

Ж. А. А К О П Я Н

БИОЛОГИЯ *SALSOLA TAMAMSCHJANAE* ILJIN (CHENOPODIACEAE)

Salsola tamamschjanae Iljin - эндемичный вид Араратской котловины (Армянская ССР). Произрастает на кучевых песках к юго-востоку от пос. Веди в окрестностях сел. Горован Араратского района, а также в Эчмиадзинском районе на песках близ храма Звартноц.

S. tamamschjanae редкий вид, находящийся под угрозой уничтожения в связи с распашкой песчаных почв. Представляет научный интерес и нуждается в полной охране (Габриэлян, Денисова и др., 1981).

Описан М.М.Ильиным в 1936 году по сборам II.IO.1934 г. № 89, близ развалин храма Звартноц. Название виду дано в честь С.Г.Тамамшян (М.М.Ильин, 1936).

В гербарии Института ботаники АН АрмССР хранятся экземпляры, собранные из следующих местонахождений: Ведийский район, сел. Горован, песчаная ахиллеевая полупустыня Ю-З подножья Сарай-Булагского хребта, 3I.IO.1947, Ахвердов (ЕРЕ № 73332); Араратский р-н, сел. Горован, песчаная пустыня, 15.IO.1969, А.М.Барсегян (ЕРЕ № 92995); Вагаршапат, близ Звартноца, 13.IO.1934, В.Дев-Каркханийан (ЕРЕ № 8327); АрмССР, Звартноц, пустынные пески, 6.II.1970, А.М.Барсегян (ЕРЕ № 95307); АрмССР, Эчмиадзинский район, Звартноц, 6.IO.1962, Асланян (ЕРЕ № 110383); Prope Agazdajan, in arenosis mont. Dagna, 7.IO.1927, Kara-Murza (ЕРЕ № 2206).

S. tamamschjanae - однолетнее растение, 15-50(60) см высоты, ветвящееся от самого основания. Первая пара листьев и побегов супротивные или почти супротивные, последующие очередные. Нижние 4-6 побегов удлиненные, последующие более короткие. Стебли желтоватые с 6-8 полосками светло-зеленого цвета вдоль него. Листья 40-45 мм длины, светло-зеленые, узколинейные, к основанию слегка расширяющиеся, адаксиально несколько вогнутые, ближе к основанию почти желобчатые, на верхушке переходят в беловатую

колючку до 1,0–1,2 мм длины (рис.1а). Прицветные листья II(I5)–20(50) мм длины, линейные, к основанию расширяющиеся до 2–3,2 мм и здесь с узкими 0,3–0,4(0,7) мм пленчатыми краями и небольшими в два ряда расположенными зубцевидными выростами (волосками) по бокам центральной жилки и на большом расстоянии друг от друга вдоль пленчатого края (рис.1б). Цветки с двумя травянистыми прицветничками. Прицветнички 4–6,5 мм длины, у основания яйцевидные до 1,8 мм ширины, килеватые вдоль средней жилки, с пленчатыми неровными краями до 0,3 мм ширины, к верхушке сужаются и переходят в колючку белого цвета до 1,5–2 мм длины (рис.1в). Цветки обоеполые, пятичленные. Листочков околоцветника пять, три наружных и два внутренних несколько короче остальных 3–3,8(2,8) мм длины и 1(1,2) мм ширины, ланцетные, с острой слегка отклоненной верхушкой (рис.1г). Тычинок пять, с пыльниками, 1,8(1)–2 мм длины, без придатка, с гнездами чуть более, чем на 1/2 длины соединенными узким, неприметным связником, в нижней 1/2 свободные; тычиночные нити узколанцетовидные, неодинаковой длины в одном цветке от 3,9 до 4,8 мм (рис.1д). Пестик 6,7–6,8 мм длины с двумя густо покрытыми короткими шиловидными ворсинками, наверху расходящимися и закручивающимися рыльцами 3(2,7) мм длины и столбиком 3,8(2,3) мм длины (рис.1е). При плодах на всех листочках околоцветника несколько выше середины развиваются пленчатые, прозрачные, светло-коричневого цвета крылья с ярко выраженными жилками, три крупных (длиной от 3 до 7 мм) и два маленьких, ланцетовидных (2,8–3 мм длины) (рис.5(1)а,б). Плоды округлые, слегка вогнутые, снизу куполовидно-выпуклые, 3 мм в диаметре (рис.5(1)в); околоплодник прозрачный, пленчатый с остатками столбика. Семя с горизонтально расположенным по отношению к оси цветка, спирально закрученным в одной плоскости зародышем (рис.5г). Зародыш с двумя одинаковой величины зачатками листьев (рис.5д).

Биолого-морфологическое исследование *S.tamamschjanae* проводилось в природных условиях и на участке флоры и растительности Армении Ботанического сада АН АрмССР, где растения выращивались на грядах с местной почвой и на куртине "флора кучевых песков". При изучении морфологии проростков, цветков, а также плодов и семян, использовалась бинокулярная лупа МБС-9, рисунки выполнены на масштабно-координатной бумаге с увеличением в 10 раз. Наблюдения по биологии и фенологии велись с применением общепринятых методов.

Прорастание семян *S.tamamschjanae* начинается в середине марта. Семядоли при прорастании 4–5 мм длины, шиловидные. Рост

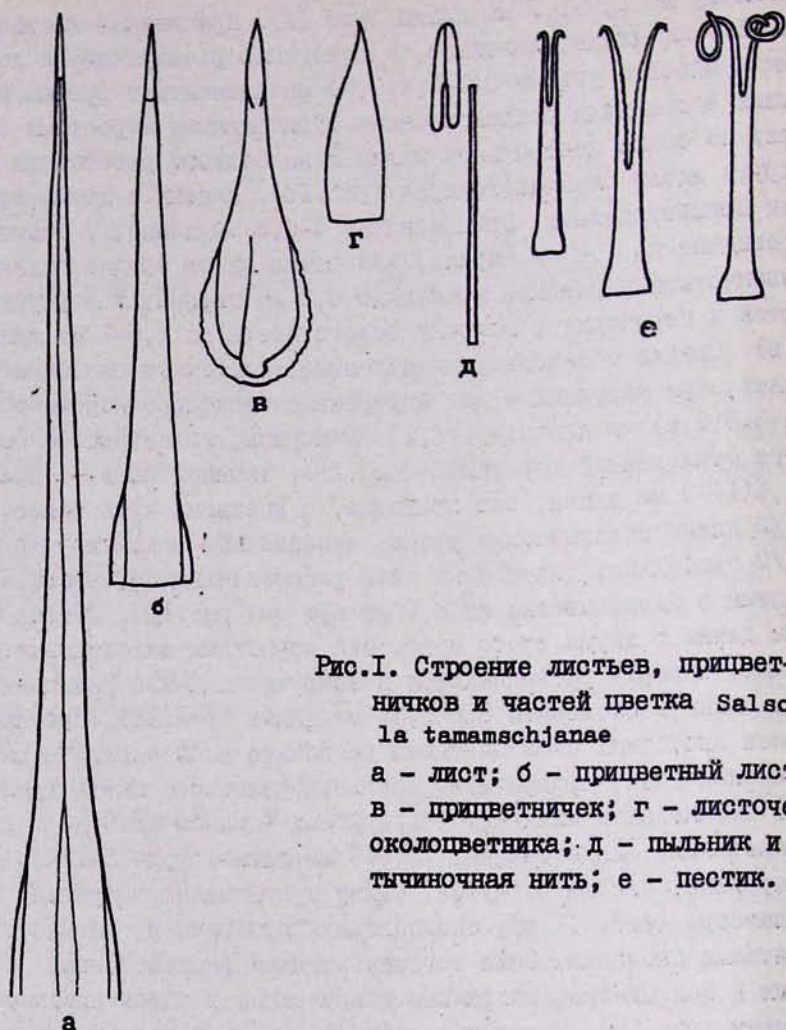


Рис. I. Строение листьев, прицветничков и частей цветка *Salso-la tamamschjanae*

а - лист; б - прицветный лист;
в - прицветничек; г - листочек
околоцветника; д - пыльник и
тычиночная нить; е - пестик.

их продолжается по мере развития проростка: при появлении пятого и шестого листа семяздоли имеют длину 9-10 мм, а у проростка 7(8) см высоты с семью-восемью листьями достигают 20-22 мм. Гипокотиль выражен слабо, достигает 1,2-2,2 см длины и плавно переходит в корень. Эпикотиль находится в зачаточном состоянии (рис. 2а, б). По мере развития первых двух листьев, расположенных, как правило, супротивно, и с небольшим интервалом третьего и четвертого (почти очередных), эпикотиль удлиняется (рис. 2в, г).

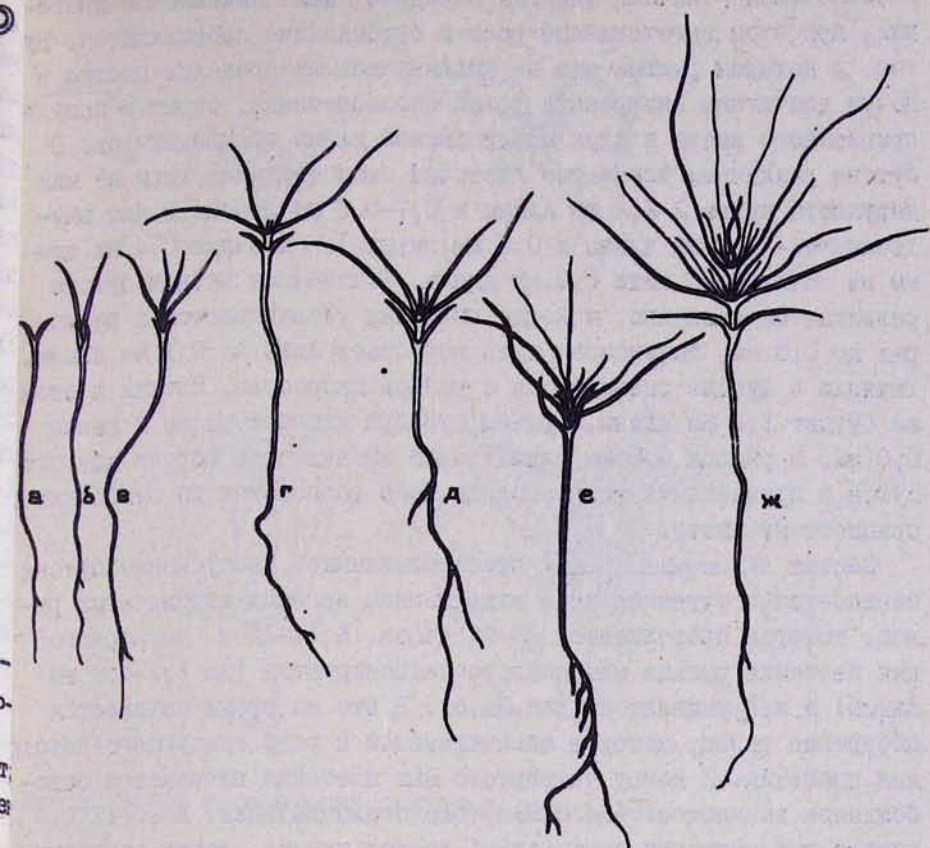


Рис.2. Прорастание *Salsola tamamschjanae*

В период, когда листья достигают 2-3 см длины, эпикотиль имеет длину 4 мм. Ко времени выхода пятого и шестого листьев в пазухах первых двух листьев развиваются боковые побеги, представленные скученными на укороченных междоузлиях двумя (тремя) листьями. В этот период начинается удлинение междоузлий, первое и второе междоузлия достигают 6(7) мм длины. Количество листьев побегов II порядка увеличивается до четырех. В конце апреля - начале мая усиливается рост междоузлий: длина побега I порядка достигает 8(10) см, а побегов II порядка - от 1,2 до 5(6) мм. Проросток представлен 8-9 листьями побега I порядка с 6(7) побегами II порядка; корень имеет длину 15-18 см с боковыми корнями на глубине 7-8 см (рис.2д-ж).

В третьей декаде мая начинается процесс бутонизации. Бутоны развиваются акропетально на побегах второго и третьего порядка.

В конце июня - начале (иногда середине) июля начинается цветение, при этом вегетативный рост и бутонизация продолжаются. Бутон, в котором рыльца еще не выдвинулись из пределов цветка и почти достигают внутренних долей околоцветника, скрыт в пазухе прицветного листа и двух неодинаковой длины прицветничков. В бутоне различимы пленчатые листочки околоцветника (три из них наружного круга 2-2,2 мм длины и 0,7-0,8 мм ширины и два внутреннего - 1,7 мм длины и 0,6 мм ширины), пыльники 0,4 мм длины на тычиночной нити 0,3 мм длины. Тычиночная нить в бутоне развивается медленно, и когда пыльники увеличиваются в размерах до 0,8 мм, тычиночная нить вырастает лишь на 0,1 мм длины. Тычинки в бутоне развиваются с разной скоростью. Пестик к этому же бутону 1,4 мм длины, причем столбик длиннее рылец и равен 0,8 мм, а рыльца 0,6 мм длины (одно из них чуть короче другого). Бутон с прицветничками несколько косо расположен по отношению к прицветному листу.

Цветки *S. tamamschjanae* протерогиничные. Распускание бутона начинается в утренние часы выдвижением зеленых ворсинчатых рылец, которое продолжается 84-96 часов. К 14-15 ч. четвертого дня цветения рыльца максимально экспонируются (на 3,2-4,5 мм длины) и закручиваются (рис. 3а, б). В это же время начинается побурение рылец, которое заканчивается к утру следующего пятого дня цветения. К концу четвертого дня цветения начинается освобождение тычинок из еще сомкнутого околоцветника. К 10-12 ч. пятого дня цветения вертикально расположенные, почти сомкнутые пыльники выдвигаются на $1/3-1/4$ своей длины. К 14-15 ч. того же дня у освободившихся на $3/4$ своей длины, еще вертикальных пыльников, начинается раскрытие тек. К утру следующего шестого дня цветения пыльники, полностью выставленные на длинных до 2,8 мм тычиночных нитях, отгибаются, располагаясь под углом или почти перпендикулярно к тычиночным нитям (рис. 3в, г). Пыльники скручиваются, вскрываются, но теки еще не освободились от пыльцы. Интенсивное пыление приурочено к 13-14 ч. шестого дня. Пыльца переносится ветром. К концу пыления пыльники ориентированы латерально или экстрорзально. К 15-16 ч. того же дня пыльники освобождаются от пыльцы, начинается их высыхание и к 14-15 (16) ч. восьмого дня пыльники опадают.

Наряду с цветками, подвергающимися перекрестному опылению, у *S. tamamschjanae* наблюдаются клейстогамные цветки (рис. 4а). При этом опыление и оплодотворение происходят в закрытых, готовых к распусканию бутонах. Удлиняющиеся в бутоне тычиночные нити медленно выдвигают нормально развивающиеся пыльники. Послед-

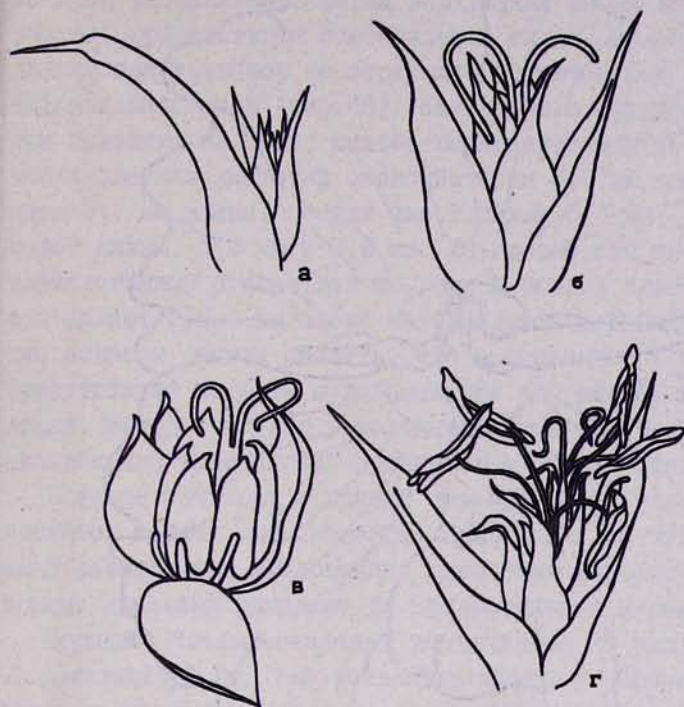


Рис.3. Этапы раскрывания цветка *S. tamamschjanae*

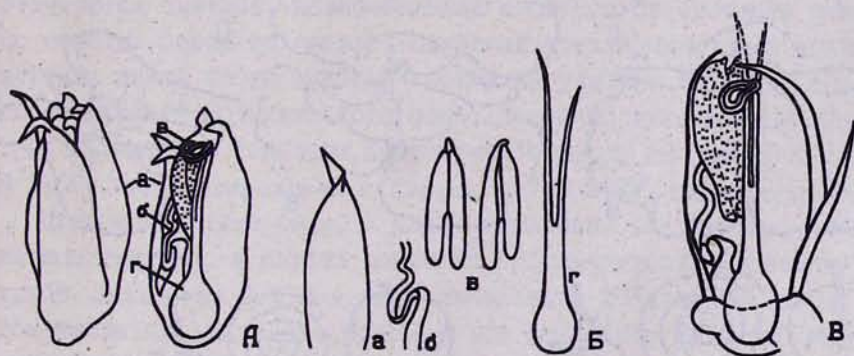


Рис.4. Клейстогамный цветок *S. tamamschjanae*

А - цветок; Б - части цветка: а - листочек околоцветника, б - тычиночная нить, в - пыльник, г - пестик; Б - опыление в клейстогамном цветке.

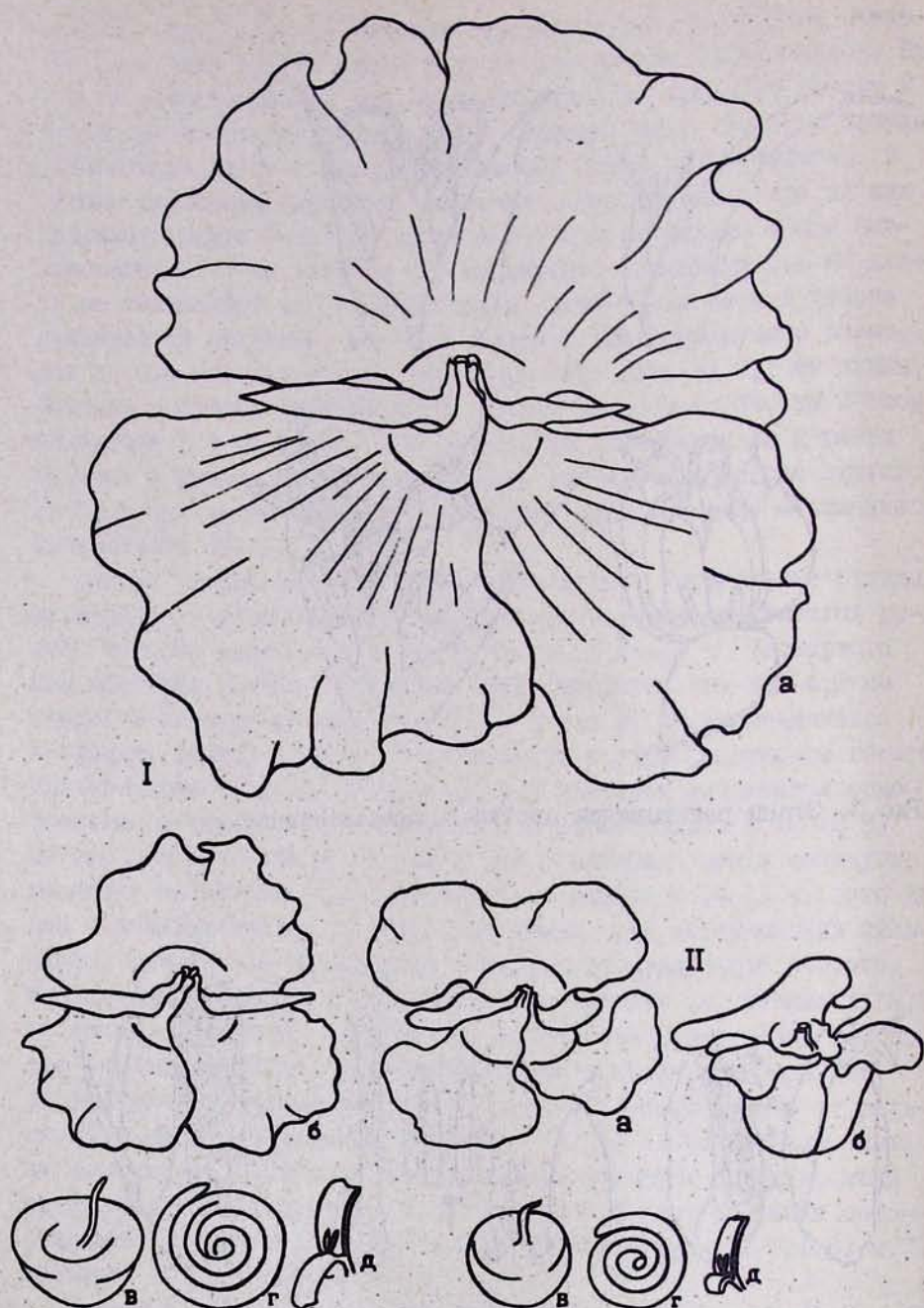


Рис.5. Строение плодов *S.tamamschjanae* и *S.australis* (I,II).
а,б - плоды, в - плод, освобожденный из листочков
околоцветника; г - зародыш; д - первая пара "настоя-
щих" листьев, развивающаяся в зародыше.

ние снабжены небольшими клововообразно-загибающимися придатками, которые располагаясь перед верхушками рылец (против направления роста), препятствуют освобождению их из околоцветника. Рыльца, дважды закручиваясь на верхушке, остаются под покровом довольно широких пыльников (рис. 4В). Как правило, функционируют два или три пыльника из пяти, пыльца высыпается обычно из одной теки. В таких цветках листочки околоцветника 3,9 мм длины, тычиночная нить 3,7 мм длины, пестик имеет длину 5,4 мм, а рыльца неодинаковой длины, 3,2 мм и 2,8 мм. Интересно, что тычиночные нити в клейстогамном бутоне так же, как и рыльца сложены, и при этом составляют 1,8–2 мм своей максимальной длины (рис. 4Б, а–г). Таким образом, можно сказать, что в опылении *S. tamamschjanae* присутствуют моменты аутогамии при постоянном перекрестном опылении, которые служат у молодых эндемичных видов с маленьким ареалом для закрепления признаков в чистых линиях.

В конце сентября – начале октября параллельно с цветением начинается период плодоношения. При плодах на листочках околоцветника развиваются крыловидные пленчатые выросты. Плодики, снабженные крыльями выпадают из прицветничков и разносятся ветром.

Нередко *S. tamamschjanae* встречается на залежах вместе с *S. australis* R.Br. (= *S. ruthenica* Iljin). Обычно произрастая в близком соседстве, по признакам, предложенным для их разграничения – величине крыльев при плодах, соотношению длины столбика и длины рылец, а также окраске стебля, эти виды практически не отличаются. *S. australis* – растение темно-зеленого цвета, хрящеватое, однако экземпляры, произрастающие на песчаных почвах, отличаются светлой, нежно-зеленой окраской со светлыми полосами по стеблю. Особи со светлой окраской стебля имеются в коллекции куртины живой флоры кучевых песков на участке флоры и растительности Армении Ботанического сада, подобный экземпляр *S. australis* хранится в гербарии Института ботаники АН АрмССР (ЕРЕ № 2206, *Prope arenosis mont. Dagna*, 7.X.1927, Kara-Murza).

Отношение длины рылец к длине столбика, как правило, величина константная, и служит одним из систематических признаков в трибе *Salsoleae* C.A.Mey. Для небольшого количества видов, в том числе для *S. tamamschjanae*, это отношение является величиной непостоянной. Нами были проведены измерения длин рылец и столбиков у серии экземпляров *S. tamamschjanae* в период распускания цветка. Наиболее часто встречающиеся приведены в табл. Следует отметить, что измерение № I сделано в начале фазы функционирования рылец, а измерение № 5 – в фазе функционирования тычинок.

Размеры рылец и столбика в цветке *Salsola tamamschjanae*
и величины их соотношения

№№	Длина пести- ка, мм	Длина стол- бика, мм	Длина рылец, мм	Отношение длины рылец к длине стол- бика
1	5,4	2,4	3,0	1,25
2	5,3	2,3	3,0	1,30
3	5,0	2,3	2,7	1,17
4	4,0	1,8	2,2	1,22
5	3,5	1,8	1,7	0,94
6	6,8	3,8	3,0	0,79
7	4,3	2,6	1,7	0,65
8	4,0	2,5	1,5	0,60

По описанию М.М.Ильина (1936а), рыльца у *S. tamamschjanae* в 2,5–3 раза длиннее столбика. По нашим наблюдениям, величина отношения длины рылец к длине столбика меняется в широких пределах – от 1,3 до 0,6, т.е. в одних случаях рыльца короче столбика, в других – длиннее.

Следующий, используемый как один из основных, систематический признак – величина крыльев при плодах, также не отличается постоянством и варьирует как в онтогенезе, так и в пределах популяции у разных особей. У всех однолетних видов в трибе *Salsoleae* к концу периода плодоношения, наряду с нормальными, формируются плоды с рудиментарными крыльями на листочках околоцветника или, иногда, бескрылые. Величина крыльев при плодах лишь у некоторых видов может служить в качестве дополнительного признака. Плоды *S. tamamschjanae* также морфологически разнородны – длина крыловидных выростов, развивающихся на листочках околоцветника в период плодоношения, изменяется от 3 до 7 мм длины (рис. 5(I)а,б). Для сравнения отметим, что крылья, развивающиеся при плодах *S. australis*, как правило, рудиментарные, однако у некоторых экземпляров достигают 2,0–2,5 мм длины (рис. 5(II)а,б).

В результате детального изучения морфологических особенностей и переоценки традиционно используемых систематических признаков в трибе *Salsoleae* оказалось, что нередко важное значение приобретает форма верхушки долей околоцветника. Несмотря на склонность к изменчивости, иногда признак этот выступает как единственно константный при характеристике и разграничении видов так, как у *S. tamamschjanae* и *S. australis*. Основным диагностическим признаком, отличающим эти виды, является форма вер-

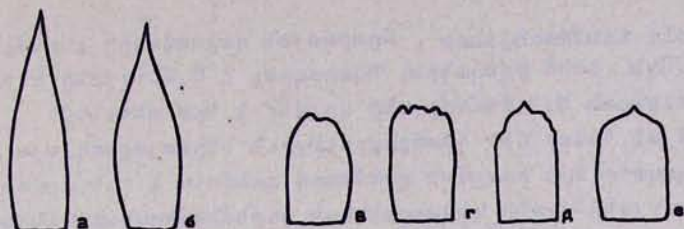


Рис.6. Строение листочков околоцветника *S.tamamschjanae* (а,б) и *S.australis* (в-е).

Формы листочков околоцветника: у *S.tamamschjanae* она всегда заостренная (рис.6а,б), а у *S.australis* — округлая с небольшими зубчиками (рис.6в-е).

S.tamamschjanae редкий вид, подлежит охране и может быть рекомендован для выращивания в Ботаническом саду АН АрмССР на участке флоры и растительности Армении. Высевать семена *S.tamamschjanae* следует поздней осенью, посев производится в песок (при поверхностной заделке семян); в течение сезона в поливе почти не нуждается. По сравнению с природными, в культуре вырастают невысокие экземпляры (30-40 см высоты), цветение и плодоношение протекают нормально.

ЛИТЕРАТУРА

- Габриэлян Э.Ц., Денисова Л.В., Камелин Р.В., Малышев Л.И., Попова Т.Н., Соболевская К.А., Тихомиров В.Н., Харкевич С.С., Чопик В.И., Юрцев Б.А. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., Наука, 1981, 264 с.
- Ильин М.М. Новые солянковые флоры СССР. — Тр.Бот.инст.АН СССР, сер. I, Флора и систематика высших растений, 1936, вып.3, с.157-165.
- Ильин М.М. Сем.Маревые (Chenopodiaceae). — В кн.: Флора СССР, М.-Л., АН СССР, 1936а, т.6.

Salsola tamamschjanae Արարատյան դաշտավայրի էնդեմիկ տեսակներինց է: Այն, 1936 թվականին, նկարագրել է Մ.Մ.Իլյինը և ի պատիվ հայտնի բուսաբան Ս.Գ.Թամամշյանի կոչվել է նրա անունով:

Գիտություն համար մեծ հետաքրքրություն ներկայացնող այս հազվագյուտ տեսակը ավազահողերի իրացման պատճառով զտնվում է ոչնչացման վտանգի տակ: Թամամշյանի օշանի կենսաբանական առանձնահատկությունների բացահայտման դիտումները կատարվել են Արարատի շրջանի Գորոպյան գյուղի շրջակայքում և ՀՍՍՀ ԳԱ Բուսաբանության ինստիտուտի Ֆլորայի և բուսակալության հոդամասում:

Ուսումնասիրված է տեսակի զարգացման լրիվ ցիկլը՝ ծլման, ծաղկման և պտղատվության առանձնահատկությունները: Որոշված է առանձին ֆենոֆազերի տևողությունն ու յուրահատկությունը: Նկարագրված է ծաղիկների բացման և փոշոտման ձևերը՝ քսենոգամիա, պլեյստոգամիա:

Տրված է բույսի մանրամասն մորֆոլոգիական նկարագիրը օնոգենեցում: Գծված են առանձին կարգաբանական հատկանիշների բնույթը և փոփոխման սահմանները: Պարզաբանված է, որ ծաղկապատի թերթիկների վերջավորությունների ձևը հանդիսանում է դիագնոստիկ զլխավոր հատկանիշ: