



С.Л. МОСЯКІН

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

**ДО ПИТАННЯ ПРО ПОХОДЖЕННЯ
ДВОДОМНИХ АМАРАНТІВ
(*AMARANTHUS* L., *AMARANTHACEAE* JUSS.)**

Ключові слова: *Amaranthaceae*, *Amaranthus*, subgen. *Acnida*, дводомність, систематика, фітогеографія.

Родина *Amaranthaceae* широко репрезентована у тропічних, субтропічних і почасти помірних зонах обох півкуль [5, 6, 10, 14, 16, 23]. Проте у помірних зонах спонтанно зростають переважно представники майже космополітного роду *Amaranthus* L., а представники деяких інших родів трапляються значно рідше [2, 3].

У 1753 р. К. Лінней [12] описав роди *Amaranthus* L. s. str. та *Acnida* L. У подальшому були описані й інші сегрегатні роди: *Euxolus* Rafin., *Pentrius* Rafin., *Albersia* Kunth, *Acanthochiton* Тогге та ін. (див. огляд у статті [14]). Згодом більшість систематиків дійшли висновку про недоцільність їх виділення зі складу *Amaranthus* s. l. Як і у випадку з іншими проблематичними сегрегатними родами, при вирішенні питання про самостійність таксону родового рангу слід брати до уваги наявність споріднених чітко окреслених родів, які були б тісніше спорідненими з внутрішньородовими таксонами родового агрегату, ніж ці таксони між собою. Для *Amaranthus* ми не можемо вказати такого «зовнішнього» роду. Отже, згадані таксони доцільно розглядати саме як внутрішньородові підрозділи монофілетичного роду *Amaranthus* s. l., а не як сегрегатні «вузькі» роди.

Саме ця концепція була запроваджена автором та К.Р. Робертсоном при розробці нової системи роду *Amaranthus* [13, 14]. Додаткові міркування стосовно подальшого вдосконалення системи *Amaranthus* розглядаються у праці автора [4].

Amaranthus subgen. *Acnida* (L.) Aellen ex K.R. Robertson, 1981, J. Arnold Arbor. 62(3): 283. [Aellen in Hegi, 1959, Illustr. Fl. Mitteleur., ed. 2, 3/2: 467, 474, nom. inval.]. — *Acnida* L., 1753, Sp. Pl.: 1027.

Описаний К. Ліннеєм рід [12] *Acnida* (тип — *Acnida cannabina* L.) широко визнавався багатьма авторами аж до 1955 р., коли Дж.Д. Сауер [18] переконливо обгрунтував доцільність його включення до роду *Amaranthus*, але не запропонував нової номенклатурної комбінації в будь-якому внутрішньородовому ранзі. Це пізніше зробив П. Еллен [5], перевівши *Acnida* у ранг підроду, але не вказавши базіонім. Це упущення автоматично зробило запропоновану комбінацію невалідною, що згодом було виправлене К.Р. Робертсоном у його обробці родини *Amaranthaceae* для флори південного сходу США [16].

Дводомні амаранти утворюють досить чітко окреслену групу як у морфологічному, так і у географічному аспекті [5, 13, 14, 18–20]. Вони є переважно північноамериканськими рослинами, хоч ареали деяких видів простягаються у Центральну Америку та навіть на північ Південної Америки (наприклад, *A. australis* (A. Gray) Sauer трапляється у Мексиці, Венесуелі, Суринамі, Французькій Гвіані та навіть на півночі Бразилії) [20]. Підрід *Acnida* може бути розділений принаймні на три досить природні секції [13, 14], які й розглядаються нижче. Основними діагностичними ознаками цих секцій є розкривні або нерозкривні плоди, форма листочків оцвіттини (переважно у маточкових квітках) і приквіток [1, 5, 13, 14 та ін.].

Amaranthus subgen. *Acnida* sect. *Acnida* (L.) Mosyakin & K.R. Robertson, 1996, Ann. Bot. Fennici, 33: 277. — *Acnida* L. 1753, Sp. Pl.: 1027.

До цієї секції належать *A. cannabinus* (L.) Sauer (тип секції), *A. australis* (A. Gray) Sauer, *A. floridanus* (S. Wats.) Sauer, *A. tuberculatus* (Moq.) Sauer, *A. rudis* Sauer (*A. tamariscinus* auct., non Nutt.). Вони характеризуються значно редукованими листочками оцвіттини маточкових квіток і здебільшого нерозкривними плодами. Три види секції звичайно взагалі не мають листочків оцвіттини при маточкових квітках або ж інколи у них є один дрібний листочок оцвіттини завдовжки до 1 мм. Проте у двох видів (*A. rudis* та *A. floridanus*) звичайно наявні один—два листочки оцвіттини завдовжки до 1,5—2,0 мм. Таким чином, ці види є морфологічно перехідними до наступної секції. До того ж один з видів секції, *A. rudis*, має розкривні плоди, що ще більше наближає його до секції *Saueranthus*, а саме до *A. arenicola*. Всі інші ознаки як *A. rudis*, так і *A. floridanus* все ж характерніші для секції *Acnida* s. str. Разом з тим трапляються перехідні форми між *A. tuberculatus* та *A. rudis*, завдяки чому було запропоновано вважати *A. rudis* формою або різновидом *A. tuberculatus* s. l. [15].

Amaranthus subgen. *Acnida* sect. *Saueranthus* Mosyakin & K.R. Robertson, 1996, Ann. Bot. Fennici, 33: 277.

Секція включає чотири види: *A. palmeri* S. Wats. (тип секції), *A. watsonii* Standl., *A. arenicola* I.M. Johnston та *A. greggii* S. Wats., які характеризуються добре розвиненими, розширеними у верхній частині листочками оцвітини та звичайно розкритими плодами (за винятком ухильного виду *A. greggii*, що має нерозкриті плоди, проте за іншими морфологічними ознаками нагадує *A. palmeri*) [18]. *A. arenicola* явно належить до цієї групи, але через дуже подібний вид *A. rudis* пов'язаний і з попередньою секцією [13].

Amaranthus subgen. *Acnida* sect. *Acanthochiton* (Torrey) Mosyakin & K.R. Robertson, 1996, Ann. Bot. Fennici, 33: 277. — *Acanthochiton* Torrey, 1853, Bot. Report Exp. Sitgr.: 170.

Монотипна секція, як важалося, репрезентована лише одним морфологічно ухильним видом *Amaranthus acanthochiton* Sauer (*Acanthochiton wrightii* Torrey) [10, 13, 14, 19]. Ці рослини поєднують декілька ознак, дуже незвичайних для дводомних і будь-яких інших амарантів: зокрема, надто широкі дельтоїдні листкоподібні приквітки маточкових квіток, вузьколанцетні або лінійні листкові пластинки із зазубреними або кучерявими краями. Водночас морфологічна будова тичинкових квіток у *A. acanthochiton* принципово нічим не відрізняється від будови тичинкових квіток інших дводомних та одностомних амарантів, зокрема видів секції *Saueranthus* [13, 18]. Цікаво зазначити, що при першоописі роду *Acanthochiton* Дж. Торре [22] висловив помилкову думку про його приналежність до родини *Chenopodiaceae*.

Нещодавно з північної Мексики був описаний новий дводомний вид *Amaranthus acanthobracteatus* Henrickson [11], дуже близький до *A. acanthochiton*. Його таксономічний статус і спорідненість потребують подальших досліджень.

Аналіз системи та фітогеографічних особливостей роду *Amaranthus* засвідчує, що основні події його первинної еволюційної диференціації відбувалися переважно на Американському континенті, у неотропічній області, а згодом і в південній частині Північної Америки. Тетиська (Середземна) зона відіграла дуже незначну роль в еволюції та розселенні представників *Amaranthus*, на відміну від багатьох представників *Chenopodiaceae*.

Дводомність у роді *Amaranthus* s. l. є похідною ознакою. Еволюція групи дводомних амарантів, найімовірніше, йшла у напрямку до повної дводомності (різностатевість рослин), морфологічної редукції оцвітини жіночих квіток і «повернення» до нерозкритих плодів. Адаптаційна цінність цих ознак досить зрозуміла. По-перше, дводомність еволюційно та екологічно виправдана лише тоді, коли є певна гарантія перехресного запилення. Умови для виникнення та поступового еволюційного розвитку дводомних амарантів — типових анемофільних рослин, могли створитися лише у відкритих ландшафтах і місцезростаннях. Це, зокрема, літоральні, алювіальні та еродовані ділянки, широкі долини річок, прерії та напівпустелі. Морфологічна редукція оцвітини у дводомних рослин взагалі та в *Amaranthus* subgen. *Acnida* зокрема пов'язана з необхідністю усунути потенційні перешкоди на

шляху пилку до приймочки маточки. Дещо проблематичніше пояснити повернення до нерозкривних плодів, але, на нашу думку, ця особливість також знаходить цілком раціональне пояснення. Аналіз екологічних особливостей дводомних видів *Amaranthus* переконливо доводить, що типові алювіальні, а тим більше прибережно-водні види, такі, як *A. australis* або *A. floridanus*, котрі часто зростають на мілководді, майже завжди мають нерозкривні плоди. Причому у багатьох випадках насінина займає не весь простір усередині плоду, залишаючи досить велику заповнену повітрям порожнину. Цілком очевидно, що такі плоди є найпридатнішими для рознесення водою (гідрохорія) або для комбінації гідро-, баро- та анемохорії. Разом з тим адаптивна роль збільшених листочків оцвітини маточкових квіток у секції *Acanthochiton* не зовсім зрозуміла.

На нашу думку, представники *Amaranthus* sect. *Acnida*, очевидно, виникли та еволюціонували від якихось південноамериканських або карибських предків, споріднених із предковими представниками секції *Centrusa* Griseb. (subgen. *Amaranthus*), що включає лише один сучасний вид *A. spinosus* L., який зараз значно поширений у тропіках і субтропіках, однак походить з Південної Америки. В останнього виду плоди можуть бути розкривними або нерозкривними (інколи навіть на одній і тій же рослині): від плодів, що розкриваються поздовжньою щілиною, та плодів, які неправильно розтріскуються, до повністю нерозкривних плодів. Широка варіабельність за цією ознакою відкриває декілька потенційних шляхів подальшої еволюції. *A. spinosus* також демонструє тенденцію до набуття дводомності. Зокрема, у багатьох його форм на одній рослині явно домінують маточкові чи тичинкові квітки або ж рослини можуть бути функціонально одностатевими [5, 14, 16]. Такі особливості не обов'язково є свідченням безпосередніх філогенетичних зв'язків сучасного виду *A. spinosus* з підродом *Acnida*, але цей приклад важливий для пояснення механізму набуття дводомності у предкових видів. Вузькі суцвіття *A. spinosus* також нагадують вузькоциліндричні або перервані суцвіття представників секції *Acnida* (*A. cannabinus* та споріднені види). Ці дві групи подібні також за своїми ареалами, приуроченими переважно до периферії Карибського басейну.

Слід взяти до уваги, що *A. spinosus* (або його предок), очевидно, брав участь у формуванні алополіплоїдного *A. dubius* (нотосекція *Dubia* Mosyakin & K.R. Robertson) за рахунок давньої гібридизації з якимось видом із групи *A. hybridus* L. s. l. Це хіба що не єдиний достовірно зареєстрований випадок видоутворення шляхом поліплоїдії в роді *Amaranthus* взагалі (див. огляд [13]).

Amaranthus spinosus, ймовірно, дозволяє також філогенетично пов'язати підроди *Amaranthus* та *Albersia* (Kunth) Gren. & Godr., оскільки він досить подібний до деяких видів підроду *Albersia*, зокрема до *A. viridis* L. Це стосується загального габітусу, будови суцвіття і плодів. Унікальна риса *A. spinosus* — наявність приквіток, модифікованих у шипи у базальних квіток суцвіття при основі листка (хоча трапляються й форми без шипів) — є пізнішим адаптив-

ним надбанням. *A. viridis* звичайно має колосоподібні верхівкові суцвіття. Ця риса найхарактерніша для підроду *Amaranthus*, але може розвиватися незалежно у декількох таксономічно досить віддалених видів підроду *Albersia*.

Зважаючи на викладені вище аргументи, можна дійти висновку, що секція *Centrusa* займає базальне положення, принаймні стосовно видів секції *Amaranthus* та, можливо, деяких представників підроду *Acnida* у його сучасному розумінні. Результати дослідження ITS-регіону (ITS-1, 5.8S rDNA та ITS-2) ядерної рибосомної ДНК 15 видів *Amaranthus* флори Китаю [21] підтвердили філогенетично базальне положення *A. spinosus* серед досліджених видів. Ці ж результати вказують і на глибоку філогенетичну дивергенцію підродів *Amaranthus* та *Albersia* (останню групу китайські автори чомусь називають «sect. *Paucestamen*», nom. inval.). Дані електрофоретичних досліджень білків насіння [17] також підтверджують розділення двох зазначених підродів (у цитованій статті ці групи вказуються як sect. *Amaranthus* та sect. *Blitopsis*). Визнані нами [13, 14] підроди підтверджені й недавніми порівняльно-морфологічними дослідженнями М. Костеа та ін. [7–9].

Amaranthus palmeri та близькі види (дводомні амаранти з секції *Saueranthus*), очевидно, споріднені також із представниками групи *A. hybridus* — *A. powellii* (*Amaranthus* subgen. *Amaranthus* sect. *Amaranthus*), але справжній характер цих філогенетичних відносин поки що не зовсім зрозумілий (прямі відносини предка-нащадка, паралельна або конвергентна еволюція чи давня гібридизація?).

Варто зазначити, що *A. fimbriatus* (Torrey) Benth. ex S. Wats. (одномомний вид з лінійними або вузьколінійно-ланцетними листками, верхівковими колосоподібними та пазушними суцвіттями й п'ятьма виразно розширеними у верхній частині, зубчастими або бахромчастими на верхівці та по краях листочками оцвітини маточкових квіток) і деякі споріднені з ним види (*A. obcordatus* (A. Gray) Standl., *A. chihuahuyensis* S. Wats. тощо) за ознаками як вегетативних, так і генеративних органів досить подібні до морфологічно унікального дводомного виду *A. acanthochiton* (секція *Acanthochiton*) [14]. Згадані види подібні й за своїми ареалами: вони поширені в межах одного й того ж регіону південно-західної частини США та суміжних територій північної Мексики. Подібність (або спорідненість, якщо така буде підтверджена) *A. fimbriatus* і *A. acanthochiton* може значно змінити наше розуміння походження та видового складу підроду *Acnida*.

Можливо, дводомні амаранти насправді є поліфілетичною групою, яка складається принаймні з двох (або навіть трьох) незалежних філогенетичних гілок, що приблизно відповідають трьом окресленим нами секціям підроду [13, 14]. Дводомні амаранти могли виникнути незалежно й багаторазово (принаймні двічі) від одномомних предків — базальних представників підроду *Amaranthus*. Проте наша гіпотеза поліфілетичного походження дводомності в роді *Amaranthus* має бути критично перевірена, бажано із застосуванням молекулярно-філогенетичних методів.

1. Волгин С.А. Происхождение цветка в семействе *Amaranthaceae* и тенденции его специализации // Ботан. журн. — 1987. — 72, № 10. — С. 1338—1345.
2. Гусев Ю.Д. Обзор рода *Amaranthus* L. в СССР // Ботан. журн. — 1972. — 57, № 5. — С. 457—463.
3. Мосякин С.Л. Сем. *Amaranthaceae* Juss. — Амарантовые: Род *Amaranthus* L. // Флора Восточной Европы (Flora Europae Orientalis). — Санкт-Петербург: Мир и семья-95, 1996. — Т. 9. — С. 11—18.
4. Мосякин С.Л. Систематика, фитогеография та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Дис. ... д-ра біол. наук. — Київ, 2003. — 525 с.
5. Aellen P. *Amaranthus* L. // G. Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. — Aufl. 2. — München: Lehmann Verlag, 1959 (Repr. Berlin; Hamburg: Paul Parey Verlag, 1979). — Bd. 3, T. 2. — P. 465—516.
6. Clemants S.E. *Chenopodiaceae* and *Amaranthaceae* of New York State. — New York: New York State Museum (Bulletin N 485), 1992. — P. 1—100.
7. Costea M., DeMason D.A. Stem morphology and anatomy in *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) — Taxonomic significance // J. Torrey Bot. Soc. — 2001. — 128, N 3. — P. 254—281.
8. Costea M., Sanders A., Waines G. Preliminary results toward a revision of the *Amaranthus hybridus* species complex (*Amaranthaceae*) // Sida. — 2001. — 19, N 4. — P. 931—974.
9. Costea M., Sanders A., Waines G. Notes on some little known *Amaranthus* taxa (*Amaranthaceae*) in the United States // Sida. — 2001. — 19, N 4. — P. 975—992.
10. Eliasson U.H. Floral morphology and taxonomic relations among the genera of *Amaranthaceae* in the New World and the Hawaiian Islands // Bot. J. Linn. Soc. — 1988. — 96. — P. 235—283.
11. Henrikson J. *Amaranthus acanthobracteatus* (*Amaranthaceae*) // Sida. — 2004. — 21, N 1. — P. 11—17.
12. Linnaeus C. Species Plantarum. — Holmiae [Stockholm], 1753. — Vol. 1—2. — 1200 p. [Facsimile of the first edition: Vol. 1. 1957. With introduction by W.T. Stearn; Vol. 2. 1959. Appendix by J.L. Heller and W.T. Stearn. — London: Ray Society.]
13. Mosyakin S.L., Robertson K.R. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) // Ann. Bot. Fennici. — 1996. — 33, N 4. — P. 275—281.
14. Mosyakin S.L., Robertson K.R. *Amaranthus* Linnaeus // Flora of North America north of Mexico / Ed. by FNA Editorial Committee. — New York; Oxford: Oxford Univers. Press, 2003. — Vol. 4. Magnoliophyta. Caryophyllidae. Part 1. — P. 410—435.
15. Pratt D.B., Clark L.G. *Amaranthus rudis* and *A. tuberculatus* — one species or two? // J. Torrey Bot. Soc. — 2001. — 128, N 3. — P. 282—296.
16. Robertson K.R. The genera of *Amaranthaceae* in the Southeastern United States // J. Arnold Arboretum. — 1981. — 62. — P. 267—313.
17. Sattour R.H., Hammoud M.A., Abd Alla S.A. Electrophoretic variations in *Amaranthus* // Bot. Bulletin Academia Sinica (Taipei). — 1993. — 34, N 1. — P. 37—42.
18. Sauer J.D. Revision of the dioecious amaranths // Madroño. — 1955. — 13, N 1. — P. 5—46.
19. Sauer J.D. The grain amaranths and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1967. — 54, N 2. — P. 103—137.
20. Sauer J.D. The dioecious amaranths: a new species name and major range extensions // Madroño. — 1972. — 21, N 6. — P. 426—434.
21. Song Bao-Hua, Chen Zhi-Duan, Wang Xiao-Quan, Li Fa-Zeng. Sequence analysis of the ITS region of nuclear ribosomal DNA (nrDNA) in Chinese *Amaranthus* and its systematic utility // Acta Bot. Sin. [Zhiwu Xuebao]. — 2000. — 42, N 11. — P. 1184—1189.
22. Torrey J. Botany // Report of an expedition down the Zuñi and Colorado rivers by Captain L. Sitgreaves. — Washington: Robert Armstrong, Publ. Print., 1853. — P. 155—178.
23. Townsend C.C. *Amaranthaceae* // The families and genera of vascular plants / Ed. by K. Kubitzki. — New York: Springer-Verlag, 1993. — Vol. 2: Flowering Plants, Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. — P. 70—91.

Рекомендує до друку
Р.І. Бурда

Надійшла 06.04.2004

С.Л. Мосякин

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ДВУДОМНЫХ АМАРАНТОВ
(*AMARANTHUS* L., *AMARANTHACEAE* JUSS.)

Двудомные амаранты (*Amaranthus* subgen. *Acnida* (L.) Aellen ex K.R. Robertson) представлены тремя группами, которые рассматриваются как секции *Acnida* (L.) Mosyakin & K.R. Robertson, *Saueranthus* Mosyakin & K.R. Robertson и *Acanthochiton* (Torrey) Mosyakin & K.R. Robertson [13, 14]. Морфологические и фитогеографические данные свидетельствуют о том, что двудомность в роде *Amaranthus* является производным признаком. Очевидно, двудомные виды возникли в открытых местообитаниях (побережья, долины рек, нарушенные местообитания, пустыни, полупустыни, прерии). Процесс приобретения двудомности сопровождался развитием адаптивных признаков, характерных для некоторых групп подрода (редукция околоцветника для обеспечения более успешного перекрестного опыления, нераскрывающиеся плоды для более успешной гидро- и анемохории и др.). Возможно, разные группы двудомных амарантов возникали независимо от однодомных предков по крайней мере дважды, что ставит под сомнение монофилию подрода *Acnida* в его современном понимании.

S.L. Mosyakin

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

ON THE ORIGIN OF DIOECIOUS AMARANTHS
(*AMARANTHUS* L., *AMARANTHACEAE* JUSS.)

Dioecious amaranths (*Amaranthus* subgen. *Acnida* (L.) Aellen ex K.R. Robertson) are represented by three groups recognized by Mosyakin & Robertson [13, 14] as sections *Acnida* (L.) Mosyakin & K.R. Robertson, *Saueranthus* Mosyakin & K.R. Robertson, and *Acanthochiton* (Torrey) Mosyakin & K.R. Robertson. Judging from available morphological and phytogeographical evidence, dioecy is a derived character in *Amaranthus*. Most probably dioecy evolved in plants growing in open habitats, such as coastal areas, river valleys, disturbed plant communities, deserts, semi-deserts, and prairies. It was accompanied by development of several adaptive morphological traits in some groups (perianth reduction for more successful cross-pollination through anemophily, indehiscent utricles for more successful hydro- and anemochory, etc.). Dioecious amaranths probably independently evolved from monoecious ancestors at least twice, and thus monophyly of subgen. *Acnida* is questionable.