

Ж. А. А К О П Я Н

БИОЛОГИЯ *HALANTHIUM KULPIANUM* (C.KOCH) BUNGE
(CHENOPODIACEAE)

Семейство маревых играет существенную роль в растительности Южного Закавказья. Несмотря на это, детальные биолого-морфологические исследования его видов, в том числе однолетников еще не проводились. При изучении растений на уровне вида, биолого-морфологическая характеристика их в отдельных случаях приобретает решающее значение, а нередко способствует выделению новых видов и восстановлению видов, незаслуженно переведенных в синонимы. В этом отношении интересны биология и систематика небольшого по объему рода.

В Армении произрастают два вида рода *Halanthium*: *H. rarifolium* C.Koch и *H. kulpianum* (C.Koch) Bunge; последний характеризуется рядом стойких признаков, четко отличающих его от *H. rarifolium* (Акопян, 1980).

Изучение биологии *H. kulpianum* проводилось на участке флоры и растительности Ботанического сада АН АрмССР и в природе - в окрестностях с. Дитак Арташатского района. При проведении наблюдений и анализе гербарного материала широко применялся сравнительно-морфологический метод в онтогенезе. Фенологические наблюдения проводились по схеме, предложенной И.Н.Бейдеман (1974). При изучении детальной морфологии использовалась бинокулярная лупа МБС-I. Растения во всех фазах зарисовывали.

Halanthium kulpianum (соляноцветник кульпский) - однолетнее травянистое растений 10-30 см высоты с очередно расположенными листьями и побегами, вначале густо опушенное длинными, многоклеточными, впоследствии в некоторой степени опадающими волосками; в верхних ярусах растения волоски более короткие. Листья I, 8-2,2 см длины, светло-зеленые, цилиндрические, слегка уплощенные, тупые. Прицветные листья 9-II мм (5-7 мм) длины, цилиндрические, тупые, с резко расширяющимся твердеющим при плодах основанием, полубокачующим прицветнички в свободной части отклоненные (рис.

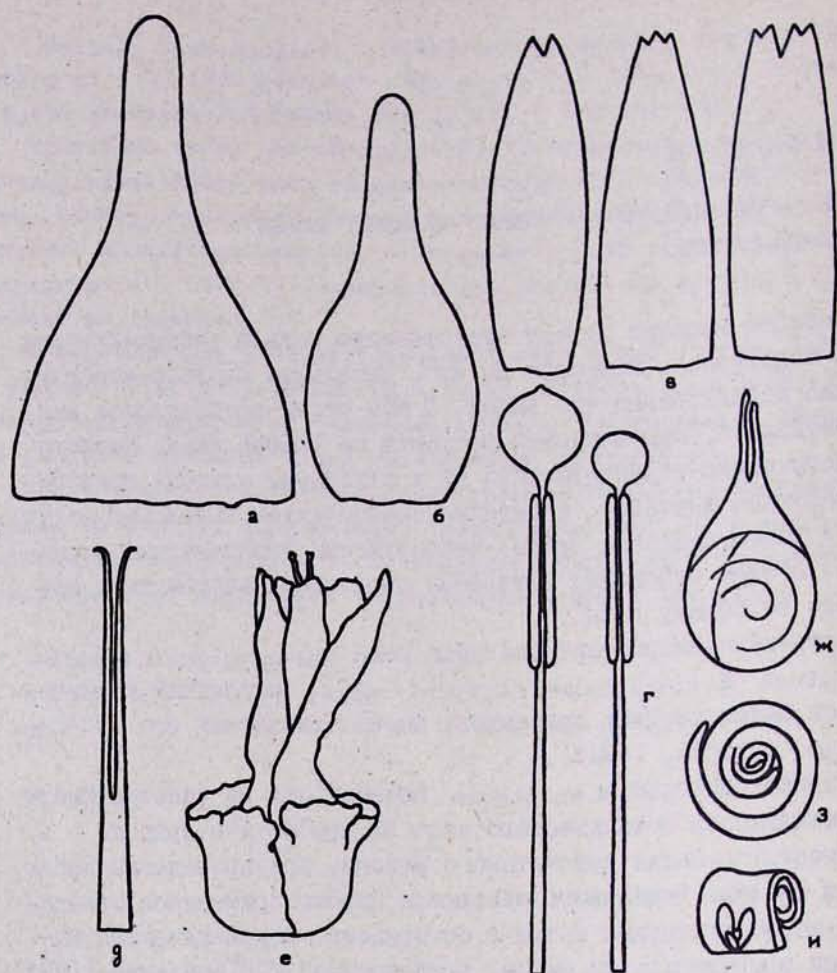


Рис. I. Строение листьев, частей цветка и плода *Halanthium kulipianum* в онтогенезе (увеличение 1:10):
 а - прицветный лист; б - прицветничек; в - листочки
 околоцветника; г - тычинки; д - пестик; е - плод;
 ж - плод, освобожденный из видоизмененного околоцвет-
 ника; з - семя; и - зародыш.

(2а). Прицветнички, в числе двух, травянистые, при нижних цветках до 10 мм длины, при верхних 4-6 мм длины, грушевидные, тупые, расширяющимся основанием охватывающие с двух сторон цветок и смыкающиеся пленчатыми краями, в свободной части отклоненные; в последствии с ушковидным бугорком на сильно твердеющем и плотно прилегающем к плоду основании (рис.1б). Цветки обоеполые, пятичленные. Листочки околоцветника 6 мм длины, пленчатые, ланцетные, наверху двузубчатые (нередко трех-четырёхзубчатые), снаружи опушены короткими волосками (рис.1в); две наружные доли околоцветника более широкие, охватывающие остальные. Тычинок пять с линейными пыльниками 2,8-3 мм длины, с гнездами на 2/3 или более соединенными связником; придатки на пыльниках 1,2-2,2 мм в диаметре, округлые или широко-яйцевидные, на очень короткой ножке, 0,5-0,8 мм длины или почти сидячие; тычиночная нить узко-лопатовидная 7,5-8 мм длины и 0,3 мм ширины (рис.1г). Пестик 2,5-7 мм длины; рылец два, нитевидных, составляющих 2/3 или более длины пестика (рис.1д). При плодах на двух наружных долях околоцветника ниже середины образуются рудиментарные 0,8-1,2 мм длины кремово-желтые, твердые выросты (рис.1е). Плод овальный, 2,8-3 мм длины, околоплодник прозрачный, пленчатый, с остатками столбика (рис.1ж). Семя с вертикально расположенным по отношению к оси цветка, спирально закрученным зародышем (рис.1з). Зародыш с четырьмя неодинаковой величины зачатками настоящих листьев (рис.1и).

Прорастание семян *H. kulpiatum* надземное, в среднем приурочено к началу третьей декады марта. С набуханием семени спиральный зародыш постепенно раскручивается, корешок пробивает семенную оболочку, и проросток укореняется. На семядолях иногда недолго сохраняется семенная оболочка с околоплодником. Семядоли до 9 мм длины и 2,8-3 мм ширины, светло-зеленые или краснотато-желтые, ланцетные, слегка суккулентные; функционируют в течение 35-45 дней, а затем высыхают и опадают. Винно-красного цвета гипокотиль через 20-25 дней после прорастания семени достигает своей максимальной длины 3-3,5 см. С появлением семядолей в их пазухах интенсивно развиваются четыре листа неодинаковой величины на укороченных междоузлиях (рис.2а). Листья светло-зеленые, цилиндрические, абаксиально слегка уплощенные, тупые, густо опушенные длинными многоклеточными волосками. К первой декаде апреля длина листьев составляет 0,5-0,8 см.

Появление новых листьев происходит с интервалом в 2-3 дня, и к середине апреля у проростка 3-3,5 см высоты развиваются 1-10 прикорневых, спирально расположенных листьев (рис.2б,в). К

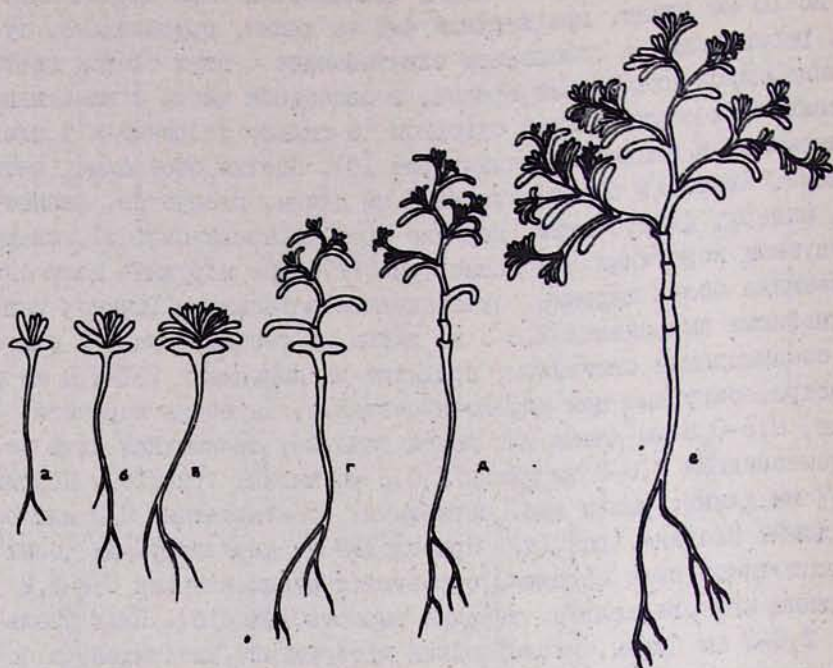


Рис.2. Прорастание *Halanthium kulpianum*

третьей декаде апреля первые три-четыре листа достигают максимальной длины 1,8-2,3 см. В пазухах третьего, иногда четвертого-пятого листа закладываются побеги второго порядка, представляющие собой листья, сидящие на укороченных междоузлиях (рис. 2б,в).

Все междоузлия главного и боковых побегов в течение 35-45 дней после прорастания (до второй декады мая) не удлиняются.

В первых числах мая в пазухах листьев побегов второго порядка, начиная с первого узла, закладываются бутоны. Бутон, окруженный прицветничками и скрытый в пазухах прицветного листа, развивается в течение 15-20 дней.

Во второй декаде мая рост междоузлий усиливается и побеги вытягиваются (рис. 2г-е). Растение достигает 8-12 см высоты. К этому времени опушение на листьях и стеблях несколько стирается, нижние три-четыре листа отмирают. Верхушечная почка побега второго порядка заканчивает свое развитие образованием листьев, сидящих скученно на укороченных междоузлиях. В пазухах всех этих листьев, по мере их появления, закладываются бутоны.

Цветение *H. kulpianum* начинается в конце мая и продолжается до конца июля, иногда до первых чисел августа. Продолжительность массового цветения 40–50 дней.

Цветки протогиничные, раскрываются в нестрогое акропетальном порядке. Выставление зеленых, нитевидных рылец начинается в утренние часы (рис.3а). К концу первого дня цветения интрорзно ориентированные пыльники на коротких тычиночных нитях дорзальной стороной прилегают к листочкам околоцветника; вертикально стоящие, плоско-округлые или плоско-треугольные (так как сложены краями навстречу друг к другу), придатки на пыльниках на 0,5–1,8 мм выступают из сомкнутого прицветничками околоцветника (рис.3б). К двум–четырем часам следующего дня цветения рыльца выдвигаются из околоцветника на 2–2,2 мм и закручиваются в противоположных направлениях (рис.3в). Далее усиливается рост тычиночных нитей; к полудню третьего дня цветения тычиночные нити имеют максимальную длину, превышающую длину долей околоцветника, и почти полностью выносят из околоцветника вертикально стоящие пыльники (рис.3г).

Пыльник состоит из двух одногнездных тек, на $2/3$ или $3/4$ длины, соединенных очень узкой полоской стерильной ткани – связником. Таким образом, гнезда пыльников в нижней части на $1/3$ или $1/4$ свободные. Тычиночная нить подвижно прикрепляется к проксимальному концу связника, несколько расширенному в точке прикрепления. Шов, вдоль которого вскрываются пыльники, располагается по всей длине вентральной стороны тек.

Подвижное сочленение тычиночной нити и пыльника способствует его экстрорзной ориентации по системе неравноплечего рычага. Дистальный конец пыльника с придатком (длинное плечо рычага) своей тяжестью перетягивает проксимальный конец, и пыльник располагается под углом к тычиночной нити (рис.3д).

По-видимому, описанное явление объясняет прогрессирующую редукцию пузыревидных придатков на пыльниках. Интересно, что чем больше степень срастания гнезд пыльника, а, следовательно, больше длина одного из плеч рычага, тем меньше размеры придатка. Нередки также случаи, когда придаток не наполняется воздухом и остается плоским. Так как способность к экстрорзной ориентации заключается в особенностях строения самого пыльника, то, по-видимому, исчезает необходимость в дополнительных структурах, способствующих его вытягиванию и расположению. Таким образом, придатки на пыльниках *H. kulpianum*, в отличие от *H. rarifolium* (Акопян, 1979), имеют менее существенное значение при распускании и опылении цветка.

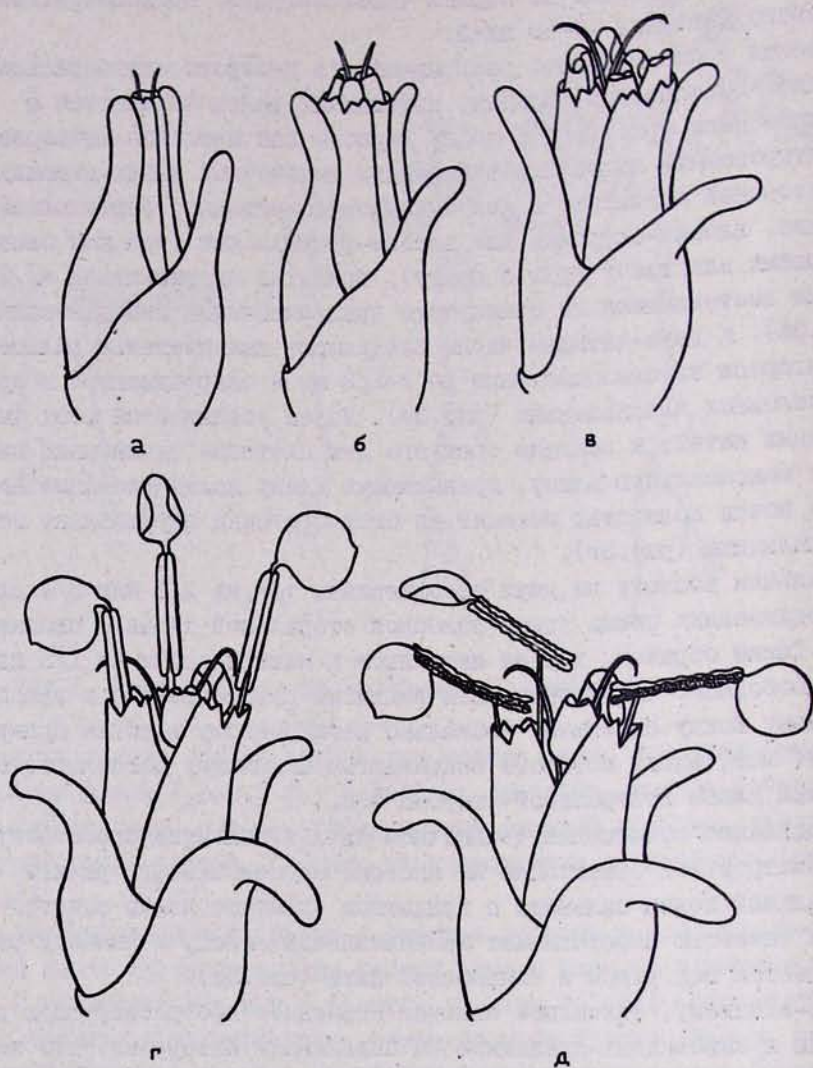


Рис.3. Этапы раскрывания цветка *Halanthium kulpianum*

Довольно часто в цветках *H.kulpianum* развиваются стаминодии. Одна или две тычиночные нити остаются рудиментарными, и более или менее развитые пыльники не выносятся из околоцветника и не функционируют.

Нередки также случаи, когда при росте пестика рыльца изгибаются и, таким образом, выдвигаются из околоцветника меньше, чем

в других цветках с нормально развитыми рыльцами.

Пыльца разносится ветром, характерно перекрестное опыление (возможно опыление в пределах одного растения).

К полудню четвертого дня цветения пыльники опадают, а тычиночные нити, доли околоцветника и прицветнички плотно прилегают к завязи.

Параллельно с цветением к концу июня начинается плодоношение. В это время на эпидерме стебля и листьев выделяются кристаллы солей. Основания прицветных листьев и прицветничков твердеют и плотно прилегают к плоду. В основании прицветничков образуются ушковидные бугорки. На долях околоцветника ниже середины развиваются кремово-желтые, твердые выросты, которые являются рудиментами крыльев.

В период плодоношения завязь увеличивается в размерах, становится яйцевидной. При препарировании завязи в бинокляр хорошо различимы зеленый зародыш, состоящий из корешка, гипокотилия, семядолей и четырех неодинаковой величины листьев.

У *H. kulrianum* не наблюдается специальных приспособлений к опадению и распространению плодов, крылья при плодах остаются рудиментарными, и прицветнички, смыкающие плод, не раздвигаются. Опадение плодов становится возможным по мере отмирания растения (в конце октября – начале ноября). Плоды опадают вместе с прицветничками и прицветными листьями; так как растение становится хрупким и ломким, то нередко опадают веточки с несколькими плодами. Семена прорастают в непосредственной близости от материнского растения.

ЛИТЕРАТУРА

- Акопян Ж.А. Биология *Halanthium rarifolium* C.Koch (Chenopodiaceae). – Бот. журн., 1979, т.64, № 5, с.722–727.
- Акопян Ж.А. О видах рода *Halanthium* C.Koch (Chenopodiaceae) в Армении. – Бот. журн., 1980, т.65, № 5, с.685–690.
- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, Наука, 1974, 155 с.

Ուսումնասիրված է *Halanthium kulpianum* -ի զարգացման ցիկլը: Դիտումները կատարվել են բնության մեջ և ՀՍՍՀ ԳԱ Բուսաբանության ինստիտուտի Ֆլորայի և բուսականության հոդամասում: Հերբարիումական նյութերի անալիզի և օնտոգենեզի ընթացքի դիտումների ժամանակ լայնորեն օգտագործվել է համեմատական-մորֆոլոգիական մեթոդը:

Ֆենոլոգիական ուսումնասիրությունների հիման վրա որոշված է առանձին փուլերի զարգացման և կենսական ցիկլի տևողությունը:

Բերված է *H. kulpianum* -ի մորֆոլոգիական մանրամասն նկարագրությունը: Ուսումնասիրված են նրա ծլման, ծաղկման և պտղաբերման կենսաբանական յուրահատկությունները: Առաջին անգամ տրված են *H. kulpianum* -ի ծաղկի բացման և փոշոտման մեխանիզմների նկարագրությունները: Սահմանված են ծաղիկի փոշոտման ժևերը /քսենոգամիա և զեյմոնոգամիա/ և պտուղների տարածման բնորոշ եղանակը /բարոխորիա/: