

// Тр. Бот. ин-та АН СССР, Флора и систематика высших растений, сер. I, 3. М.-Л. 7-66.

- Васильченко И. Т. 1937. Определитель всходов сорных растений СССР. М., Л., 351 с.
- Галстян Ц. Т. Амарант и технология его возделывания. 2000. Ереван. (На арм. яз.) (Փայտիւնի Յ. Տ. 2000. Ամարանտը եւ նրա մշակութային օրինակները: 41 է. Երևան)
- Гинс М. С. 2002. Биологически активные вещества амаранта. М. 156 с.
- Горенко М. М. 1995. Генофонд овощного амаранта: виды и внутривидовая изменчивость // Новые нетрадиционные растения и перспективы их практического использования. Материалы I-ого международного симпозиума. Пушино: 75-76. М.
- Гудвин Т., Мерсер Э. 1986. Введение в биохимию растений. Т. 2. 302 с. М.
- Гусев Ю. Д. Обзор рода *Amaranthus* L. в СССР // Бот. журн., 57, 5: 457-492.
- Зарипова Л. П. 1985. Ресурсы кормового белка. Изд. Казанского ун-та. 177 с. Зволинский В. П. 1995. Продовольствие и стабильность общества // Междунар. академия информатизации. М., Нью-Йорк: 97-116.
- Кононков П. Ф., Бунин М. С., Кононкова С. Н. 1992. Новые овощные растения. М. 112 с.
- Кононков П. Ф., Гинс В. К. 1996. Проблемы интродукции амаранта // Картофель и овощи, 6: 24.
- Мироненко А. В., Домаш В. И., Рогученко И. В. 1990. Белки культурных и дикорастущих кормовых растений. Минск. 212 с.
- Новиков Ю. Ф. 1989. Коэффициент биоконверсии. М. 198 с.
- Пинегин В. Г. 1990. Амарант в США // Земледелие, 5: 18-21.
- Серебряков И. Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника, 3: 145-208, М.; Л.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1967. Экологическая морфология высших растений в СССР // Бот. журн., 52, 10: 1449-1477.
- Федоров Ал. А. (ред.). 1985. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Л. 460 с.
- Чернов И. А., Земляной Б. Я. 1991. Амарант — фабрика белка. Казань. 91 с.
- Becker R., Wheller E. L. 1981. Compositional Study of amaranth grain // Journal of Food Science, 46: 1175-1180.
- Brenner D. M., Baltensperger D. D., Kulakov P. A. 2000. Genetic resources and breeding of *Amaranthus* L. // Plant Breeding Reviews, 19: 227-253.
- Jacobsen S.-E. and A. Mujica. 2003. The genetic resources of Andean grain amaranths (*Amaranthus caudatus* L., *A. cruentus* L. and *A. hypochondriacus* L.) in America // Plant Genetic Resources Newsletter, 133: 41-44.
- Khoshoo T. N., Pal M. 1972. Cytogenetic patterns in *Amaranthus* // Chromosomes Today, 3: 259-271.
- Kulakov P. A. 1990. Simply inherited genetic variation in grain amaranth L. // Advances in New Crops. In: Janick J., Simon J. E., eds. Timber Press, Portland, OR, USA. 218-243.
- Lehman J. W., Clark R. L. 1990. Hybridization of grain amaranth L. // Advances in New Crops. In: Janick J., Simon J. E., eds. Timber Press, Portland, OR, USA. 268-289.
- Maby T. J. 1980. Betalains // Secondary plant products. — B. Springer-Verlag. 8, 513 p.
- Repo-Carrasco, Espinoza C., Jakobsen S.-E. 2003. Nutritional value and use of the Andean crops quinoa (*Chenopodium quinoa*) and kaniwa (*Ch. pallidicaule*) // Food Reviews International, 186-212.
- Saunders R., Becker R. 1984. *Amaranthus*: a potential food and feed resource // Advances in cereal science and technology, 6: 357-396.
- USDA, ARS. 1999. Germplasm Resources. Intl. Network-(GRIN) <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/genform.pl>.
- Vilyakov P. 1989. Oxalate in Vegetable Amaranth (*Amaranthus gangeticus*). Forms, Contents and their Possible implication for Human Health // J. Sci. Food Agric., 48: 469-474.

Институт ботаники НАН РА, Ачаряна 1, 0063, Ереван

Ж. А. АКОПЯН

БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *NOAEA* (*CHENOPODIACEAE*) В АРМЕНИИ

Проведено биолого-морфологическое исследование двух видов рода *Noaea* (*Chenopodiaceae*), произрастающих в Армении: полукустарничка *Noaea mucronata* (Forssk.) Aschers. & Schweinf., представленного подвидами — ssp. *mucronata* и ssp. *leptoclada* (Woronow) Assadi и однолетника *N. minuta* Boiss. & Bal. Приводятся данные по морфологии этих видов, по биологии и фенологии цветения и плодоношения. Изученные виды иллюстрированы рисунками.

Նախընթացի Ժ. Ա. Ուոթ (Chenopodiaceae) ցեղի հայապահպան ներկայացուցիչների կենսամորֆոլոգիական հետազոտություն: Կարգաված է Նախապահանում աճող *Noaea* (*Chenopodiaceae*) ցեղին պատկանող 2 տեսակների՝ ssp. *mucronata* եւ ssp. *leptoclada* (Woronow) ենթատեսակներով ներկայացված *Noaea mucronata* (Forssk.) Aschers. & Schweinf. կիսաթփիկի եւ միամյա *N. minuta* Boiss. & Bal. կենսամորֆոլոգիական հետազոտում: Բերվում են տվյալներ այդ տեսակների մորֆոլոգիայի, ծաղկման եւ պտղաբերման վերաբերյալ: Բերվում են ուսումնասիրված տեսակների նկարները:

Akopian J. A. Bio-morphological research of *Noaea* genus (*Chenopodiaceae*) representatives in Armenia. Bio-morphological investigation of *Noaea* genus species, growing in Armenia — *Noaea mucronata* (Forssk.) Aschers. & Schweinf. represented by subsp. *mucronata* and subsp. *leptoclada* (Woronow) Assadi dwarf semishrubs, and annual *N. minuta* Boiss. & Bal. have been carried out. The data on the species morphology, and also flowering and fruiting biology are given. Researched species are illustrated by drawings.

Род *Noaea* Moq. представлен в Армении двумя видами: *N. minuta* Boiss. & Bal. и *N. mucronata* (Forssk.) Aschers. & Schweinf. с двумя подвидами — ssp. *mucronata* ssp. *leptoclada* (Woronow) Assadi (Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956; Assadi, 1999). Биолого-морфологическое исследование видов рода *Noaea* проводилось в природе — на сухих каменистых холмах в окрестностях Еревана, на высоте до 1100–1200 м над ур. м., и в условиях культуры — на коллекционном участке «Флоры и растительности Армении» Ереванского ботанического сада, расположенного в зоне полынной полупустыни, 1200 м над ур. м. На участке наблюдались образцы *N. mucronata* и *N. minuta*, пересаженные из природных местобитаний или размноженные в культуре посредством семян. При изучении морфологического строения растений использовался как живой, так и гербарный материал, детальные описания выполнялись с помощью бинокулярной лупы МБС-9. Фенологические наблюдения проводились по общепринятой методике. Растения во всех фазах онтогенеза зарисовывались.

N. mucronata ssp. *mucronata* и *N. mucronata* subsp. *leptoclada* — ксероморфные полупустынные полукустарнички. *N. mucronata* ssp. *mucronata* в Армении встречается повсеместно в Ереванском, а также в Ширакском, Дарелегисском, Зангезурском и Мегринском флористических районах, произрастает на сухих каменистых склонах, обычно в составе полынной растительности, на высоте 800–1200 (1600) м над ур. м. В тех же флористических районах, за исключением Зангезурского, произрастает ssp. *leptoclada*, который наряду с каменистыми, зачастую встречается на глинистых пространствах.

N. mucronata ssp. *mucronata* — распыленно-ветвистый полукустарничек 20–75 см высоты с очередными листьями и побегами и стержневым корнем. Однолетние побеги извилистые, сизые или беловатые, обычно горизонтально отклоненные. Листья голые или шершавые, острые, линейно-нитевидные, у основания расширенные. Ветви на концах переходят в колочку. В отличие от типового подвида, у *N. mucronata* subsp. *leptoclada* ветви на концах не переходят в колочку. Однолетние побеги у этого подвида удлиненные, вверх направленные, беловато-зеленые. С наступлением лета, которое в условиях

полупустыни сопровождается значительным повышением температуры воздуха и развитием водного дефицита, у полукустарничков *Noaea* наблюдается высыхание и опадение нижних листьев. Следует отметить, что нижние листья у них нитевидные, длинные до 30–50 мм, в то время как последующие, также как и прицветные, более

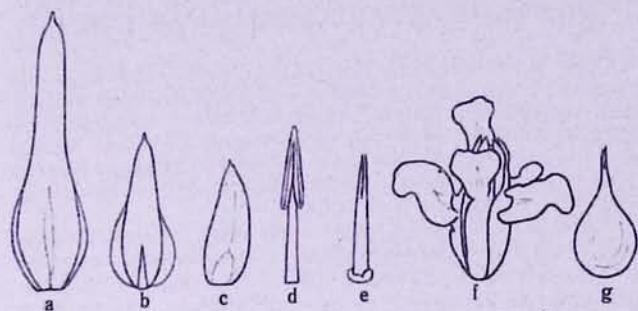


Рис 1. Строение прицветного листа, прицветничка, частей цветка, плода и семени (a–g) *N. mucronata* (Forssk.) Aschers. & Schweinf. ssp. *mucronata* (×5). a – прицветный лист, b – прицветничек, c – листочек околоцветника, d – тычинка, e – пестик, f – плод, окруженный околоцветником с крыловидными выростами, g – семя

короткие. Основная структура полукустарничка *N. mucronata* ssp. *mucronata* представлена системой многолетних зимующих побегов и однолетних побегов с ответвлениями 2–3 порядков. На второй год развития полукустарничка наблюдается переход от моноподиального к симподиальному базитонному ветвлению. Генеративные побеги у *N. mucronata* ssp. *mucronata* неспециализированные, и формируются как продолжение вегетативных. Осенью, после завершения плодоношения, верхние генеративные части побегов отмирают. Процесс отмирания распространяется примерно на 2/3–3/4 длины побега, до первой жизнеспособной зимующей почки. Перезимовывают одревесневшие основания побегов, представленные метамерами нижнего и, частью, среднего яруса, с многочисленными спящими почками. На следующий год развитие получают симподиальные побеги возобновления, развивающиеся от основания главного побега и формирующие структуру полукустарничка. В процессе морфогенеза в основании взрослого полукустарничка формируется группа тесно расположенных, зачастую переплетающихся, многолетних побегов от 5 до 15 см выс., имеющих общую корневую систему. Подобное ежегодное отмирание части годичных побегов с сохранением их древеснеющих оснований при незначительной высоте растений является ведущим признаком для жизненной формы ксероморфный полукустарник (Рачковская, 1957; Голубев, 1960).

Следует отметить, что подвиды *N. mucronata* ssp. *mucronata* и ssp. *leptoclada* наделены довольно близкими биоморфологическими характеристиками, и отличаются в основном вышеуказанными особенностями строения однолетних побегов, поэтому описание репродуктивной морфологии и биологии приводится для *N. mucronata* ssp. *mucronata*.

Цветки *N. mucronata* ssp. *mucronata* одиночные, широко расставленные по стеблю, или образующие на верхушке побегов колосовидные соцветия. Развитие бутонов на растениях наблюдается в (июне) июле–августе, а цветение в июле–сентябре, массовое цветение – в августе. Цветок пятимерный, окружен прицветным листом и парными продолговато-яйцевидными, килеватыми, лодочкообразными прицветничками. Доли околоцветника 3.5×1.2 мм, пленчатые с зеленым травянистым пятном в основании, остро ланцетные. Пыльники адаксиальные, 2.2×0.5 мм, линейные, темно-малиновой окраски, с двумя теками, соединенными на 1/2–2/3 длины линейным связником, переходящим в дистальный треугольный, плотный придаток 0.4×0.3 мм. Тычиночные нити (2.8)3.2×0.3 мм,

узко линейные, не окрашенные, в основании располагаются между лопастями подпестичного диска. Пестик 3.0 мм длины, булавовидный, зеленый, рылец два, шиловидных, 1.1 мм длины. Завязь округло-яйцевидная. Подпестичный диск блюдцеобразный, пятилопастной, светло-зеленый. При плодах на всех пяти долях околоцветника развиваются горизонтальные кремово-розовые или ярко-розовые крыловидные выросты неодинаковой величины и формы, два из которых обычно направлены вертикально вверх. При этом доли околоцветника более или менее отвердевают. Для сравнения отметим, что у *N. mucronata* ssp. *leptoclada* в период плодоношения наблюдается одревеснение основания долей околоцветника (Assadi, 1999). Семя около 2 мм дл., овальное, с вертикальным, спирально закрученным зародышем, в пазухах семядолей которого развиваются зачатки первых двух листьев. Особенности морфологии цветка и плода *N. mucronata* ssp. *mucronata* отражены на рис. 1 (a–g).

Порядок раскрытия цветков в соцветиях *N. mucronata* акропетальный, цветки обычно протероандриничные. В утренние часы в распускающемся бутоне начинается экспонирование звездчато-расставленных придатков и верхушек

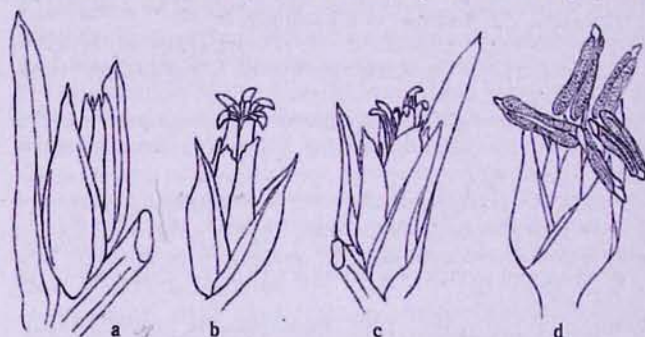


Рис 2. Этапы раскрытия цветка (a–d) *N. mucronata* (Forssk.) Aschers. & Schweinf. ssp. *mucronata* (×6).

интрорзных, вертикально расположенных и собранных в трубку пыльников (рис. 2a, b). На этой фазе интрорзной ориентации пыльников, между 11.30 и 13.00 часами дня, полураскрытые цветки *N. mucronata* опыляются небольшими пчелками из родов *Halictus*, *Nomia*, *Nomioides* (*Apoidea*), которых привлекают своей ярко-малиновой окраской пыльники и придатки на них, обильная пыльца и выделения подпестичного диска. Следует отметить, что вместе с постоянной энтомофилией, сопряженной с протероандрией, у *N. mucronata* наблюдается также факультативная анемофилия, которая характерна для цветков с выраженной протерогинией. При этом после завершения функционирования рылец в протерогиничных цветках, тычиночные нити примерно на 2 мм превышают доли околоцветника и верхушки рылец, и частично выносятся пыльники из околоцветника. В результате контакта с воздухом пыльники, ранее тесно сомкнутые в трубку, расходятся и меняют интрорзное по отношению к оси цветка положение на экстрорзное (рис. 2 c, d); пыльца рассеивается посредством ветра, пустые пыльники впоследствии опадают. Способность к экстрорзной ориентации пыльника в некоторой мере обусловлена наличием плотного придатка-грузика на его дистальном конце. После завершения опыления

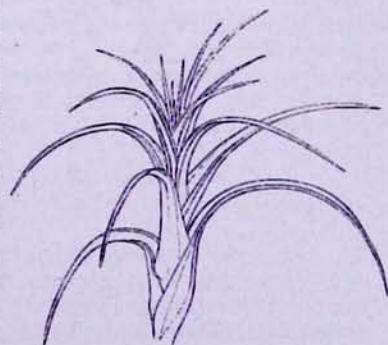


Рис 3. Фрагмент побега *N. minuta* Boiss. & Bal. (×4.5).

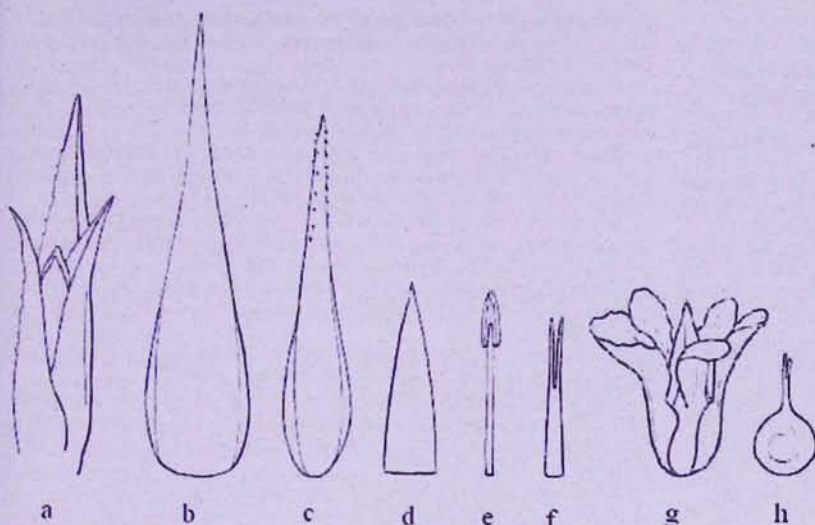


Рис 4. Строение прицветного листа, прицветника, частей цветка, плода и семени (а-г) *N. minuta* Boiss. & Bal. (×7).

а – бутон, окруженный прицветным листом и парными прицветниками, б – прицветный лист, с – прицветничек, d – листочек околоцветника, е – тычинка, f – пестик, g – плод, окруженный околоцветником с крыловидными выростами, h – семя

узкими пленчатыми краями. Цветки обоеполые, пятичленные. Листочки околоцветника пленчатые, ланцетные, (3)4.2×1 мм. Пыльники 0.8×0.2 мм, с гнездами на 3/4 соединенные связником, переходящим на верхушке в кремово-белый, плотный, тупой, треугольный придаток до 0.2 мм длины, составляющий 1/4 длины пыльника. Тычиночная нить 3 мм длины, узколанцетная, бледно фиолетового цвета. Пестик 3 мм длины, рыльца ярко-фиолетовые, шиловидно-нитевидные, составляют чуть менее половины длины пестика. Листочки околоцветника при плодах с 5 крыльями. Завязь при плодоношении шаровидная. Семя до 1.5 мм в диаметре, обычно округлое, с вертикальным по отношению к оси цветка, спиралевидно-закрученным зародышем с 2 (4) зачатками первых листьев. Особенности морфологии цветка и плода *N. minuta* отражены на рис. 4 (а-г).

Цветение *N. minuta* начинается в июне и продолжается до середины (конца) августа. Для цветков характерна протерогиния, пыльники как в бутоне, так и при цветении ориентированы интрорзно. Насекомоопыление у *N. minuta* не наблюдается, а особенности строения цветка указывают на возможность автогамии. В период плодоношения на всех долях околоцветника чуть выше середины развиваются крапчато дымчатые или розоватые, овальные, пленчатые, крыловидные выросты с выступающей срединной жилкой, до 2 мм в диаметре, направленные вверх. Плодоношение наблюдается с августа по сентябрь (начало октября). Для *N. minuta* характерны такие способы распространения плодов как анемо- и барохория. Осенью растения, завершившие вегетацию, становятся ломкими, и тогда возможен перенос посредством ветра всего растения или его фрагментов.

цветок вновь закрывается: тычиночные нити и доли околоцветника плотно прилегают к пестику, цветок смыкается парными прицветниками и прицветным листом.

Уже отмечалось, что у таких первично протерогинных, насекомоопыляемых представителей трибы *Salsola* как виды секции *Belanthera* рода *Salsola* и рода *Halothamnus* в случае дефицита насекомых и при неблагоприятных погодных условиях, диогамия развивается по типу протерогинии (Акопян, 1999, 2000). У *N. mucronata* ssp. *mucronata* также происходит смена способов опыления и основной способ опыления насекомыми страхуется ветроопылением за счет появления протерогинии.

Плодоношение начинается в августе, параллельно с цветением, и продолжается до конца октября – начала ноября. Распространение плодов наблюдается во второй декаде ноября. В этот период плоды, снабженные крыловидными выростами, выпадают из пазухи уже высыхающих и слегка расходящихся прицветничков и прицветника и осыпаются под материнское растение, далее разносятся ветром или муравьями. Нередко наблюдается опадание плодов вместе с окружающими их прицветниками и прицветником.

N. minuta в Армении произрастает в Ереванском и Дарегисском флористических районах, в полынной полупустыне, на сухих каменисто-щебнистых склонах, на высоте 800–1200 м над ур. м. Это однолетнее, серовато-зеленое, неолущее растение (рис. 3), от основания ветвящееся, с 2–4(8) почти параллельными, прямостоячими побегами от 3 до 20 см высоты, иногда коротко ветвистыми в основании. Листья 25–30 мм длины, кнаружи дуговидно-изогнутые, шиловидные, к основанию расширяющиеся, с пленчатыми краями до 0.7 мм шир., шершавые, по краю и средней жилке с прижатыми зубчатыми волосками. Прицветные листья до 22 мм длины, яйцевидно-ланцетные с остроконечием, по краю пленчатые, наверху опушены зубчатыми волосками. Прицветники яйцевидно-узколанцетные (4)9×(0.6)1 мм, с остроконечием, к основанию с

ЛИТЕРАТУРА

- Акопян Ж. А. 1999. К биологии цветения *Halothamnus glaucus* (M. Bieb.) Botsch. (*Chenopodiaceae*). Вопросы современной ботаники и микологии. Сб. статей, посв. 75-летию каф. бот. ЕрГУ. Ереван. 34–36.
- Акопян Ж. А. 2000. Антэкологическое исследование видов рода *Salsola* секции *Belanthera* Iljin (*Chenopodiaceae*) гало- и гипсофитных полупустынь Армении // Мат. междунар. науч. конф. «Биогеографические и экологические аспекты процесса опустынивания в аридных и семиаридных регионах». Ереван. 56–59.
- Голубев В. Н. 1960. О месте полукустарников в ряду эволюции жизненных форм от деревьев к травам // Бюлл. ГБС. 36: 71–77.
- Рачковская Е. И. К биологии пустынных полукустарников // Тр. Бот. Ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 11: 5–87.
- Тахтаджян А. Л., Мулкиджанян Я. И. 1958. Род *Noaea* Moq. (*Chenopodiaceae*) // Флора Армении, 2: 354–369.
- Assadi M. 1999. A revision of the genus *Noaea* Moq. (*Chenopodiaceae*) in Iran // Iran. Journ. Bot. 8(1): 23–33.

Институт ботаники НАН РА, Ачаряна 1, 0063, Ереван
e-mail: akopian_janna@inbox.ru