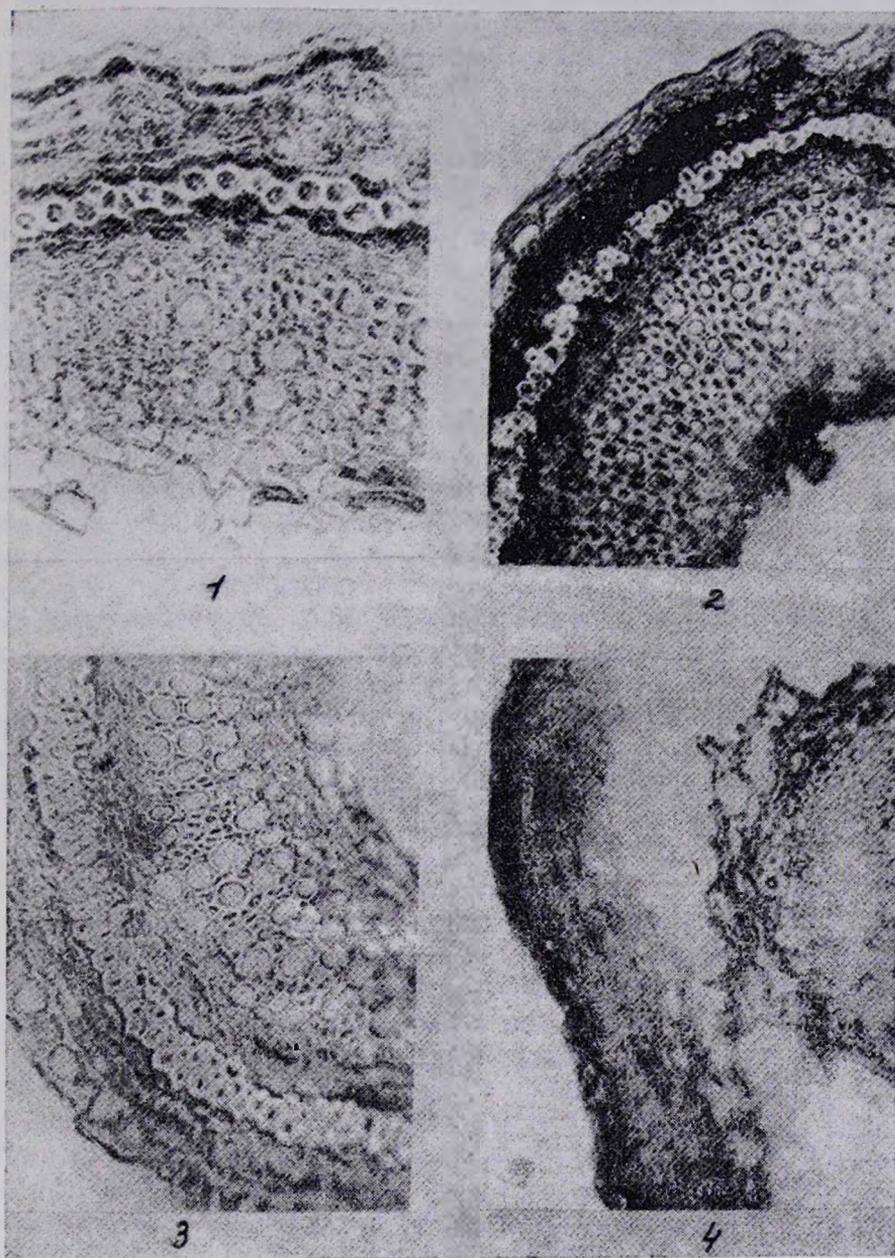


Таблица 2. Анатомическое строение стеблей: 1. *Frankenia laevis*. 2. *Beatsonia portulacifolia*. 3. *Hypericopsis persica*. 4. *Niederleinia juniperoides*.

личной степенью утолщения стенок. Наибольшее утолщение наблюдалось нами у видов *F. hirsuta*, *F. revoluta*, *F. chilensis*, тогда как у *F. pulverulenta* полости этих клеток довольно крупные. У *F. bucharica*

механические клетки не одинаковые. Элементы наружного слоя кольца крупные, с небольшими полостями, а самый внутренний слой состоит из клеток с менее утолщенными стенками. Очевидно, кольцо складывается как из клеток перидикла, так и элементов первичной флоэмы. Механическое кольцо также растягивается у разных видов количеством слоев — от 1—3 у *F. laevis* и до 4—8 у *F. grandifolia*.

Таким образом, характер строения механического кольца является хорошим диагностическим признаком для этого рода

Элементы флоэмы многих видов *F. paciflora*, *F. nodiflora*, *F. pulverulenta*, *F. chilensis* заполнены бурым содержимым. У всех изученных видов ксилема мощная, однако у *F. grandifolia*, *F. pulverulenta* в ней сосудов больше, у *F. revoluta* преобладает ксилемная паренхима. С рдцевинные лучи у всех изученных видов одно-двурядные. В клетках перимедулярной зоны у *F. laevis* также имеется бурое содержимое.

Сердцевина у одних видов (*F. hirsuta*, *F. bucharica*, *F. grandifolia*) частично лизирована, образуя полости, у *F. nodiflora* разрушается полностью, и только у *F. revoluta* она компактная. В клетках сердцевинной почти всех изученных видов встречаются друзы, а иногда ее клетки заполнены гидрофильным содержимым. Интересным отличием *F. hirsuta* и *F. pulverulenta* является наличие на кутикуле кристаллов соли. Это одно из приспособлений для жизни этих растений на засоленных почвах [9].

Другой род семейства—*Beatsonia*—имеет ограниченный ареал, встречается на острове Св. Елены. Нами изучено анатомическое строение вида *B. portulacifolia* Ronb. У данного вида стебель на срезе округлый, со слабовыраженными ребрами. Эпидермальные клетки крупные, почти квадратные, с сильно утолщенными наружными стенками, с хорошо выраженной кутикулой. Некоторые эпидермальные клетки имеют гидрофильное содержимое. Коровая паренхима компактная, почти без межклетников, состоит из 5—6 слоев крупных округлых тонкостенных клеток с гидрофильным содержимым, изредка встречаются друзы. Механическое кольцо перидиклического происхождения состоит из 1—3 слоев сравнительно мелких, округлых клеток с сильно утолщенными стенками. Флоэма выражена хорошо, часть ее элементов с бурым содержимым. Ксилема представлена хорошо развитой паренхимой и крупными сосудами. Сердцевинные лучи одно-двурядные. Перимедулярная зона выражена слабо. Клетки сердцевинной почти полностью разрушены.

Род *Hupericopsis* отмечен только для Южного Ирана. Исследовалось анатомическое строение стебля вида *H. persica* Boiss. Стебель на срезе округлый, слегка ребристый. Эпидермальные клетки крупные, почти квадратные, несколько вытянутые в радиальном направлении, толстостенные, с очень толстой кутикулой. Коровая паренхима состоит из 5—7 слоев вытянутых в тангентальном направлении клеток с бурым содержимым и друзами оксалата кальция. В коре местами встречаются небольшие полости, образованные за счет лизиса клеток. Механическое

кольцо из 2—3 слоев, в основном перициклического происхождения. Флоэма развита хорошо, часть элементов имеет бурое содержимое. Ксилема развита хорошо, в основном состоит из крупных сосудов. Сердцевинные лучи одно-двурядные. Перимедулярная зона развита слабо. Сердцевина разрушена.

Род *Niederleipia* отмечен для Патагонии. Изучено анатомическое строение вида *N. juniperoides* Hier.

Стебель на срезе округлый. Эпидермальные клетки равномерно утолщены, покрыты сравнительно тонким слоем кутикулы. Коровая паренхима мощная, состоит из 20—22 слоев сравнительно мелких, вытянутых в тангентальном направлении, сильно сдавленных клеток. Внешние 3—4 слоя состоят из сравнительно тонкостенных клеток без бурого содержимого. Клетки следующих слоев коры толстостенные и густо заполнены бурым содержимым и друзами оксалата кальция. Отчетливо видны тяжи выделительной ткани. Механические элементы образуются в основном за счет первичной флоэмы и сплошного кольца не образуют. Флоэма развита слабо, в ней местами встречаются группы из 3—4 утолщенных элементов первичной флоэмы. Ксилема представлена сплошным мощным кольцом. Перимедулярная зона развита слабо. Клетки сердцевинки лизируются.

Строение листа (табл. 3, 4). Для представителей рода *Frankenia* характерны мелкие, эрикоидные листья, исключением являются *F. nodiflora* и *F. pulverulenta*, у которых они менее закручены. Листья в основном опушены простыми волосками; у *Frankenia paciflora* они небольшие, сосочковидные. У одних видов волоски покрывают лист с обеих сторон (*F. laevis*, *F. pulverulenta*), у *F. glomerata*, *F. hirsuta*, *F. grandifolia*, *F. chilensis*, опушение только с внутренней стороны, у *F. revoluta* имеются солевывделительные железки. Лист *F. nodiflora* голый. Эпидермальные клетки крупные, квадратные или несколько продолговатые, с толстыми наружными стенками, только у *F. nodiflora* эти стенки тонкие. Эпидерма однослойная, лишь у *F. hirsuta* она иногда двуслойная. Эпидермальные клетки у *F. chilensis* заполнены бурым содержимым. Мезофилл представлен сравнительно плотно расположенными клетками. Столбчатая ткань развита хорошо и состоит из 2—5 слоев клеток, расположенных в основном под верхней эпидермой. У *F. hirsuta* столбчатые клетки находятся и под нижней эпидермой. Клетки столбчатой ткани с бурым содержимым. В мезофилле почти всех изученных видов встречаются друзы оксалата кальция, у *F. revoluta*, кроме идиобласт с друзами, отмечены клетки с капельками жира, у *F. paciflora* наблюдается множество выделительных клеток. В листьях *F. revoluta*, *F. nodiflora*, *F. glomerata*, *F. grandifolia* встречаются крупные гидроциты. Проводящие пучки многочисленные, без обкладочных клеток. Последние отмечены только у *F. revoluta*.

Листья *Beatsonia portulacifolia* также эрикоидного типа, тонкие. Эпидермальные клетки крупные, квадратные, без содержимого, с сильно утолщенной наружной стенкой. Лист опушен только с внутренней сто-

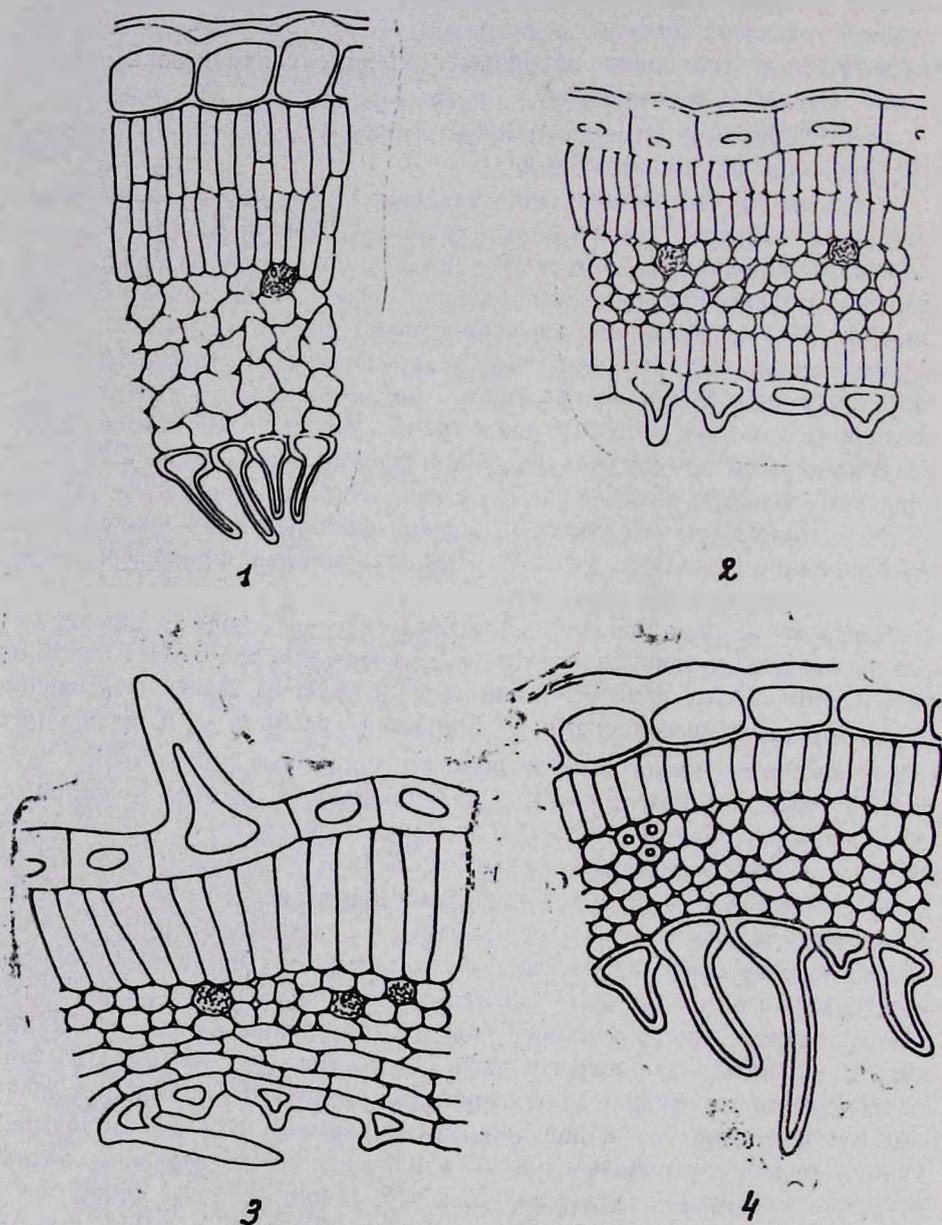


Таблица 3. Анатомическое строение листьев: 1. *Frankenia revoluta*. 2. *F. hirsuta*. 3. *F. laevis*. 4. *Beatsonia portulacifolia*.

роны длинными простыми волосками. Мезофилл очень плотный и состоит из 6—7 слоев клеток. Столбчатая ткань представлена 1 слоем клеток. Проводящие пучки мелкие, многочисленные. В мезофилле встречаются друзы. Хорошо развита гидроцитная система.

Таблица IV

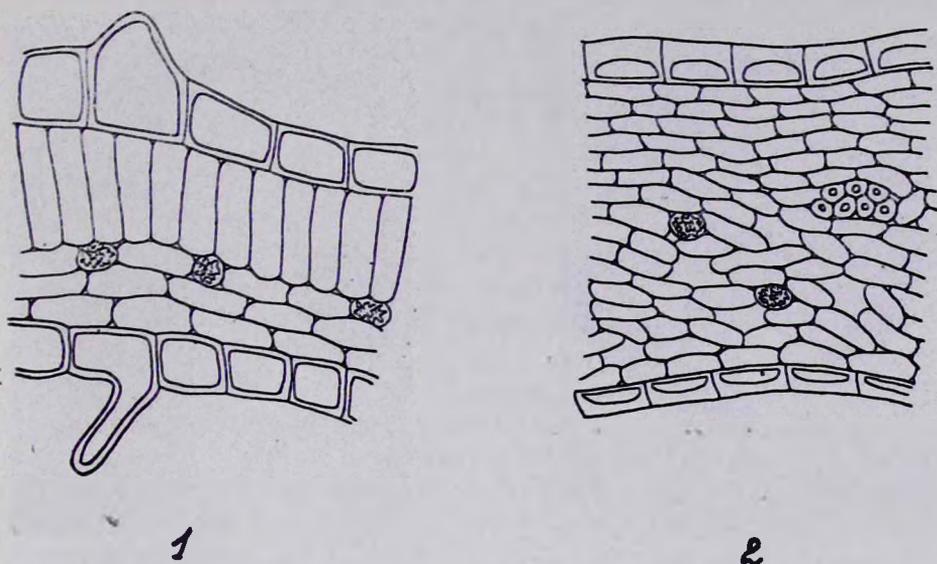


Таблица 4. Анатомическое строение листьев: 1. *Hypericopsis persica*.
2. *Niederleinia juniperoides*.

Лист *Niederleinia juniperoides* — слабоэрикоидный, толстый. Эпидермальные клетки мелкие, вытянутые в радиальном направлении, со сводчатыми утолщениями. Лист опушен только с нижней стороны короткими волосками. Мезофилл не дифференцирован и представлен продолговатыми клетками с крупными межклетниками, с бурым содержимым. В мезофилле отмечается крупная полость, очевидно, схизо-лизигенного происхождения. Проводящие пучки мелкие, многочисленные, с хорошо выраженной ксилемой. У главной жилки хорошо выражен пучок механической ткани. Лист *Hypericopsis persica* — не эрикоидный. Эпидермальные клетки крупные, почти квадратные, сравнительно тонкостенные. Лист с обеих сторон покрыт простыми волосками, причем с внутренней стороны волоски очень короткие, опушение редкое. Мезофилл состоит из 5—6 слоев клеток, отчетливо дифференцирован. Столбчатая ткань представлена 1—2 слоями клеток. В мезофилле расположено множество мелких проводящих пучков с хорошо развитой ксилемой. Встречаются друзы. Клетки нижней эпидермы несколько мелкие. Стенки менее утолщенные.

Таким образом, по структуре листа изученные нами роды и виды также хорошо отличаются.

Палинологические данные (табл. 5). Пыльцевые зерна видов рода *Frankenia* трехбороздные, округлые или продолговатые, с полюса округлые или трехлопастные. Борозды длинные, узкие или широкие, края ровные или неровные. Мембрана борозд может быть гладкой или зернистой, у *F. hirsuta* часто в центральной части гладкая. Поверх-

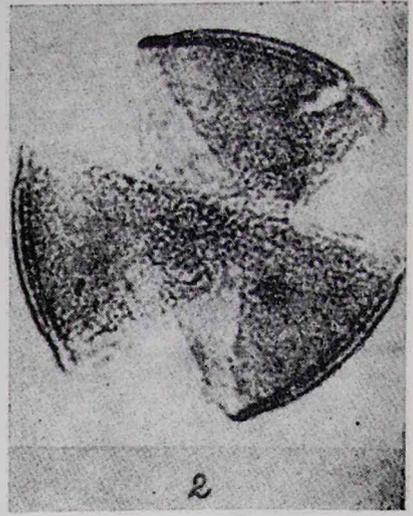
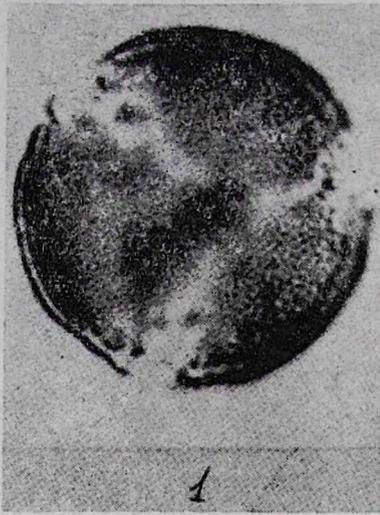


Таблица 5. Стросние пыльцевых зерен:

1. *Frankenia hirsuta*. 2. *F. revoluta*.

ность пыльцевого зерна орнаментирована. Полярная ось—22,9—36 мк. Экваториальная ось—13,9—20 мк. Экзина—1,1—2 мк. Однако *F. raciflora* отличается более крупными пыльцевыми зернами. Полярная ось—36 мк., экваториальная ось—20 мк. Мембрана крупнозернистая. У *F. laevis* экзина достигает 2 мк, самая тонкая экзина у *F. nodiflora*—1,1 мк.

Пыльцевые зерна *Beatsonia portulacifolia* трехбороздные, почти сфероидальные, с полюса округлые. Борозды круглые, сравнительно менее широкие, с неровными, слегка утолщенными краями, закругленными на концах. Мембрана борозд крупнозернистая. Поверхность пыльцевого зерна орнаментирована. Полярная ось—33 мк. Экваториальная ось—23 мк. Экзина—1,4 мк.

Пыльцевые зерна *Hupericopsis persica* также трехбороздные, продолговатые, с полюса трехлопастные. Борозды длинные, края неровные. Мембрана борозд крупнозернистая. Скульптура равномерно-сетчатая. Полярная ось—34 мк. Экваториальная ось—28 мк. Экзина—1,8 мк.

Сравнительное изучение анатомического строения стеблей представителей рода *Frankenia* выявило много отличительных признаков у этих видов. Как уже отмечалось, виды различаются структурой эпидермальных клеток, строением и количеством слоев коровой паренхимы, структурой, типом возникновения и степенью выраженности элементов механического кольца. Виды *Frankenia* отличаются и по характеру выраженности ксилемы. У некоторых видов она развита очень сильно (*Frankenia revoluta*, *F. chilensis*, *F. raciflora*).

Структура стебля представителей *Frankenia* говорит о наличии специализации и приспособлений у этих растений для жизни в крайне не-

благоприятных условиях существования. Известно, что представители этого рода произрастают в пустынных и часто засоленных местностях. Являясь обычно микрофильными растениями, они, по-видимому, не в состоянии полностью выделять вторичные продукты обмена обычным путем, в связи с чем у представителей этого рода в стеблях имеется своеобразная выделительная система, подобная той, что отмечена рядом авторов у полупаразитов и паразитов [10, 11]. Клетки с гидрофильным содержимым встречаются как в перимедулярной зоне, так и во флоэме, коре и эпидерме, что дает возможность этим растениям выделять на поверхность стебля даже кристаллы соли.

Интенсивной выделительной функции способствуют также железистые волоски (*F. revoluta*).

Известно, что виды *F. laevis* и *F. revoluta* некоторыми авторами [12] включаются в объем вида *F. hirsuta*, который они рассматривают довольно широко. Однако сравнительно-анатомическое изучение этих видов, проведенное нами, выявило глубокие отличия как в структуре стебля, так и листа. *F. laevis* и *F. revoluta*, по нашему мнению, вполне самостоятельные виды. Следует отметить, что нами изучена структура стебля *F. hirsuta*, взятого из крайних точек довольно большого его ареала. Полученные данные вновь подтверждают преимущество изучения анатомического строения перед данными внешней морфологии при решении систематических вопросов. Анатомические признаки, как более консервативные, более длительное время сохраняют индивидуальные черты.

Что касается представителей родов *Beatsonia*, *Hypericopsis*, *Niederleinia*, то по своей структуре они в общем сходны с родом *Frankenia*, как это и следовало ожидать. Однако эти роды отличаются своеобразием эпидермальных клеток, структурой коры и строением механического кольца.

Особенно сходны по строению стебля *Frankenia hirsuta* и *Hypericopsis persica*; *Beatsonia portulacifolia* и *Frankenia laevis*.

Несколько более обособлен в этом отношении род *Niederleinia*. Отличие выражается в очень мощной коровой паренхиме (22 слоя) и тонкой кутикуле, а также сравнительно слабо развитой механической ткани. Некоторое отдаленное сходство наблюдается между *Niederleinia juniperoides* и видом *Frankenia raciflora* (слабо выраженная кутикула и мощно развитая кора).

Изучение структуры листа у представителей сем. Frankeniaceae показало, что у большинства изученных видов имеется ксероморфная структура, что выражается в эрикоидной форме, изолатеральности, наличии плотного мезофилла. Строение мезофилла весьма своеобразно, так как кроме слоев столбчатой ткани остальные представлены продолговатыми клетками, расположенными довольно плотно, так что межклетники почти не различимы. Ксероморфность структуры листа подтверждается также наличием у большинства представителей сильно выраженного опушения в виде простых и железистых волосков, а также

присутствием у некоторых видов в клетках мезофилла гидрофильного содержимого, по-видимому, выполняющего важные функции в регуляции водного баланса.

Интересно отметить, что у всех представителей Frankeniaceae в листе сильно редуцирована механическая ткань, что обычно характерно для галофитов [13].

Особенно близки по структуре листа представители родов Frankenia, Beatsonia и Hypericopsis, которые различаются лишь в небольших деталях. Наиболее обособленным является род Niederleinia, лист которого, несмотря на отсутствие дифференциации мезофилла, представленного однообразными продолговатыми клетками, по своей структуре скорее напоминающей губчатую ткань, сохраняет ряд признаков мезоморфного строения.

По строению пыльцевого зерна изученные роды весьма сходны. Они трехбороздные и различаются в основном только формой, размерами и незначительными признаками в строении борозды.

Проведенное сравнительно-анатомическое исследование выявило монолитность семейства Frankeniaceae, позволило подтвердить его систематику и высказать некоторые соображения относительно приспособления его представителей к жестким экологическим условиям.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 29.XII 19776 г.

Ա. Պ. ՄԵԼԻԿՅԱՆ, Ժ. Դ. ԱՎԱԿՅԱՆ, Բ. Ի. ԴԻԼԴԱՐՅԱՆ

FRANKENIACEAE ԸՆՏԱՆԻՔԻ ԿԱՐԳԱԲԱՆԱԿԱՆ ԵՎ ԷԿՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՀԱՐՑԵՐԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հոդվածում տրվում են Frankeniaceae ընտանիքի ներկայացուցիչների համեմատական-անատոմիական և պալինոլոգիական ուսումնասիրությունների արդյունքները:

Ուսումնասիրված են Frankeniaceae ընտանիքի բոլոր ցեղերի, բացառությամբ Anthobryum ցեղի, ներկայացուցիչների ցողունի և տերևի անատոմիական կառուցվածքները, և փոշեհատիկի ստրուկտուրան: Բացահայտվեց, որ Frankenia, Beatsonia, Hypericopsis ցեղերի մի շարք տեսակների ցողունի և տերևի անատոմիական կառուցվածքներն ունեն որոշակի նմանություն:

Ցողունի և տերևի կառուցվածքները լավ են արտահայտում նաև այս ընտանիքի ներկայացուցիչների էկոլոգիան: Այսպես, Frankenia, Beatsonia, Hypericopsis ցեղերի տեսակների ցողունը և հատկապես տերևներն ունեն քսերոմորֆ, իսկ Niederleinia ցեղը համեմատաբար մեղմորֆ թույլերին հատուկ կառուցվածք: Բացահայտված է նաև, որ Frankeniaceae ընտանիքի ներկայացուցիչների մեծ մասը հանդիսանում են հալոֆիտներ:

Ուսումնասիրված ցեղերը պալինոլոգիապես քիչ են տարբերվում միմյանցից:

Կատարված համեմատական-անատոմիական և պալինոլոգիական ուսումնասիրությունները կրկին հաստատեցին այս ընտանիքի մոնոլիտ լինելը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Hatchinson J.* The Families of flowering plants, I—II, 1959.
2. *Hatchinson J.* The genera of flowering plants I, Dicotyledons, Oxford, 1964.
3. *Gundersen A.* Families of dicotyledons, Waltham, 1950.
4. *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966.
5. *Takhtajan A. L.* Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen, Jena, 1973.
6. *Novak F. A.* Vissy rostliny, Praha, 1961.
7. *Surgis E.* Recherches sur les Frankeniaceae Rev. gen. Bot. 34, 1922.
8. *Metcalf C. R.* and *Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons I, Oxford, 1965.
9. *Эсуу К.* Анатомия растений. М., 1969.
10. *Мамулян Е. М.* Сб. студ. научн. тр. ЕГУ, 1970.
11. *Цатурян Т. Г.* Биологический журнал Армении, 27, 12, 44, 1974.
12. *Index Kewensis plantarum phanerogamarum*, Oxford.
13. *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954.