

Ж. А. А К О П Я Н

БИОЛОГИЯ *Salsola nitraria* Litw. (Chenopodiaceae)

Salsola nitraria Pall., 1803, Ill Pl.: 23, tab. 15; Бочанцев (1971), Нов.сист.высш.раст. 7:144.- *S.spissa* Bieb. 1806, Mem. Soc.Nat.Mosc., 1:140.- *S.macera* Litw. 1913, Herb.Fl.Ross.fasc. 49:n 2438; ejusd.1922, Sched.Herb.Fl.Ross. 8:19.- *S.pseudonitraria* Aellen et Rech.f. 1961, Anzeig.Akad.Wiss.(Wien) 98, 3: 26.

В Южном Закавказье *Salsola nitraria* произрастает повсюду на засоленных каменистых и песчаных местах (Октемберян, оз.Айгерлич, Эчмиадзин, Паракар, Ереван, Араздаян, а также в Нахичеванской АССР).

Биолого-морфологическое исследование *S.nitraria* проводилось в природных условиях и в условиях культуры на участке флоры и растительности Армении Ботанического сада АН АрмССР. При изучении морфологии использовался как живой, так и гербарный материал. Был изучен гербарий Института ботаники АН АрмССР. Приводим некоторые изученные экземпляры из различных точек ареала *S.nitraria* в Южном Закавказье;

Prov.Megri. На берегу Аракса, между сс.Мегри и Алдара, 26.VI. 1939, П.Ярошенко, М.Ильин (ЕРЕ № 28399); Даралагез х Енгиджа, 12.VI.1947, Я.Мулкиджанян, Ш.Асланян (ЕРЕ № 48061); Эчмиадзинский р-н; Айгерлич, 18.X.1954, Я.Мулкиджанян, А.Барсегян (ЕРЕ № 76070); Окр.Еревана, Норкское ущелье, 18.IX.1962, Я.Мулкиджанян (ЕРЕ № 78624); Ведийский р-н, с.Давалу, 27.IX.1964, Барсегян (ЕРЕ № 81927); Джульфа, Дарры-Даг, окр.серных источников, 3.IX. 1967, А.Барсегян (ЕРЕ № 87463); Нахичеванская АССР, окр.Нахичевана, 30.IX.1968, А.Барсегян (ЕРЕ № 89381); Октемберянский р-н, Ерасхаун, 8.X.1962, А.Барсегян (ЕРЕ № 90207); Звартноц, пески, А.Тахтаджян, В.Аветисян, Я.Мулкиджанян (ЕРЕ № 95313); Арташатский р-н, Новрузлу, 9.X.1961, А.Барсегян (ЕРЕ № 97811); Талинский р-н, с.Даларик, 24.IX.1972, Аревшатян (ЕРЕ № 106910); Pr. Arazdajan, ad pedes m.Dagna in salsis, 7.X.1927, Kara-Mursa

(ERE № 2148); Азизбековский р-н, окр. Исти-Су, 29.VII.1945, Р. Карапетян, Ш. Асланян (ERE № 35056); Эривань, у сел. Эчмиадзин, сухая каменистая степь, 12.VIII.1911, А. Гроссгейм (LE).

S. nitraria - однолетнее растение от 12(20) до 60(70) см высоты, от основания ветвистое, с дугообразно приподнимающимися первыми пятью-семью боковыми побегами и хорошо развитым главным стеблем. Листья очередные, от 18(20) до 5 (3,3) мм дл. и 0,8 (0,5) мм шир., к основанию очень узкими до 0,1 мм пленчатыми краями (рис. 1а-в). Стебли и листья вначале опушенные. Опушение из прямых длинных до 2 мм (на верхушке листа до 1 мм) волосков и коротких 0,3-0,5 мм полуприжатых слегка извитых волосков; в период цветения опушение начинает исчезать и к концу онтогенеза полностью стирается. Прицветные листья (рис. 1г) при нижних цветках ланцетные 3-4,2 мм дл., к основанию 1-1,5 мм шир. с пленчатыми краями 0,2-0,4 мм шир., на верхушке тупые, длиннее прицветничков; прицветные листья в средних и верхних ярусах растения к основанию яйцевидные или широкояйцевидные 2(1,4) мм дл. и до 1,8 мм шир. с пленчатыми краями 0,2-0,35 мм шир., тупые, тупые, иногда с небольшой выемкой на верхушке, и примерно равны по длине прицветничкам.

Цветки в колосовидных соцветиях. Цветок пятичленный с двумя парными прицветничками неодинаковой длины (1,5(1,1)-2 мм дл. и 1,1(0,7)-1,6 мм шир. в основании с оттянутым бугорком, по всему краю с пленчатым окаймлением 0,2-0,3 мм шир.; прицветнички при нижних цветках рассеянно-опушенные короткими мягкими волосками, при верхних - голые (рис. 1е, ж). Листочков околоцветника пять 1,5-2 мм дл. и 0,8-1 мм шир., ланцетные, на верхушке тупые с реснитчатым окаймлением 0,2 мм шир., пленчатые с травянистым пятном (рис. 1з). Тычинок пять, тычиночные нити линейные, плоские, 2,4-3 мм дл., пыльники 0,9 мм дл. и 0,3 мм шир., с теками на 1/3 длины, соединенными связником, на верхушке переходящем в плоский придаток до 0,2 мм дл. (рис. 1и, к). Пестик 1,8-2,3 мм дл. с рыльцами, покрытыми сосочками 0,3-0,4 мм дл. (рис. 1л). При плодах на листочках околоцветника в нижней 1/3 развиваются крылья - три крупных 6,5 (3,2) мм дл. и два узких 1,5(0,8) мм дл. и 0,4-0,6 мм шир., пленчатые, темно-коричневые, черные или нередко красноватые (рис. 2а-в). Семя 1,9 мм в диам. со спиралевидно закрученным, горизонтально расположенным по отношению к оси цветка зародышем с семью зачатками листьев (рис. 2г-е).

Появление первых всходов *S. nitraria* приурочено к концу первой декады марта. К концу марта проростки представлены семядолями 5-7 мм дл. и 1 мм шир., буровато-винного цвета, голые, слегка

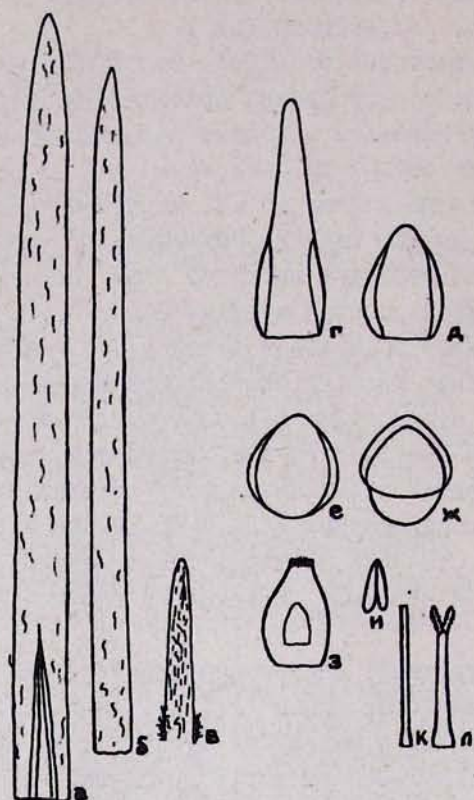


Рис. I. Строение листьев, прицветников и частей цветка *Salsola nitraria*

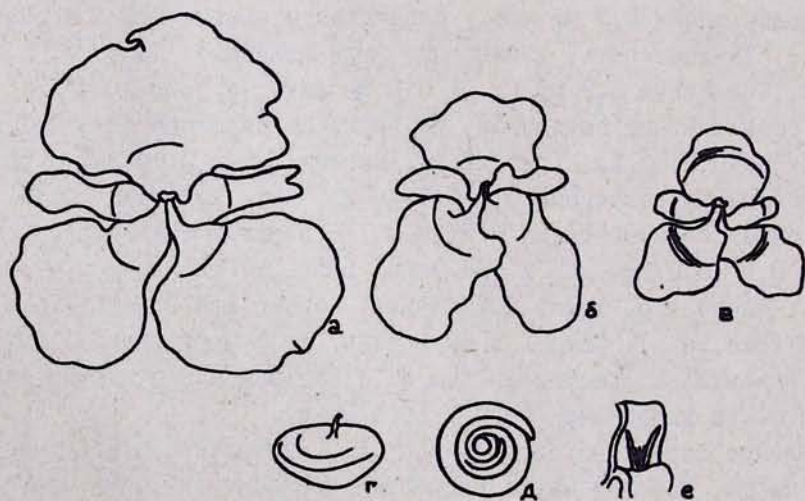


Рис. 2. Морфологическое строение плодов, семян и зародыша *Salsola nitraria*

суккулентные, гипокотиль достигает 1-1,2 см длины и 1 мм ширины, ярко-винного цвета, плавно переходящий в корешок. Первые листья до 2-3 мм длины, густо покрыты довольно длинными (до 0,1 мм длины) белыми волосками, образующими войлочное опушение и придающие листьям сероватый цвет. Листья суккулентные, в поперечнике округлые, нитевидные, на конце тупые. Первые листья чуть менее, чем наполовину, скрыты в пазухах семядолей (рис.3А).

Первые четыре листа расположены почти мутовчато, последующие слегка очередные. На стадии проростков листья настолько сближены, что кажутся исходящими из одного узла. В пазухах 8-9 листа закладываются боковые побеги, междоузлия которых, как и у побегов первого порядка, вначале сильно укороченные (рис.3Б). В конце марта - начале апреля рост междоузлий усиливается, побеги вытягиваются, достигая 10-15 см длины, а к концу апреля - 20-25(30) см; в это же время побеги третьего порядка равны 0,8-1,5 см. Как правило, первые 4-5 боковых побегов перегоняют в росте последующие боковые побеги и главный побег (рис.4а-з). Иногда развитие боковых побегов начинается не от основания, а с 10-12 узла на побеге первого порядка, при этом последний продолжает развитие и превышает в росте боковые побеги. У крупных экземпляров (до 50 см высоты) развиваются также побеги четвертого порядка до 2-3 см длины. Нижние 9(15-16) листьев отмирают и впоследствии опадают.

В первой декаде мая развиваются бутоны на побегах второго, третьего (четвертого) порядка, а также на побегах первого порядка, где бутоны в пазухах прицветных листьев чередуются с боковыми побегами. В конце второй декады июня начинается цветение функционированием одиночных цветков на побегах первого порядка. К середине июля наблюдается массовое цветение, при этом вегетативный рост и бутонизация продолжают, высота растений достигает 20-40 см, особи с хорошей жизнедеятельностью сильно разветвляются.

В популяциях *S.nitraria* произрастает два типа качественно различающихся особей - обоеполюе (с функционирующими тычинками и пестиками и при этом протерогиничные) и однополюе (пестичные) с нормально развитыми пестиками и рудиментарными тычинками (иногда пыльники формируются, но тем не менее не функционируют).

В конце второй декады августа обоеполюе экземпляры достигают 20-30(35) см высоты. Цветки раскрываются в акропетальном порядке, протерогиничные. Выдвигание рылец начинается в утренние часы и к 15 часам того же дня рыльца выставляются на 0,5(0,6) мм, неодинаковой длины. При этом цветок находится в пазухе прицветничков до 2 мм длины, листочки околоцветника 1,6 мм длины, пыльник 0,9 мм

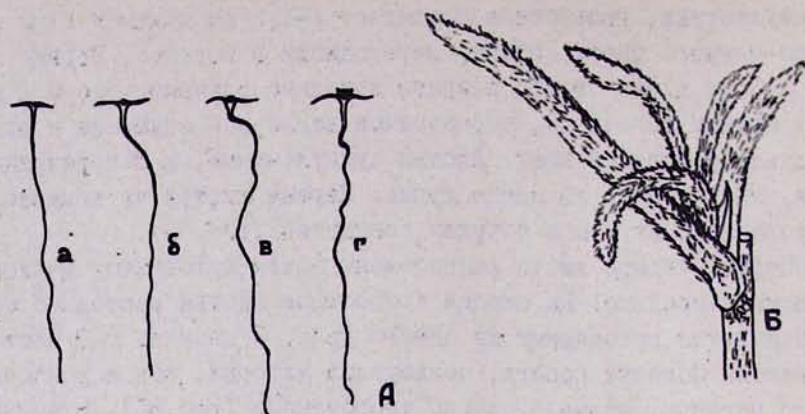


Рис.3. А - ранние всходы *Salsola nitraria*; Б - укороченный побег *S.nitraria*, представленный пучком из 5-7 листьев

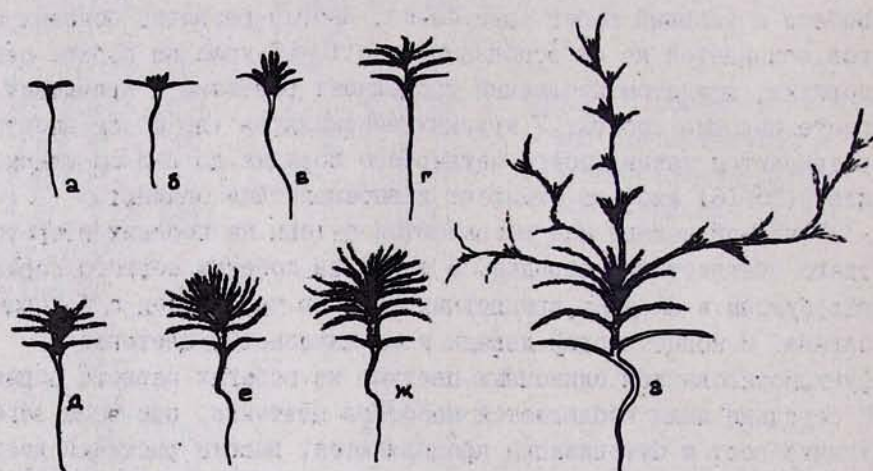


Рис.4. Особенности прорастания *Salsola nitraria*

длины на тычиночной нити до 0,7-0,8 мм длины, пестик 1,8 мм длины. На следующий (второй) день цветения к 14 часам дня пыльники полностью выставляются, располагаясь вначале горизонтально, а затем переворачиваются таким образом, что дистальный конец пыльника с придатком обращен вниз и направлен к центру цветка, а проксимальные, не сросшиеся в нижней 2/3 концы расходятся. Швы на теках при этом ориентированы почти латерально. Пыльники вскрываются, к 15 часам дня пыльца подсыхает, начинается пыление. На третий день цветения к 10 часам утра пыльники полностью освобожда-

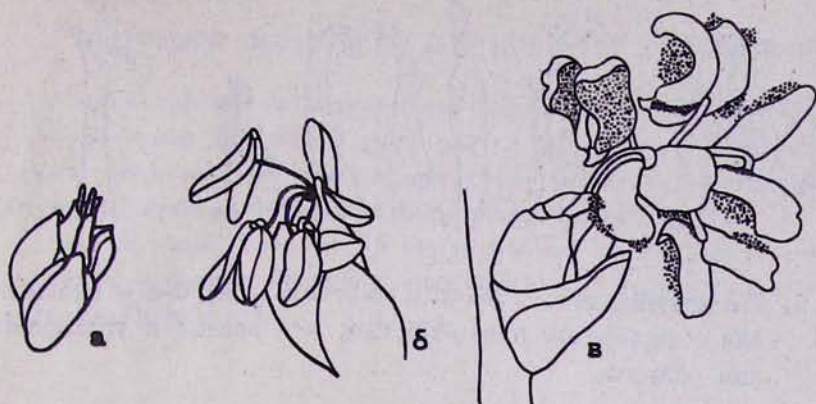


Рис.5. Этапы распускания цветка *Salsola nitraria*

отсы от пыли, высыхают. В тот же день к 15 часам дня пыльники опадают. В распустившихся цветках тычиночные нити на 0,2–2 мм превышают доли околоцветника, а рыльца на 0,5 мм выставляются из долей околоцветника. В цветке с уже опавшими пыльниками листочек околоцветника имеет длину 1,7 мм и ширину 0,9 мм, тычиночные нити 3 мм длины, а пестик 2 мм длины (рис.5а–в).

Нередко в дихогамных обоеполых цветках *S. nitraria* тычиночные нити не развиваются нормально, пыльники не выносятся из околоцветника и не функционируют. При этом тычинки плотно прилегают к завязи, а на верхушке к рыльцу или его остаткам, плотно смыкаются вокруг, слипаясь с ним.

В однополых, функционально пестичных цветках тычинки стерилизуются и представлены в виде стаминодиев разной длины, в числе пяти; нередко на верхушках стерильных выростов развивается рыльцевая поверхность (рис.6а,б–е). В отдельных случаях в пестичных цветках наблюдаются трехлопастные рыльца вместо характерных для *S. nitraria* двулопастных. Пестичные особи в популяциях легко отличаются от обоеполых – они значительно (на 20–25 см) выше своих обоеполых соседей, с хорошо развитым побегом I порядка. Выставление ворсинчатых рылец в пестичном цветке длится 3–4 дня, причем в среднем за сутки они удлиняются на 0,1 мм. На третий (четвертый) день пестик имеет длину 2,2 мм, с рыльцами неодинаковой длины I и 0,9 мм, почти целиком выставляющимися.

Явление наличия обоеполых и однополых пестичных цветков в пределах одного вида – гинодиэция – было открыто и впервые изучено Ч.Дарвином (1948). Впоследствии гинодиэция привлекала большое

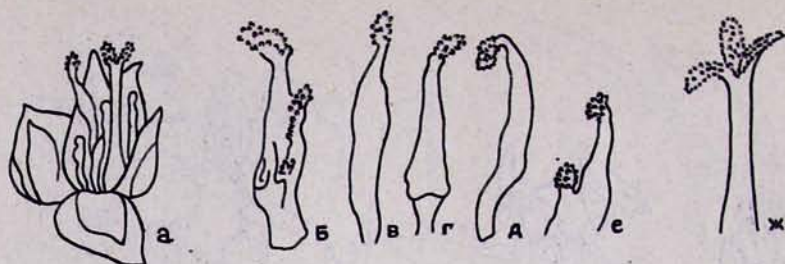


Рис.6. Пестичный цветок *Salsola nitraria* - а; б-е - стаминодии с рыльцевой поверхностью; ж - пестик с трехлопастным рыльцем.

внимание исследователей, однако обзор литературы; посвященный проблеме дифференциации пола у растений (Левина, 1981), свидетельствует о недостаточной изученности этого явления.

Гинодиэция, описанная у *S. nitraria*, является одним из примеров полового диморфизма, выраженного как дифференциацией цветков, так и особей в пределах одного вида.

В начале (середине) сентября параллельно с цветением начинается плодоношение. Листочки околоцветника твердеют и несколько разрастаются, в нижней 1/3 их развиваются пленчатые ярко окрашенные крыловидные выросты. В этот период растения, густо опушенные при прорастании, вследствие стирания волосков в течение онтогенеза, становятся совершенно голыми. К концу октября плоды свободно располагаются в пазухах прицветного листа и прицветничков и под воздействием ветра и своей тяжести легко опадают. Благодаря наличию крыльев плоды *S. nitraria* разносятся на большие расстояния.

ЛИТЕРАТУРА

- Бочанцев В.П. Однолетние виды секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola*. - Нов.сист.высш.раст., 1971, 7, с.142-145.
 Дарвин Ч. Полигамные, двудомные и гинодиэцичные растения. М.-Л., 1948, 7.
 Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981, 95 с.

Փ.Ա. ՀԱԿՈՐԹՅԱՆ

ՆԱՏՐՈՆԱՅԻՆ ՕՇԱՆԻ (*Salsola nitraria*) ԿԵՆՍԱԲԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ

Որոշումնասիրված է Հայաստանում տարածված միամյա հալոֆիտի՝ Նատրոնային օշանի զարգացման լրիվ ցիկլը: Տվյալներ են բերվում բույսի ծլման, ծաղկման, փոշոտման և պտուղների տարածման կենսաբանական և մորֆոլոգիական առանձնահատկությունների վերաբերյալ:

Առաջին անգամ Նատրոնային օշանի տեսակի սահմաններում բացահայտված է երկսեռ և միասեռ /իգական/ տարբերակներ, որը դիտվում է սեռական դեֆորմիզմի երևույթ: