Максимов Н. А. 1958. Краткий курс физиологии растений. Москва.

Меликян А. П., Дильдарян Б. И. 1975. Типы анатомических структур стебля гаметофита разных экологических групп листостебельных мхов Армении // Биол. журн. Армении, 28, 1: 19–24.

Меликян А. П., Фарра М. С. 1991. Эколого-эволюционные признаки структуры стебля гаметофитов листостебельных мхов // Филогения и систематика растений. Мат. VIII Моск. совещ. по филог. раст.: 64–66. Москва.

Недоспасова Н. В. 1998. Жизненные формы бриевых мхов Псковской области // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тезисы докладов, представленных II(X) съезду Русского ботанического общества. Санкт-Петербург, 2: 138–139.

Оганезова Г. Г. 1999. К вопросу о природе адаптивности структуры семян (на примере таксонов из родства лилейных) // Фл., растит. и раст. рес. Армении, 12: 33–38.

Тахтаджян А. Л. 1998. Принципы организации и трансформации сложных систем. Эволюционный подход. Санкт-Петербург.

Фарра М. С. 1991. Ставнительная анатомия и ультраструктура гаметофитов листостебельных мхов Сирии // Автореф. канд. дисс., М., МГУ.

Crandall-Stotler B. 1986. Morphogenesis, development anatomy and bryophyte phylogenetics contraindications of monophyly // Journ. of Bryology. 14: 1–23.

Frahm J.-P. 1990. The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kinabalu, Saban (Malaysia) // Nova Hedwiga, 51, 1–2: 121–132.

Gimingham C. H., Brise E. M. 1956. Ecological studies on growth form in Bryophytes // Jour. of Ecology. 45, 3: 533–545.

Green T. G. A., Lange O. L. 1994. Photosynthesis in poikilohydric plants; a comparison of lichens and bryophytes //Schulze E. D., Caldwell M. M. (eds.). Ecophysiology of photosynthesis: 319–344. Springer-Verlag.

Haberlandt G. 1886. Beitrage zur Anatomie und Physiologie haubmoose // Jahrb. Wiss. Bot. 17: 359–498.

Hebant Ch. 1968. L'evolution des tissues conducteurs Cher lesa Mousess str. Bryopsida // Rev. Bryol. et Lichen. 36, 1–2: 111–113.

Hebant Ch. 1970–71. A new book at the conducting tissues of mosses (Bryopsida) their structure distribution and significance // Phytomorphology, 20, 4: 390–410.

Hebant Ch. 1974. Studies on the development of the conducting tissue system in the gametophytes. //Jour. Hattori Bot. 38: 54–57.

Isawo K., 1991. Systaitic studies on the conducting tissue of the gametophyte in mussel. 19. Relationships between the stem and seta in some species of *Polytrichaceae, Bryaceae, Mniaceae, Bartramiaceae* and *Dicranaceae*. //Sci. Repts. Kanazawa Univ. 34, 1: 1–19.

Lorentz P. G. 1867. Studien zur vergleichende Anatomie der Laubmoose Flora. Wien.

Schofield W. B. & Hebant Oh. 1984. The morphology and anatomy of the moss gametophore. // New manual of Briology Hattori Bot. 2: 625–655.

Snesson M., Carlsson B., Callaghan T. V., Halling S., Björn L. O., Bertgren M., Johansen U. 2002. Growth of two peatforming mosses in subarchic mires: species interactions and effects of simulated climate change // OIKOSS. 99:151–160.

** Институт ботаники НАН РА, 375063, Ереван.*
*** Кафедра ботаники ЕГУ, 375049, Ереван.*

Ж. А. АКОПЯН, А. М. АЙРАПЕТЯН

АНТЭКОЛОГИЧЕСКОЕ И ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ СЕКЦИИ *CAROXYLON* (Thunb.) Fenzl РОДА *SALSOLA* L. (*CHENOPODIACEAE*) ФЛОРЫ АРМЕНИИ

Изучена макроморфология и биология некоторых репродуктивных структур, а также особенности цветения и опыления у видов *Salsola verrucosa, S. ericoides, S. dendroides, S. nitraria*. Установлены сезонный и суточный ритм цветения, основные формы (ксено- и гейтеногамия) и способы (анемофилия) опыления. Исследованы механизмы раскрывания цветка, определены пороговые величины температуры воздуха и освещенности, инициирующие пыление. Для всех видов исследована морфология пыльцевых зерен (на уровне светового и сканирующего электронного микроскопов). Пыльцевые зерна глобально многопоровые, скульптура экзины мелкогранулярная. Пыльца у всех изученных видов мелкая, число пор колеблется в пределах 28–40. Полученные палинологические данные в целом указывают на естественность границ и однородность секции *Caroxylon* рода *Salsola*.

Հակոբյան Ժ. Ա., Հայրապետյան Ա. Մ. Հայաստանի ֆլորայի *Salsola* L. ցեղի (*Chenopodiaceae*) *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl սեկցիայի անթէկոլոգիական եւ պալինոլոգիական ուսումնասիրությունը: Ուսումնասիրված է *Salsola verrucosa, S. ericoides, S. dendroides, S. nitraria* տեսակների որոշ բազմացման օրգանների մակրոմորֆոլոգիան եւ կենսաբանությունը, ինչպես նաեւ ծաղկման եւ փոշոտման առանձնահատկությունները: Բացահայտվել են ծաղկման սեզոնային եւ օրական ռիթմերը, փոշոտման հիմնական ձեւերը (քսենո- եւ հեյտոնոգամիա) եւ եղանակները (հողմափոշոտում): Ներազոտվել են ծաղկի բացման մեխանիզմները, որոշվել են ծաղկափոշու անջատմանը նպաստող օդի ջերմաստիճանի եւ լուսավորվածության սահմանային արժեքները: Բոլոր տեսակների համար ուսումնասիրվել է ծաղկափոշու մորֆոլոգիան (լույսային եւ սկաներային էլեկտրոնային մանրադիտակների մակարդակով): Փոշեհատիկները գլոբալ բազմածակնքավոր են, էքզինայի քանդակը մանր հափիկավոր: Բոլոր ուսումնասիրված տեսակների մոտ փոշեհատիկները բավականին մանր են, ծակնքների քանակը փոփոխվում է 28–40: Սրացված պալինոլոգիական տվյալները հիմնականում վկայում են ի օգուտ *Salsola* ցեղի *Caroxylon* սեկցիայի միաբարրության եւ սահմանների բնականության:

Akopian J. A., Hayrapetyan A. M. Anthecological and palynological investigation of the genus *Salsola* L., sect. *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl species (*Chenopodiaceae*) of flora Armenia. The macromorphology and biology of reproductive structures, and peculiarities of flowering and pollination in *Salsola verrucosa, S. ericoides, S. dendroides, S. nitraria* have been studied. The seasonal and the day hours rhythm of flowering and the main forms (xeno- and geitonogamy) and way (anemophily) of pollination were observed. The mechanisms of flower opening, and the quantity of lighting and temperature, initiating the staminal phase are determinated. The pollen morphology in all the species were also investigated (on the level of light and scanning electrone microscopes). The pollen grains are pantoporate, exine sculpture is finely granulate. Pollen grains are small in all the investigated species, the number of pores is 28–40. The received palynological data show the naturalness of the borders and the homogeneity of *Caroxylon* section (genus *Salsola*).

Секция *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl наиболее многочисленная и широко распространенная в роде *Salsola* L., который, как предполагается, впервые возник не позднее миоцена на юге Африки в составе именно этой секции (Бочанцев, 1968). На филетическую древность секции *Caroxylon* указывает также приспособление многих ее видов к анемофилии, как к примитивному способу опыления отдельных групп солянок. Широкому расселению представителей этой секции несомненно способствовали пластичные механизмы цветения и опыления, а также структурно-функциональные особенности цветка, сформировавшиеся в экстремальных условиях пустынь и полупустынь, и представляющие значительный интерес для исследования.

Целью настоящей работы является изучение антэкологии и морфологии пыльцы произрастающих в Армении видов солянок из секции *Caroxylon*, ранее в указанных аспектах детально не изучавшихся. Из широкого круга вопросов, которые исследуются современной антэкологией, здесь освещены следующие: макроморфология репродуктивных структур, биология цветка, включая суточный ритм и механизмы его распускания, сезонный ритм цветения, способы и формы опыления, влияние освещенности и температуры воздуха на процесс пыления.

Материал и методика исследований

На основании предыдущих исследований вид *Salsola verrucosa* M. Bieb. (=*S. nodulosa* (Moq.) Iljin) был переведен нами (Акопян, 1999) из близкородственной секции *Malpighipila* Botsch. рода *Salsola* в секцию *Caroxylon*, в которой, кроме вышеуказанного, для Армении приводится еще четыре вида.

Виды *S. verrucosa* M. Bieb., *S. ericoides* M. Bieb., *S. dendroides* Pall., *S. nitraria* Pall. распространены на высоте от 700 до 1200 (1700) м на солончаках и солонцеватых пространствах, гипсоносных глинистых и каменистых склонах, рудеральных местах, в Ширакском, Ереванском, Дарелегисском, Зангезурском и Мегринском флористических районах Армении, а вид *S. vermiculata* L. (= *S. camphorosma* Iljin) встречается на каменистых склонах в Нахичеване на высоте 800 (1100) м и может быть найден в Мегринском р-не. Последний вид за неимением необходимого материала полностью не исследован и не включен в настоящую работу.

Антэкологические исследования проводились с применением методик А.Н.Пономарева (1970) и В. Н. Голубева, Ю. С. Волокитина (1986) как в природе, так и в условиях культуры, где наблюдались растения, пересаженные из природных местообитаний и размножающиеся самосевом на участке Флоры и растительности Армении Ботанического сада НАН РА, в зоне каменистой полупустыни, на высоте 1200 м. Фенологические наблюдения проводились по общепринятым методикам. Основные состояния в процессе распускания цветка и его детали зарисовывали (М: 1мм) с использованием лупы МБС-9. Пороговые величины температуры воздуха T° и освещенности L, инициирующие экспонирование пыльников и пыление в период массового цветения определялись люксметром Ю-116 и вентилируемым сухим термометром в психрометре МВ-4М. Измерения проводились через каждые 5 минут в непосредственной близости от цветка, наблюдаемого в тычиночной фазе.

Изучение пыльцы проводилось с помощью светового (МБИ-3) и сканирующего электронного (JEOL, JSM-35) микроскопов. Для изучения пыльцы на световом микроскопе применялся метод окрашивания основным фуксином (Смольянинова, Голубкова, 1950), а также упрощенный ацетолизный метод (Аветисян, 1950). При исследовании пыльцы сканирующим электронным микроскопом применялся метод вакуумного напыления золотом.

Результаты исследований

Макроморфология и биология некоторых репродуктивных структур и морфология пыльцевых зерен

Соцветие. Солянки секции *Caroxylon* относятся к группе растений, где трудно провести грань между близкорасположенными, одиночными цветками и метельчатым соцветием, что зачастую проявляется в диагнозах этих видов в систематической литературе по маревым. Принимая во внимание у исследованных видов, наряду с морфологическими, некоторые биологические характеристики генеративных частей побегов, в том числе их полное, единовременное отмирание после плодоношения, мы склонны рассматривать собрания многочисленных мелких цветков на верхушечной части разветвленной системы побегов как метельчатые соцветия (рис. 1). Это примитивные, крупные, сложные, открытые соцветия, неопределенного, рацемозного типа, с акропетальным порядком развития и распускания цветков. Соцветия неспециализированные, флоральные части побегов формируются как продолжение вегетативных побегов. У многолетних полукустарниковых видов бутоны и цветки развиваются на побегах V (VI) порядков, а у однолетних – III (IV) порядков. Соцветия от (15)30(40) см до 80(100) см длины, в пределах отдельной особи почти одинаковой высоты. Олиственны мелкими суккулентными побеговыми (в узлах боковых осей соцветия) и прицветными листьями. Основная масса цветков располагается на конечных ответвлениях соцветия, сближенно, по спирали. Верхушка главной оси соцветия продолжает свой рост одновременно с развитием новых бутонов и цветков, и затухание ее роста наблюдается с началом процесса плодоношения.

Цветок. Цветок яйцеобразной формы, 1.3–3.0 мм длины. Диаграмма цветка (рис. 2L) изображает листочки простого околоцветника, расположенные по 2/5, с двумя прицветничками, одним прицветным листом, с пятью тычинками, противолежащими листочкам околоцветника, и одним медианнно-димерным пестиком с одногнездной завязью, заключающей базальный семязачаток. Цветок актиноморфный, пентамерный. Развитие частей цветка центрипетальное, с отклонением, выражающимся в задержке развития андроцея с опережающим развитием гинецея, благодаря чему формируются дихогамные, протерогиничные цветки. Тычиночные нити остаются очень короткими до поздних стадий развития цветка. Их интенсивный рост начинается к концу пестичной фазы и продолжается после завершения функционирования рылец. Цветок хазмогамный, однако части цветка максимально сближены как до, так и в период цветения, после завершения которого цветок вновь закрывается.

Прицветный лист и прицветнички. Прицветный лист (рис. 2a) суккулентный, коротколинейный, тупой, к основанию слегка расширяющийся, яйцевидный, с выраженным горбиком. У нижних цветков до 8.0 мм длины, превышающий прицветнички, у средних до 4.0 мм длины, у верхних почти равны прицветничкам от 1.8 до 2.0 мм длины. Прицветнички (1.0)1.7(2.3) мм дл. (рис. 2b, c) парные, суккулентные, широкояйцевидные, по всему краю с пленчатым окаймлением, в основании с горбиком.

Как прицветные листья так и прицветнички, наряду с ассимилятивной, выполняют защитную функцию, плотно окружая бутоны и цветки, развивающиеся в крайних гелио- и ксеротермических условиях аридных местообитаний.

Околоцветник. Околоцветник простой, листочки околоцветника в числе 5 (1.1)1.5(2.0) мм дл., (0.8)1.0(1.2) мм шир., свободные до основания, неодинаковые по величине, два из которых располагаются в наружном круге околоцветника и три, более узких – во внутреннем; яйцевидной формы, пленчатые, 1-жилковые, с округлым или треугольным зеленым травянистым пятном, на верхушке тупые, бахромчато-рассеченные (рис. 2d). При плодах на листочках околоцветника развиваются коричневатые, пленчатые крыловидные выросты неодинаковой величины – три крупных, широких и два мелких (рис. 2h).

Андроцей. Так как форма пыльника в значительной мере определяется формой связника (Имс, 1964), а тип пыльника – его положением в цветке, нами были выделены и изучены следующие морфологические признаки: форма и размеры связника, придатка на связнике, соотношение тек пыльника и связника, особенности «прикрепления» пыльника к тычиночной нити, положение пыльника по отношению к вертикальной оси цветка, типы его вскрывания и их сочетание в пределах вида.

Разнообразие форм тычинок в роде *Salsola* обуславливается, главным образом, особенностями дифференциального роста связника в онтогенезе тычинки, такими как расширение, укорачивание, редукция, пролонгация. В результате пролонгированного развития дистального конца связника на нем появляются различной формы и размеров придатки. В зависимости же от длины связника по отношению к длине тек пыльника, длины тычиноч-

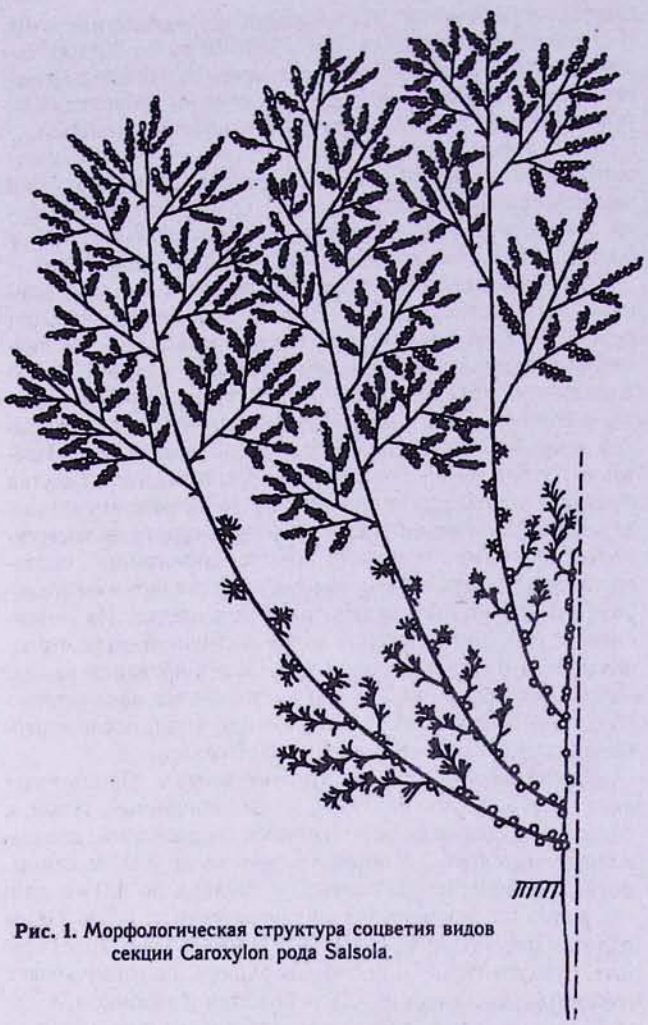


Рис. 1. Морфологическая структура соцветия видов секции Caroxylon рода Salsola.

ной нити, подвижного или жесткого способа прикрепления тычиночной нити к связнику, а также формы придатка, устанавливается характерный тип ориентации и раскрывания пыльника. Так, у видов солянок из секций *Arbuscula* Ulbr. и *Caroxylon* придатки на пыльниках мелкие, плотные, зачастую по своей ширине превышающие длину, большей частью трапециевидные, а тип пыльника экстрорзно-латрорзный. В секции *Belanthera* Iljin придатки окрашенные, крупные, полые, наполняющиеся воздухом, треугольные (узко-яйцевидные), сидячие или на короткой ножке, тип пыльника у них интрорзный. В секции *Physurus* Iljin придатки мелкие, полые, шарообразные, тип пыльников интрорзно-латрорзный. И, наконец, у видов из секции *Salsola* придатки точечные, плотные или отсутствуют, и у них наблюдаются все вышеуказанные типы ориентации и раскрывания пыльников.

Для исследованных видов из секции *Caroxylon* характерны гипопельтатные тычинки с адаксиально расположенными, (0.9)1.3(1.6) мм дл. и (0.3)0.6(0.8) мм шир., узко-эллипсоидными (при цветении, после расхождения свободных концов тек – треугольными) четырехгнездными пыльниками (рис. 2e). Пыльники интрорзно ориентированы к оси бутона, тычиночная нить дорзально «прикреплена» к проксимальному концу связника. Тычиночные нити гибкие, узко-лентовидные (рис. 2f), 1.5–3.0 мм дл., 0.2–0.3 мм шир., в основании слегка расширяющиеся и почти примыкающие друг к другу, прикрепляющиеся у основания завязи, без подпестичного диска. В месте прикрепления к связнику тычиночная нить сужается или утоньшается, благодаря чему пыльники приобретают подвижность и, интрорзные в бутоне, при цветении оказываются экстрорзными. Придатки на пыльниках мелкие, до 0.1 мм в диам., плотные, широко- или узко-трапециевидные (клювообразные), иногда округлые. У всех исследованных видов тип раскрывания пыльников экстрорзно-латрорзный.

Гинецей. Гинецей состоит из двух плодолистиков, лизикарпный. Пестик (1.6)2.0(2.3) мм дл., 0.3(0.5) мм шир. (рис. 2g). Завязь шаровидная, верхняя, одногнездная, заключающая единственный базальный кампилотропный семязачаток, расположенный в завязи горизонтально относительно оси цветка, что обусловлено S-образным изгибанием семяножки. Столбик прямой, слегка уплощен. Рыльца в числе двух, короткие, плоские, горизонтально отклоненные, расходящиеся, составляют 1/4 длины пестика, покрытые длинными сосочками. Зародыш в семени (рис. 2 i, j) хлорофиллоносный, горизонтальный, спиралевидно закрученный, с зачатками первых листьев в количестве от 2 до 7 в пазухах семядолей зародыша (рис. 2k).

Характеристика половых форм на уровне особей. У исследованных полукустарниковых видов, таких как *S. verrucosa*, *S. ericoides*, *S. dendroides* наблюдаются популяции с гермафродитными особями, в норме наделенными только обоеполыми цветками. Однако, среди конечных цветков в соцветиях у *S. verrucosa* обнаруживаются аномальные цветки со стерильными, рудиментарными тычинками на коротких тычиночных нитях и с 2–3 (5)-лопастными рыльцами, которые можно рассматривать как единичные, функционально-женские цветки. В отличие от полукустарниковых видов, однолетник *S. nitraria* – это полигамный, гинодиэцичный вид, в популяциях которого различаются гермафродитные и женские особи с пестичными цветками. Гинодиэция у *S. nitraria* сопровождается половым диморфизмом особей в пределах вида: пестичные особи в популяциях легко отличаются, они на 20 (25) см выше, чем гермафродитные и имеют хорошо развитый главный побег (Акопян, 1988). Таким образом, внутри секции *Caroxylon* наблюдается тенденция к развитию как гермафродитных цветков и особей, так и функционально- и морфологически однополых цветков и гинодиэцичных особей.

Формы и способы опыления. Для крупного и гетерогенного рода *Salsola* исследователями были описаны

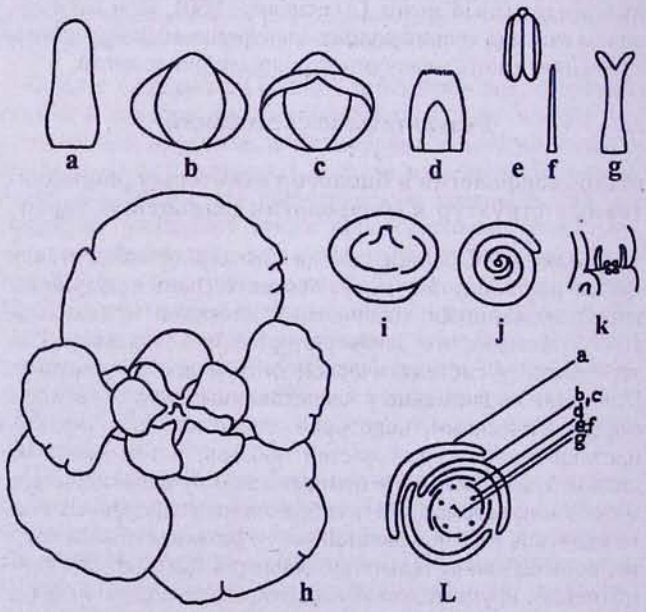


Рис 2. Строение частей цветка, плода, семени и зародыша (a–k) и диаграмма цветка (L) видов секции Caroxylon рода Salsola.
a – прицветный лист, b, c – прицветнички, d – листочек околоцветника, e, f – тычинка, g – пестик, h – плод, i – семя, j – зародыш, k – зачатки первых листьев в пазухах семядолей зародыша

разнообразные формы и способы опыления: ксеногамия, гейтеногамия, постоянная и факультативная (экологическая) автогамия, клейстогамия, анемо- и энтомофилия, а также их сочетания и смена в пределах отдельных видов. Что касается установления первичного способа опыления – ветром или насекомыми, то здесь встречаются достаточно противоречивые мнения как в отношении рода *Salsola*, так и семейства маревых в целом. Несомненно, что на постоянное опыление тем или иным способом указывают как соответствующий габитус растения, так и морфологическая структура цветка. Внутри рода *Salsola* различаются два основных, эволюционно сформировавшихся, типа цветка. Первый – это протероандричный, иногда почти гомогамный цветок, исконно опыляемый насекомыми, характерен для таких местных видов как *S. cana* C. Koch, *S. tomentosa* (Moq.) Spach из секции *Belanthera* Iljin и *S. crassa* M. Bieb. из секции *Physurus* Iljin. Второй тип цветка протерогиничный, связанный с ветроопылением, как у видов *S. australis* R. Br., *S. tamamschjanae* Iljin из секции *Salsola*, и как у рассматриваемых здесь видов из секции *Caroxylon*.

В литературе имеются некоторые сведения об опылении видов солянок секции *Caroxylon*. Наблюдения над *S. verrucosa* в Ленкоранской Мугани (Витович, 1934) и *S. rigida* Pall. (=*S. orientalis* L.) в Средней Азии (Конычева, 1962) свидетельствуют об их опылении ветром, в то время как у *S. dendroides* Pall. было обнаружено также насекомоопыление (Попов, 1946). Нашими исследованиями над *S. verrucosa*, *S. ericoides*, *S. dendroides*, *S. nitraria*, произрастающими в Араратской равнине, установлено, что основным способом опыления для всех этих видов является анемофилия в форме как ксеногамии, так и гейтеногамии в пределах отдельного соцветия или растения. Перекрестному опылению посредством ветра способствуют следующие характерные приспособления: непосредственная близость отдельных цветущих особей и соцветий, крупные соцветия с гибкими осями, обилие мелких цветков в соцветиях на различных стадиях развития, крупные пыльники, гибкие тычиночные нити, обильная пыльца.

Морфологическая характеристика пыльцевых зерен. Литературные данные указывают на палиноморфологическую однородность (пыльцевые зерна глобально многопоровые, скульптура экзины гранулярная) не только на уровне отдельных видов или родов, но и всего семейства *Chenopodiaceae* в целом (Криштофович, 1950; Аветисян, Манукян, 1956; Эрдтман, 1956; Куприянова, Алешина, 1972; Моносзон, 1973; Сурова, 1975; Kothe-Heinrich, 1993 и др.). Отличительными признаками в пределах отдельных родов (а в некоторых случаях также и на секционном уровне) могут служить размеры пыльцевых зерен, число и размеры пор, а также размеры гранул на поверхности экзины. С другой стороны, некоторые авторы (Криштофович, 1950; Моносзон, 1973) отмечают наличие довольно широкого спектра вариабельности практически всех указанных выше параметров, и, по мнению Криштофовича, могут служить в качестве отличительных признаков лишь в некоторых случаях.

Из четырех изученных нами видов секции *Caroxylon* рода *Salsola* – *S. verrucosa*, *S. ericoides*, *S. dendroides* и *S. nitraria* – наиболее крупная по размерам пыльца отмечается у вида *S. ericoides* (20–22 мкм в диаметре). Далее следуют виды: *S. dendroides* – 17–18 мкм, *S. verrucosa* – 15–17 мкм, а самые мелкие у вида *S. nitraria* – 14–15 мкм. Поры у всех изученных видов ободковые, ободки слабо выражены. Самые крупные поры выявлены у пыльцевых зерен вида *S. ericoides*, у трех видов (кроме *S. nitraria*) поры оперкулятные. У пыльцы всех четырех видов отмечается мелкогранулярная скульптура экзины, поверхность пыльцевого зерна волнистая.

Сравнительная характеристика сезонной динамики цветения, суточного ритма, механизмов распускания цветка и морфология пыльцевых зерен *S. verrucosa, S. ericoides, S. dendroides, S. nitraria*

Так как в результате проведенных сравнительных наблюдений было установлено, что изученные виды секции *Caroxylon* наделены довольно близкими антэкологическими характеристиками, ниже мы приводим полное описание особенностей суточного ритма и механизмов распускания цветка для *S. verrucosa* и некоторые выявленные отличительные особенности *S. ericoides*, *S. dendroides* и *S. nitraria*. Приводятся также подробные палиноморфологические данные для каждого вида.

S. verrucosa. Цветение начинается в середине или в конце июня и продолжается до конца сентября. Массовое цветение приходится на июль-август. Порядок распускания бутонов акропетальный. Цветки строго протерогиничные. В результате наблюдений над суточным ритмом распускания цветка установлено, что продолжительность жизни отдельного цветка составляет 120–124 часа, из которых 72–74 часа в среднем длится процесс экспонирования и функционирования рылец и 50–52 часа протекают процессы освобождения пыльников из околоцветника. Экспонирование рылец начинается в утренние часы. Темно-розовые, густоворсинчатые рыльца, слипшиеся окончаниями, в начале появления плотно окружены бахромчато-окаймленной верхушкой листочков околоцветника и сомкнутыми придатками на пыльниках. По мере выдвижения, окончания рылец отодвигаются друг от друга, отгибаются (рис. 3a) и становятся бледно-розового цвета. В конце вторых – начале третьих суток распускания цветка, когда рыльца максимально экспонированы, начинается процесс выставления пыльников. Первыми появляются из околоцветника плотно прилегающие друг к другу и к основанию рылец, зеленые придатки на пыльниках (рис. 3b). К тому моменту, когда придатки уже освободились, а пыльники еще заключены в листочки околоцветника и не соприкасаются с рыльцами, завершается процесс функционирования рылец, которые приобретают коричневый цвет и начинают высыхать. На четвертые сутки, вертикальные, по-прежнему плотно сомкнутые друг с другом, пыльники выставляются на 1/4–1/3 своей длины (рис. 3c). К 10–11 часам утра пятых суток цветения пыльники полностью освобождаются из околоцветника, превышают его, отлипают друг от друга и слегка расходятся. К 13–14 часам того же дня пыльники по мере контакта с воздухом меняют свое положение и, ранее вертикальные по отношению к оси цветка, располагаются горизонтально (рис. 3d). Благодаря нежесткому "прикреплению" связника и тычиночной нити и наличию плотного, твердого придатка (грузика) на дистальном конце, пыльники располагаются перпендикулярно к тычиночной нити. В это время тычиночные нити достигают своей максимальной длины и на 2,0–2,1мм превышают доли околоцветника. Освободившиеся из околоцветника пыльники подсыхают в течение 15 (25) минут и швы на теках расходятся. После очередного порыва ветра теки раскрываются шире, и пыльца высыпается порциями. Швы на закрытых теках ориентированы вверх, по мере же пыления они ориентируются латрорзно (рис. 3e). Пыление продолжается около одного часа. Пустые пыльники, ранее желтые, после осыпания пыльцы приобретают кирпично-красную окраску и скручиваются. На следующий день высохшие пыльники опадают, тычиночные нити и листочки околоцветника плотно прилегают к завязи.

S. verrucosa является перекрестно опыляемым, анемофильным растением. Посредством ветра осуществляется перенос пыльцы на соседние растения. Возможно также опыление в пределах одного растения (гейтеногамия).

В период цветения на растениях наблюдается большое количество муравьев, однако, в этом случае роли агента в переносе пыльцы они не выполняют. Посещая лишь ранние бутоны, муравьи прогрызают прицветнички и верхушки пыльников с придатками. После такой "работы" муравьев многочисленные бутоны настолько повреждаются, что их дальнейшее развитие и функционирование прекращается.

В непосредственной близости от наблюдаемого цветка были проведены измерения пороговых величин освещенности и температуры воздуха, инициирующих процесс пыления. Было установлено, что вскрывание пыльников и рассеивание пыльцы в отдельном цветке начинается при температуре воздуха, достигающей T° 31° C и в интервале освещенности от L 80000 лк–82000 лк.

Пыльцевые зерна *S. verrucosa* 35–40-глобально-поровые, сфероидальные, в очертании округлые, 15–17 мкм в диаметре; поры округлой формы, слегка погруженные, 1,1–1,2 мкм в диаметре, оперкулятные, края пор волнистые; поверхность крышечки поры, а также поровая мембрана мелкогранулярные. Экзина 1,9–2,1 мкм толщины, столбики длинные. Скульптура экзины регулярно мелкогранулярная; поверхность пыльцевого зерна слабо волнистая (табл., 1, 2).

Изученные образцы: Ереванский Ботанический сад, август 2002, Ж. А. Акопян.

S. ericoides. Сроки сезонного цветения (конец июня) начало июля-сентябрь, массовое цветение в июле-августе. В механизмах и суточной ритмике распускания цветка существенных отличительных особенностей при сравнении с *S. verrucosa* замечено не было.

Пыльцевые зерна 32–35-глобально-поровые, сфероидальные, в очертании округлые, 20–22 мкм в диаметре; поры округлой формы, погруженные, оперкулятные, 2,2–2,3 мкм в диаметре; поверхность крышечки поры, а также поровая мембрана гранулярные. Экзина 1,0–1,2 мкм толщины, столбчатый слой хорошо выражен. Скульптура экзины регулярно мелкогранулярная; поверхность пыльцевого зерна волнистая (табл., 3, 4).

Изученные образцы: Erivan. Pag. Schor.-bulakh, Tamamschian et Araratian (ERE 27061).

S. dendroides. Сроки цветения: конец первой декады июля-сентябрь, массовое цветение в августе-начале сентября. В отличие от *S. verrucosa* вскрывание пыльников начинается при освещенности L 75000 лк и T° воздуха 29° C, пыление протекает при L 85000 лк и T° 30,5°–31°.

Пыльцевые зерна 36–40-глобально-поровые, сфероидальные, в очертании округлые, 17–18 мкм в диаметре; поры округлой формы, погруженные, оперкулятные, до 2,0 мкм в диаметре; поверхность крышечки поры, а также поровая мембрана гранулярные. Экзина 1,0–1,1 мкм толщины, столбчатый слой хорошо выражен. Скульптура экзины регулярно мелкогранулярная; поверхность пыльцевого зерна волнистая (табл., 5, 6).

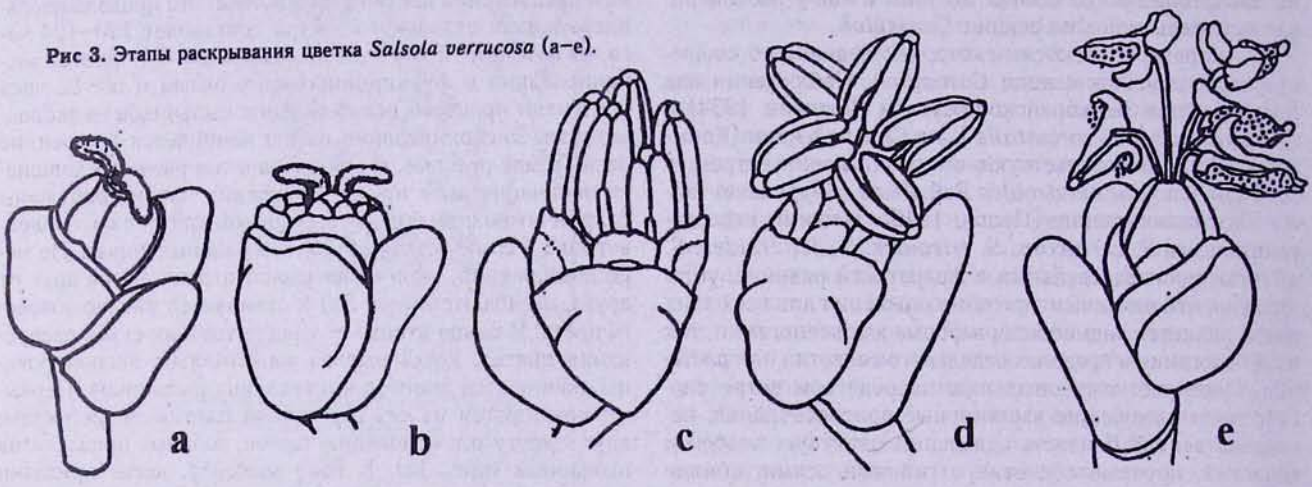
Изученные образцы: Ереванский Ботанический сад, август 2002, Ж. А. Акопян.

S. nitraria. Цветение продолжается с конца июня по сентябрь, массовое цветение в конце июля-августе. Обоеполый цветок *S. nitraria* функционирует в течение 52 (54) часов, в то время как экспонирование и функционирование рылец в пестичных цветках на женском растении продолжается от 72 до 86 часов. Раскрывание пыльников и начало пыления приурочено к 15 часам, при T° воздуха 30,5° C и освещенности L 89000 (90000) лк.

Пыльцевые зерна 28–35-глобально-поровые, сфероидальные, в очертании угловато-округлые, 14–15 мкм в диаметре; поры округлой формы, погруженные, 0,9–1,1 мкм в диаметре; поверхность поровой мембраны густо мелкогранулярная. Экзина 1,0 мкм толщины. Скульптура экзины регулярно мелкогранулярная; поверхность пыльцевого зерна волнистая (табл., 7, 8).

Изученные образцы: Ереванский Ботанический сад, август 2002, Ж. А. Акопян.

Рис 3. Этапы раскрывания цветка *Salsola verrucosa* (a–e).



Заключение

В результате исследования антэкологии и палиноморфологии армянских представителей секции *Caroxylon* рода *Salsola* были выявлены следующие закономерности.

Цветение у всех видов длительное, с общей продолжительностью от 3 до 3,5 месяцев. Массовое цветение приурочено к наиболее жаркому времени года – июль, август. Продолжительность жизни отдельного цветка у полукустарниковых видов *S. dendroides, S. ericoides, S. verrucosa* составляет до 124 часов, у обоеполого цветка однолетнего вида *S. nitraria* до 54 часов. Для всех исследованных видов характерна протерогиния с затянутой рыльцевой фазой до 74(86) часов. Суточный максимум цветения наблюдается в послеполуденное время суток: появление рылец начинается в утренние часы, максимальное же их экспонирование приурочено к (13)14(15) часам – ко времени раскрывания пыльников в других цветках, находящихся в тычиночной фазе. Описанная дихогамия в форме протерогинии, а также некоторая тенденция к половой дифференциации особей, способствует развитию у представителей секции *Caroxylon* механизмов опыления как в форме ксено-, так и гейтеногамии.

У всех видов в процессе распускания цветка наблюдается смена положения пыльника от интрорзного в бутоне к экстрорзному при пылении. Процесс пыления в период массового цветения протекает в интервале освещенности от (80000) 82000–87000 (90000) лк, при пороговой

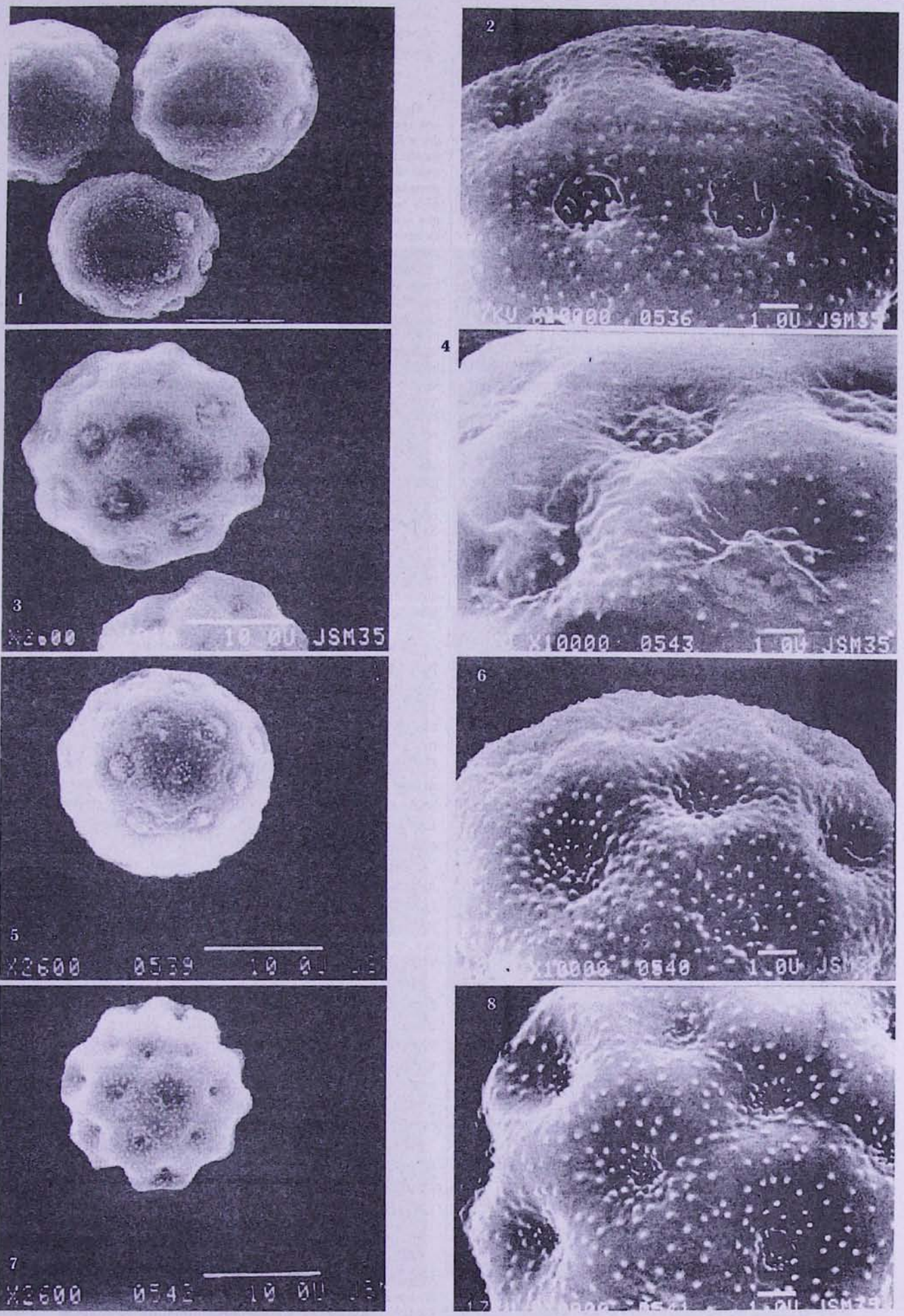


Таблица. Пыльца видов секции *Caroxylon*. 1, 2 – *S. verrucosa*; 3, 4 – *S. ericoides*; 5, 6 – *S. dendroides*; 7, 8 – *S. nitraria*

температуре воздуха приближающейся к 31° С. Средняя продолжительность пыления в отдельном цветке до 60 мин. У всех изученных видов пыльца высыпается порциями под влиянием порывов ветра и переносится ветром.

Результаты настоящего исследования подтверждают имеющиеся представления о развитии у маревых двух основных типов цветка: протероандричного, сопряженного с насекомоопылением и протерогиничного, опыляемого ветром, как у рассмотренных представителей секции *Caroxylon*. Таким образом, структура цветка, соцветия, а также некоторые антэкологические особенности видов секции *Caroxylon* свидетельствуют о том, что анемофилия является основным способом опыления у представителей этой в эволюционном отношении древней группы рода *Salsola*.

Полученные данные по пыльце изученных видов (в частности, общие размеры пыльцевых зерен и число пор) в целом указывают на естественность границ и однородность секции *Caroxylon* с палинологической точки зрения. А тот факт, что у всех четырех видов отмечена пыльца сравнительно мелких размеров (по классификации Эрдтмана), косвенным образом говорит о доминировании анемофильного типа опыления в пределах данной секции.

Авторы выражают свою благодарность Nagao Natural Environment Foundation (Japan) за финансовую поддержку при проведении исследований пыльцы на сканирующем электронном микроскопе.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян Е. М. 1950. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы // Бот. журн., 35, 4: 385–387.

Аветисян Е. М., Манукян Л. К. 1956. Палинологические данные к сем. *Chenopodiaceae* // Флора Армении, 2: 222–393.

Акопян Ж. А. 1988. Биология *Salsola nitraria* Pall. (*Chenopodiaceae*)// Фл., растит. и раст. рес. Армении, 11: 142–149.

Акопян Ж. А. 1999. О видах секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) в Армении// Биолог. журн. Армении, 3–4 (52): 271–274.

Бочанцев В. П. 1969. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения// Бот. журн., 54, 7: 989–1001.

Витович Т. Н. 1934. Материалы к изучению цветения и плодоношения солянок// Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, 5: 103–145.

Голубев Н. В., Волокитин Ю. С. 1986. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Ялта. 43 с.

Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. Москва.

Криштофович А. Н. (ред.). 1950. Пыльцевой анализ. Москва.

Конычева В. 1962. К биологии цветения и эмбриологии *Salsola rigida* Pall.// Узб. биол. журн., 6: 42–47.

Куприянова А. Л., Алешина А. Л. 1972. Сем. *Chenopodiaceae* // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, 1: 90–98.

Моносзон М. Х. 1973. Определитель пыльцы видов семейства Маревых. Москва.

Пономарев А. Н. 1970. О постановке и направлениях антэкологических исследований// Уч. Зап. Пермск. унив., 20: 3–10.

Попов В. В. 1952. Пчелиные опылители маревых// Тр. Зоол. инст. АН СССР, 11: 142–165.

Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. 1950. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР, 75, 1: 125–126.

Сурова Т. Г. 1975. Электронно-микроскопическое исследование пыльцы и спор растений. Москва.

Эрдтман Г. 1956. Морфология пыльцы и систематика растений. Москва.

Kothe-Heinrich G. 1993. Revision der Gattung *Halothamnus* (*Chenopodiaceae*) // Bibliotheca Botanica, 143: 3–173.

Институт ботаники НАН РА, 375063, Ереван

А. М. АЙРАПЕТЯН

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СЕМЕЙСТВА *GOETZEACEAE* MIERS EX AIRY SHAW

Проведено изучение морфологии пыльцевых зерен представителей трех родов семейства *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw: *Coeloneurum* Radlk., *Espadaea* A. Rich. и *Goetzea* Wydl. Полученные палиноморфологические данные указывают на несомненную близость семейств *Solanaceae* и *Goetzeaceae*. В связи с этим, они не могут служить основанием для выделения последнего в качестве самостоятельного семейства, поскольку шиповатая скульптура экзины, характерная для пыльцы представителей семейства *Goetzeaceae* и являющаяся одним из основных отличительных признаков, отмечена также и у ряда родов сем. *Solanaceae*.

Հայրապետյան Ա. Մ. *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw ընտանիքի ծաղկափոշու մորֆոլոգիան: Ուսումնասիրված է *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw ընտանիքի երեք ցեղերի՝ *Coeloneurum* Radlk., *Espadaea* A. Rich., *Goetzea* Wydl. ներկայացուցիչների ծաղկափոշու մորֆոլոգիան: Սպացված պալինոմորֆոլոգիական տվյալները վկայում են ի օգուտ *Solanaceae* եւ *Goetzeaceae* ընտանիքների անկասկած մերձավորության: Այդ պատճառով այս տվյալները չեն կարող ծառայել որպես հիմք վերջինիս առանձնացմանը ինքնուրույն ընտանիքի կարգավիճակով, քանի որ ծաղկափոշու էքզինայի փշավոր քանդակը, որը բնորոշ է *Goetzeaceae* ընտանիքի ներկայացուցիչներին եւ ընդգրկված է հիմնական տարբերակիչ հատկանիշների շարքում, հանդիպում է նաեւ *Solanaceae* ընտանիքի մի շարք ցեղերի մոտ:

Hayrapetyan A. M. Pollen morphology of the family *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw. Research of pollen morphology of three genera of family *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw has been carried out: *Coeloneurum* Radlk., *Espadaea* A. Rich. and *Goetzea* Wydl. The received palynomorphological data specify doubtless affinity of families *Solanaceae* and *Goetzeaceae*. As a result, these data cannot serve as a proof of the correctness of allocation of *Goetzeaceae* as an independent family, since the echinate exine sculpture, characteristic for the pollen of the representatives of family *Goetzeaceae* and being one of the basic distinctive attributes, is observed as well in a number of genera of the fam. *Solanaceae*.

Семейство *Goetzeaceae* принадлежит к ряду близкородственных *Solanaceae* семейств, входящих в порядок *Solanales* (Radlkofer, 1888; Hunziker, 1979; Тахтаджян, 1987; Carlquist, 1988; Zona, 1989; Takhtajan, 1997). Wettstein (1895) рассматривал представителей семейства в пределах семейства *Solanaceae*, в отдельной подтрибе *Goetzeinae* трибы *Cestreae*. Некоторые авторы (Ehrendorfer, Dahlgren, 1981) включали его в *Solanaceae* в качестве отдельного подсемейства, хотя несколько позже Dahlgren (1983) также выделил *Goetzeaceae* в самостоятельное семейство.

Представители семейства *Goetzeaceae* отличаются от других *Solanales* наличием семян без эндосперма, с мясистыми семядолями, значительно более крупными в сравнении с крошечным корешком (Тахтаджян, 1987), а также строением спородермы пыльцевых зерен (Gentry, 1986).

В состав сем. *Goetzeaceae* входят 4 рода: *Goetzea* Wydl., *Espadaea* A. Rich., *Henoonia* Griseb., *Coeloneurum* Radlk., произрастающих исключительно в районе Больших Антильских островов (Куба, Гаити, Пуэрто-Рико). Представители семейства – кустарники или небольшие деревца, которые можно встретить как в прибрежных зарослях или в саванне, так и во влажной лесной чаще – "манигуас" (Sauguet & Liogier, 1957).

В настоящей работе приводятся результаты палиноморфологичеких исследований по трем родам сем. *Goetzeaceae*: *Coeloneurum*, *Espadaea* и *Goetzea*.

Материал и методика

Изучение пыльцы проводилось с помощью светового (МБИ-3) и сканирующего электронного (JEOL, JSM-35) микроскопов. Для изучения пыльцы на световом микроскопе применялся метод окрашивания основным фукси-