

день стаканы снимали на несколько минут для адаптации растений к внешним условиям. Постепенно время выдержки растений на воздухе увеличивали. Через 2 недели стаканы снимали и растения культивировали как обычно. За период вегетации (март-октябрь) длина лозы у таких растений достигала 0,5—1 м. Полученные *in vitro* растения фенотипически не отличались от материнских.

Таким образом, описываемый нами способ позволяет значительно ускорить процесс размножения виноградной лозы: из одной верхушечной меристемы в течение 3 месяцев можно получить до 200 пробирочных растений винограда, число которых при дальнейшем черенковании за один пассаж можно увеличить еще в 7—10 раз.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Абраменко Н. М. В кн.: Бьюрусныя мікаплазмёныя і бактэрыяльныя болезні плодовых культур і вінограда ў Молдавіі. Кішынёв, 1980.
2. Бурегутин А. Б., Бутенко Р. Г., Катаева Н. В., Голодрига П. Я. С.-х. биол., 7, 48—50, 1983.
3. Голодрига П. Я., Зленко В. А., Бутенко Р. Г., Левенко Б. А. Садоводство 3, 24—27, 1982.
4. Голодрига П. Я., Зленко В. А., Рыфф И. И., Бутенко Р. Г., Левенко Б. А., Панкин Н. П. С.-х. биол., 3, 62—64, 1985.
5. Гузун Н. И., Литвак А. И., Кузьменко А. П., Минакова Р. И. В кн.: Культура клеток растений и биотехнология. Кишинев, 1983.
6. Barlass M., Skene K. G. M. *Vitis*, 17, 4, 45—57, 1978.
7. Harris R. E., Stevenson Y. H. *Vitis*, 21, 1, 22—32, 1982.

Поступило 3.IV 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 1(44).1991

УДК 57:582.662

### БИОЛОГИЯ *SALSOLA AUSTRALIS* R.BR. (*CHENOPODIACEAE* VENT.)

Ж. А. АКОПЯН

Институт ботаники АН Армении, Ереван

Изучен полный цикл развития однолетнего галофита *Salsola australis*. Установлены биолого-морфологические особенности прорастания, ветвления, цветения и плодоношения.

Աստվանախիթի և միտայր հալոֆիտ *Salsola australis*-ի զարգացման րիվ ցիկլը: Բացահայտվել են ծրման, երտալվարման, ծաղիման և պտղաբերման կենսա-անարանական առանձնահատկությունները:

It was studied the whole developmental cycle of *Salsola australis*. It has been established the biological and morphological features of germination, branching, flowering and fruiting.

Биология—*Salsola australis*.

*Salsola australis* R. Br., Prodr. Fl. Nov. Holland.: 411 (1810).

*S. tragus* subsp. *iberica* Sennen & Pau in Bull. Acad. Intern. Géogr.

Bot. III, 8: 476 (1908).



*S. pestifer* A. Nelson in Coulter & Nelson, New Man. Bot. Centr. Rocky Mount. : 119 (1909).

*S. ruthenica* Iljin, Weeds USSR 2: 137, fig. 127 (1934).

*S. kali* subsp. *austroriparica* Aellen in Mitt. Bot. Staatssamml. München, 4: 27 (1961), & in Mezsmüller, Prodr. Fl. A. Sudwestafri., 32: 19 (1967).  
Lectotype: *S. australis*: Nuyts Archipelago, Petrel Bay, Isle, St. Francis, 8 Feb. 1802 (fl. & fr.) Good Bauer (planta dextra) (BM, Lectotype).

A. European Plant adventive in S. and Sw. Africa [5].

*Salsola australis* R. Br. — это тот же вид из секции *Salsola*, связанный в своем развитии с континентальными пустынями и растущий в основном на takyрах, песках, лессовых отложениях, т. е. сравнительно недавно возникших местообитаниях.

В южном Закавказье встречается повсюду как сорняк на песчаных местах, по береговым обрывам, в почвах виноградниках, садах, на на рудеральных местообитаниях группами и рассеянно, а также поодиночке.

Биолого-морфологическое исследование *S. australis* проводили в природных условиях и в культуре на участке флоры и растительности Армении Ботанического сада АН Армении. При изучении детальной морфологии использовали бинокулярную лупу МБС-1. Рисунки готовили с увеличением в 10 раз на масштабно-координатной бумаге.

Растение имеет высоту 15—70 (90) см, обычно от основания ветвистое, первая пара листьев и стеблей супротивные, последующие очередные. Стебель темно-зеленый\* со светло-зелеными полосами, опушен по ребрам длинными, до 0,7 мм, жесткими, щетинистыми волосками, по ложбинкам более короткими; листья 3—5 (9) мм длины, темно-зеленые со светлыми жилками, цилиндрические, дугообразно изогнутые, на конце внезапно переходящие в колючку до 1,2 мм длины, у основания с узкими пленчатыми краями до 0,8 мм ширины, по краям опушенные зубчатыми волосками. Прицветный лист узко-ланцетный, 8—12 (14) мм длины, к основанию 1,8—3,2 мм ширины, с пленчатыми зазубренными краями 0,8—0,9 мм ширины, по средней жилке и по краям с щетинистыми короткими волосками (по листовой пластинке волоски короче), с небольшим ушковидным бугорком у основания, на верхушке с колючкой 1,2 (1,3) мм длины (рис. 1а). Прицветнички остро-ланцетные, 3,8—4 (5,2) мм длины и 1,2—1,4 мм ширины, клиноватые, выпуклые, в нижней 1/3 с плохо выраженными пленчатыми краями до 0,2 мм ширины, слегка асимметричные, голые, лишь у основания с зубчатыми волосками, на верхушке явно переходит в колючку 2 (2,7) мм длины (рис. 1б). Цветки обоеполые, пятичленные. Листочков околоцветника пять, три наружных, 2 (2,5) мм длины и 1 мм ширины, и два внутренних, 1,6 (2) мм длины и 1 (0,8) мм ширины, ланцетные,

\* Следует отметить, что изученные экземпляры (в частности, ERE № 2206) из песчаных местообитаний, а также некоторые другие, отмечаемые на куртинке песчаной полупустыни участка флоры и растительности Армении Ботанического сада, отличаются светлой нежно-зеленой окраской со светлыми полосами по стеблю (как правило же, *S. australis*—растение темно-зеленое, хрящеватое).

на верхушке округлые, зазубренные с 1 или 3 (4) зубчиками (рис. 1в); два парных листочка околоцветника внутреннего круга (1,6 мм длины и 1 мм ширины) короче остальных и по форме верхушки отличаются.

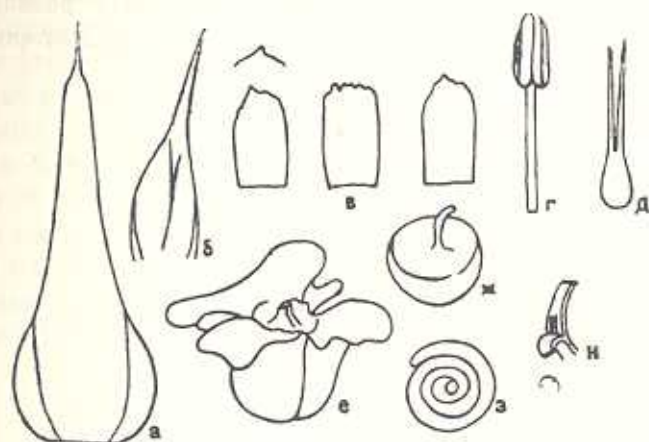


Рис. 1. Строение прицветного листа (а), прицветничка (б), частей цветка (в, г, д), плода (е), семени (ж) и зародыша (з, и) *Sa s i l a a u s t r a l i s*.

от трех листочков наружного круга. Тычинок пять, с линейными пыльниками 1,2—1,5 мм длины, без придатка, в верхней 1/2 соединенные не приметным связником, внизу свободные (с несколько вертикально смещенными по отношению друг к другу теками (рис. 1з). Тычиночные нити узколанцетовидные, неодинаковой длины, от 3,3 (2,3) до 4 мм в одном цветке; подвижно прикрепляются к середине пыльника. Пестик 3,2 мм длины, булабовидный, несколько уплощенный, с рыльцами, составляющими 2/3 длины пестика, наверху расходящимися, 2,7 мм длины и столбиком 1,2 мм длины (рис. 1д). При плодах на всех листочках околоцветника несколько ниже середины развиваются крылья—три крупных, до 2 (2,5) мм в диаметре и два маленьких, узких, до 0,5 (0,7) мм длины, пленчатые, кремово-желтые или иногда розоватые (рис. 1е). Плоды до 1,8 (2) мм в диаметре, сверху плоские, внизу куполовидно-выпуклые (рис. 1ж). Околоплодник прозрачный, пленчатый, с остатками столбика. Семя с горизонтально расположенным по отношению к оси цветка, спирально закрученным зародышем (рис. 1з). Зародыш с двумя небольшими зачатками листьев в пазухах семядолей (рис. 1и).

Первые всходы *S. australis* появляются в конце февраля—начале марта. Прорастание семян надземное. Всходы дифференцируются на семядоли 13 (1,5) мм длины, линейные, слегка уплощенные, к основанию с пленчатыми краями, в пазухах с опушением белыми извитыми волосками (такое же опушение развивается в пазухах первых листьев), гипокотиль 5—7 мм длины, корень до 9—10 см длины (рис. 2а, б).

У проростков в пазухах семядолей развиваются первые два листа, эпикотиль пребывает в зачаточном состоянии. Далее развиваются последующие 2 (3) листа. Первые два листа супротивные, последующие очередные. По Васильченко [1], 3 и 4 листья выходят почти одновременно, сходные с первыми; ближайшие последующие листья очеред-

ные, надсемядольное междуузлие не развито, оно появляется лишь позднее—ко времени выхода пятого-шестого листа (рис. 2 в, г, д).

Ко второй декаде мая рост междуузлий усиливается, побеги вытягиваются. В пазухах всех листьев закладываются и развиваются побеги второго порядка. (рис. 2 е, ж). Первые два побега второго порядка

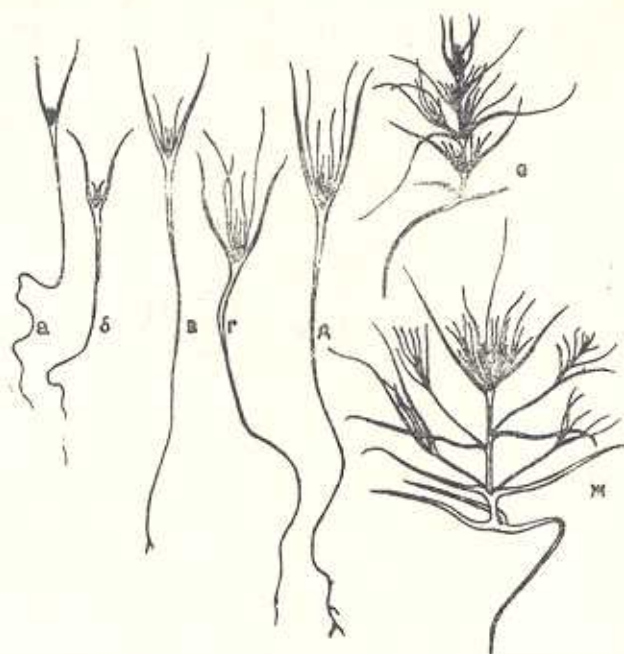


Рис. 2 (а—ж). Прорастание *Salicornia australis*.

представлены 3—4 листьями до 3,5 см длины на укороченных междуузлиях, в пазухах 3 (4) листа побега первого порядка в этот же период уже развито 5—6 листьев. Таким образом, по мере роста проростка темпы развития новых листьев ускоряются. К концу мая длина побега первого порядка составляет 6 см; гипокотиль, достигающий 3 см длины, плавно переходит в стрежневой корень 11—13 см длины, который, разветвляясь на глубине 6 см, образует корни.

Интересно, что в пазухах семядолей уже у взрослого проростка также развиваются боковые супротивные, с неодинаковой скоростью развивающиеся побеги, в первой декаде июня достигающие 5—6 мм длины. К середине июня побеги второго порядка достигают 23 см и по длине своей превышают главный побег. Развиваются побеги третьего порядка, до 12—13 см длины, и четвертого порядка, до 2,7 см, с листьями в количестве 5 (7).

В конце мая—начале июня начинается процесс бутонизации, а в середине июня появляются единичные функционирующие цветки. Первые бутоны развиваются на побегах второго порядка, скрытые в пазухах прицветного листа и прицветничков. Несколько позднее бутоны закладываются и на побегах третьего порядка. Здесь они располагаются очень близко друг от друга и, таким образом, в пазухе одного листа имеется 2—3 бутона, защищенные в свою очередь прицветными листья-

ми и прицветничками и окутанные короткими, мягкими, белыми волосками. Достигнув 4 (4,7) мм длины, прицветнички останавливаются в росте. Следует отметить, что бутон, готовый к раскрытию, лишь менее чем наполовину выходит из прицветничков и прицветного листа. Верхушки прицветных листьев при этом отгибаются и в этот период становятся асимметричными.

К концу июня на экземплярах среднего размера (25—30 см высоты) можно наблюдать до 30 функционирующих цветков.

Цветки *S. australis*—протерандрические. Выдвижение рылец продолжается 96 (120) часов. К 13—14 часам четвертого дня выдвижения рылец они выставляются на 1,2—1,3 мм длины, слегка закручиваются в стороны и буреют (рис. 3а). К 10 часам утра следующего пятого дня цветения доли околоцветника слегка раздвигаются и начинается экспонирование плотно примыкающих друг к другу и к пестику пыль-

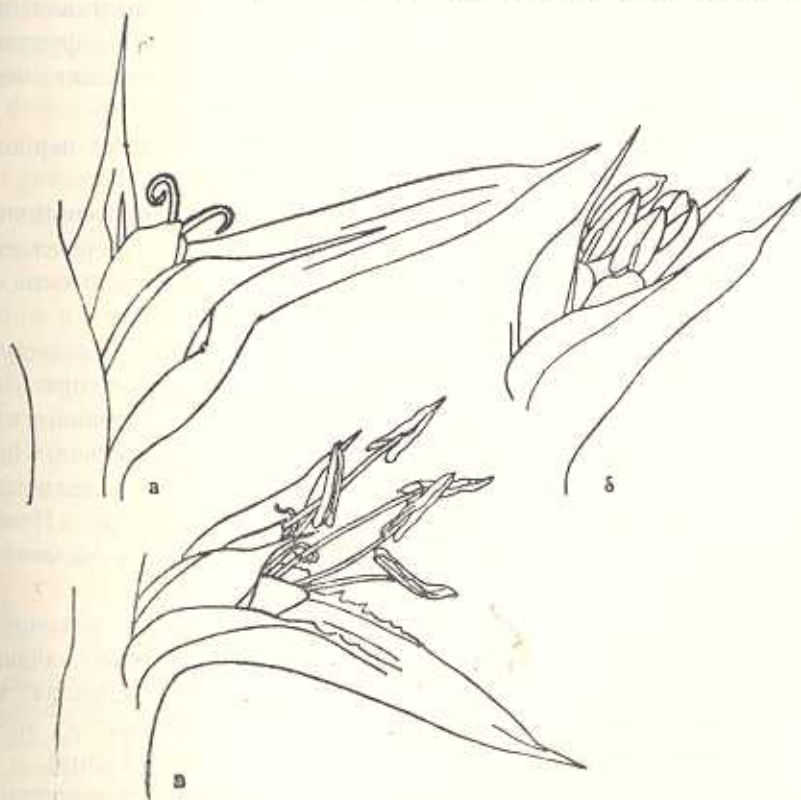


Рис. 3 (а, б, в). Этапы распускания цветка *Salsola australis*.

ников. К 10—11 часам следующего шестого дня цветения пыльники полностью выставляются, вертикальные или слегка отклоненные (рис. 3 б). Тычиночные нити при этом оказываются разной длины, от 3,3 до 2,9 мм в одном цветке, подвижно прикрепляются к середине пыльника. Шов на теках строго латрорзный по расположению и вскрыванию и косо (интрорзно)—латрорзный по ориентации тек в бутоне и по отношению к связнику. Тычиночные нити в период их максимального выдвижения из околоцветника примерно вдвое длиннее долей около-

цветника. В это же время пыльники готовы к активному функционированию. Прикрепление тычиночной нити к проксимальному концу связника достигает максимальной степени подвижности, пыльники приобретают возможность совершать сложные движения в разных направлениях: колебательные движения в вертикальной плоскости (параллельной тычиночной нити) и колебательные и вращательные движения в горизонтальной плоскости (перпендикулярной к тычиночной нити). Таким образом, в процессе цветения (распускания бутона) меняется ориентация пыльников по отношению к оси цветка и тычиночной нити (рис. 3 в). Теки в нижней своей половине свободные, при пылении периодически сближаются и расходятся. Как правило, первыми выступают две противостоящие стеблю тычинки. Пыление приурочено к 15—16 часам дня. В функционировавших цветках рыльца отгибаются, закручиваются, буровинного или ярко-желтого цвета, опустевшие пыльники сморщиваются и опадают, и видны лишь выступающие из долей околоцветника тычиночные нити. Вскрытие и функционирование отдельных пыльников в одном цветке происходит неодновременно.

Первыми начинают и заканчивают функционирование в период цветения «одиноким» цветки на побеге второго порядка.

Акропетальный порядок распускания цветков, протерогиничный тип цветка, подвижные пыльники, колеблемые ветром, свидетельствуют о перекрестном опылении (анемофилии) как между отдельными особями, так и в пределах одной особи (гейтеногамии).

В то же время наблюдались нами цветки с почти сомкнутыми листочками околоцветника, в которых пыльники на тычиночных нитях (1,9 (2) мм—чуть короче листочков околоцветника внутреннего круга) менее чем наполовину выдвинуты из околоцветника. Рыльца, будучи на верхушках, скручены, не экспонируются, остаются в пределах околоцветника, соседствуя с функционирующими пыльниками. Неизбежным представляется самоопыление. Рыльца оказываются обсыпанными пыльцой из латрорзно вскрывающихся пыльников.

По наблюдениям Лыковой, *S. australis* зацветает в конце июня и кончает цвести в сентябре. Распускание цветков начинается в 8—8ч. 30 мин и продолжается до 13—13ч. 30 мин. Основная масса цветков раскрывается между 10 и 12 часами. Наблюдается протерогиния, но рыльцевая фаза не столь длительна (3—4 дня).

В литературе есть указания (Е. И. Лыкова, [3]), что цветение у *S. australis* происходит сходно с *S. rigida*, у которой признается утренний тип цветения (цветки распускаются около 5—6 ч утра, цветение заканчивается к 12—13 ч); *S. rigida* является перекрестно опыляемым растением, возможна также гейтеногамия.

В конце августа—начале сентября параллельно с цветением начинается фаза плодоношения. На листочках околоцветника несколько ниже середины развиваются крылья. Завязь в начале сердцевидная, впоследствии при зрелых плодах уплощенная, снизу куполовидная.

В литературе о сорных растениях указывается, что семена курая, в отличие от семян других сорняков, быстро теряют всхожесть. Однако

Продан [4] отмечает, что в этих работах описываются лишь семена, которые легко осыпаются. Такие семена имеют улиткообразно свернутый, зеленый зародыш и заключены в околоцветник с крыловидными выростами. Через короткое время они либо прорастают, либо погибают. Замечено, [5] что у *S. australis* есть еще семена, которые не осыпаются, а остаются на растении замкнутыми в образовавшихся из отвердевших тканей околоплодника особых приспособлениях, зародыш у них светло-желтый. Эти семена сохраняют всхожесть более двух лет.

Литературные данные и материалы наблюдений позволяют говорить о гетерокарпии у *S. australis*. Как у вида с длительным периодом цветения, которое продолжается параллельно с периодом плодоношения, у *S. australis* к концу онтогенеза наблюдаются в пределах особи неоднородные семена. Они отличаются морфологически (разная величина крыльев при плодах, величина зародыша и его цвет), а также, как отмечалось, разной способностью сохранения всхожести.

Гетерокарпическая неоднородность семян выражается в наличии двух типов семян—легко- и труднопрорастающих; поэтому в этих семенах резко различается по своей фенологии, что создает своеобразную структуру популяции [2].

Сочетание гетерокарпии со своеобразной, характерной для пустынных и полупустынных растений шаровидной формой способствует перемещению растений *S. australis* (по способу «перекати-поле»), плодов и семян (благодаря наличию крыльев при плодах) на далекие расстояния. По пути осыпаются не только легковыпадающие семена с крыловидными выростами, но и плодики с рудиментарными крыльями и еще не созревшими зародышами, тесно сомкнутые и, таким образом, лучше защищенные твердыми основаниями прицветного листа и прицветничков. Такие плоды зачастую опадают не самостоятельно, а с обломками веточек—побегов третьего и четвертого порядков.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Есиповиченко И. Т. В кн.: Флора и систематика высших растений. М.—Л., 1936.
2. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981.
3. Лыкова Е. И. Уч. зап. Перм. гос. ун-та, Биология, 206, 1970.
4. Продан Т. К. Агробиология, 5, 1956.
5. B. Ischantzev V. A synopsis of *Salsola* (Chenopodiaceae) from South-West Africa. Rev. Bulletin, 29, 3, 1971.

Поступило 11/ХII 1989 г.