

ԱՐԱՊԵՏՅԱՆ Ա. Մ., ՏՈՆՅԱՆ Ա. Օ.

ПАЛИНОСИСТЕМАТИКА НЕКОТОРЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА
SALSOLA L. SENSU LATO ФЛОРЫ
ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцы 12 видов из родов *Caroxylon* Thunb, *Climacoptera* Botsch., *Halothamnus* Jaub. et Spach, *Kali* Mill. и *Kaviria* Akhani et E. H. Roalson флоры Южного Закавказья, которые ранее рассматривались в качестве отдельных секций рода *Salsola* L. Используя четыре ключевых палиноморфологических признака, а именно размеры пыльцевых зерен, размеры и число пор, а также количество шипиков на 1 мкм² поверхности мезопориумов, в пределах рода *Salsola* s. l. нами было выделено 6 палиногрупп.

Полученные данные с одной стороны указывают на некоторую изолированность в пределах рода *Salsola* s. l. представителей родов *Climacoptera* и *Halothamnus*, а также вида *Kali tragus* (L.) Scop., с другой стороны – на неоднородность рода *Caroxylon* и наличие довольно тесных связей последнего с родами *Kali* и *Kaviria*.

Палиносистематика, Южное Закавказье,
Salsola s. l.

Հայրապետյան Ա. Մ., Տոնյան Ա. Օ. Հարավային Անդրկովկասում *Salsola* s. l. ցեղի որոշ ներկայացուցիչների պալինոկարգաբանությունը: Լուսային (ԼՄ) և սկաներային էլեկտրոնային (ՍԷՄ) մանրադիտակների օգնությամբ ուսումնասիրվել է Հարավային Անդրկովկասի նախկինում որպես *Salsola* L. ցեղի առանձին սեկցիաներ դիտվող *Caroxylon* Thunb, *Climacoptera* Botsch., *Halothamnus* Jaub. et *Kali* Mill. և *Kaviria* Akhani et E. H. Roalson ցեղերին պատկանող 12 տեսակների ծաղկափոշու մորֆոլոգիան: Օգտագործելով պալինոմորֆոլոգիական չորս առանցքային հատկանիշ, մասնավորապես ծաղկափոշու չափերը, ծլանցքների չափերը և քանակը, ինչպես նաև փշիկների քանակը մեզոպորիումի 1 μm² մակերեսի վրա, *Salsola* s. l. ցեղի ներսում առանձնացվել է վեց պալինոլոգիական խումբ:

Ստացված տվյալները մատնանշում են *Climacoptera* և *Halothamnus* ցեղերի ներկայացուցիչների, ինչպես նաև *Kali tragus* (L.) Scop. տեսակի որոշակի մեկուսացումը *Salsola* s. l. ցեղի սահմաններում: Մյուս կողմից, ի հայտ է եկել *Caroxylon* ցեղի որոշակի տարաստրուկությունը և վերջինիս բավականին սերտ կապերի առկայությունը *Kali* և *Kaviria* ցեղերի հետ:

Պալինոկարգաբանություն, Հարավային Անդրկովկաս, *Salsola* s. l.

Hayrapetyan A. M., Sonyan A. H. Palynotaxonomy of the genus *Salsola* s. l. in South Transcaucasia. Pollen morphology of 12 species from the genera *Caroxylon* Thunb, *Climacoptera* Botsch., *Halothamnus* Jaub et Spach, *Kali* Mill. and *Kaviria* Akhani et E. H. Roalson (previously considered as the separate sections of the genus *Salsola* L.) in Transcaucasia was studied at the level of light microscopy (LM) and scanning electron microscopy (SEM). Using four palynomorphological characters, namely, the size of pollen grains, the size and number of pores, as well as the number of spines on 1 μm² of the mesopodium surface, six palynological groups within the genus *Salsola* s. l. have been identified.

The data obtained indicate some isolation of representatives of the genera *Climacoptera* and *Halothamnus*, as well as the species *Kali tragus* (L.) Scop. within the genus *Salsola* s. l. On the other hand, the heterogeneity of the genus *Caroxylon* and the presence of rather close ties of the this genus with the genera *Kali* and *Kaviria* have been revealed.

Palynotaxonomy, Transcaucasia, *Salsola* s. l.

Семейство *Chenopodiaceae* Vent. в Южном Закавказье¹ включает 36 родов и 90 видов, что составляет примерно 30% от родового состава в мировом объеме, 85,7% от родового и 80,3% от видового состава маревых флоры Кавказа. Семейство представлено такими жизненными формами как однолетние и многолетние травы, полукустарники, полукустарнички, реже кустарники, которые произрастают в основном в пределах

¹ Под Южным Закавказьем (ЮЗ) (Флора СССР, 1934) подразумеваются территории Республики Армения и Нахичеванской Автономной Республики.

нижнего и среднего горных поясов. Наибольшее разнообразие семейства *Chenopodiaceae* отмечается для Ереванского и Мегринского флористических районов Армении, а также для Нахичеванской АР (Акопян, 2013).

Одним из наиболее распространенных в Южном Закавказье родов является род *Salsola* L. Вплоть до конца XX столетия в составе рода насчитывалось 114-170 видов (Бочанцев, 1969, 1974, 1980; Kühn et al., 1993; Freitag, Rilke, 1997), при этом следует указать также и наличие сторонников выделения отдельных сегрегатных родов из рода *Salsola* (Бочанцев, 1956, 1981; Пратов, 1986; Цвелев, 1993, 1996 и др.). В последнее время особенно заметна тенденция к дроблению данного полиморфного и филогенетически неоднородного рода на основе результатов молекулярно-генетического анализа (Pyankov et al. 2001; Kadereit et al. 2003; Akhani et al. 2007; Wen et al. 2010; Акопян, 2011, 2013). Например, в публикациях последних лет обобщены противоречия (Akhani et al., 2014; Mosyakin et al. 2017; Mosyakin 2017), которые, в частности, касаются рода *Kali* Mill. официально предложенного P. Miller (Miller, 1754). Следуя P. Miller, H. Akhani et al. (2007) предложили признать *Kali* в качестве самостоятельного рода. Дополнительные номенклатурные объяснения такой интерпретации таксона приведены авторами в более поздней статье (Akhani et al. 2014). До публикации H. Akhani et al. (2007) многие исследователи, включая практически всех специалистов по семейству *Chenopodiaceae*, сходились во мнении, что *Kali* следует рассматривать исключительно в качестве синонима рода *Salsola* (Ильин, 1936; Тахтаджян, Мулкиджанян, 1956; Mosyakin, 1996).

По мнению Ж. А. Акопян (2013: 22), в пределах рода *Salsola* s. l., помимо традиционно используемых признаков, «диагностическое значение при разграничении родов *Caroxylon* Thunb., *Climacoptera* Botsch., *Halothamnus* Jaub. et Spach, *Kali*, *Kaviria* Akhani et E.H. Roalson, *Salsola* L. s. str. имеет жизненная форма, тип почек возобновления, строение всходов, антэкологическая характеристика».

Представители семейства маревых относятся к группе таксонов, характеризующихся в основном незначительными различиями по форме и размерам пыльцевых зерен, а также типу

апертур и скульптуры экзины, что нашло свое отражение в работах исследователей-палинологов, акцентирующих свое внимание на поиске ключевых диагностических признаков пыльцы в пределах данного семейства.

Изучение особенностей морфологии пыльцы представителей рода *Salsola* на уровне светового микроскопа (СМ) проводили R. P. Wodehouse (1935), Г. Эрдтман (1956), Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина (1972), М. Х. Монозон (1973) и др.

В частности, исследуя морфологию пыльцы 117 видов сем. *Chenopodiaceae*, М. Х. Монозон (1973) отмечает, что подсемейство *Cyclolobae* С.А. Меу. характеризуется значительным разнообразием пыльцы отдельных родов, тогда как в подсемействе *Spirolobae* С.А. Меу. пыльца различается не только в пределах отдельных родов, но и видов, как например у рода *Salsola*. В качестве основных диагностических признаков пыльцы автор принимает диаметр пыльцевого зерна и пор, расстояние между порами, толщину экзины и характер ее контура, число пор, четкость поровых канальцев, характер текстуры экзины. В числе признаков использовалась также величина индекса α , представляющего из себя соотношение диаметра пор к диаметру пыльцевого зерна.

З. Н. Цымбалюк (Цимбалюк, 2005; Цымбалюк, 2008), проведя анализ особенностей морфологии пыльцы 180 видов, принадлежащих к 75 родам маревых, разместила изученные виды в трех палиногруппах и 28 типах, многие из которых представлены также и рядом подтипов. В качестве основных диагностических признаков автор рассматривает различия в размерах текстурных элементов (на уровне СМ), а также скульптуру поверхности мезопориумов, количество шипиков на поверхности поровых мембран (на уровне сканирующего электронного микроскопа, или СЭМ) и число пор.

Шесть изученных видов рода *Salsola* (в том числе виды *S. tragus* L. и *S. collina* Pall., принимаемые нами в составе отдельного рода *Kali*), а также виды *Xylosalsola arbuscula* (Pall.) Tzvelev (= *Salsola arbuscula* Pall.)¹ и *Nitrosalsola nitraria* (Pall.) Tzvelev (= *Caroxylon nitrarium* (Pall.)

¹ Согласно The Plant List: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/tro-50251419>

Akhani & Roalson, = *Salsola nitraria* Pall.)¹ автор отнесла к трем различным типам, относящихся к палиногруппам II (виды *Salsola tragus*, *S. collina* – в подтипе 1 и *S. tamariscina* – в подтипе 2) и III (*Salsola vermiculata* L. s. l., *Salsola soda* L., *S. mutica* C.A. Mey., *Xylosalsola arbuscula* и *Nitrosalsola nitraria*).

Кроме этого, два вида рода *Climacoptera* З. Н. Цымбалюк выделяет в пределах двух отдельных типов Палиногруппы III, из них вид *Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch. – в составе одноименного типа *Climacoptera*. Что же касается рода *Caroxylon*, то три изученных автором вида также представлены в двух различных типах Палиногруппы III вместе с указанными выше видами рода *Salsola*, охваченными в данной Палиногруппе.

К. N. Toderich et al. (2010) с помощью СЭМ изучили морфологию пыльцы 27 азиатских видов рода *Salsola*. В качестве отличительных признаков пыльцы авторы предлагают размеры пыльцевых зерен, диаметр и число пор, соотношение C / D , т. е. среднее значение расстояния между тремя соседними порами и диаметром пыльцевого зерна, (которое, по их мнению, указывает на интересные внутривидовые изменения, касающиеся морфологии пыльцевых зерен), толщину экзины, уровень погруженности пор, плотность и количество шипиков на мембране пор, а также степень выпуклости поверхности пыльцы на мезопориумах (convexness of mesoporial exine). Основываясь на этих признаках, К. N. Toderich et al. (2010) выделили три типа пыльцевых зерен: тип I – относительно крупные пыльцевые зерна (17,41-20,76 мкм в диам.) с многочисленными порами (40-58) и отсутствием выпуклости мезопористой экзины, тип II – сравнительно более мелкие пыльцевые зерна (11,78-16,20 мкм в диам.) с погруженными и более редкими (16-28) порами и отчетливо выраженной мезопористой экзиной, а тип III занимает промежуточное положение между типами I и II по числу пор (30-38), а также по плотности расположения шипиков.

А. Perveen, M. Qaiser (2012) изучили морфологию пыльцы 40 видов из 13 родов семейства *Chenopodiaceae*. На основе размеров и числа пор, а также скульптуры экзины авторы выдели-

ли четыре морфологических типа пыльцы, отмечая тем не менее, что семейство *Chenopodiaceae* в целом относится к палинологически однотипным, или «stenopalynous» (Perveen, Qaiser, 2012: 1332) таксонам. При этом все четыре приведенных в данной работе вида рода *Salsola* (*S. tragus* L., *S. richteri* Moq., *S. nitraria* Pall., *S. imbricata* Frossk) представлены в двух различных типах – тип *Chenopodium album* (*S. tragus*, *S. nitraria*) и тип *Atriplex stocksii* (*S. richteri*, *S. imbricata*).

G. Punsalpaamu et al. (2012), исследуя морфологию пыльцы 18 видов из 12 родов семейства *Chenopodiaceae* (и в том числе видов *Salsola passerine* Bunge и *S. collina* Pall.), произрастающих в Монголии, отмечают что все изученные виды различаются в основном по размерам пыльцевых зерен, толщине экзины и числу пор.

В Армении палинологические исследования представителей семейства *Chenopodiaceae*, и в том числе видов рода *Salsola* были начаты в середине пятидесятих годов прошлого столетия. Во втором томе «Флоры Армении» даны краткие описания пыльцы маревых (на уровне отдельных родов), полученные с помощью светового микроскопа (Аветисян, Манукян, 1956). Сведения по пыльце некоторых представителей данного семейства в Армении на уровне светового (СМ), а также сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов приводятся также в работах Ж. А. Акопян и А. М. Айрапетян (Акопян, Айрапетян, 2004, 2009), А. О. Сонян (Сонян, 2018; Sonyan, 2020).

В настоящей статье на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцы представителей родов *Caroxylon*, *Kali*, *Kaviria*, *Climacoptera*, *Halothamnus* флоры Южного Закавказья, которые ранее рассматривались в качестве отдельных секций рода *Salsola* (Акопян, 2011).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящих исследований послужила пыльца, полученная из гербария Института ботаники НАН Армении, а также с живых растений из коллекции Экспозиционного участка “Флора и растительность Армении” Института ботаники имени А. Тахтаджяна НАН РА.

¹ Согласно The Plant List: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/tro-50095803>

Исследования проводились с применением светового микроскопа (AmScope) при увеличении x400, x800 и x1800. Измерения проводились на 10 пыльцевых зернах по каждому образцу (в среднем 3-5 образцов по каждому виду). Обработка пыльцевых зерен проводилась двумя основными методами, а именно, методом окрашивания основным фуксином (Смольянинова, Голубкова, 1950) и упрощенным ацетолизным методом (Аветисян, 1950).

Обработка пыльцевых зерен для исследования на сканирующем электронном микроскопе (Jeol, JSM-6390) проводилась методом вакуумного напыления золотом сухих неацетоллизированных пыльцевых зерен.

В целом из 14 видов, входящих в состав рода *Salsola* s. l. в Южном Закавказье изучена пыльца 12 видов (кроме *Salsola soda* L. и *Caroxylon vermiculatum* (L.) Akhani & E. H. Roalson) из родов *Caroxylon*, *Climacoptera*, *Halothamnus*, *Kali* и *Kaviria* (табл. 1).

Морфологическая терминология, используемая в нашем исследовании, в основном соответствует терминологии, предложенной Г. Эрдтманом (1956), а также Л. А. Куприяновой, Л. А. Алешиной (1972).

При описании скульптурных элементов на поверхности пыльцевого зерна нами по отдельности приводится характеристика скульптуры экзины на мезопориумах (т.е. поверхности пыльцевого зерна между порами), скульптуры поровой мембраны, а также скульптуры крышечки поры, или оперкулула (если таковая имеется).

По каждому виду проведен также подсчет числа шипиков на 1 мкм² поверхности мезопориума (на 10 участках по каждому из представленных видов).

Изученные образцы (образцы представлены в соответствии с их расположением в гербарии ERE, а жирным шрифтом выделены принятые в настоящее время видовые названия): *Salsola dendroides* Pall. (= ***Caroxylon dendroides*** (Pall.) Tzvelev): Арм. ССР, Эчмиадзинский р-н., окр. озера Айгр-лич. 28.06.1961. Leg. В. Аветисян, Э. Габриэлян, В. Агабабян, А. Погосян, В. Манукян (ERE, 76089); Эчмиадзинский р-он, Куру-Аракс, старое русло р. Аракс. 19.07.1960. Leg. А. М. Барсемян (ERE, 86593); Арм. ССР, Мегри, Ньювади 13.08.1965. Leg. Я. Мулкиджанян, А. Бар-

семян, П. Гандилян (ERE, 82553); Арм. ССР, Сисанский р-он, Дарабасское ущелье, с. Урут, юго-западный склон. 23.07.1959. Leg. Я. Мулкиджанян, Ш. Асланян (ERE, 76081); *Salsola ericoides* M. Bieb. (= ***Caroxylon ericoides*** (M. Bieb.) Akhani et E. H. Roalson): Арм. ССР, Котайкский р-он, с. Гарни, Зовашен. Гаммада. 12.07.1961. Leg. Мулкиджанян (ERE, 72306); Арм. ССР, Октемберянский р-он, окрестности с. Шахварут, каменистые засоленные земли 8.06.1959. Leg. Ш. Асланян, Р. Карапетян (ERE, 76067); Близ сел. Эчмиадзин. 22.10.1933. Leg. А. Тахтаджян (ERE, 7065); *Salsola gemmascens* Pall. (= ***Caroxylon gemmascens*** (Pall.) Tzvelev): Армения, Армавирский марз (Октемберян) по дороге к совхозу им. Мясникяна. 27.08.1979. Leg. А. Барсемян (ERE, 171291); Армения, Эчмиадзинский р-н, окр. сел. Ерасхаун, на солончаках 18.08.2005. Leg. J. Akopian (ERE, 171293); Арм. ССР, Мегринский р-он, окр. Агарака. 12.05.1978. Leg. Э. Габриэлян (ERE, 171290); *Salsola macera* Litv. (= ***Caroxylon nitrarium*** (Pall.) Akhani et E. H. Roalson): prov. Megri, на берегу Аракса, между сс. Мегри и Алдара. 26.07.1939. Leg. Ярошенко (ERE, 28401); НахАССР, Джульфа, Дарри-Даг, окрестности серных источников. 3.09.1967. Leg. Э. Габриэлян, П. Гамбарян (ERE, 87469); ***Caroxylon nitrarium*** (Pall.) Akhani et E. H. Roalson: Инст. Бот. НАН РА, “Участок флоры и растительности Армении”, 02.08.2017. Leg. Ж. Акопян (личные сборы); *Salsola nitraria* Pall. (= ***Caroxylon nitrarium*** (Pall.) Akhani et E. H. Roalson) Армения, Араратский р-н, окр. Арарата, на засоленных болотах. 4.07.1999. Leg. Э. Габриэлян (ERE, 171294); *Salsola nodulosa* (Mog.) Iljin (= ***Caroxylon nodulosum*** Moq.) Арм. ССР, Октемберянский р-он. окрестности с. Армавир, каменистые и щебнистые склоны (около кладбища) 7.06.1959. Leg. М. Асланян, Р. Карапетян (ERE, 76102); Кубинск. 26.07.1928 (ERE, 2203); *Salsola verrucosa* M. Bieb. (= ***Caroxylon nodulosum*** Moq.) Зовашен и Гарни. Гаммада на крутых гипсоносных глинистых склонах. 15.07.1956. Leg. Ахвердов и Ярошенко (ERE, 128802); Армения, окр. Еревана, близ дачного поселка Шорбулах 04.07.2007. Leg. J. Akopian (ERE, 168561); *Salsola crassa* M. Bieb. (= ***Climacoptera crassa*** (M.B.) Botsch.): Респ. Армения, Араратский р-он, окр. с. Суренаван, Армашское рыболовное

хозяйство, пухлый солончак, 820 м. 1.07.1996. Leg. Э. Габриэлян, М. Оганесян, К. Таманян, Г. Файвуш (ERE, 147798); *Climacoptera crassa* (M.B.) Botsch.: Армения, Ереван, Ботанический сад, “Участок флоры и растительности Армении”, с посева, солянковая полупустыня. 8.08.1977. Leg. J. Akopian. (ERE, 172359); *Salsola glauca* Vieb. (= *Halothamnus glaucus* M. Bieb. Botsch.): Арм. ССР Джанатлу, Гарни, правый берег р. Азат, каменистая полынная пустыня. 10.07.1958. Leg. Я. Мулкиджанян. (ERE, 70326); Арм. ССР, Баграмянский район, окрестности дома отдыха “Быстросток”, полупустыня. 12.07.1986. Leg. Э. Габриэлян, К. Таманян, Г. Файвуш (ERE, 137448); Арм. ССР, Эчмиадзинский р-он, с. Мецамор. 2.07.1972. Leg. А. Тахтаджян (ERE, 104791); *Salsola australis* R. Br. (= *Kali tragus* (L.) Scop.) Дзорагет и Узунлар, левый сухой борт реки Дзорагет. 10.08.1954. Leg. Я. Мулкиджанян (ERE, 76071); Prov. Megri. Мегри, по реке 23.07.1939. Leg. Ярошенко (ERE, 27970); Мартунинский р-н, сел. Личк, берег озера. 25.07.1949. Leg. Р. Карапетян (ERE, 47055); Веди, песчаный карьер. 19.06.1964. Leg. В. Манамян (ERE, 82901); Арм. ССР, бассейн озера Севан, Арданишский залив у метеорологической станции на травертинах. 10.07.1960. Leg. С. Наринян, Р. Карапетян (ERE, 76076); Оз. Севан, Ново-Баязетский район, сел. Норадуз, западный берег озера. 23.07.1947. Leg. Р. Карапетян (ERE, 39622); Армения, Араратский марз, Арташат, в полупустыне. 20.06.1975. Leg. А. Барсемян (ERE, 172511); *Kali tragus* (L.) Scop.: Инст. Бот. НАН РА, “Участок флоры и растительности Армении”, 20.09.2017. Leg. А. О. Сомян (личные сборы); *Salsola collina* Pall. (= *Kali collina* (Pall.) Akhani & E. H. Roalson): Армянская ССР, г. Ереван Аван правый берег р. Гедар, в полынной полупустыне. 19.07.1965. Leg. А. Барсемян (ERE, 82258); *Salsola tamamschjanae* Pjlin (= *Kali tamamschjanae* (Pjlin) Akhani et E. H. Roalson): Ведийский район, к ЮВ от Веди. 11.09.1935. Leg. А. Takhtadzhian (ERE, 3157); Армения окр. Еревана, Кармир-блур, на красных глинах. 9.09.2002. Leg. Ж. Акопян (ERE, 150915); *Salsola cana* K. Koch (= *Kaviria cana* (K. Koch) Akhani): Dzulfu, region semideserto. 17.09.34. Leg. А. Takhtadzhian (ERE, 12181); Нах. АССР, окрестности солерудника 14.07.1972. Leg. Н. Ханджян, Т. Попова (ERE, 103595); Советашен, Барцрашен, гаммада на крутых глинисто-щебнистых склонах. 27.07.1996. Leg. Ахвердов и Мирзоева

(ERE, 71593); К ЮВ от Веди, щебнистые склоны 11.09.1935. Leg. Takhtadzhian (ERE, 19874); Арм. ССР, Ведийский р-он, в 17 км от Араздаян, в сторону Чанахчи на отрогах Урцского хребта, ю.в. склон, фриганоидная растительность. 2.09.1959. Leg. Тахтаджян, Э. Габриэлян, В. Аветисян (ERE, 73537); *Salsola cana* (= *Kaviria cana* subsp. *futilis* (Pjlin) Akopian) Нахичеванская А.С.С.Р. окр. с. Яйджи, домик по дороге к с. Мастара, у шоссе. 2.08.1965. Leg. Я. Мулкиджанян, А. Барсемян (ERE, 82904); Нах. АССР, Ордубад, на пестроцветках 29.07.1959. Leg. Я. Мулкиджанян, Ш. Асланян (ERE, 70310); *Salsola futilis* (Pjlin) (= *Kaviria cana* subsp. *futilis* (Pjlin) Akopian). Нахичеванская А.С.С.Р., Яйджи-Аза. 11.09.1965. Leg. Я. Мулкиджанян (ERE, 82755)¹; *Salsola tomentosa* (Moq.) Spach (= *Kaviria tomentosa* (Moq.) Akhani & E. H. Roalson): Нахичеванская А.С.С.Р., окр. с. Яйджи, домик по дороге к селу Мастара, у шоссе. 2.06.1965. Leg. Я. Мулкиджанян, А. Барсемян (ERE, 82903); Армения, Ереванский ботанический сад, 1200 н.у.м., “Участок флоры и растительности Армении”, выращен из семян, собранных с глинистых склонов окр. сел. Зовашен. Растения второго года жизни, побег 2-го порядка 13.08.1992. Leg. J. Akopian (ERE, 171311); Дашлу Карабахлер, по левой стороне шоссе. дороги, 700 м, гипсоносные места на очень крутых каменисто-щебнистых склонах. Leg. Ахвердов, Мирзоева. 12.07.1949 (ERE, 128801); Нах. АССР, Ордубадский р-он, начало дороги на Мегри, солянковая пустыня, на холмах, ю.в. склон. 20.08.1965. Leg. А. Барсемян (ERE, 172544).

ОПИСАНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Род *Caroxylon* Thunb.

(табл. 1, фототабл. I, 1-17, II, 1-13)

Полукустарники или однолетники с тупыми или сужающимися листьями, пыльники с плотными трапецевидными придатками. Произрастают на солончаках, слабозасоленных глинах, каменистых и песчаных склонах и рудеральных местах. Наиболее многочисленная и широко распространенная группа в составе рода *Salsola* s. l. В Южном Закавказье род представлен 6 ви-

¹ Согласно устному сообщению Ж. А. Акопян, к подвиду *K. cana* subsp. *futilis* относятся образцы ERE, 82904; ERE, 70310; ERE 82755.

дами (Акопян, 2013).

Пыльцевые зерна глобально-16-38-поровые, сфероидальные, в очертании округлые или угловато-округлые, 12,3-26,4 мкм в диаметре. Поры более или менее округлые, 0,8-4,1 мкм в диаметре, погруженные, у видов *C. ericoides* (M. Bieb.) Akhani et E. H. Roalson и *C. nodulosum* Moq. оперкулятные (фототабл. I, 9, 11-13, фототабл. II, 11-13), края пор слабоволнистые; на уровне СЭМ скульптура поровых мембран, а также поверхности оперкулумов регулярно шипиковатая; у видов *C. ericoides* и *C. nodulosum* шипики на мембранах расположены значительно реже, чем на оперкулулах (фототабл. I, 9, 11-13, фототабл. II, 11-13), при этом у вида *C. ericoides* шипики на поверхности оперкулумов значительно крупнее, чем на поверхности пыльцевых зерен (фототабл. I, 9, 11-13), а у вида *C. nitrarium* (Pall.) Akhani et E. H. Roalson шипики на поверхности мембран пор расположены значительно гуще, чем на поверхности пыльцевых зерен (фототабл. II, 7); ширина мезопориума 1,5-3,0 мкм. Экзина 0,7-1,9 мкм толщины, столбчатый слой четко выражен лишь у вида *C. gemmascens* (Pall.) Tzvelev (фототабл. I, 15), столбики равномерно расставленные, длинные, тонкие, на концах шаровидно закругленные. Скульптура экзины густо мелкоточечная (СМ); скульптура экзины перфорированно-шипиковатая, наиболее отчетливо перфорации отмечены у видов *C. dendroides* (Pall.) Tzvelev и *C. ericoides*; количество шипиков на 1 мкм² поверхности пыльцевого зерна 4-8, шипики со слабо закругленными концами, у *C. dendroides* шипики более мелкие и реже расставлены, чем у остальных видов (фототабл. II, 11-13); поверхность пыльцевого зерна у всех изученных видов волнистая (СЭМ).

У всех пяти изученных видов данного рода отмечается вариабельность размеров пыльцевых зерен (фототабл. I, 1, 8, 14, фототабл. II, 1, 8).

Род *Climacoptera* Botsch.

Однолетники с сизоватыми мясистыми низбегающими листьями с восковым налетом, произрастающие преимущественно на сухих солончаках. В Южном Закавказье род представлен 1 видом (Акопян, 2013).

C. crassa (M. Bieb.) Botsch. (табл. 1, фототабл. II, 14-20). Пыльцевые зерна глобально-28-

36-поровые, сфероидальные, в очертании округлые или угловато-округлые, 26,3-33,1 мкм в диаметре. Поры более или менее округлые, 3,1-5,0 мкм в диаметре, погруженные, оперкулятные (фототабл. II, 16-19), края пор слабоволнистые; на уровне СЭМ скульптура поровых мембран, а также поверхности оперкулумов регулярно шипиковатая, при отсутствии оперкулула заметно, что на мембранах пор шипики расположены значительно гуще, чем на оперкулулах (фототабл. II, 18-20); ширина мезопориума 2,5-3,7 мкм. Экзина 2,0-3,1 мкм толщины, столбчатый слой четко выражен (фототабл. II, 15), столбики равномерно расставленные, длинные, тонкие. Скульптура экзины густо гранулярная (СМ); скульптура экзины перфорированно-шипиковатая, количество шипиков на 1 мкм² поверхности пыльцевого зерна 2-4, шипики заостренные; поверхность пыльцевого зерна волнистая (СЭМ).

Отмечается вариабельность размеров пыльцевых зерен (фототабл. II, 14).

Род *Halothamnus* Jaub. et Spach

Сизо-зеленый голый полукустарник с линейными заостренными листьями, цветки с красноватыми пыльниками и ярко-малиновыми тычиночными нитями. Произрастает на слабозасоленных почвах, сухих солончаках, песках и глинах. В Южном Закавказье род представлен 1 видом (Акопян, 2013).

H. glaucus (M. Bieb.) Botsch. (табл. 1, фототабл. III, 1-4). Пыльцевые зерна глобально-16-28-поровые, сфероидальные, в очертании округлые или угловато-округлые, 18,7-23,2 мкм в диаметре. Поры более или менее округлые, 2,5-4,6 мкм в диаметре, оперкулятные (фототабл. III, 2-4); на уровне СЭМ скульптура поровых мембран, а также поверхности оперкулумов регулярно шипиковатая, при отсутствии оперкулула заметно, что на мембранах пор шипики расположены значительно реже, чем на оперкулулах, а на поверхности оперкулумов шипики по своим размерам несколько крупнее, чем на поверхности пыльцевых зерен (фототабл. III, 3, 4); ширина мезопориума 2,4-3,9 мкм. Экзина 1,6-2,5 мкм толщины, столбчатый слой хорошо выражен, столбики равномерно расставленные, длинные, толстые. Скульптура экзины густо гранулярная

(СМ); скульптура эскины перфорированно-шипиковатая, количество шипиков на 1 мкм² поверхности пыльцевого зерна 2-4, шипики конические; поверхность пыльцевого зерна волнистая (СЭМ).

Род *Kali Mill.*

(табл. 1, фототабл. III, 5-21)

Голый или рассеянно опушенный однолетник с цветками в густом узко колосовидном соцветии. Произрастает на засоленных, песчаных почвах, иногда на гипсоносных красных глинах и как сорное повсюду. В Южном Закавказье род представлен видами *K. tragus* (L.) Scop. и *K. tamamschjanae* (Илjin) Akhani et E. H. Roalson, а также видом *K. collina* (Pall.) Akhani & E. H. Roalson, считающимся заносным для данного региона и иногда встречающимся на каменистых склонах близ населенных пунктов (Акопян, 2013).

Пыльцевые зерна глобально-22-38-поровые, сфероидальные, в очертании округлые или угловато-округлые, 17,1-25,1 мкм в диаметре. Поры более или менее округлые, 1,2-3,0 мкм в диаметре, погруженные, края пор слабоволнистые; на уровне СЭМ скульптура мембран пор у пыльцевых зерен *K. tragus* редкошипиковатая, шипики несколько крупнее, чем на поверхности пыльцевых зерен (фототаблица III, 11), у пыльцевых зерен вида *K. tamamschjanae* – густошипиковатая, шипики по размерам несколько меньше, чем на поверхности пыльцевых зерен (фототаблица III, 21); ширина мезопориума 1,2-2,9 мкм. Эскина 1,2-2,2 мкм толщины, столбчатый слой четко выражен лишь у вида *K. collina* (фототабл. III, 12, 13), столбики равномерно расставленные, длинные, тонкие. Скульптура эскины густо мелкогранулярная (СМ); скульптура эскины перфорированно-шипиковатая, наиболее отчетливо перфорации отмечены у пыльцы вида *K. tragus* (фототабл. III, 9-11); количество шипиков на 1 мкм² у *K. tamamschjanae* 4-6, а у *K. tragus* – 2-4, при этом у последнего вида шипики более крупные; поверхность пыльцевого зерна волнистая (СЭМ).

У вида *K. tamamschjanae* иногда отмечается значительная вариабельность размеров пыльцевых зерен (фототабл. III, 15).

Род *Kaviria Akhani et E. H. Roalson*

(табл. 1, фототабл. IV, 1-18)

Ксероморфные гипсофильные полукустарники, произрастающие на глинисто-каменистых, засоленных и гипсоносных склонах. В Южном Закавказье род представлен двумя видами и четырьмя подвидами. В частности, в составе вида *K. cana* (K. Koch) Akhani принимаются подвиды *K. cana* subsp. *cana* и *K. cana* subsp. *futilis* (Илjin) Akorian (эндемик Нахичеванской АР), основными отличиями между которыми являются округлые на верхушке прицветники и прицветнички, а также отсутствие опушенности всего растения у последнего подвида (Акопян, 2013).

Пыльцевые зерна глобально-7-17-поровые, сфероидальные, в очертании округлые или угловато-округлые, 14,2-21,7 мкм в диаметре. Поры более или менее округлые, 1,9-5,3 мкм в диаметре, иногда оперкулятные, погруженные, края пор слабоволнистые, у вида *K. tomentosa* (Моq.) Akhani & E.H. Roalson поры как бы окантованы одним рядом скульптурных элементов (фототабл. IV, 15); на уровне СЭМ скульптура мембран пор регулярно густо шпиковатая, при этом шипики здесь несколько крупнее, чем на поверхности пыльцевых зерен; ширина мезопориума 2,1-4,9 мкм. Эскина 1,1-1,9 мкм толщины, столбчатый слой четко выражен лишь у вида *K. cana* (фототабл. IV, 1), столбики равномерно расставленные, длинные, тонкие, на концах шаровидно закругленные. Скульптура эскины густо мелкогранулярная (СМ); скульптура эскины перфорированно-шипиковатая; наиболее отчетливо перфорации отмечены у пыльцевых зерен вида *K. tomentosa* (фототабл. IV, 16-18), количество шипиков на 1 мкм² поверхности пыльцевого зерна 4-7, шипики конические, при этом у *K. tomentosa* (фототабл. IV, 16-18) шипики более мелкие и более редкие (4-5) чем у *K. cana* (4-7); поверхность пыльцевого зерна волнистая (СЭМ).

Проведенные нами палинологические исследования не выявили существенных различий между указанными подвидами, в связи с чем в таблице 1 приводятся общие усредненные данные по виду *K. cana* в целом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ морфологических признаков пыльцы 12 исследованных видов рода *Salsola* s. l. выявил следующее.

Пыльцевые зерна у изученных нами видов, как и у всех маревых многопоровые, число пор варьирует в пределах 7-38. Максимальное число пор (27-38) наблюдается у видов *Caroxylon ericoides* и *Kali collina*, а наименьшим число пор (7-17) характеризуются оба вида рода *Kaviria* – *K. cana* и *K. tomentosa*. Поры более или менее округлые, погруженные, у некоторых видов оперкулятные¹ (*Caroxylon ericoides*, *C. nodulosum*, *Climacoptera crassa*, *Halothamnus glaucus*, *Kaviria cana*); края пор слабоволнистые. Диаметр пор варьирует в пределах 0,8-5,3 мкм, наиболее крупные поры (2,3-5,3 мкм в диам.) наблюдаются у видов *Kaviria cana* (в сочетании с наименьшим числом пор) и *Climacoptera crassa* (в сочетании с наиболее крупными размерами пыльцевых зерен), а наиболее мелкие поры (0,8-2,3 мкм в диам.) – у вида *Caroxylon nitrarium*.

По своей форме пыльцевые зерна представителей всех пяти родов сфероидальные, в очертании округлые или угловато-округлые, аполярные (т.е. без четко выраженных полюсов – согласно терминологии Г. Эрдтмана (1956) и Л. А. Куприяновой, Л. А. Алешиной (1972)), поверхность пыльцевого зерна волнистая. Интересно, что К. N. Toderich et al. (2010) описывают пыльцу представителей сем. *Chenopodiaceae* как изополярную (т.е. равнополярную), а в описаниях указывают как диаметр пыльцевых зерен, так и длину полярной оси, что, по нашему мнению, не вполне корректно.

Следуя стандартной классификации размеров пыльцевых зерен (Эрдтман, 1956), пыльца всех изученных нами видов характеризуется в основном как мелкая, очень редко средних размеров (*Climacoptera crassa*) и варьирует в пределах 12,3-33,1 мкм. Таким образом, наиболее крупная по размерам пыльца отмечается у вида *Climacoptera crassa* (26,3-33,1 мкм в диам.), а наиболее мелкая – у вида *Kaviria tomentosa* (14,2-16,9 мкм в диам.).

Экзина 0,7-3,1 мкм толщины, столбчатый

¹ Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина (1972) описывают поры маревых как ободковые, однако в нашем исследовании ободковых пор не выявлено.

слой четко выражен лишь у некоторых видов (*Caroxylon gemmascens*, *Kali collina*, *Kaviria cana*, *Climacoptera crassa*, *Halothamnus glaucus*), столбики равномерно расставленные, длинные, тонкие или толстые.

При характеристике поверхности экзины пыльцевых зерен представителей семейства *Chenopodiaceae* в литературе приводится несколько различных терминов, а именно: «скульптура», «структура», «текстура».

Согласно Г. Эрдтману (Erdtman, 1943), структура, текстура – это различные узоры на поверхности пыльцевых зерен, обычно гранулярные, наличие которых обусловлено расположением структурных элементов *внутри* экзины. Что касается термина «скульптура», то согласно Г. О. У. Кремпу (1967: 201), скульптурой можно называть «только форменные элементы, выступающие рельефно на поверхности экзины».

По данным Л. А. Куприяновой, Л. А. Алешиной (1972), а также М. Х. Моносзон (1973), проводящих исследования на уровне СМ, на мезопориумах скульптура у пыльцевых зерен маревых отсутствует, а текстуру авторы характеризуют как мелко- или крупноточечную, мелкопятнистую или гладкую. З. Н. Цымбалюк (2005), следуя Л. А. Куприяновой, Л. А. Алешиной (1972), на уровне СМ описывает *текстуру* поверхности как мелко- или крупноточечную, а на уровне СЭМ приводит шипиковатую *скульптуру* мезопориумов, используя таким образом в своих описаниях как термин «текстура», так и «скульптура»². В то же время исследования М. Tsucada по семейству *Chenopodiaceae*, проведенные с помощью сканирующего электронного микроскопа еще в 60-х годах XX столетия (Tsucada, 1967), выявили наличие на поверхности экзины мелких шипиков, таким образом уже с того времени было доказано наличие *скульптурных* элементов на поверхности экзины пыльцевых зерен маревых. Исходя из этого, при настоящих и последующих описаниях пыльцы представителей данного семейства нами будет использован лишь термин «скульптура».

² Интересно, что К. N. Toderich et al. (2010), А. Perveen, M. Qaiser (2012), а также G. Punsalpaamuu et al. (2012), характеризуя поверхность пыльцевого зерна ряда представителей маревых (и в том числе некоторых видов рода *Salsola*), не применяют ни один из указанных трех терминов, используя лишь термин «ornamentation» или словосочетание «surface and the exine of pollen grain».

Таблица 1.

Палиноморфологическая характеристика представителей рода *Salsola* L. s. l. в Южном Закавказье (роды *Saroxylon*, *Kaviria*, *Kali*, *Climacoptera*, *Halothamnus*) и их распространение в Армении и Нахичеванской АР¹

Вид	Распространение		Диаметр пыльцевых зерен (мкм)	Число пор	Диаметр пор (мкм)	Толщина экзины (мкм)	Ширина мезопорума	Количество шипиков на 1 мкм ²
	Армения	Нахичеванская АР						
<i>Saroxylon gemmascens</i> (Pall.) Tzvelev	+	+	12,3-21,4/16,2	16-22/ 19	0,9-4,1/2,6	0,7-1,2/ 0,9	1,7-2,7/2,2	—
<i>C. nodulosum</i> Moq.	+	+	14,7-20,8/17,6	25-35/30	1,7-2,7/2,0	1,0-1,5/1,22	2,2-3,0/2,6	5-6
<i>C. ericoides</i> (M. Bieb.) Akhani et E. H. Roalson	+	+	17,3-26,4/20,6	27-38/32	1,3-2,8/2,2	1,0-1,9/1,4	1,8-2,6/2,1	5-9
<i>C. nitrarium</i> (Pall.) Akhani et E. H. Roalson	+	+	14,8-21,9/17,7	24-36/ 30	0,8-2,3/1,6	0,9-1,2/1,0	1,7-2,0/1,8	5-8
<i>C. dendroides</i> (Pall.) Tzvelev	+	+	14,4-21,9/16,7	24-38/28	1,1-2,7/1,7	0,8-1,2/1,0	1,5-2,0/1,7	4-8
<i>Climacoptera crassa</i> (M.B.) Botsch.	+	+	26,3-33,1/29,4	28-36/31	3,1-5,0/4,0	2,0-3,1/2,5	2,5-3,7/3,0	2-4
<i>Halothamnus glaucus</i> (Bieb.) Botsch.	+	+	18,7-23,2/21,4	16-28/22	2,5-4,6/ 3,7	1,6-2,5/2,1	2,4-3,9/3,0	2-4
<i>Kali tragus</i> (L.) Scop.	+	+	17,1-25,1/20,8	22-34/28	1,2-3,0/1,8	1,6-2,2/1,8	1,6-2,3/1,9	2-4
<i>K. tamamschijanae</i> (Ilijin) Akhani et E. H. Roalson	+	+	18,5-22,5/20,6	27-32/30	1,6-2,8/2,2	1,2-2,0/1,5	1,2-2,6/2,2	4-6
<i>K. collina</i> (Pall.) Akhani & E. H. Roalson	+	(занос-ный)	18,9-24,5/21,9	32-38/35	1,2-2,9/2,2	1,3-1,9/1,6	1,9-2,9/2,3	—
<i>Kaviria sana</i> (K. Koch) Akhani	+	+	14,9-21,7/18,7	7-16/10	2,3-5,3/ 3,5	1,3-1,9/1,6	3,5-4,9/4,2	4-7
<i>K. tomentosa</i> (Moq.) Akhani & E. H. Roalson	+	+	14,2-16,9/15,7	12-17/13	1,9-3,8/ 2,6	1,1-1,4/ 1,2	2,1-3,0/2,5	4-5

¹ После косой линии в таблице приведены усредненные данные, полученные при измерении 10 пыльцевых зерен.

На уровне СМ у пыльцы изученных видов нами отмечена мелкоточечная (виды рода *Caroxylon*) или гранулярная скульптура экзины. На уровне СЭМ скульптура экзины у всех видов густо или редко перфорированно-шиповатая; число шипиков на единицу площади поверхности, а также их размеры у различных видов значительно варьируют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Проведенное нами исследование морфологии пыльцевых зерен 12 представителей рода *Salsola* s. l. в Южном Закавказье на уровне светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов в целом подтверждает палинологическую однотипность пыльцы по общей форме пыльцевых зерен и типу апертур, характерных для представителей сем. *Chenopodiaceae* в целом.

В связи с этим возникла необходимость поиска диагностических признаков пыльцы, позволяющих провести разграничения в пределах приведенных выше таксономических групп.

Сравнительный анализ данных по пяти морфологическим признакам (на уровне СМ), а именно диаметр пыльцевых зерен, число и диаметр пор, толщина экзины, ширина мезопориума, проведенный ранее на примере ряда видов из родов *Caroxylon*, *Kaviria* и *Kali*, показал, что наиболее константными можно рассматривать первые три признака (Сонян, 2018). А статистический анализ по указанным трем признакам выявил, что наименее вариабельной (в соответствии с анализом коэффициента вариации) является выборка данных по числу пор, а также по диаметру пыльцевых зерен, в то время как коэффициент вариации по диаметру пор является средне вариабельным. Тем не менее, полученные результаты не выходят за рамки пределов достоверности данных (Sonyan, 2020).

Среди изученных 12 видов, рассмотренных в настоящей статье, вид *Climacoptera crassa* характеризуется наиболее крупной по размерам пыльцой (26,3-33,1 мкм в диам.), в то время как у остальных видов размеры пыльцевых зерен варьируют в пределах 12,3-26,4 мкм в диаметре.

По числу пор выделяется вид *Kaviria cana* (менее 16 пор), у остальных видов общее число пор колеблется в пределах 16-38.

На основе данных, полученных с помощью СЭМ, нами выявлено, что количество шипиков на поверхности мезопориумов в пределах отдельных видов также значительно варьирует, исходя из этого было получены усредненные данные по указанному признаку. В результате было установлено, что у большинства видов количество шипиков колеблется в пределах 4-9 на 1 мкм², в то время как у трех видов (*Kali tragus*, *Climacoptera crassa* и *Halothamnus glaucus*) не превышает 4.

Используя четыре ключевых палиноморфологических признака, а именно размеры пыльцевых зерен, размеры и число пор, а также количество шипиков на 1 мкм² поверхности мезопориума, в пределах рода *Salsola* s. l. нами было выделено 6 основных групп пыльцы¹:

Палиногруппа I: П.з. сравнительно крупные (>20 мкм в диам.), поры также сравнительно крупные (>2,0 мкм в диам.), многочисленные (> 30), количество шипиков на 1 мкм² > 4

Caroxylon ericoides, *Kali tamamschjanae*, *K. collina*

Палиногруппа II: П.з. сравнительно крупные (>20 мкм в диам.), поры также сравнительно крупные (>2,0 мкм в диам.), многочисленные (> 30), количество шипиков на 1 мкм² ≤ 4

Climacoptera crassa

Палиногруппа III: П.з. сравнительно крупные (>20 мкм в диам.), поры также сравнительно крупные (>2,0 мкм в диам.), немногочисленные (до 30), количество шипиков на 1 мкм² ≤ 4

Halothamnus glaucus

Палиногруппа IV: П.з. сравнительно крупные (>20 мкм в диам.), поры сравнительно мелкие (< 2,0 мкм в диам.), немногочисленные (до 30), количество шипиков на 1 мкм² ≤ 4

Kali tragus

Палиногруппа V: П.з. сравнительно мелкие (< 20 мкм в диам.), поры сравнительно крупные (>2,0 мкм в диам.), немногочисленные (до 30), количество шипиков на 1 мкм² > 4

Caroxylon gemmascens, *C. nodulosum*, *Kaviria cana*, *K. tomentosa*

Палиногруппа VI: П.з. сравнительно мелкие (< 20 мкм в диам.), поры также сравнительно мелкие (>2,0 мкм в диам.), количество шипиков на 1 мкм² > 4

¹ Для выделения палиногрупп были использованы усредненные данные, представленные в табл. 1.

подгруппа VIa: поры многочисленные (> 30)
Caroxylon nitrarium

подгруппа VIb: поры немногочисленные (< 30)
Caroxylon dendroides

Как видно из приведенных данных, три из шести палиногрупп являются монотипными, охватывая роды *Climacoptera* и *Halothamnus*, представленные в Южном Закавказье по одному виду (палиногруппы II и III), а также вид *Kali tragus* (палиногруппа IV).

Палиногруппа I представлена тремя близкородственными (по признакам пыльцы) видами, из них один вид относится к роду *Caroxylon* (*C. ericoides*) и два – к роду *Kali* (*K. tamamschjanae*, *K. collina*).

Данные, представленные в Палиногруппе V указывают на близкородственные связи рода *Caroxylon* также и с родом *Kaviria*.

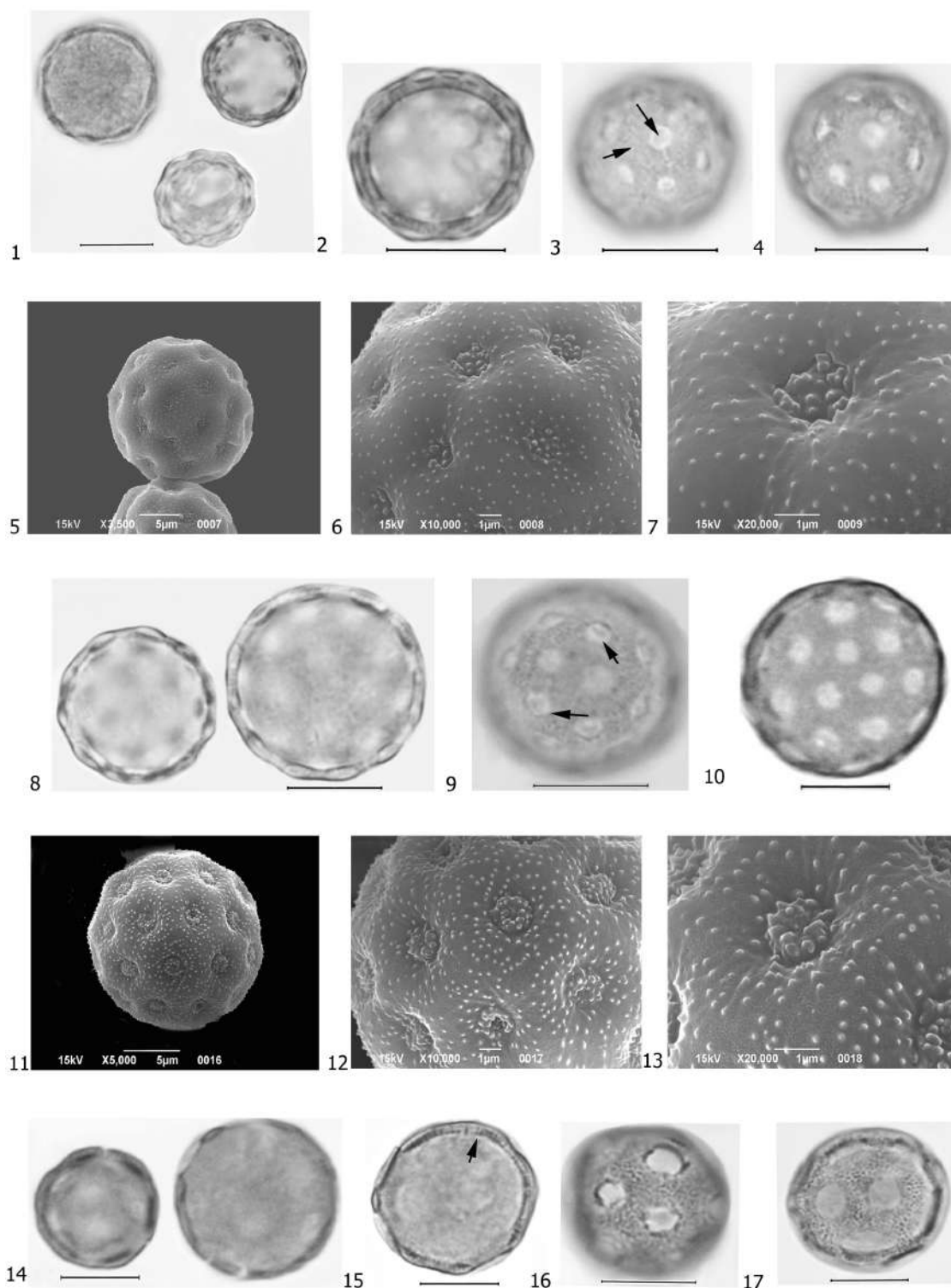
И, наконец, в составе Палиногруппы VI объединены последние два из пяти видов рода *Caroxylon*, отличающиеся друг от друга лишь по числу пор.

Таким образом, несмотря на значительное сходство морфологических признаков пыльцы у изученных видов, полученные данные указывают на некоторую обособленность представителей родов *Climacoptera* и *Halothamnus*, а также вида *Kali tragus* в пределах рода *Salsola* s. l., что подтверждает существующее ранее мнение о

самостоятельности первых двух родов. В частности, род *Climacoptera* был выделен В. П. Бочанцевым (1956) из *Salsola* на основании ряда характеристик, в том числе таких, как хорошо выраженная суккулентность, однолетность, а также энтомофилия. Позже самостоятельность данного рода была подтверждена также и молекулярными исследованиями (Akhanian et al., 2007; Wen et al., 2010). Что же касается рода *Halothamnus*, то указанный род был восстановлен В. П. Бочанцевым четверть века спустя после *Climacoptera* (Бочанцев, 1981), при этом родовой статус и монофилия данного рода в дальнейшем были подтверждены как таксономическими (Kothe-Heinrich, 1993), так и молекулярными исследованиями (Akhanian et al., 2007).

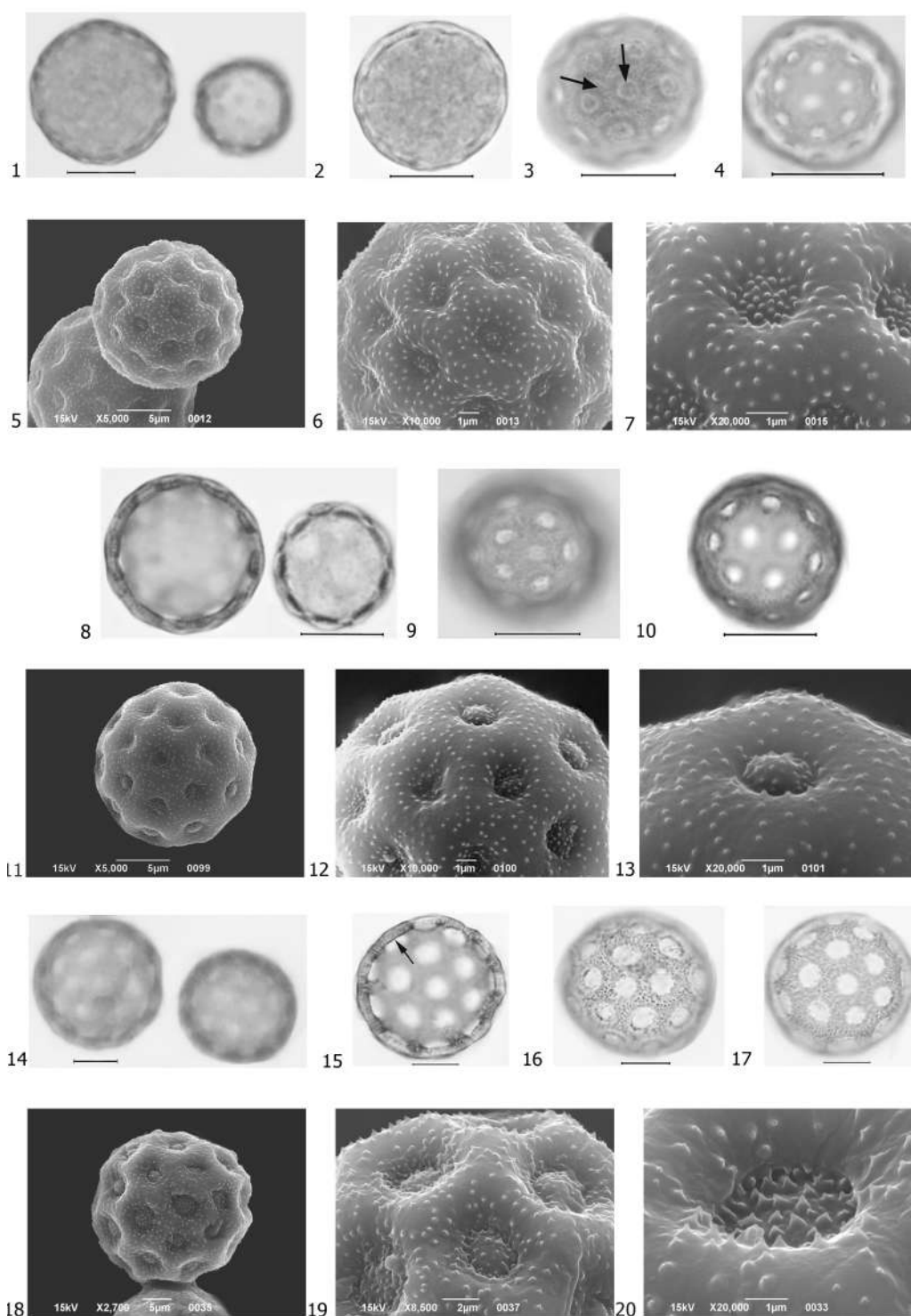
С другой стороны, проведенные исследования выявили палиноморфологическую неоднородность рода *Caroxylon* и наличие довольно тесных связей последнего с родами *Kali* и *Kaviria*. Отметим, что неоднородность рода *Caroxylon*, а также обособленность вида *Climacoptera crassa* подтверждается также и исследованиями З. Н. Цимбалюк (2005).

Авторы выражают искреннюю признательность д.б.н. Ж. А. Акопян (Институт ботаники им. А. Тахтаджяна) за просмотр рукописи и ценные замечания.

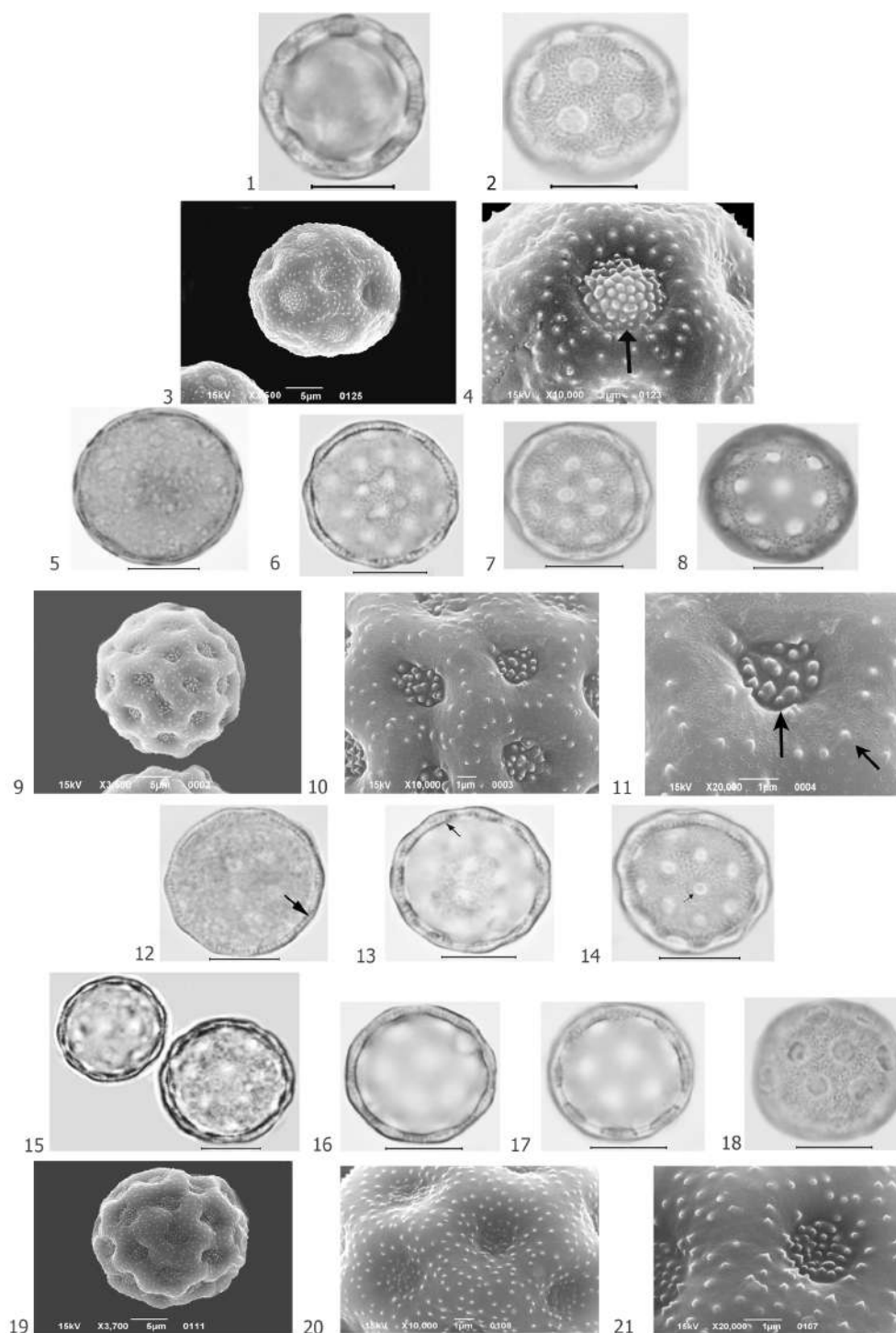


Фототаблица I. Пыльцевые зерна некоторых видов рода *Caroxylon* Thunb.

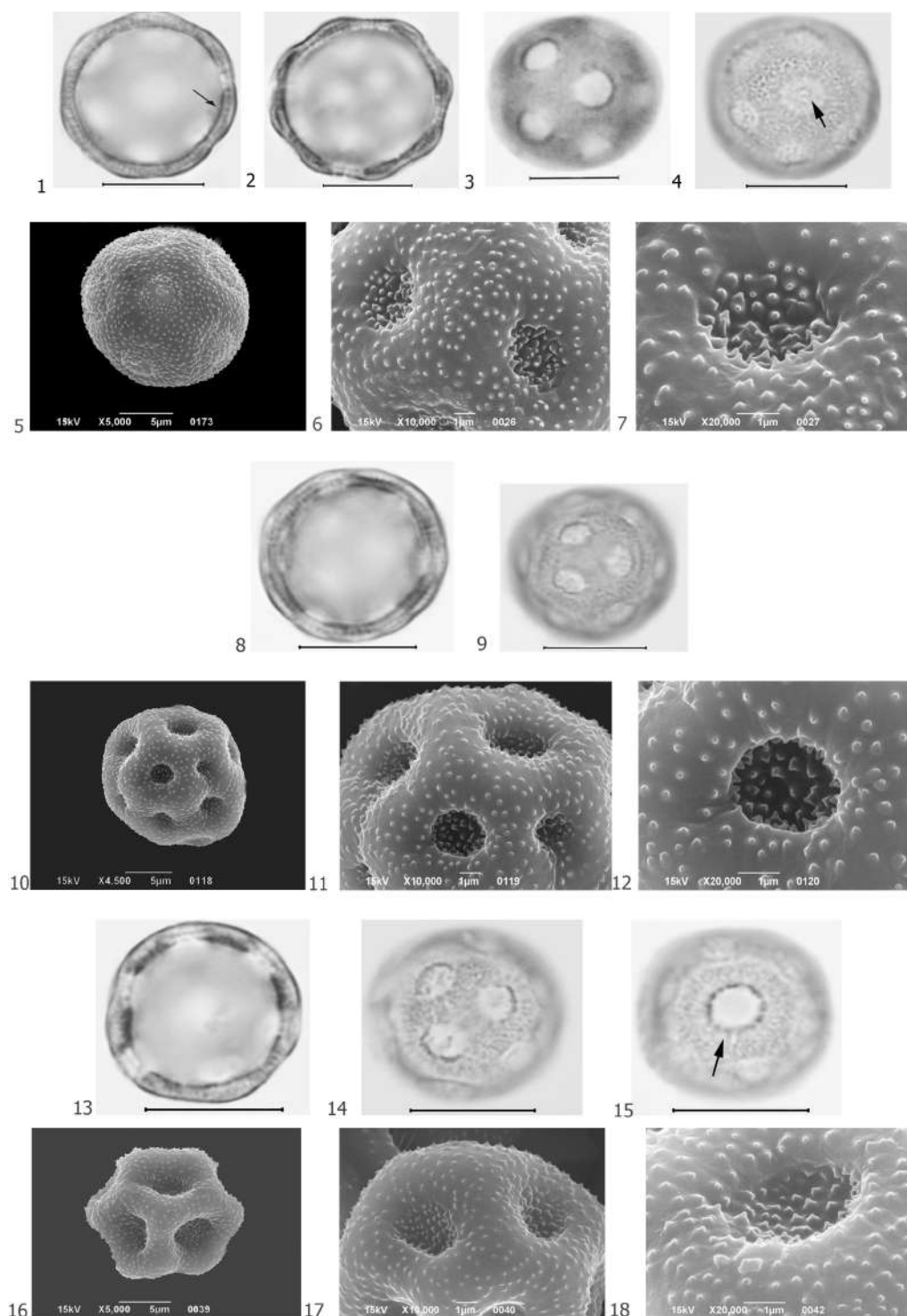
1-7 – *C. dendroides* (Pall.) Tzvelev: 1-4 – общий вид п.з. (1 – варибельность размеров п.з., 3 – скульптура экзины и поровой мембраны) (СМ), 5 – общий вид п.з., 6 – фрагмент поверхности п.з., 7 – пора и скульптура экзины (СЭМ); 8-13 – *C. ericoides* (M. Bieb.) Akhani et E. H. Roalson: 8-10 – общий вид п.з. (8 – варибельность размеров п.з., 9 – оперкулы на порах) (СМ), 11 – общий вид п.з., 12 – фрагмент поверхности п.з., 13 – оперкулятная пора и скульптура экзины (СЭМ); 14-17 – *C. gemmascens* (Pall.) Tzvelev (14 – варибельность размеров п.з., 15 – столбчатый слой, 16, 17 – форма пор и скульптура экзины) (СМ) (масштабная линейка: 1-4, 8-10, 14-17 – 10 мкм)



Фототаблица II. Пыльцевые зерна некоторых видов из родов *Caroxylon* Thunb. и *Climacoptera* Botsch.
 1-7 – *Caroxylon nitrarium* (Pall.) Akhani et E. H. Roalson: 1-4 – общий вид п.з. (1 – вариабельность размеров п.з., 3 – скульптура экзины и поровой мембраны) (СМ), 5 – общий вид п.з., 6 – фрагмент поверхности п.з., 7 – пора и скульптура экзины (СЭМ); 8-13 – *C. nodulosum* Moq.: 8-10 – общий вид п.з. (8 – вариабельность размеров п.з., 9 – форма пор и скульптура экзины) (СМ), 11 – общий вид п.з., 12 – фрагмент поверхности п.з., 13 – пора и скульптура экзины (СЭМ); 14-20 – *Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch.: 14-17 – общий вид п.з. (14 – вариабельность размеров п.з., 15 – столбчатый слой, 16, 17 – форма пор и скульптура экзины) (СМ), 18 – общий вид п.з., 19 – фрагмент поверхности п.з., 20 – пора и скульптура экзины (СЭМ) (масштабная линейка: 1-4, 8-10, 14-17 – 10 мкм)



Фототаблица III. Пыльцевые зерна некоторых видов из родов *Halothamnus* Jaub. et Spach. и *Kali* Mill.
 1-4 – *Halothamnus glaucus* (M. Bieb.) Botsch.: 1-2 – общий вид п.з. (2 – скульптура экзины) (СМ),
 3 – общий вид п.з., 4 – фрагмент поверхности п.з.: оперкулятная пора и скульптура экзины (СЭМ);
 5-11 – *Kali tragus* (L.) Scop.: 5-8 – общий вид п.з. (6 – столбчатый слой, 7, 8 – форма пор и скульптура экзины) (СМ), 9 – общий вид п.з., 10 – фрагмент поверхности п.з., 11 – скульптура экзины и поровой мембраны (СЭМ); 12-14 – *K. collina* (Pall.) Akhani et E.H. Roalson: 12-14 – общий вид п.з. (12, 13 – столбчатый слой, 14 – скульптура мембраны поры) (СМ), 15-21 – *K. tamamschjanae* (Iljin) Akhani et E. H. Roalson: 15-18 – общий вид п.з. (15 – вариабельность размеров п.з., 18 – скульптура экзины) (СМ), 19 – общий вид п.з., 20 – фрагмент поверхности п.з., 21 – пора и скульптура экзины (СЭМ)
 (масштабная линейка: 1-2, 5-8, 12-18 – 10 мкм)



Фототаблица IV. Пыльцевые зерна некоторых видов и подвидов рода *Kaviria* Akhani et E.H. Roalson

1-7 – *K. cana* (K. Koch) Akhani: 1-4 – общий вид п.з. (1 – столбчатый слой, 4 – скульптура экзины и мембран пор) (СМ), 5 – общий вид п.з., 6 – фрагмент поверхности п.з., 7 – пора и скульптура экзины (СЭМ); 8-12 – *K. cana subsp. futilis* (Iljin) Akorian: 8,9 – общий вид п.з. (9 – форма пор и скульптура экзины) (СМ), 10 – общий вид п.з., 11 – фрагмент поверхности п.з., 12 – пора и скульптура экзины (СЭМ); 13-18 – *K. tomentosa* (Moq.) Akhani: 13-15 – общий вид п.з. (14 – форма пор и скульптура экзины, 15 – «окантовка» поры) (СМ), 16 – общий вид п.з., 17 – фрагмент поверхности п.з., 18 – пора и скульптура экзины (СЭМ) (масштабная линейка: 1-4, 8-9, 13-15 – 10 мкм)

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М. 1950. Упрощенный ацетоллизный метод обработки пыльцы // Бот. журн., 35, 4: 385–387.
- Аветисян Е. М., Манукян Л. К. 1956. Описание пыльцы родов из сем. *Chenopodiaceae* // Тахтаджян А. Л. (ред.). Флора Армении, 2. Ереван. 520 р.
- Акопян Ж. А. 2011. Род *Salsola* sensu lato (*Chenopodiaceae*) в Южном Закавказье // Тахтаджяния, 1: 124–132.
- Акопян Ж. А. 2013. Биолого-морфологические особенности и таксономический состав семейства маревых (*Chenopodiaceae* Vent.) в Южном Закавказье. Автореф. дисс. ... док. биол. наук. Ереван. 49 с.
- Акопян Ж. А., Айрапетян А. М. 2004. Антэкологическое и палиноморфологическое исследование видов секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) флоры Армении // Фл., растит., раст. рес. Армении, 15: 60–66.
- Акопян Ж. А., Айрапетян А. М. 2009. О некоторых особенностях морфологии соцветия, цветка и пыльцы *Krashennikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (*Chenopodiaceae*) // Матер. междунар. конф., посв. 100-летию со дня рожд. П. И. Лапина «Проблемы современной дендрологии»: 590–592.
- Бочанцев В. П. 1956. Два новых рода из семейства маревых // Сб. работ, посвящ. акад. В. Н. Сукачеву: 108–118. Москва–Ленинград.
- Бочанцев В. П. 1969. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн., 54, 7: 989–1001.
- Бочанцев В. П. 1974. Виды подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст., 11: 110–174.
- Бочанцев В. П. 1980. Виды секции *Belanthera* Pjijin рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст., 17: 112–135.
- Бочанцев В. П. 1981. Обзор рода *Halothamnus* Jaub. et Spach (*Chenopodiaceae*) // Новости сист. высш. раст., 18: 146–176.
- Ильин М. М. (ред.). 1934. Флора СССР, 1. Ленинград. 302 с.
- Ильин М. М. 1936. Сем. *Chenopodiaceae* // Шишкин Б. К. (ред.). Флора СССР, 6: 2–354. Москва, Ленинград.
- Кремпп Г. О. У. 1967. Палинологическая энциклопедия. Москва. 411 с.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1972. Пыльца и споры Европейской части СССР, 1. Ленинград. 170 с.
- Монозон М. Х. 1973. Определитель пыльцы видов семейства маревых. Москва. 96 с.
- Прагов У. 1986. Род *Climacoptera* Botsch. (систематика, география, филогения и вопросы охраны). Ташкент. 70 с.
- Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. 1950. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР, 75, 1: 125–126.
- Сонян А. О. 2018. Новые данные к морфологии пыльцы ряда видов из родов *Caroxylon* Thunb., *Kaviria* Akhani et E.H. Roalson и *Kali* Mill. (сем. *Chenopodiaceae* Vent.) // Биол. журн. Армении, 4, 70: 69–74.
- Тахтаджян А. Л., Мулкиджанян Я. И. 1956. Сем. *Chenopodiaceae* // Тахтаджян А. Л. (ред.). Флора Армении, 2: 222–393. Ереван.
- Цвелев Н. Н. 1993. Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы // Укр. бот. журн., 50, 1: 78–85.
- Цвелев Н. Н. 1996. *Caroxylon* Thunb. // Н. Н. Цвелев (ред.). Флора Восточной Европы, 9: 88–90. СПб.
- Цымбалюк З. Н. 2005. Палиноморфология представителей семейства *Chenopodiaceae* Vent. (для целей систематики и спорово-пыльцевого анализа). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев. 21 с. (на укр. яз.) (Цымбалюк З. М. 2005. Палиноморфология представників родини *Chenopodiaceae* Vent. (для цілей систематики й спорово-пилкового аналізу). Автореф. дисс. ... канд. біол. наук. Київ. 21 с.).
- Цымбалюк З. Н. 2008. Палиноморфологические особенности представителей семейства *Chenopodiaceae* // Бот. журн., 93, 3: 430–438.
- Эрдтман Г. 1956. Морфология пыльцы и систематика растений. Москва. 486 с.
- Akhani H., Edwards G., Roalson E. H. 2007. Diversification of the old world *Salsoleae* s. l. (*Chenopodiaceae*): Molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification // Int. J. Plant Sci., 168, 6: 931–956.
- Akhani H., Greuter W., Roalson E.H. 2014. Notes on the typification and nomenclature of *Salsola* and

- Kali* (*Chenopodiaceae*) // *Taxon*, 63, 3: 647–650.
- Erdtman G. 1943. An introduction to pollen analysis. New Ser. Pl. Sci. Books. Waltham, Mass. 239 p.
- Freitag H., Rilke S. 1997. *Salsola* (*Chenopodiaceae*) // K. H. Reichinger (ed.). Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge (Flora Iranica), 172: 154–255. Graz.
- Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. 2003. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C4 photosynthesis // *Int. J. Plant Sci.*, 164, 6: 959–986.
- Kothe-Heinrich G. 1993. Revision der Gattung *Halothamnus* (*Chenopodiaceae*) // *Biblioth. Bot.*, 143: 1–176.
- Kühn U, Bittrich V, Carolin R, Freitag H, Hedge IC, Uotila P, Wilson PG. 1993. *Chenopodiaceae* // K. Kubitzki (ed). Families and genera of vascular plants. Berlin. 253 p.
- Miller P. 1754. The gardeners dictionary. Abridged, 4th ed. London. 250p.
- Mosyakin S. L. 1996. A taxonomic synopsis of the genus *Salsola* (*Chenopodiaceae*) in North America // *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 83, 3: 387–395.
- Mosyakin S. L. 2017. Taxonomic and nomenclatural notes on Pontic-Mediterranean coastal and some Australasian taxa of *Salsola* (*Chenopodiaceae*) // *Укр. бот. журн.*, 74, 6: 521–531.
- Mosyakin S. L., Freitag H., Rilke S. 2017. *Kali* versus *Salsola*: the instructive story of a questionable nomenclatural resurrection // *Isr. J. Plant Sci.*, 64: 18–30.
- Perveen A., Qaiser M. 2012. Pollen flora of Pakistan–LXX: *Chenopodiaceae* // *Pak. J. Bot.*, 44, 4: 1325–1333.
- Punsalpaamuu G., Schluetz F., Gegeensuvd Ts. & Sainovdon D. 2012. On the importance of pollen morphology in classification of *Chenopodiaceae* in Mongolia // *Erforsch. biol. Ress. Mongolei* (Halle/Saale), 12: 429–436.
- Pyankov V. I., Artyusheva E. G., Edwards G. E., Black C. C., Soltis P. S. 2001. Phylogenetic analysis of tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) based on ribosomal ITS sequences: implications for the evolution of photosynthesis types // *Am. J. Bot.*, 88: 1189–1198.
- Sonyan H. H. 2020. Statistical analysis of the basic morphological characteristics of pollen on the example of some representatives of the *Chenopodiaceae* Vent. family // *Electronic Journal of Natural Sciences of NAS RA.*, 1, 34: 18–21.
- The Plant List: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/tro-50095803>
- The Plant List: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/tro-50251419>
- Toderich K. N., Shuyskaya E. V., Ozturk M., Juylova A., Gismatulina L. 2010. Pollen morphology of some Asiatic species of genus *Salsola* (*Chenopodiaceae*) and its taxonomic relationships // *Pak. J. Bot.*, 42: 155–174.
- Tsukada M. 1967. Chenopod and Amaranth pollen. Electron Microscopic Identification // *Science*, 157, 3784: 80–82.
- Wen Z. B., Zhang M. L., Zhu G. L., Sanderson S. C. 2010. Phylogeny of *Salsoleae* s. l. (*Chenopodiaceae*) based on DNA sequence data from ITS, psbB-psbH, and rbcL, with emphasis on taxa of northwestern China // *Plant Syst. Evol.*, 288: 25–42.
- Wodehouse R. P. 1935. Pollen grains. New York and London. 558p.

Институт ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА
0040 Ереван, ул. Ачаряна 1
alla.hayrapetyan.63@gmail.com,
hasmiksonyan@gmail.com