

**ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՀԱՆՐԱՊԵՏՈՒԹՅԱՆ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ
ԱԶԳԱՅԻՆ ԱԿԱԴԵՄԻԱ**

Հակոբյան Ժանետա Անդրանիկի

**ԹԵԼՈՒԿԱԶԳԻՆԵՐԻ (CHENOPODIACEAE VENT.) ԸՆՏԱՆԻՔԻ
ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ ԿԵՆՍԱՍՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ
ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԵՎ ԿԱՐԳԱԲԱՆԱԿԱՆ ԿԱԶՄԸ ՀԱՐԱՎԱՅԻՆ
ԱՆԴՐԿՈՎԿԱՍՈՒՄ**

**Գ.00.05 – “Բուսաբանություն” մասնագիտությամբ կենսաբանական գիտությունների
դոկտորի գիտական աստիճանի հայցման աստենախոսության**

ՄԵՂՍԱԳԻՐ

ԵՐԵՎԱՆ – 2013

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ

Акопян Жанета Андриковна

**БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ
СОСТАВ СЕМЕЙСТВА МАРЕВЫХ (CHENOPODIACEAE VENT.) В ЮЖНОМ
ЗАКАВКАЗЬЕ**

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.00.05 – “Ботаника”**

ЕРЕВАН - 2013

Ատենախոսության թեման հաստատվել է ՀՀ ԳԱԱ Բուսաբանության ինստիտուտում

Պաշտոնական ընդդիմախոսներ՝

կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆեսոր

կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆեսոր

կենս. գիտ. դոկտոր

Գոհար Հրանտի Օգանեզովա

Անտոնինա Անատոլիի Բուտնիկ

Արտաշես Նորիկի Զիրոյան

Առաջատար կազմակերպություն՝ ՌԳԱ Վ. Լ. Կոմարովի անվան Բուսաբանության ինստիտուտ

Ատենախոսության պաշտպանությունը կայանալու է 2013 թ. հունիսի 14-ին ժամը 14.00-ին ՀՀ ԲՈՂ-ի 035 Կենսաբազմազանության և էկոլոգիայի մասնագիտական խորհրդի նիստում:

Հասցե՝ 0063, Երևան, Աճառյան 1, ՀՀ ԳԱԱ Բուսաբանության ինստիտուտ

e-mail: botanyinst@sci.am

Ատենախոսությանը կարելի է ծանոթանալ ՀՀ ԳԱԱ Բուսաբանության ինստիտուտի գրադարանում և www.sczhe.sci.am կայքում:

Սեղմագիրն առաքված է 2013 թ. մայիսի 14-ին:

035 մասնագիտական խորհրդի գիտական քարտուղար,

կենսաբանական գիտությունների թեկնածու՝

Հ. Գ. Խաչատրյան

Тема диссертации утверждена в Институте ботаники НАН РА

Официальные оппоненты:

доктор биол. наук, профессор

доктор биол. наук, профессор

доктор биол. наук

Գոար Գրանտոնա Օգանեզովա

Անտոնինա Անատոլևնա Բուտնիկ

Արտաշես Նորիկովիչ Զիրոյան

Ведущая организация: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Защита состоится 14 июня 2013 года в 14.00 часов на заседании специализированного совета

035 по Биоразнообразию и экологии ВАК РА

Адрес: 0063, Ереван, ул. Ачаряна 1, Институт ботаники НАН РА.

e-mail: botanyinst@sci.am

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института ботаники НАН РА и на сайте

www.sczhe.sci.am

Автореферат диссертации разослан 14 мая 2013 г.

Ученый секретарь специализированного совета 035,

кандидат биологических наук

А. Г. Хачатрян

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Семейство Chenopodiaceae Vent. (Маревые) является одним из древнейших в системе покрытосеменных, широко распространено в мире и наделено богатым таксономическим и биоморфным разнообразием.

Большинство представителей маревых формировалось в эвтрофных, галофильных местообитаниях, в областях с аридным климатом. Адаптация к экстремальным условиям повела к возникновению у них особенностей, представляющих большой интерес с точки зрения биоморфологии. Маревые – интересный и важный объект для решения общих вопросов адаптивной радиации таксонов и эволюционной направленности признаков в свете понимания тенденций биологического прогресса. Изучение биоморфологии данного семейства имеет важное значение вследствие характерного для его представителей полиморфизма и онтогенетической изменчивости. Необходимость привлечения признаков вегетативной сферы растения для систематики маревых отмечается М.М. Ильным (1936), И.Т. Васильченко (1941), В.П. Бочанцевым (1969а), при уточнении таксонов используются признаки биоморфоструктуры, имеющие диагностическое значение (Бочанцев, 1956; Sukhorukov 2007; Ломоносова, 2008; Сухоруков, Байков, 2009; Сухоруков, 2010 и др.). Структурной адаптации к аридным условиям, особенностям онтоморфогенеза, репродуктивной биологии, культивированию посвящены исследования маревых флоры Средней Азии и Казахстана (Ильин, 1937, 1946; Василевская 1965; Бочанцева, 1944, 1948, 1951; Рачковская, 1957; Беспалова, 1961, 1964, 1965; Ротов, 1969; Лыкова, 1970; Нечаева и др., 1973; Бутник, 1979, 1981, 1984; Демьянова, 1975; Бутник и др., 1991, 2009, 2012; Matyunina et al., 2012 и другие).

В Южном Закавказье сем. Chenopodiaceae представлено примерно 30% от родового состава в мировом объеме, 85.7% от родового и 80.3% от видового состава на Кавказе. Однако, биолого-морфологические и ботанико-географические исследования семейства в данном регионе почти не проводились, а таксономический состав не уточнялся уже более полувека. Маревые играют значительную роль в растительности Южного Закавказья, многие виды здесь стали редкими или находятся на грани исчезновения, в связи с чем изучение биологии особенно необходимо для разработки научных основ их охраны.

Принимая во внимание малоизученность биоморфологии сем. Chenopodiaceae флоры Южного Закавказья в природе и культуре, необходимость ревизии таксономического состава, слабую изученность в ботанико-географическом аспекте, значение полученных фактов для уточнения систематических и филогенетических взаимоотношений в семействе, а также их природоохранное значение, мы предприняли данное исследование, которое исходя из изложенных позиций является актуальным.

Цель и задачи исследования. Основной целью настоящего исследования является выявление и уточнение таксономического разнообразия сем. Chenopodiaceae флоры Южного Закавказья на основе биоморфологического анализа. В работе перед нами стояли следующие задачи:

- 1) разработать классификацию и определить возможные направления эволюции жизненных форм в сем. Chenopodiaceae;
- 2) выявить закономерности онтоморфогенеза представителей семейства, выделенных в качестве модельных типов и групп жизненных форм; составить с применением сравнительно-морфологического и сравнительно-онтогенетического методов биолого-морфологические описания видов в онтогенезе; провести сравнительные биолого-морфологические исследования представителей семейства в природных популяциях и в условиях культуры;
- 3) изучить антропологию представителей семейства в связи с принадлежностью к разным жизненным формам и экотипам;
- 4) проанализировать традиционно используемые и новые таксономические признаки и уточнить характер их изменчивости в онтогенезе;
- 5) составить таксономический конспект сем. Chenopodiaceae и определительные ключи,

уточнить видовой состав семейства и ареалы видов маревых, составить карты их распространения в данном регионе;

6) проанализировать исторические особенности генезиса семейства, провести эколого-географический и хорологический анализ, выявить эндемичные и реликтовые виды;

7) выявить редкие и исчезающие во флоре Армении виды маревых, наметить пути их сохранения в природе и культуре;

8) охарактеризовать итоги культивирования маревых в условиях Ереванского ботанического сада для создания ex-situ коллекции, изучения биоморфологии, фенологии и разработки методов выращивания в условиях культуры.

Научная новизна. 1) Впервые проведено исследование жизненных форм представителей сем. Chenopodiaceae в Южном Закавказье, предложена классификация, представленная 4 типами и 12 группами форм роста, а также гипотеза возможных направлений эволюции жизненных форм маревых.

2) Впервые в Южном Закавказье проведено антэкологическое исследование семейства, выявлены основные типы и способы опыления, распределение половых типов и форм по таксонам, описаны механизмы раскрывания и опыления цветка.

3) В конспект сем. Chenopodiaceae включены 22 вида, ранее не вошедших во “Флору Армении” (1956), 7 видов для региона приводятся впервые.

4) Впервые проведен флорогенетический анализ семейства в регионе Южного Закавказья.

5) Предложена гипотеза о более раннем (эоцен-миоцен), чем четвертичный период (Тахтаджян, 1941, 1946; Барсегян, 1966), происхождении галофильной флоры и растительности и распространении маревых на территории Южного Закавказья.

6) Установлены компоненты маревых в урбанофлоре г. Еревана.

7) Впервые дана оценка результатам многолетнего культивирования представителей сем. Chenopodiaceae в условиях Ереванского ботанического сада.

8) По критериям IUCN выявлен состав редких и исчезающих видов маревых, которые включены в Красную Книгу РА (2010); впервые изучено состояние маревых на особо охраняемых природных территориях Армении.

Практическая ценность. Данные проведенного исследования вносят вклад в такие разделы биологии как биоморфология, морфология, морфогенез, антэкология, могут быть использованы при написании региональных флор и определителей, составлении учебных пособий и руководств, при проведении практических занятий и чтения лекций по биологии, морфологии, экологии растений в высших учебных заведениях. Результаты таксономического исследования и определительные ключи для всех таксонов сем. Chenopodiaceae войдут в обработку готовящегося к изданию “Определителя растений Армении”. Данные о состоянии в природе редких и исчезающих видов маревых могут найти применение при организации их охраны, они опубликованы в “Красной Книге РА” (2010). Данные по культивированию маревых в Ереванском ботаническом саду могут быть использованы при создании живых коллекций в ботанических садах. Некоторые виды маревых рекомендованы как декоративные для использования в озеленении в аридных регионах республики и введения в культуру.

Апробация работы. Основные результаты исследований представлены на 22 конференциях и симпозиумах: Всесоюзной конференции “Проблемы флористики и систематики растений Кавказа” (Сухуми, 1991); VIII Московском совещании «Общебиологические аспекты филогении растений» (Москва, 1991); 5th International Symposium “Plant life in South-West and Central Asia” (Tashkent, 1998); Международной конференции “Вопросы современной ботаники и микологии”, посвященной 75-летию кафедры ботаники ЕрГУ (Ереван, 1999); Республиканской научной конференции «Наука-производству» (Ереван, 1999); Международной научной конференции «Биогеографические и экологические аспекты процесса опустынивания в аридных и семиаридных регионах» (Ереван, 2000); II Республиканской конференции молодых ученых «XXI век: Экологическая наука в Армении» (Ереван, 2001); “II Международной конференции по анатомии и морфологии растений” (РАН БИН им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург, 2002); XI Международном симпозиуме «Нетрадиционное растениеводство.

Эниология. Экология и здоровье» (Симферополь, 2002); XI Съезде РБО по теме «Ботанические исследования в Азиатской России» (Новосибирск – Барнаул, 2003); Юбилейной Международной конференции, посвященной 160-летию Сухумского ботанического сада (Сухум, 2003); научной конференции «Вопросы сохранения и эффективного использования земель» (Ереван, 2003); First International Conference on Crop Wild Relative Conservation and Use (Agrigenta, Sicily, Italy, 2005); XVII International Botanical Congress (Vienna, Austria, 2005); Международной научной конференции «Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы» (Казань, 2006); IV Balkan Botanical Congress (Sofia, 2006); Международной научно-практической конференции, посвященной 20-летию Бурейнского государственного заповедника «Охрана и научные исследования на особо охраняемых природных территориях Дальнего Востока и Сибири» (Чегдомын, 2007); Международной научной конференции «Проблемы биоразнообразия Кавказа» (Махачкала, 2007); Международной научной конференции «Актуальные вопросы ботаники в Армении» (Ереван, 2008); International Conference «Plant conservation for the next decade: a celebration of Kew's 250th anniversary» (Kew, Royal Botanic Garden, 2009); Международной научной конференции, посвященной 100- летию со дня рождения П.И. Лапина «Проблемы современной дендрологии» (Москва, 2009); International Symposium on Core Caryophyllales: New Insights into the Phylogeny, Systematics and Morphological Evolution of the Order (Moscow, 2012).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 40 научных работ.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и отдельного тома приложения со списками, картами, рисунками, фотографиями, схемами и диаграммами. Работа приложена на 300 страницах основного текста и 100 страницах приложения. Список использованной литературы включает 525 источников.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе I приведена краткая характеристика рельефа, почв и климата Южного Закавказья, а также основных типов растительности в бассейне среднего течения реки Аракс.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследования послужили растения, произрастающие в природных популяциях и в условиях культуры в Ереванском ботаническом саду, материалы гербариев Института ботаники НАН РА (ERE), Ереванского государственного университета (ERCB), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Института ботаники АН Грузии (ТБИ), Государственного музея Грузии (TGM), а также личные гербарные сборы маревых с территории Армении. При исследовании таксономического состава и уточнении ареалов представителей семейства в Южном Закавказье применялся морфолого-географический метод. Под Южным Закавказьем (ЮЗ) в данном исследовании подразумевается территория Республики Армения и Нахичеванской АО.

Наблюдения в природе проводились в областях Арарат, Армавир, Котайк, Гегаркуник и Вайоц Дзор. В ботаническом саду на экспозиционном участке «Флора и растительность Армении» наблюдались образцы, пересаженные из природных местообитаний или выращенные из семян. В течение вегетационного сезона в природе наблюдались 15-20, а в культуре 5-10 контрольных особей.

Следуя определению И.Г. Серебрякова (1964), мы понимаем под жизненной формой (ЖФ) габитус определенной группы растений, возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды.

При классификации ЖФ маревых использованы принципы классификаций К. Раункиера (Raunkiaer, 1905, 1934), И.Г. Серебрякова (1962, 1964). Для изучения большого жизненного цикла выбраны модельные виды, представляющие биоморфы маревых данного региона.

Изучение морфогенеза растения и отдельных побегов проводилось во всех возрастных состояниях. Внутрпобеговая ярусная изменчивость изучалась в процессе роста на метамерах продольных осей, учитывалось соотношение зон отмирания и возобновления. Исследование ЖФ и онтогенетического развития проводилось по методикам биоморфологии (Серебряков, 1952, 1962, 1964; Серебрякова, 1980; Хохряков, 1981, 1994; Мазуренко, 1986; Гатцук, 1994 и др.), а фенологические наблюдения по методике И.Н. Бейдеман (1974). Определялся уровень жизненности особей в их онтогенезе (Воронина и др., 1976), выделялись возрастные состояния особей (Смирнова и др., 1976). При описании побеговых систем принята терминология М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (1977).

Антэкология изучалась по методикам А.Н. Пономарева (1970), В.Н. Голубева, Ю.С. Волокитина (1986), использовалась терминология, разработанная А.П. Меликяном (2000), Е.И. Демьяновой (1990, 2010). Исследована макроморфология цветка, механизмы его распускания, сезонный ритм цветения, способы и формы опыления. В некоторых случаях определялись пороговые величины температуры воздуха T° и освещенности L , инициирующие экспонирование пыльников и пыление. Определялись сроки и длительность тычиночной и пестичной фаз при диогогамии. Основные состояния цветка и его детали зарисовывали с помощью бинокулярной лупы МБС-9 или фотографировали фотокамерой SONYW150.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА И БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. CHENOPODIACEAE ФЛОРЫ ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

Классификация жизненных форм в семействе Chenopodiaceae

В работе избран принцип многомерной биоморфологической оценки ЖФ, которая включает как вегетативную, так и репродуктивную сферы растения (Культиасов, 1950; Попов, 1963; Голубев 1972; Проханов, 1965; Кузнецова, 1991; Хохряков, 2008). При характеристике внутрпобеговой ярусной изменчивости продольных осей растения в онтогенезе принята концепция метамерного (модульного) строения растений (Гатцук, 1974; Halle et al., 1978; Tomlison, 1984; Кузнецова, 1991, 1992 и др.), а неспециализированных генеративных побегов - концепция синфлоресценций (Troll, 1937, 1964; Кондорская, 1983, 1984, 1989; Feodorova, 2012).

Учитывалась многомерность и полифункциональность структур пустынных растений в процессе онтогенеза (Бутник и др., 1991, 2009, 2012), способность к трансформации форм роста в пределах одного таксона как в зависимости от разных экологических условий (Варминг, 1902; Серебряков, 1964), так и от уровня жизненности особей в онтогенезе (Смирнова и др., 1976), а также - к вегетативной подвижности, которая у маревых включает ветвеукоренение, разрастание, нередко, партикуляцию. Принималось во внимание, что осевые органы маревых имеют поликамбиальный тип вторичного утолщения, адаптивное значение которого отмечается рядом авторов (Арциховский, 1928, 1928а; Раздорский, 1949; Fahn, Schori, 1967; Бутник и др., 1991). Поликамбиальность и одревеснение стеблей характерны и для однолетних маревых. М.М. Ильиным (1950) поликамбиальность рассматривается как анцестральный признак, свидетельствующий о своеобразии филогенеза маревых в системе двудольных, а А.Л. Тахтаджяном (1980) связывается с возникновением в процессе эволюции древесных ЖФ маревых от травянистых.

В результате исследования многообразия ЖФ маревых, представленных в Южном Закавказье 90 видами и подвидами из 36 родов, нами предложена следующая классификация.

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СЕМЕЙСТВА CHENOPODIACEAE ФЛОРЫ ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

Тип 1. Фанерофиты

Эремофитный галосуккулентный фанерофит (*Halostachys belangeriana*).

Тип 2. Эремофитные хамефиты

Группа 2.1. Неспециализированные ортотропные хамефиты (*Atriplex cana*, *A. turcomanica*,

Caroxylon ericoides, *C. nodulosum*, *C. vermiculatum*, *Halothamnus glaucus*, *Krashennikovia ceratoides*, *Suaeda microphylla*).

Группа 2.2. Неспециализированные ортотропные или простратные нанохамефиты (*Camphorosma lessingii*, *Caroxylon gemmascens*, *Noaea mucronata* ssp. *mucronata*, *N. mucronata* ssp. *leptoclada*, *Kaviria cana* ssp. *cana*, *K. cana* ssp. *futilis*, *K. tomentosa* ssp. *tomentosa*, *Kochia prostrata*, *Suaeda dendroides*).

Группа 2.3. Каудексные хамефиты и нанохамефиты (*Anabasis aphylla*, *A. eugeniae*, *Caroxylon dendroides*, *Kaviria tomentosa* ssp. *takhtadshanii*).

Группа 2.4. Способные к ветвеукоренению, вегетативноподвижные хамефиты и нанохамефиты, развивающие куртинки, рыхлые или плотные подушки (*Camphorosma monspeliaca*, *C. monspeliaca* var. *pulviniformis*, *Halimione verrucifera*, *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium capsicum*).

Тип 3. Гемикриптофиты

Группа 3.1. Травянистые поликарпики с моноциклическими, монокарпическими побегами, прикорневыми розетками и специальной формой запасющих корней - корнеплодом (*Beta corolliflora*, *B. lomatogona*, *B. macrorrhiza*, *B. maritima*).

Группа 3.2. Травянистые поликарпики с моноциклическими, монокарпическими лиановидными побегами и запасющими утолщенными корнями (или корнеплодом) (*Hablitzia tamnoides*).

Тип 4. Терофиты

Группа 4.1. Одно-двулетники с прикорневыми розетками и моноподиально нарастающим главным побегом с относительно короткими боковыми побегами (*Beta maritima*, *Chenopodium foliosum*, *Spinacia tetrandra*).

Группа 4.2. Слабо- и умеренно акромезотонноветвистые ортотропные однолетники с боковыми побегами короче главного стебля (*Atriplex micrantha*, *A. patens*, *A. tatarica*, *Chenopodium album*, *C. ambrosioides*, *C. botrys*, *C. hybridum*, *C. murale*, *C. polyspermum*, *C. rubrum*, *Bassia hyssopifolia*, *Kochia scoparia*).

Группа 4.3. Умеренно базитонно - ветвистые однолетники, боковые ветви которых нередко длиннее главного стебля (виды *Atriplex*, *Chenopodium glaucum*, *C. opulifolium*, виды *Corispermum*, *Anthoclmys polygonoides*).

Группа 4.4. Базитонно - густоветвистые ортотропные или полупростратные однолетники, обычно с неразвитым или со слабо развитым главным побегом, нередко формирующие форму роста "перекати-поле" (*Caroxylon nitrarium*, *Ceratocarpus arenarius*, *Halanthium rarifolium*, *H. kulpianum*, *Halimocnemis pilifera*, *Kali tragus*, *Salsola soda*, *K. tamamschjanae*, *Seidlitzia florida*).

Группа 4.5. Базитонно ветвистые однолетники с развитым главным стеблем (*Chenopodium chenopodioides*, *C. glaucum*, *C. opulifolium*, *C. rubrum*, *C. vulvaria*, *Climacoptera crassa*, *Bienertia cycloptera*, *Girgensohia oppositiflora*, *Noaea minuta*, *Petrosimonia brachiata*, *P. glauca*, *Suaeda acuminata*, *S. altissima*, *S. salsa*).

Группа 4.6. Бази- и акротонноветвистые однолетники с редуцированными листьями (*Salicornia perennans*, *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum*).

В главе 3 приводится общая характеристика типов и групп ЖФ и описания онтоморфогенеза и репродуктивной биологии 29 видов, выделенных в качестве модельных и представляющих основные ЖФ в сем. Chenopodiaceae флоры Южного Закавказья.

Тип 1. Фанерофиты

Эремофитный галосуккулентный фанерофит *Halostachys belageriana*.

Halostachys belageriana - аэроксильный акромезотонно ветвистый кустарник. Система побегов представлена 5-6 скелетными осями, составленными из 4-5 порядков ортотропных побегов формирования, побегами ветвления с сохраняющимися многолетними основаниями, порослевыми побегами, однолетними вегетативными и неспециализированными

ассимилирующими генеративными побегами. Характерен ксерогенный тип (Серебряков, 1965) симподиального нарастания побегов, при котором отмирает не только верхушечная почка побега, но и нескольких удлиненных междоузлий. Почки возобновления сериальные, закрытого типа, скученные в узлах и в основании многолетних побегов. Годичные побеги разных лет могут развиваться на уровне одного метамера из разных почек сериального ряда. Смена скелетных осей происходит за счет многолетних побегов возобновления, образующихся в основании кустарника. Укоренение побегов и вегетативное разрастание не отмечается. Размножение семенное. Для формы роста *H. belangeriana* характерно сочетание особенностей древесных и полудревесных растений. По таким признакам как высота стеблевой части растения относительно уровня земли, количество метамеров с почками возобновления и значительное доминирование зоны одревеснения и возобновления над зоной отмирания побегов, *H. belangeriana* приближается к истинным кустарникам, а по ежегодному отмиранию верхушек стеблей, по особенностям возобновления за счет пазушных почек бокового ветвления, а также наличию неспециализированного генеративного побега - к полукустарникам. Цветки протандричные. Отмечается ксено- и гейтоногамия. Способ опыления – анемофилия.

Тип 2. Эремофитные хамефиты

Являются индикаторной жизненной формой пустынных местообитаний на всех континентах. Классификация типа хамефиты проведена на основании признака, принятого в качестве ведущего для данной ЖФ – ежегодное усыхание части годичных осевых удлиненных побегов с сохранением базальных метамеров с почками возобновления. Зона отмирания побегов соответствует репродуктивной части побега, однако помимо соцветия она распространяется на нижележащие метамеры. В ряде случаев почки возобновления развиваются на каудексе, в образовании которого участвуют сближенные одревесневающие основания побегов, располагающиеся на уровне почвы или несколько выше. Второй признак, принятый нами при классификации данной ЖФ – это способность к вегетативной подвижности, с образованием придаточных корней на лежащих или механически засыпаемых субстратом побегах, и к вегетативному разрастанию с развитием куртин, рыхлых и плотных подушек. У вегетативно подвижных биоморф маревых почки возобновления закладываются в основании осевых побегов и на укореняющихся побегах на уровне почвы. Наряду с морфологически и биологически специализированными (каудексными, вегетативноподвижными, куртинообразующими, подушковидными) хамефитами и нанохамефитами, у маревых выделяются неспециализированные хамефиты и нанохамефиты.

Группа 2.1. Неспециализированные ортотропные хамефиты

Ежегодное отмирание части годичных побегов обычно охватывает до 2/3 длины побега. Система побегов представлена удлиненными и укороченными вегетативными побегами и удлиненными неспециализированными генеративными побегами, на которых формируется основная зеленая масса полукустарника. Отмечается как розеточная (*Caroxylon ericoides*, *C. nodulosum*, *C. vermiculatum*, *Halothamnus glaucus*, *Suaeda microphylla*), так и безрозеточная, линейная форма роста (*Atriplex cana*, *A. turcomanica*, *Krasheninnikovia ceratoides*). Размножение семенное. Нередко отмечается сенильная партикуляция, при этом вегетативное разрастание не наблюдается. Большой жизненный цикл определяется как полночленный с длительным генеративным периодом. Онтоморфогенез характеризуется поливариантностью, которая проявляется как в изменчивости форм роста, так и в темпах прохождения особями некоторых возрастных состояний. В зависимости от условий произрастания (температура, влажность воздуха и почвы, освещение, микрорельеф, густота всходов и т.д.), развиваются растения, которые на одном и том же этапе онтогенеза наделены разной степенью жизненности.

На примере большого жизненного цикла *Caroxylon nodulosum*, для данной ЖФ выделены особи со средним, низким и высоким уровнем жизненности с 3 типами развития биоморф, которые отличаются по особенностям и темпам протекания морфогенетических процессов.

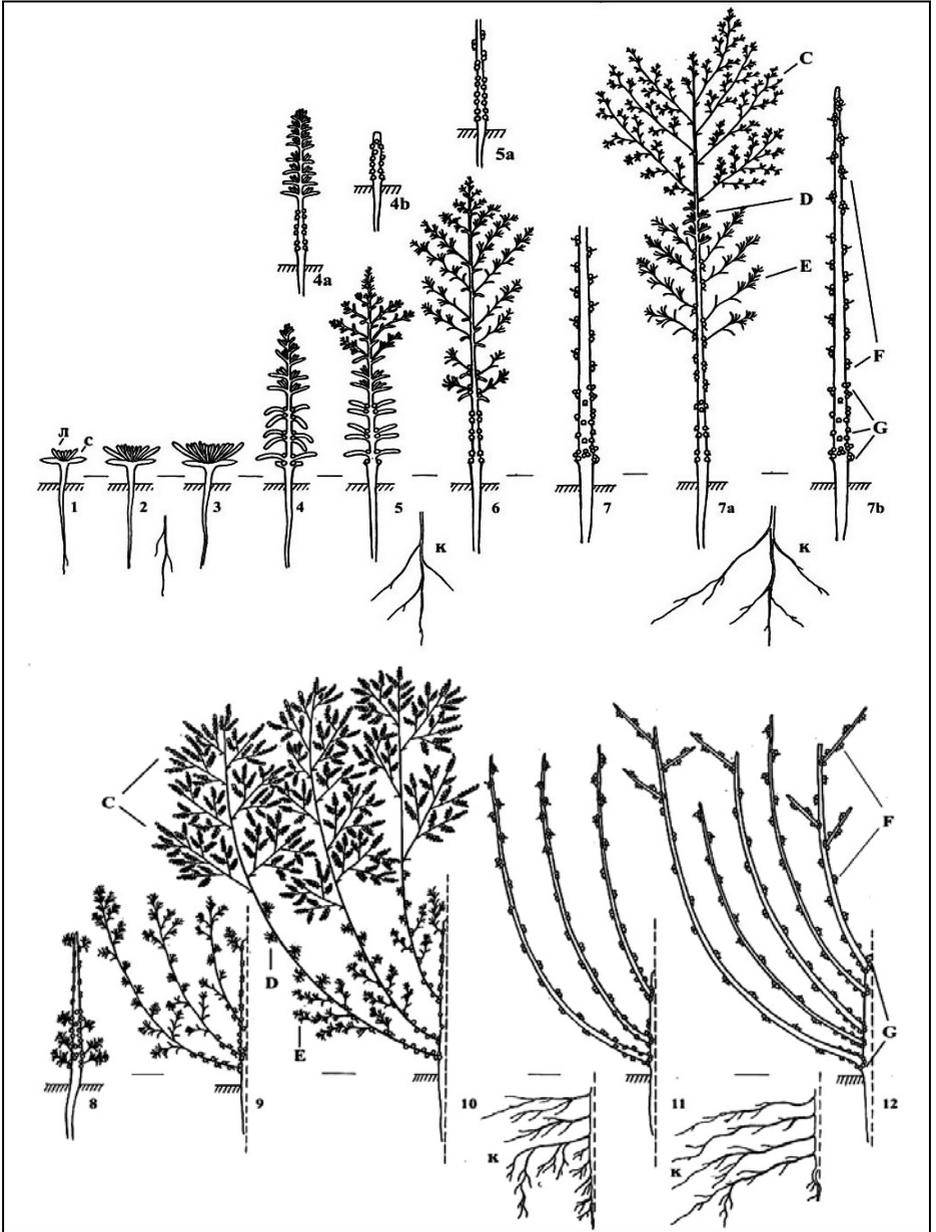


Рис. 1. Схема морфогенеза полукустарника *Caroxylon nodulosum* Moq. 1 - 7, 7а, 7б - 1-ый год развития: 1, 2, 3 - март; 4, 5 - апрель, май; 6, 7а - лето; 7, 7б - осень; 8 - 11 - 2-ой год развития: 8 - март; 9 - апрель, май; 10 - лето; 11 - осень; 12 - осень 3-го года развития. С - акротонные микрофильные долихобласты, D - макрофильные брахиобласты, E - макрофильные долихобласты, F - зимующие однолетние почки, G - спящие почки, к - корни.

Дифференциация форм роста начинается на ранних этапах онтогенеза – от проростков до молодых виргинильных растений. Предгенеративный период у особей с высокой и средней жизненностью соответствует 1-2 году календарного возраста растения, а у особей с низкой жизненностью - 1-5(6) годам.

Основной I тип развития наблюдается у особей со средним уровнем жизненности и преобладает как в природных популяциях, так и в культуре. Для данного типа развития характерно моноподиальное нарастание первичного побега и развитие почек возобновления с 1-го по 4-ый и с 13-го по 16-ый метамеры главного побега, количество которых к осени составляет до 30(32). К концу вегетации 1-го года моноподиальный прирост у растений ослабляется, верхушечная почка и верхняя 1/3 -1/4 главного побега, а также все боковые побеги II-го и III-го порядков отмирают. Перезимовывает главный побег, представленный метамерами нижнего и, частью, среднего яруса, с многочисленными почками (рис.1: 1 - 7). Из некоторых почек весной развиваются побеги возобновления, формирующие структуру полкустарника (рис.1: 8 - 10).

Второй тип (II) развития характерен для растений с низкой жизненностью, у которых в начале виргинильной или в иматурной стадиях развития отмечается ряд отклонений от основной схемы морфогенеза: удлинение предгенеративного периода до 5(6) лет, раннее угасание деятельности верхушечной точки роста первичного побега, значительная редукция зимующей надземной части побегов как у растений 1-го года, так и у дефинитивных до 10(12) метамеров (рис. 1: 1 - 5, 5a). У наиболее угнетенных экземпляров развитие в 1-й год останавливается на иматурной стадии онтогенеза, и редукционные процессы охватывают почти всю зимующую надземную часть: сохраняется основание главного побега с 4(5) метамерами и несколькими спящими почками (рис. 1: 1 - 4, 4a, 4b), из которых образуются побеги, отходящие почти от поверхности земли. Растения, развившиеся по типу II, приобретают облик полкустарника или каудексообразующего полкустарничка. В популяциях *S. nodulosum*, в зависимости от условий произрастания, онтогенетические изменения формы роста по типу II проявляются у 25-30% от общего количества особей.

Третий тип (III) развития наблюдается у растений с высокой жизненностью. Для этого типа характерны: пролонгация деятельности верхушечной точки роста первичного побега, развитие метамеров с разнокачественными боковыми побегами, изменение формы и размеров листьев с усилением их ксероморфности на метамерах верхнего яруса первичного побега, появление признаков габитуса, свойственного для данного вида в дефинитивном состоянии (рис. 1: 1- 6, 7a). Завершается развитие главного побега образованием разветвленной верхушки с побегами II и III порядков (рис. 1: 7a). У особей с высокой жизненностью система боковых побегов представлена макрофильными долихобластами, макрофильными брахибластами и микрофильными долихобластами с акротонным ветвлением. На 2-й год отмечается переход от моноподиального к симподиальному базитонному ветвлению (рис. 1: 8, 9, 10). Генеративные побеги формируются как продолжение вегетативных акротонных микрофильных долихобластов. На протяжении всего жизненного цикла каждый новый побег возобновления повторяет полную схему развития и структуру главного побега по типу морфогенеза III, при этом сохраняется то же соотношение и последовательность разнокачественных побегов и почек (спящих и активных), как и на главном побеге (рис. 1: 7a, 7b).

В гл. 3.3.1 приводятся описания онтоморфогенеза и репродуктивной биологии *Caroxylon nodulosum*, *Halothamnus glaucus* и *Krashennikovia ceratoides*.

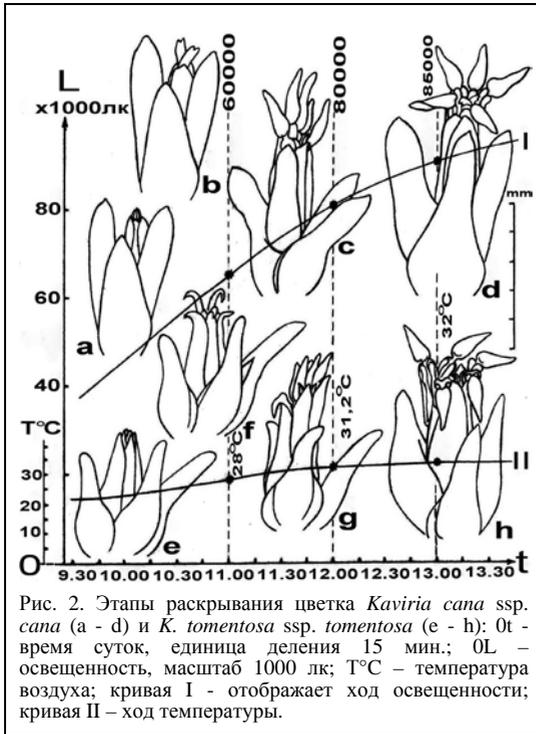
Группа 2.2. Неспециализированные ортотропные или простратные нанохамефиты

У полудревесных видов данной группы отмирание части годичных побегов охватывает более $\frac{3}{4}$ длины побега, сохраняется несколько базальных метамеров. Первичный побег моноподиальный, на 2-й год от его основания развиваются симподиальные побеги возобновления, составляющие структуру полкустарничка. Генеративные побеги удлиненные, неспециализированные. Осенью генеративные части побегов отмирают до первой жизнеспособной зимующей почки. Зона возобновления у взрослого полкустарничка обычно

представлена группой более или менее тесно расположенных или переплетающихся оснований многолетних побегов, имеющих общую корневую систему. Для *K. tomentosa* ssp. *tomentosa* и *Kochia prostrata* характерно полегание побегов. Укоренение побегов и вегетативное разрастание не отмечается. Размножение семенное. В главе 3.3.2 приводятся описания онтоморфогенеза и репродуктивной биологии *Camphorosma lessingii*, *Noaea mucronata* ssp. *mucronata*, *Kaviria cana* ssp. *cana*, *K. tomentosa* ssp. *tomentosa*.

Цветки *K. cana* ssp. *cana* (рис. 2: а, с, d) и *K. tomentosa* ssp. *tomentosa* (рис. 2: е, g, h) протандричные, функционируют в течение 52-54 ч. В первый день к 9.30-10.00 ч. утра начинается расхождение листочков околоцветника и медленное экспонирование прилегающих друг к другу придатков на пыльниках. Рыльца не превышают околоцветник. На второй день, к 11.00-11.30 ч., при температуре воздуха $T^{\circ} 28^{\circ}-30^{\circ}C$ и освещенности L 65000-75000 лк,

придатки на пыльниках выставляются из околоцветника и наполняются воздухом. В 12.30-13.30 ч. тычиночные нити достигают максимальной длины, пыльники незначительно превышают околоцветник, а пузыревидные придатки располагаются горизонтально. В это время освещенность и температура воздуха достигают пороговых величин (L 85000-87000 лк, $T^{\circ} 32^{\circ}C$), инициирующих интрозное раскрытие пыльников и пыление. В интервале 12.30-13.30 (14.00) ч. второго дня отмечается посещение цветка небольшими пчелиными из родов *Andrena*, *Halictus*, *Nomia* и *Nomioides minutissimus*, а также хальцидами *Eurytoma* sp. На третий день завершается функционирование цветка, пустые пыльники опадают. В случае дефицита насекомых и при неблагоприятных погодных условиях наблюдается анемофилия, при этом диогамия выражена в форме протогинии с рыльцевой фазой продолжительностью до 144 часов (рис. 2, этапы b и f).



Группа 2.3. Каудексные хамефиты и нанохамефиты

Для данной ЖФ маревых характерно усыхание годичных побегов до основания с сохранением деревянистого каудекса с многочисленными почками возобновления на нем. В образовании каудекса участвуют тесно сближенные основания побегов, располагающиеся на уровне почвы или несколько выше (на высоте 2-8 см). Придаточные корни на каудексе никогда не развиваются. Структуру полкустарника формируют монокарпические, моноциклические, моноподиально нарастающие, удлинённые побеги. Характерна специализация формирующих полкустарник годичных побегов как строго репродуктивных. Размножаются только семенами.

В ЮЗ к каудексным хамефитам относится *Caroxylon dendroides* и *Anabasis aphylla*, а к каудексным нанохамефитам - *Anabasis eugeniae* и *Kaviria tomentosa* ssp. *takhtadshanii*. В гл.

3.3.3 приводятся описание онтоморфогенеза, биологии цветения и плодоношения *Caroxylon dendroides* и морфологическое описание *A. eugeniae*.

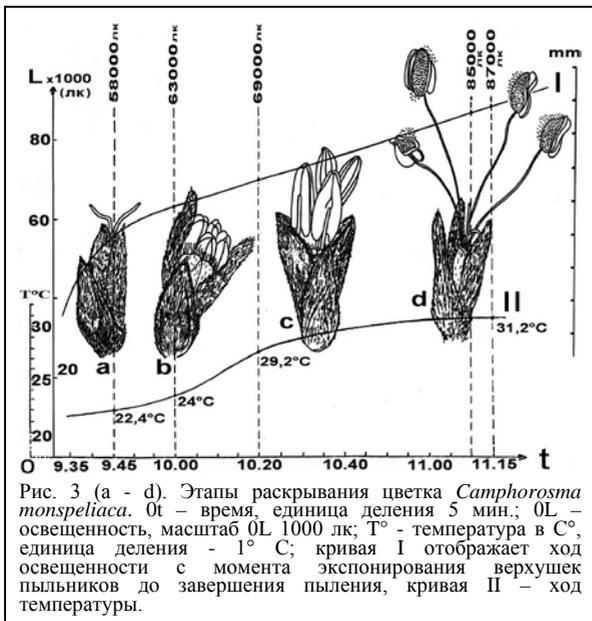
Группа 2.4. Способные к ветвекоренению, вегетативноподвижные хамефиты и нанохамефиты, развивающие куртинки, рыхлые или плотные подушки

В ЮЗ данная группа ЖФ маревых представлена 9 видами из родов *Camphorosma*, *Halimione*, *Halocnemum*, *Kalidium*. Характерна способность к вегетативной подвижности за счет образования придаточных корней на лежащих или механически засыпаемых субстратом побегах, с формированием куртин, плотных и рыхлых подушек. Почки возобновления развиваются на уровне почвы. Ежегодное отмирание части годичных побегов с сохранением их многолетних оснований охватывает от 2/3 до 3/4 длины побега, а у *Halocnemum strobilaceum* и *Kalidium caspicum* до 1/2 длины. Для подушковидных нанохамефитов *Camphorosma monspeliaca*, *C. monspeliaca* var. *pulviniformis* характерны вегетативные побеги розеточной формы со сверхукороченными междоузлиями и удлиненные генеративные побеги. В гл. 3.3.4 приводятся описания онтоморфогенеза, биологии цветения и плодоношения *Halocnemum strobilaceum* и *Camphorosma monspeliaca*.

Система побегов *Halocnemum strobilaceum* представлена осевыми ортотропными многолетними побегами формирования, ветвления, неспециализированными генеративными, и плагиотропными укореняющимися побегами. Образует характерные круговины. Годичные побеги ассимилирующие, суккулентные, цилиндрические, членистые. Побеги возобновления развиваются из спящих почек закрытого типа, находящихся в основании многолетних ветвей и на укореняющихся плагиотропных побегах. Корневая система у молодых растений стержневая. У позднегенеративных и сенильных растений отмечается партикуляция и редукция главного корня, боковые корни развиваются в поверхностном слое почвы. Вегетативное разрастание

доминирует над семенным размножением.

Подушковидный нанохамефит *Camphorosma monspeliaca* характеризуется максимальной редукцией надземных частей, мощной корневой системой, слабо развитой главной осью с многочисленными укороченными, тесно переплетающимися между собой, радиально расположенными вегетативными побегами. Отмечаются рыхло- и плотноподушковидные формы. Система побегов представлена плагиотропными вегетативными побегами II-го порядка, укороченными плагиотропными побегами III-го и последующих порядков, удлиненными генеративными побегами с многолетним основанием. В базальной части побегов располагаются многочисленные



почки возобновления открытого типа. Наблюдается способность к ветвекоренению за счет образования придаточных корней на лежащих побегах.

У формы *C. monspeliaca* var. *pulviniformis* развиваются плотные, полушаровидные, сплюснутые подушки, с внутренним объемом, заполненным мелкоземом. В условиях культуры характерная для разновидности плотноподушечная форма сохраняется.

У видов *Camphorosma* отмечается механизм раскрытия цветка, основанный на фоторегуляторных особенностях процессов выдвигания тычинок из околоцветника (рис. 3). Экспонирование пыльников в бутоне инициируется одномоментно после начала влияния на него солнечного света. Последующая активация процесса находится в прямой зависимости от степени освещенности цветка. В пасмурные дни цветение приостанавливается. Цветение *C. monspeliaca* наблюдается в интервале от 10.30 до 14.00 ч дня. Рыльцевая фаза в протогиничном цветке продолжается до 10(12) суток, а тычиночная - около 1.5 ч. Экспонирование пыльников, благодаря интенсивному удлинению тычиночных нитей, протекает в течение 60(70) мин. при освещенности L (60000)63000-83000 лк и T° воздуха 24-30°C. Рост тычиночных нитей прекращается с началом вскрывания пыльников при пороговой величине освещенности L 85000 лк. Процесс пыления протекает при L 87000-89000 лк и T° воздуха 31,2°C, его продолжительность 5(7) мин. Пыльники вскрываются латерально, пыльца высыпается порциями, разносится ветром.

Тип 3. Гемикриптофиты

К данному типу относятся травянистые поликарпические растения с однолетними моноциклическими, монокарпическими побегами и с особым типом запасующих корней – корнеплодом (коническим, куполообразным или неправильно бугорчатым). В Южном Закавказье данный тип ЖФ маревых представлен 5 видами из родов *Beta* и *Hablitzia*.

Группа 3.1. Травянистые розеточные поликарпики с корнеплодом

К данной группе ЖФ относятся виды рода *Beta* - травянистые поликарпики с однолетними, моноциклическими, монокарпическими побегами, со специальной формой утолщенных запасующих корней (корнеплодом) и розетками листьев, отходящими от головки корнеплода. Почки возобновления закладываются на головке корнеплода и зимуют на уровне почвы под покрытием наносного субстрата, растительных остатков. Корнеплод соответствует верхней части главного корня вместе с гипокотилем и эпикотилем, что составляет образование, способное значительно утолщаться в результате усиленного развития проводящих и запасующих тканей. Многолетники *Beta corolliflora*, *B. lomatogona*, *B. macrorrhiza* - холодостойкие озимые растения. Многолетний жизненный цикл обусловлен природой верхушки корнеплода, которая является укороченной частью стебля с короткими междоузлиями и прикорневой розеткой. Из центральной почки на верхушке корнеплода формируется главный побег, а из пазушных почек розеточных листьев боковые олиственные побеги, которые сначала проходят фазу вегетативного роста как ассимилирующие, затем переходят в фазу репродуктивного развития. После завершения плодоношения побеги полегают. Осенью отмечается возобновление прикорневых розеточных листьев, с которыми растения зимуют. Генеративные побеги со сложным дихазальным, симподиально ветвящимся соцветием, цветки протандричные, пыльца разносится ветром и насекомыми. В гл. 3.4.1 приводится описание онтоморфогенеза и репродуктивной биологии *B. corolliflora* и краткие сравнительные описания *B. lomatogona*, *B. macrorrhiza*, *B. maritima*.

Группа 3.2. Лиановидные травянистые поликарпики с корнеплодом

Данная ЖФ в сем. Chenopodiaceae встречается очень редко и, кроме травянистой *Hablitzia*, представлена кустарниковыми видами из родов подсем. Chenopodioideae: *Holmbergia* из Южной Америки и *Rhagodia* (= *Chenopodium*) из Австралии.

Hablitzia tamnoides - многолетнее травянистое растение с лиановидновидной формой роста и запасующим утолщенным, бугорчатым корнем. Побеги, формирующие наземную структуру растения, однолетние, олиственные, генеративные, сверхудлинные, моноподиально нарастающие, неспособные к длительному ортотропному росту и нуждающиеся в опоре. Часть

побегов короче (10-30 см дл.), также потенциально фертильные, но функционируют как ассимилирующие. Почки возобновления развиваются над поверхностью почвы, на головке утолщенного корня (или корнеплода).

Тип лианы – лазающий, сцепление с опорой осуществляется за счет длинных тонких черешков листьев, способных к движению: перпендикулярному расположению, сгибанию и обвиванию вокруг стеблей как своего растения, так и соседних деревьев, кустарников или выступов скал, служащих в качестве опоры. Периодичность вегетации проявляется в функционировании растения в весенне-летнем сезоне, неглубоком покое в начале осеннего периода, после отмирания надземной части растения, и в относительном активировании в поздне-осенний дождливый период, что выражается в пробуждении почек возобновления и незначительном отрастании побегов. В таком состоянии растение зимует. Весенний рост однолетних побегов наблюдается сразу после схода снега. Морозостойкое растение, выдерживает ранневесенние и осенние заморозки.

Всходы *Hablitzia* характеризуются плоскими желобчатыми, розоватыми черешками, розеточным расположением листьев, утолщенным гипокотилем. Частные соцветия трехцветковые дихазии, в которых первым зацветает средний цветок. У бутона околоцветник колокольчатый, в цветке – со звездчато-простертыми листочками. Цветки протандричные. Листочки околоцветника раздвигаются вместе с тычинками, охватывая пыльники своими загнутыми верхушками, но затем отгибаются горизонтально. Тычинки в бутоне вертикальные, в распустившемся цветке располагаются под углом около 45°. Придатки на пыльниках отсутствуют. Теки пыльников в центре соединены коротким связником, составляющем ¼ их длины. Соединение связника и тычиночной нити нежесткое, пыльники подвижные, качающиеся под влиянием порывов ветра, что способствует их продольному, латеральному вскрыванию и высыпанию пыльцы. Характерна анемофилия.

Особенности биологии прорастания, цветения и диссеминации сближают *Hablitzia* с представителями рода *Beta*. Мезофильный габитус растения, особенности сезонного ритма развития, жизненная форма, характер местообитаний позволяют предположить, что *H. tamnoides* относится к реликтам третичной субтропической флоры.

Тип 4. Терофиты.

Для данной ЖФ характерна поливариантность развития вегетативной структуры, сочетание в пределах одного вида различных типов ветвления, супротивного и очередного листорасположения. У некоторых видов (в регионе ЮЗ – *Chenopodium foliosum*) в популяциях, наряду с однолетними, встречаются двулетние формы роста, а у *Beta maritima* одно-, дву- и многолетние.

Для данного типа ЖФ в гл. 3.5 нами приводится описание онтоморфогенеза, биологии цветения и плодоношения *Seidlitzia florida*. По признаку бокового ветвления и особенностей формирования вегетативной структуры у *S. florida* выделены 5 типов развития, которые отображены на схеме (рис. 4). В данную схему укладываются основные формы роста однолетних маревых, несмотря на их принадлежность к различным таксонам видового и родового рангов.

Кроме того, в гл. 3.5 приводятся описания онтоморфогенеза и репродуктивной биологии еще 12 видов, относящихся к терофитам: *Caroxylon nitrarium*, *Climacoptera crassa*, *Girgensohia oppositiflora*, *Halanthium rarifolium*, *H. kulpianum*, *Halimocnemis pilifera*, *Kali tragus*, *K. tamamschjanae*, *Noaea minuta*, *Salsola soda*, *Petrosimonia brachiata*, *P. glauca*.

Seidlitzia florida – однолетник с полегающими в основании и дугообразно приподнимающимися стеблями, с накрест-супротивными суккулентными листьями.

При наиболее распространенном I типе развития (рис. 4: 1-7), у ювенильных растений в пазухах первой и второй пары листьев закладываются боковые почки, из которых развиваются супротивные побеги II порядка, вскоре перегоняющие в росте моноподиальный главный побег, который достигнув 2-3 см дл., отмирает. Далее появляются побеги III-го, а у крупных экземпляров – IV-V-го порядков.

При II типе развития боковые почки закладываются только в пазухах первой пары листьев, при этом развиваются растения с двумя супротивно расположенными боковыми побегами, с ответвлениями последующих порядков (рис. 4: 1-7a).

В отличие от I и II типов развития, когда уже у проростков отмирает главный побег, при III типе развития рост главного побега значительно ослабляется, но не угасает, при этом он примерно в 2 раза отстает в росте и образует лишь небольшие ответвления II-го, редко III-го порядков (рис. 4: 1-7b).

При IV типе развития главный побег является ведущим в формировании структуры растения, развивается моноподиально, на нем образуются боковые побеги (рис. 4: 1-7c). Экземпляры с подобным типом ветвления встречаются наиболее редко. Под воздействием различных факторов среды или при развитии из поздно прорастающих семян, определенное

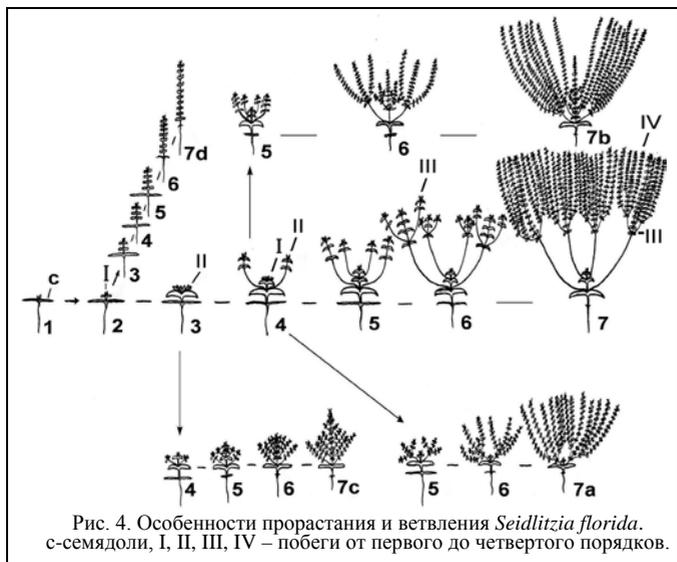


Рис. 4. Особенности прорастания и ветвления *Seidlitzia florida*. с-семядоли, I, II, III, IV – побеги от первого до четвертого порядков.

количество растений в популяциях *S. florida* завершает онтогенез в фазе неразветвленного, моноподиально нарастающего побега. Подобные особи, развивающиеся по типу V (рис. 4: 1-7d), тем не менее нормально цветут и плодоносят. У крупных экземпляров с типом развития I, к концу онтогенеза побеги от II до IV-V-го порядков оказываются примерно одной длины, что способствует образованию ЖФ "перекати поле".

Цветок *S. florida* протандричный, функционирует в

течение 72-74 ч. В первые 46-48 ч. распускания цветка происходит медленное асинхронное выдвигание пыльников. Пыльники, вертикальные в бутоне, в цветке слегка отклонены и почти наполовину выставлены из околоцветника. Пыление начинается на 3-й день к 2-3 ч. дня. Пыльники вскрываются латрорзно, продольно, причем растрескивание парных тек одного пыльника происходит одновременно. Пыльца переносится посредством ветра и насекомых - небольших пчелок *Nomioides minutissimus*.

Обзор некоторых антропоэкологических особенностей маревых флоры Южного Закавказья

В антропоэкологическую характеристику маревых нами включены типы и формы полового полиморфизма, формы диогогамии, типы и способы опыления. Для маревых характерны следующие половые типы растений: гермафродитные, однодомные и двудомные. У гермафродитных типов растений отмечаются механизмы, препятствующие самоопылению - диогогамия в форме протандрии и протогинии. Для однодомных типов растений характерны - моноэция, андромоноэция, гиномоноэция, а для двудомных - диэция, гинодиэция, андродиэция.

В результате анализа спектра половых типов и форм маревых флоры Южного Закавказья выявлены следующие закономерности их распределения по таксонам. I. Тип гермафродитных

растений включает 57 видов, относящихся к 29 родам: *Polycnemum*, *Beta*, *Hablitzia*, *Chenopodium*, *Camphorosma*, *Panderia*, *Kochia*, *Bassia*, *Corispermum*, *Anthoclamys*, *Agriophyllum*, *Kalidium*, *Halostachys*, *Caroxylon*, *Halocnemum*, *Salicornia*, *Microcnemum*, *Anabasis*, *Caroxylon*, *Climacoptera*, *Girgensohnia*, *Halanthium*, *Halothamnus*, *Halimocnemis*, *Kali*, *Kaviria*, *Noaea*, *Petrosimonia*, *Seidlitzia*. II. Тип однодомных растений включает 33 вида из 10 родов, которые распределены по следующим формам. 1) Моноэичные растения: 15 видов из родов *Atriplex*, *Halimione*, *Krashennikovia*, *Ceratocarpus*. 2) Андромоноэичные растения: один вид *Chenopodium glaucum*. 3) Гиномоноэичные растения: 15 видов из родов *Chenopodium*, *Suaeda*, *Bienertia*. Кроме того, тенденция к формированию функционально женских цветков, наряду с обоеполями, наблюдается у представителей *Caroxylon*, *Hablitzia*, *Camphorosma*, *Panderia*, у которых в конечных в соцветии обоеполюх цветках тычинки обычно не функционируют (или рудиментарные). III. Тип двудомных растений включает 2 вида из 2 родов, относящихся к следующим формам: 1) диэичные – *Spinacia tetrandra*. 2) гинодиэичные – *Caroxylon nitrarium*.

Для большинства исследованных маревых флоры Южного Закавказья характерны диогоамные, протогиничные или протандричные цветки. Для одного вида установлена гомогамия в сочетании с клейстогамией (*Polycnemum arvense*). Протандрия выявлена у 22 видов из 13 родов: *Beta*, *Hablitzia*, *Halostachys*, *Halocnemum*, *Kalidium*, *Microcnemum*, *Salicornia*, *Anabasis*, *Girgensohnia*, *Halothamnus*, *Kaviria*, *Noaea*, *Seidlitzia*. Протогиничные цветки отмечаются у 31 вида из 13 родов: *Chenopodium*, *Camphorosma*, *Panderia*, *Kochia*, *Bassia*, *Corispermum*; *Caroxylon*, *Climacoptera*, *Kali*, *Salsola* s.str., *Petrosimonia*, *Halanthium*, *Halimocnemis*. Кроме того, протогиния возможна в цветках *Anthoclamys* и *Agriophyllum*, и отмечается в обоеполюх цветках представителей родов *Chenopodium* (9 видов), *Suaeda* (6 видов), *Bienertia cycloptera* и *Caroxylon nitrarium*. Таким образом, протогиния как тип диогоамии цветка у изученных маревых встречается примерно вдвое чаще, чем протандрия. Установлены следующие типы опыления: ксеногамия, геитногамия, авто- и клейстогамия.

Анемофилия является наиболее распространенным способом опыления у исследованных маревых, отмечается у 70 видов, в то время как у 20 видов наблюдается энтомофилия, которая обычно также сочетается с анемофилией. Характерно сочетание двух или более типов опыления у одного вида, страховка одного способа другим. Нередко, диогогамия в протандричных постоянно энтомофильных цветках развивается по типу факультативной протогинии, и опыление при этом осуществляется ветром.

Наиболее часто на маревых исследованного региона отмечаются следующие насекомые-опылители: представители перепончатокрылых (Hymenoptera), в том числе пчелиных – (Apoidea) *Adrena* sp., *Halictus* sp., *Nomia* sp., *Tetralonia* sp., *Nomioides minutissimus*, особразных (Vespoidea) – бумажная оса *Polistes* sp., эвритомид (Chalcidoidea, Eurytomidae) – *Eurytoma* sp., а также жесткокрылых (Coleoptera) – *Oxythyrea cinctella*, *Cantharis melaspis*. На древность связей маревых с насекомыми указывает наличие вторичных трофических связей с участием богомола *Mantis religiosa* (Mantodea), отмеченных на полукустарниках *Kalidium caspicum* и *Kaviria tomentosa*.

Ритмы и особенности сезонного развития

Большинство представителей маревых - длительно вегетирующие растения, активная вегетация которых продолжается почти весь безморозный период года. Для сезонного развития изученных видов маревых выделено два основных феноритмотипа: весенне-летне-осенний, характерный для фанерофитов, хамефитов и преобладающего большинства терофитов, несущих ассимилирующие зеленые органы в течение почти всего безморозного времени года; весенне-летний, характерный для гемикриптофитов, несущих основную массу ассимилирующих зеленых органов до середины-конца летнего сезона, и переходящих после периода покоя в позднеосенний феноритм в виде более или менее развитых ассимилирующих прикорневых розеток. Малый жизненный цикл у гемикриптофитов имеет продолжительность до 6 месяцев, период покоя длится 2-3 месяца, после чего наблюдается относительная

активация жизнедеятельности, характерная для озимых форм роста. Малый жизненный цикл у всех исследованных терофитов, хамефитов и фанерофитов, удлинённый, продолжительностью 8 – 8.5 мес., активные биологические процессы (цветение и завязывание плодов) протекают в самое жаркое и сухое время года – июль-август (начало сентября). Исключения составляют однолетники *Ceratocarpus arenarius* и *Spinacia tetrandra* с весенне-летним фенеритмотипом.

Средние сроки сезонного развития распределяются следующим образом: прорастание семян наблюдается с конца февраля до середины марта, бутонизация - с середины (конца) мая до середины (конца) августа, цветение - с конца июня до середины сентября, массовое цветение - с июля по август, плодоношение - с (середины) конца августа до начала ноября.

Возможные пути эволюции жизненных форм в семействе *Chenopodiaceae*

Современные маревые – растения адаптированные к широкому спектру местообитаний: от соленых болот до жарких и холодных, сильно или слабо засоленных пустынь-полупустынь всех континентов. Распространены они преимущественно по внетропическим ардным областям и морским литоралам, лишь некоторые из них известны из тропиков. По представлениям, сложившимся у нас в результате проведенного исследования, предковые формы маревых являлись гелофитами – растениями временно низко затопляемых местообитаний, возникновение которых связано с литоралами и дериватными внутриконтинентальными увлажненными лагунами Тетической зоны. Дальнейшее развитие и распространение семейства имело полиотопный характер: от наиболее древних маргинальных мезогалофильных до пустынных и полупустынных континентальных ксерогалофильных местообитаний.

Мы принимаем представления о том, что эволюция жизненных форм покрытосеменных могла идти по-разному в разных систематических группах (Schmid 1956, 1957, 1963; Проханов, 1965а,б,в; Серебряков, Серебрякова, 1972 и др.). J. Hutchinson (1926), А.Л. Тахтаджян (1948) полагают, что древесные формы маревых развились из травянистых, Я.И. Проханов (1965в) выводит полудревесные и даже древесные формы прямо из однолетних трав. Таким образом, исходными биоморфами восходящего ряда соматической эволюции маревых, по-видимому, были травы. Однако, одно-(или многолетняя) коррелирует с более поздними этапами эволюции биоморф, связанными с периодизацией развития в условиях сезонного климата.

Нам не представляется возможным выделение единой предковой формы маревых, так как дифференциация основных биоморф прошла на ранних стадиях становления семейства. Дивергентный филогенез маревых, предполагающий раннее расхождение от общих предков основных линий развития семейства - мезофитной и мезоксерофитной типа *Chenopodiaceae/Vetivaceae*, галосуккулентной типа *Salicornioideae/Suaedoideae* и галоксерофитной *Samphorosmoideae/Salsoloideae* находит свое подтверждение при обзоре спектра современных жизненных форм маревых. Соматическая эволюция, давшая начало биоморфному разнообразию, более успешно может быть прослежена на уровне различных современных подсемейств маревых.

Мы склонны сближать предковые формы мезофитной группы типа *Chenopodiaceae/Vetivaceae* с группой бессезонных первичноаксильных (лишенных одревеснения) тропических растений, выделенной Э. Шмидтом (Schmid, 1963), относительно недолговечных, с надземными осями, сохраняющимися в течение круглого года, с листьями без отдельного слоя, с почками открытого типа, с семенами без периода покоя. В то же время, анцестральными формами галосуккулентной линии развития *Salicornioideae/Suaedoideae* могут быть приняты небольшие травянистые растения маргинальных местообитаний, о которых писал М.М. Ильин (1947). Некоторые морфологические особенности семян, биологии их распространения и прорастания свидетельствуют в пользу обитания данной группы предковых маревых в литоральной, периодически заливаемой водой зоне. Гидрохории маревых литоральной зоны, как мы полагаем, способствовали крыловидные выросты при плодах, изначальная функция которых была, по-видимому, в транспортировке и удержании плода на поверхности воды, а также и субстрата, после снижения уровня воды, что было необходимо для сохранения жизнеспособности фотобластных семян с хлорофиллоносным зародышем.

Крыловидные выросты околоцветника при плодах у маревых расцениваются как аэрофильные приспособления с планирующим эффектом, хотя у современных маревых при прорастании они также удерживают семена от нежелательного глубокого погружения в почву. По наблюдениям У.Н. Жапаковой и др. (2008) над спосовами распространения плодов некоторых галофитов (*Halocnemum strobilaceum*, *Suaeda heterophylla*), во время весенних паводков плоды могут разноситься потоками дождевых и талых вод, при этом приспособление к гидрохории сводится к несмачиваемости за счет наличия воскового налета и к надежной защите зародыша от воды.

О появлении у маревых проростков весной на старом стебле растения, частично погруженного в воду, упоминалось в литературе (Келлер, 1951) на примере однолетника *Salicornia europaea*. Подобное же явление прорастания прошлогодних семян на сухих растениях *S. perennans*, сохранившихся вокруг небольших блюдцеобразных понижений с выходом грунтовых вод, мы наблюдали весной на солончаках Араратской равнины. По мере опускания уровня воды, проростки солероса затягивались в почву и укоренялись. Прорастание семян ранней весной на стеблях материнского растения отмечается на лежащих побегах *Caroxylon nodulosum*. Далее проростки *C. nodulosum* опадают или смываются с побегов дождем (талыми водами) и, затягиваясь во влажную почву, укореняются близ взрослого растения и начинают свое самостоятельное развитие.

Мы предполагаем, что в процессе эволюции биоморф маревых от бессезонных трав к многолетникам у предковых форм в результате адаптогенеза к сезонному климату, дифференцировались специальные структуры, происхождение которых связано с гипокотиллярно-эпикотиллярной зоной растения, включающей также верхнюю часть главного корня, что составляет образование, несущее почки возобновления. У современных маревых данная зона соответствует верхушке корнеплода Betoideae и каудексу многих Camphorosmoideae/Salsoloideae. Способность к утолщению гипокотиллярно-эпикотиллярной зоны наблюдается также у однолетников из различных таксонов Chenopodiaceae, причем нередко после завершения репродуктивной фазы у однолетников наблюдается активация данной зоны и появление на ней новых листьев, что указывает на возможную пролонгацию жизненного цикла (*Suaeda altissima*). В отличие от других многолетних поликарпических трав, у которых в процессе эволюции многолетние органы оказались полностью погруженными в почву, у многолетних трав Chenopodiaceae зона возобновления располагается на уровне почвы. Надземные органы функционируют один вегетационный сезон. О том, что предковые формы современных многолетних трав Chenopodiaceae произрастали в гумидных областях с бессезонным климатом, свидетельствует отсутствие у них листопадности, периода глубокого зимнего покоя, кроме того характерна позднеосенняя повторная активация зоны возобновления.

Согласно В.Н. Голубеву (1960) в аридных условиях большое количество полукустарников из сем. Chenopodiaceae (*Atriplex*, *Krashennikovia*, *Kochia*, *Salsola*) развились из травянистых форм. А.В. Прозоровским (1935) выделена жизненная форма полутравянистых растений, которая рассматривается как первая ступень преобразования травянистого растения в полукустарник. Переход *Krashennikovia* из полукустарниковой формы в “травянистую” наблюдался И.В. Степенко (1962). Мы наблюдали все переходы одной полудревесной формы роста (полукустарники, полукустарнички, каудексообразующие полукустарники) к другой у видов рода *Caroxylon*. По нашим представлениям ключевой формой роста маревых при переходе от трав к полукустарникам и кустарникам, является форма роста с однолетней надземной генеративной частью и “каудексообразным” многолетним основанием с зимующими почками возобновления. Дальнейшая эволюция жизненных форм шла по пути пространственного расширения зоны возобновления как в вертикальном направлении за счет одревеснения побегов, развития метамерной побеговой структуры и поднятия почек возобновления над поверхностью почвы, так и в горизонтальном направлении за счет развития вегетативноподвижных, укореняющихся форм с почками возобновления, развивающимися на поверхностно распространяющихся, плагиотропных побегах. В обоих случаях, это способствовало завоеванию маревыми новых ниш существования и выживанию в процессе

адаптации к развивающимся аридным условиям. Обе тенденции развития жизненных форм наблюдаются параллельно во всех тех таксономических группах маревых, где наблюдаются полудревесные и древесные формы.

Характер ветвления и листорасположения у современных маревых меняется в больших пределах, однако наблюдается общая тенденция к моноподиальному, акромезотонному ветвлению у *Chenopodioideae* и *Betoideae* и симподиальному базимезотонному ветвлению у представителей остальных таксонов. Указанные особенности роста у представителей *Chenopodioideae* и *Betoideae* могут расцениваться как проявление особенностей предковых мезофильных биоморф данной группы маревых к монодиальному неограниченному росту в условиях бесsezонного климата.

Два основных направления ксероморфогенеза маревых - это формирование галосуккулентных и галоксерофильных жизненных форм, включающих адаптивные изменения не только экобиоморфологического, но и физиологического характера. Однако, если ксерогалосуккулентные формы у большинства таксонов *Samphorosmoideae/Salsoloideae* являются результатом внутриконтинентального адаптогенеза к засушливым условиям, то галосуккулентность у *Salicornioideae/Suaedoideae* - анцестральный признак, возникший на заре становления данных таксонов на древних засоленных субстратах литоральных местообитаний.

Таким образом, проведенное исследование позволило уточнить и дополнить новыми фактами имеющиеся представления о морфологии и биологии жизненных форм представителей сем. *Chenopodiaceae* в ЮЗ.

Установлено, что это семейство здесь представлено следующими жизненными формами: фанерофиты; ксероморфные неспециализированные ортотропные и плагитропные хамефиты и нанохамефиты, куртинообразующие подушковидные, а также каудексообразующие хамефиты и нанохамефиты; гемикриптофиты с однолетними моноциклическими, монокарпическими побегами и с особым типом запасующих корней - корнеплодом; гемикриптофиты с лиановидновидной формой роста с лазящими однолетними, сверхудлиненными побегами и запасующим утолщенным корнем; терофиты (в том числе одно-двулетники с прикорневыми розетками). Преобладающее большинство ЖФ в регионе - терофиты и хамефиты.

Для пустынного фанерофита *Halostachys belangeriana* отмечается сочетание особенностей онтоморфогенеза древесных и полудревесных форм роста. Для ЖФ хамефит с учетом способности вегетативных побегов к укоренению выделены 2 подтипа: вегетативно-подвижные биоморфы, образующие куртинки и подушки, и вегетативно-закрепленные. Большинство пустынных хамефитов и нанохамефитов данного региона относятся к подтипу вегетативно-закрепленных. Большой жизненный цикл у исследованных фанерофитов и хамефитов полночленный, складывается из следующих основных периодов и возрастных состояний: предгенеративный (проростки, ювенильное, иматурное, виргинильное), генеративный (молодое, средневозрастное, позднее) и сенильный. При этом продолжительность генеративного периода во много раз превышает продолжительность предгенеративного и сенильного периодов.

Онтогенез полудревесных маревых характеризуется поливариантностью, которая проявляется как в изменчивости форм роста, так и в темпах прохождения особями некоторых возрастных состояний. При сравнительном изучении жизненного цикла полукустарников выделены три основных типа развития для особей со средним, низким и высоким уровнем жизненности, дифференциация которых начинается на ранних этапах онтогенеза. Поэтому при описании жизненного цикла особо важное значение нами придается сравнительным характеристикам возрастных состояний предгенеративного периода. Для неспециализированных хамефитов описана система побегов, представленная макрофильными долихобластами, макрофильными брахиобластами и микрофильными долихобластами с акротонным ветвлением. У некоторых видов хамефитов дифференциация листьев по форме и размерам на разнокачественных побегах не наблюдается. Установлено, что на протяжении

всего жизненного цикла ксероморфных полукустарников каждый новый побег возобновления повторяет полную схему развития и структуру главного побега первой вегетации по типу морфогенеза особей с высокой жизненностью. Все изученные хамефты подразделяются на две группы: с розеточной и безрозеточной формой роста, что проявляется уже у проростков и на ювенильных стадиях развития растения. К первой группе относится большинство хамефитов ЮЗ, а ко второй - полудревесные представители родов *Atriplex*, *Halimione*, *Krashennikovia*. У вегетативно подвижных куртинообразующих биоморф отмечаются осевые ортотропные побеги формирования, ветвления, неспециализированные генеративные, плагиотропные укореняющиеся, порослевые побеги, характерна партикуляция и редукция главного корня, а у подушкообразных форм отмечаются укороченные плагиотропные, побеги розеточной формы со сверхукороченными междуузлиями, удлиненные неспециализированные генеративные, вегетативные плагиотропные укореняющиеся побеги, мощный стержневой корень.

Гемикриптофиты представлены травянистыми поликарпическими растениями с особым типом запасующих корней (корнеплодом) и с однолетними моноциклическими, монокарпическими побегами, ортотропными (*Beta corolliflora*, *B. lomatogona*) или частично стелющимися (*Beta macrorrhiza*, *B. maritima*), а также с сверхудлиненными, лиановидными побегами (*Hablitzia tamnoides*). Большинство изученных гемикриптофитов озимые, морозоустойчивые растения.

ЖФ однолетник в семействе маревых характеризуется морфологической изменчивостью и поливариантностью развития. Для данной ЖФ выделены 5 основных типов онтоморфогенеза, при которых изменяется в больших пределах максимальная высота растения, характер ветвления (acro-, мезо- и базитонное) и листорасположения (супротивные и очередное). Различные типы ветвления могут встречаться у одного вида. В онтогенезе многих видов наблюдается ранний переход от одного типа бокового ветвления к другому. Нередко, наиболее мощное развитие получают первые 2 (4-6) супротивных побега. В других случаях, нижние супротивные побеги не развиваются, и с самого начала очередные побеги закладываются в пазухах 3, 4 или 9 от основания листа. Это примечательная особенность в формировании структуры однолетних маревых, так как редукция базальных побегов ведёт к сокращению вегетативного тела у растений, развивающихся из поздно прорастающих семян, и способствует нормальному ходу цветения и плодоношения. Нередко развиваются неразветвленные особи.

Прорастание семян маревых эпигеальное. Растения на ранних стадиях угнетаются при снижении увлажненности экотопа и увеличении загущенности особей. Прорастание начинается в конце февраля-начале марта и характеризуется относительно быстрым ростом семядолей, гипокотыля и замедленным ростом эпикотыля; листья в течение 1-1.5 (2) месяцев остаются прикорневыми; рост эпикотыля активизируется в конце апреля, а последующих междуузлий – к середине мая. В результате исследования проростков из всех таксономических групп маревых данного региона выявлены некоторые закономерности их строения: наличие или отсутствие черешка у семядолей, пластинчатости или вальковатости (суккулентности) семядолей, развитие или отсутствие первого междуузлия (эпикотыля), направление семядолей (горизонтальное, косое, вертикальное) и некоторые другие.

Представители сем. Chenopodiaceae характеризуются как растения сухого сезона, у которых активные биологические процессы протекают в самое жаркое и сухое в пустынях-полупустынях время года – июль-август (начало сентября). Исключение составляют *Ceratocarpus arenarius* и *Spinacia tetrandra*, развивающиеся по типу пустынных эфемеров. Представители сем. Chenopodiaceae характеризуются растянутым периодом цветения и плодоношения, что определяет их высокую семенную продуктивность. Процесс вегетации не прекращается в период цветения, затухание его приурочено лишь к началу плодоношения. Полихронность цветения в сочетании с акропетальным порядком распускания цветков приводит к развитию неоднородных семян. Часть семян запасается в почве, и из них пополняется семенной прирост. Сочетание покоя семян с барохорией, в результате которой происходит прорастание семян близ материнского растения, способствует сохранению вида при экстремальных условиях, закреплению его в характерных местообитаниях.

Биолого-морфологические особенности отдельных стадий онтогенеза (прорастания, цветения, плодоношения) маревых проявляются как в изменении морфологической структуры, так и функций организма в связи с изменяющимися условиями среды. Полиморфизм маревых находит свое выражение в вариабельности онтоморфогенеза, в лабильности механизмов раскрытия цветка, форм и способов опыления, в гетерофлории, гетерокарпии и гетероспермии, а также в сочетании различных способов распространения диаспор. Высокая семенная продуктивность большинства видов обуславливается разнообразием форм опыления. Нередки сочетания двух или нескольких форм опыления у одного вида. Характерна лабильность в способах опыления, страховка одного способа другим. Нередко, диогогамия в постоянно энтомофильных протандричных цветках развивается по типу факультативной протогинии, и опыление при этом осуществляется ветром.

В процессе эволюции маревых получили развитие цветки открытого (*Betoideae*, некоторые *Chenopodioidae*) и закрытого (большинство маревых) типа. В цветке закрытого типа, расценивающегося как защитное приспособление от сухости воздуха и высоких температур в условиях пустыни (что в то же время затрудняет экспонирование рылец и пыльников), возникли тонкие механизмы выдвигания рылец и пыльников из околоцветника путем регуляции темпов роста тычиночных нитей, пыльников (связника) и придатка на пыльниках, роста рылец и столбиков, а также долей околоцветника и прицветничков. При этом большое значение в ориентации и экспонировании пыльника приобретает характер прикрепления связника к тычиночной нити (жесткий или подвижный), длина связника, а также величина пузыревидного придатка на пыльниках. В случае, если не срабатывает тот или иной механизм экспонирования рылец и пыльников, в цветках галофитов осуществляется самоопыление (нередко в форме клейстогамии). У некоторых маревых (*Camphorosmoideae*) механизм раскрытия цветка основывается на фоторегуляторных особенностях тычиночного аппарата.

Для подавляющего большинства исследованных видов свойственно явление гетерокарпии, которая нередко сочетается с гетероспермией. В сложении единиц расселения маревых (диссемикул или диаспор) принимают участие видоизмененные части цветка, прицветнички и прицветники. Характерны анемо- (анемогеохория и анемоаэрохория), зоо- (эпи- и эндозоохория, в основном, орнитохория), гидрохория и барохория. Нередко, наблюдается перенос плодов посредством частей веточек или всего растения по способу перекасти-поле.

Таким образом, в процессе эволюции у маревых выработались разнообразные приспособительные биолого-морфологические и экологические особенности, позволяющие им осуществлять жизненные функции. Вышеописанные приспособления способствуют выживанию и успешному возобновлению маревых в крайних экологических условиях пустынь-полупустынь.

ГЛАВА 4. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В СЕМ. CHENOPODIACEAE

Многочисленные механизмы адаптации к аридным условиям существования, полиморфизм и сильная онтогенетическая изменчивость представителей сем. *Chenopodiaceae* создают трудности для оценки того или иного систематического признака. В связи с этим важное значение приобретает сравнительное изучение полного жизненного цикла и отличительных признаков на всех стадиях развития растения. В главе 4 мы остановились на обсуждении изменчивости в онтогенезе некоторых традиционных систематических признаков маревых и описании признаков, полученных в результате биолого-морфологического изучения семейства, которые также могут иметь диагностическое значение.

Жизненная форма. Имеет диагностическое значение как на родовом, так и на видовом уровне. Таксономически близкие виды нередко различаются в основном по особенностям формы роста. В ЮЗ произрастают 6 видов рода *Caroxylon*, которые по морфологии как вегетативных, так и репродуктивных органов, достаточно близкие, но хорошо отличающиеся

по форме роста виды (Акопян, 1988, 2006, 2011). Форма роста (способность к ветвейкоренению) является основным систематическим признаком при разграничении двух близких видов *Camphorosma* (*C. monspeliaca*, *C. lessingii*), в корреляции с которым другие признаки (длина генеративных побегов, толщина соцветия, форма и размеры зубцов околоцветника) также приобретают диагностическое значение (Акопян, 2002). Биоморфологическая характеристика таксонов нами использована при систематическом исследовании рода *Salsola* s.l. в ЮЗ. Комплекс признаков, выявленных в результате биолого-морфологического исследования представителей *Salsola* s.l., дополняет характеристику сегрегатных родов, выделенных в результате молекулярных исследований (Akhani et al., 2007), и свидетельствует в пользу их самостоятельности (Акопян, 2011). Диагностическое значение при разграничении родов *Caroxylon*, *Climacoptera*, *Halothamnus*, *Kali*, *Kaviria*, *Salsola* s. str. имеет жизненная форма, тип почек возобновления, строение всходов, антэкологическая характеристика.

Признак, константный для древесных/полудревесных маревых на уровне рода - строение почек возобновления, которые могут быть закрытого (*Anabasis*, *Caroxylon*, *Halothamnus*, *Halocnemum*, *Halostachys*, *Kalidium*), полукрытого (*Atriplex*, *Halimione*) или открытого типа (*Camphorosma*, *Krashennikovia*, *Kaviria*, *Kochia*).

Проростки. Большое значение для систематики придается особенностям строения проростков. Исследование особенностей прорастания в целях систематики маревых проведено И.Т. Васильченко (1960, 1979), им установлен ряд закономерностей в строении проростков разных таксономических групп семейства. Нами изучены проростки 52 видов из 29 родов маревых флоры ЮЗ, при описании которых учтены особенности строения семядолей, гипокотыля, эпикотыля и первых листьев, окраска, опушение, степень суккулентности. Большинство изученных всходов маревых имеют розеточную форму с неразвитым эпикотилем. Развитый эпикотиль (и последующие междоузлия) характерны для всходов некоторых *Chenopodioideae*. Форма семядолей маревых постоянна в пределах родов. Отмечаются плоские или вальковатые, ланцетные, узко-шиловидные, линейные и нитевидные семядоли; по пространственной направленности - горизонтальные, отклоненные косо под различным углом, а также вверх направленные. Один из константных признаков, отмеченных в морфологии семядолей маревых на уровне рода и подсемейств – это наличие или отсутствие черешков у семядолей. Семядоли с черешками встречаются только у некоторых представителей подсемейства *Chenopodioideae*. Семядоли у всходов из родов *Hablitzia*, *Beta*, *Chenopodium*, *Atriplex* имеют пластинки и длинные или короткие черешки, а у представителей *Halimione*, *Krashennikovia*, *Ceratocarpus* черешки у семядолей не выражены. От других *Chenopodioideae* по своей форме отличаются семядоли у всходов *Spinacia tetrandra* – длинные, узколинейные, зеленые, слегка мясистые, и *Ceratocarpus arenarius* – узколинейные, почти нитевидные, жестковатые.

Для всходов следующих таксонов маревых характерны: *Polycnemoideae* (*Polycnemum*) – семядоли шиловидные; *Corispermoidaeae* (*Corispermum*) – узко-линейные, почти нитевидные; *Camphorosmoideae* (*Bassia*, *Camphorosma*, *Kochia*, *Panderia*) – плоские, узко-овальные или ланцетные, горизонтальные; *Salicornioideae* (*Halocnemum*, *Halostachys*, *Kalidium*, *Saicornia*) – суккулентные, снизу выпуклые, от ланцетных до коротко-эллиптических, почти горизонтальные; *Suaedoideae* (*Bienertia*, *Suaeda*) – суккулентные, линейно- или коротко-линейно-цилиндрические, сверху плоские, снизу выпуклые, направленные под углом или почти горизонтальные; *Salsoloideae* – слегка суккулентные или пластинчатые, от линейных и вальковатых до плоско-ланцетных и овальных, как горизонтальные, так и направленные вверх или под углом. Первые листья у всходов маревых в основном сходны по форме с последующими, однако, у представителей *Salsoloideae* они нередко сильно отличаются от последующих по опушенности, размерам и форме (*Caroxylon*, *Kali*).

Антэкологическая характеристика. Для характеристики таксонов маревых различных рангов важное значение имеют антэкологические особенности: тип дихогамии, особенности полового полиморфизма, наличие тех или иных типов (ксеногамия, гейтоногамия, автогамия,

клеистогамия) и способов опыления (анемо- или энтомофилия). Так, обычная для видов *Suaeda* гиномоноэдия или гинодизэция у *Caroxylon nitrarium* выступают в качестве систематического признака. Половой диморфизм сопровождается изменением габитуса растения: одно- и двуполые особи одного и того же вида отличаются по ветвлению, высоте растения, наличию или отсутствию розеточных листьев.

Особый интерес представляют механизмы раскрытия цветка маревых, в частности, у представителей Salsoloideae (Акопян, 1987, 1988, 1991, 1995, 2000). Выявление формы и типа тычинки в отдельных таксономических группах маревых имеет важное значение как для целей морфологии, так и систематики.

Так как форма пыльника в значительной мере определяется формой связника (Имс, 1964), а тип пыльника - его положением в цветке, нами выделены и изучены следующие морфологические признаки строения тычинки Salsoloideae: форма и размеры связника, придатка на связнике, соотношение длины тек пыльника и связника, особенности прикрепления к тычиночной нити, положение пыльника по отношению к вертикальной оси в бутоне и цветке, типы его вскрывания и их сочетание в пределах вида. Для видов Salsoloideae характерны гипопельтатные тычинки с адаксиально расположенными (0.8)1.6(2.0) мм дл., линейными (или узко-эллиптическими) пыльниками, интрорзно ориентированными к оси бутона, с узко-лентовидной тычиночной нитью, дорзально “прикрепленной” к проксимальному концу связника. В процессе развития цветка изменяется длина тычиночных нитей: обычно в течение 1-3 дней перед функционированием пыльников тычиночные нити удлиняются почти вдвое. В месте прикрепления к связнику тычиночная нить сужается или утоньшается, благодаря чему пыльники приобретают подвижность и, интрорзные в бутоне, при цветении оказываются экстрорзными.

В результате пролонгированного развития дистального конца связника на нем появляются различной формы и размеров придатки: мелкие, плотные, трапециевидные (или клювообразные), треугольные, треугольно-трехзубчатые, коротко-линейные - у видов рода *Caroxylon*, *Noaea*, *Girgensohnia*, *Petrosimonia*; крупные, полые, наполняющиеся воздухом, треугольные или ланцетные, грибообразные (в бутонах треугольно-сложенные), округло-яйцевидные, булавовидные, сидячие или на короткой (длинной) ножке - у видов рода *Kaviria*, *Halanthium*, *Halimocnemis*; мелкие, полые, шарообразные (яйцевидные) - у видов рода *Climacoptera crassa*; точечные, плотные или отсутствуют - у видов *Halothamnus*, *Kali* и *Salsola* s. str. Размеры, форма и окраска (белая, кремовая, желтая, розовая, фиолетово-сиреневая) придатков у некоторых видов нередко варьируют (*Halanthium kulpianum*, *H. rarifolium*, *Climacoptera crassa*, *Kaviria cana* ssp. *cana*, *K. tomentosa* ssp. *tomentosa*).

Соотношение длины пыльников с длиной связника играет важную роль в механизмах раскрытия цветка и опыления. У исследованных видов длина связника изменяется от 1/5-1/3 до 3/4 длины пыльника. Чаще всего она составляет 1/2 длины пыльника. Отмечается, что даже небольшие отклонения от характерной для вида длины связника ведут к развитию новых особенностей распускания и опыления цветка, а иногда замены одного механизма другим. В зависимости от длины связника по отношению в длине тек пыльника, длины тычиночной нити, способа ее прикрепления к связнику устанавливается характерный тип вскрывания пыльника при цветении: строго экстрорзный для *Caroxylon*, экстрорзный и экстрорзно-латрорзный для *Halanthium*, *Kali*, латрорзный для *Seidlitzia*, интрорзный для *Climacoptera*, *Halothamnus*, *Kaviria*, *Noaea*, косо-интрорзный для *Petrosimonia*. Часто в одном цветке развиваются тычиночные нити разной длины (*Seidlitzia florida*, *Halanthium kulpianum*, *Kali australis* и др.), для указанных таксонов - это видовой признак. Нередко развиваются стаминодии. Интересный пример этого - появление функционально-пестичных цветков у *Caroxylon dendroides*, *C. nodulosum*, *C. ericoides*, *C. nitrarium*. При этом тычинки в таких цветках максимально стерилизуются, иногда же на верхушках пяти стерильных выростов развивается рыльцевая поверхность. В таких цветках наблюдаются трехлопастные рыльца вместо характерных двулопастных.

В главе 4 также обсуждены такие признаки как ветвление и листорасположение, положение зародыша в семени (горизонтальное, косое, вертикальное) и его смена в онтогенезе

некоторых видов, особенности развития крыловидных выростов при плодах и зависимость данного признака от экологических условий, онтогенетическая изменчивость опушения, а также формы прицветников и прицветничков, галлообразование у маревых и диагностическое значение формы галлов на видах, служащих растением-хозяином для галлиц и некоторые другие.

В наших таксономических исследованиях мы использовали весь комплекс признаков как вегетативной, так и генеративной сферы, учитывали особенности онтоморфогенеза. В результате нами составлен таксономический конспект сем. Chenopodiaceae флоры ЮЗ и внесены некоторые изменения и дополнения в состав семейства.

ГЛАВА 5. КОНСПЕКТ СЕМЕЙСТВА CHENOPODIACEAE VENT. ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

В главе 5 приводятся оригинальные ключи для определения родов и видов семейства.

FAM. CHENOPODIACEAE VENT.

Subfam. 1. Polycnemoideae Ulbr.

1. *Polycnenum* L.

1. *P. arvense* L. 1753, Sp. Pl.: 35. – *P. vulgare* Pall. 1771, Reise, 1: 142.

На песчаных и каменистых сухих склонах, рудеральных местах, залежах, 800-2000 м. Цв. VI-VII. Пл. VII-VIII. ЮЗ: Армения (Иджев., Апар., Севан., Ерев., Дар.) – Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Даг., Ц., Ю. Закавк.); Евр., Средиз., Анатолия, Иран, Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Hedge 1993, in Jarvis & al. (ed.), *egnum* Veg. 127: 78); Herb. Linn. N 55.2 (LINN).

Subfam. 2. Betoideae Ulbr.

Tribus 1. Hablitzieae Ulbr.

2. *Hablitzia* M. Bieb.

1. *H. tamnoides* M. Bieb. 1817, Mém. Soc. Nat. Moscou, 5: 24.

В тенистых местах, среди скал, в лесах, по опушкам, 1000-1600 м. Цв. (V) VI-VIII. Пл. VIII-X. ЮЗ: Армения (все р-ны, кроме В.-Ахур., Шир., Гег.), Нах. – Кавказ (Б. Кавк., Даг., Закавк.); С.- В. Анатолия, С.- З. Иран. Holotypus: "...dans les foret qui ceignent la montagne don't jaillissent les eaux chaudes de Constantinogorsk", M. Bieberstein (LE).

Tribus 2. Beteae Moq.

3. *Beta* L.

1. *B. maritima* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2, 1: 322. – *B. vulgaris* [var.] *perennis* L. 1753, Sp. Pl.: 222. – *B. vulgaris* var. *maritima* (L.) Moq. 1840, Chenopod. Monogr.: 15. – *B. perennis* (L.) Freyn, 1877 Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 27: 414. – *B. vulgaris* subsp. *maritima* (L.) Arcang. 1882, Comp. Fl. Ital.: 592.

На слабо засоленных глинистых местах, 1000-1300 м. Цв. V-VII. Пл. VII-IX. ЮЗ: Армения (Ерев.). – Кавказ (Даг., Закавк.); Евр., Средиз., Юго-Зап. Азия. Neotypus (Letschert 1993, in Wageningen Agric. Univ. Pap. 93-1: 28) Belgium. Nieuwpoort. Letschert & Fey n137 (WAG).

2. *B. vulgaris* L., 1753, Sp. Pl.: 222.

Культивируется, дичает, встречается как рудеральное. Цв. V-VII. Пл. VII-IX. ЮЗ: Армения, Нах. – Культивируется во всех частях света. Описан по культурным экземплярам из Европы.

3. *B. macrorrhiza* Steven 1812, Mém. Soc. Nat. Moscou, 3: 257.

На сухих каменистых склонах, в степях и луго степях, песчаных берегах озер, залежах, 1600-2200 м. Цв. VI-VII. Пл. VII-IX. ЮЗ: Армения (Севан., Дар.) – Кавказ (Б.Кавк., Даг., Закавк.); Анатолия, С.-З. Иран. Описан из Вост. Закавк.: "In glareosis alpum circa Chinaberg, C. Steven", holo H, iso LE.

4. *B. lomatogona* Fisch. et C. A. Mey. 1838, in Hohenacker, Bull. Soc. Nat. Moscou, 3: 360.

На сухих каменистых, глинистых склонах, засоленных местах, в полупустыне, степях, 850-1500 м. Цв. VI-VII. Пл. VII-IX. ЮЗ: Армения (Шир., Ерев.); Кавказ (Ю. Закавк., Тальш), Анатолия, С-З Иран. Holotypus: (Тальш) "...in campis prope Tatuni, 4000 ped., fl. Jul., R.F.Hohenacker" (LE).

5. *B. corolliflora* Zosimovicz ex Buttler 1975, Mitt. Bot. Staatssamml. München 12: 289.

На лугах, опушках, травянистых склонах, рудеральных местах, 1600-2700 м. Цв. VI-VII. Пл. VII-IX(X). ЮЗ: Армения (Араг., Лори, Иджев., Апар., Севан., Дар.) – Кавказ (Закавк.), С.-В. Анатолия, Иран. Holotypus: (Армения) "Окр. Дарачичаг, сев. склоны, 21.IX.1931, В.Зосимович" (WIR).

Subfam. 3. Chenopodioideae

Tribus Chenopodieae

4. *Chenopodium* L.

1. *C. ambrosioides* L. 1753, Sp. Pl.: 219. – *Dysphania ambrosioides* (L.) Mosyakin et Clemants, 2002, Укр. бот. журн. 59(4): 382.

На сорных местах, редко. Интродуцируется, иногда натурализуется. Цв. VI-VIII. Пл. VIII-XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.) – Кавказ (Адж., Караб.); тропич. Америка; занесен на все континенты. Lectotypus (Brenan 1954, in Turrill & Milne-Redhead (ed.), Fl. Trop. E Africa, Chenopodiaceae: 10) Herb. Linn. N 313. 13 (LINN).

2. *C. botrys* L. 1753, Sp. Pl.: 219. – *Ambrina botrys* (L.) Moq. 1840, Chenop. Monogr.: 37.–*Dysphania botrys* (L.) Mosyakin et Clemants, 2002, Укр. бот. журн. 59(4): 383.

На каменистых склонах, по галечникам, рудеральных местах, 1000-1900 м. Цв. VI-VIII. Пл. VIII-X. **ЮЗ:** Армения (все р-ны, кроме В.-Ахур., Араг., Апар.) Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); Ц., Ю.-В. Евр., Средиз., Азия. Lectotypus (Jafri & Rateeb 1978, in Jafri & El-Gadi (ed.), Fl. Libya 58: 130): Herb. Linn. N 313 12 (LINN).

3. *C. chenopodioides* (L.) Aellen 1933, Ostensia, Festschr. Osten: 98. – *Blitum chenopodioides* L. 1771, Mant. 2: 170. – *Chenopodium botryodes* Smith 1811, in Sowerby, Engl. Bot. 32: t. 2247.

На слабозасоленных почвах или соленых болотах, 850-1000 м. Цв. (V)VI-VII. Пл. VII-IX. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Даг., Закавказ.); Евр., Средиз., Азия, Ю. Африка, С. Америка. Neotypus (Uotila 2001, in Ann. Bot. Fenn. 38: 96): “Russia. Republic of Dagestan, In fontis Kislar [early 1800s], C. Steven” (H-1037202).

4. *C. glaucum* L. 1753, Sp. Pl.: 220.

В огородах, садах, на рудеральных местах, по берегам рек и озер, на засоленных местах, 800-1900 м. Цв. VI-VII. Пл. VII-IX(X). **ЮЗ:** Армения (Севан., Ерев.), Нах.– Кавказ (все р-ны); Евразия, Африка, Австралия, С. Америка. Lectotypus (Uotila 1993, in Ann. Bot. Fenn. 30: 190): Herb. Linn. N 313. 17 (LINN).

5. *C. rubrum* L. 1753, Sp. Pl.: 218.

На солонцеватых и рудеральных местах, полях, вдоль оросительных каналов, редко, 800-1900 м. Цв. VI-VIII, Пл. VIII-X. **ЮЗ:** Армения (Иджев., Севан., Ерев.) – Кавказ (Предкавказ., Даг., Закавказ., Талыш); Евр., Средиз., Азия; Ю. Африка, С. Америка. Lectotypus (Uotila 1993, in Ann. Bot. Fenn. 30: 190): Herb. Linn. N 313. 5 (LINN).

6. *C. polyspermum* L. 1753, Sp. Pl.: 220.

На полях, в кустарниках, рудеральных местах, 850-1600 м. Цв. VI-VIII. Пл. VIII-XI. **ЮЗ:** Армения (Иджев., Ерев., Дар., Занг.) – Кавказ (Предкавказ., Б. Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); Евр., Азия, занесен повсеместно. Lectotypus (Larsen 1989, in Morat (ed.), Fl. Cambodge Laos Vietnam 24: 95) Herb. Linn. N313.19 (LINN).

7. *C. murale* L. 1753, Sp. Pl.: 219.

На полях, у дорог, на рудеральных, иногда слегка засоленных местах, 1200-1800 м. Цв. V-IX. Пл. VI-XI. **ЮЗ:** Армения (Гег., Ерев., Занг.), Нах. - Кавказ (Б. Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); Евр., Средиз., Азия. Занесен повсеместно. Lectotypus (Brenan 1954, in Turrill & Milne-Redhead (ed.), Fl. Trop. E Africa, Chenopodiaceae: 7) Herb. Linn. N 313.6 (LINN).

8. *C. hybridum* L. 1753, Sp. Pl.: 219.

На огородах, сорных местах, у дорог, 800-1200(1600) м. Цв. VI-VIII. Пл. VIII-X. **ЮЗ:** Армения (Лори, Иджев., Ерев., Дар., Занг., Мегри) – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ.); Евр., Средиз., Азия, занесен в С. Америку. Lectotypus (Larsen 1989, in Morat (ed.), Fl. Cambodge Laos Vietnam 24: 95) Herb. Linn. N313.11 (LINN).

9. *C. urbicum* L. 1753, Sp. Pl.: 218. – *C. melanospermum* Wallr. 1882, Schred. Crit.: 112.

На огородах, в посевах, сорных местах, 1000-1900 м. Цв. (VII)VIII- IX. Пл. IX-X (XI). **ЮЗ:** Армения (Севан., Ерев.), Нах. – Кавказ (все р-ны); Евразия, занесен повсеместно. Lectotypus (Uotila 1993, in Ann. Bot. Fenn. 30: 190): Herb. Linn. N 313. 2 (LINN).

10. *C. album* L. 1753, Sp. Pl.: 219.

На рудеральных местах, в посевах, у дорог, в садах, на орошаемых местах, 1000-1800 (3000) м. Цв. VI-IX. Пл. IX-XI. **ЮЗ:** Армения (все р-ны), Нах. – Кавказ (все р-ны); почти космополит. Lectotypus (Brenan 1954, in Turrill & Milne-Redhead (ed.), Fl. Trop. E Africa, Chenopodiaceae: 6) Herb. Linn. N 313.8 (LINN).

11. *C. opulifolium* Schrad. ex W. D. J. Koch et Ziz 1814, Cat. Pl. Palat.: 6.

У дорог, в посевах, на сорных местах, редко, 1000-1600 м. Цв.V-VII. Пл.VII-IX(X). **ЮЗ:** Армения (Ерев.) – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Ю. Закавказ.); Евр., Средиз., Иран, С., Ср.и Ц. Азия, Африка, С. Америка. *Typus:* “Germany, Oberen Grafschaft Katzenellenbogen” (sec. Borkhausen, Rhein. Mag. Erweit. Naturk. 1: 472, 1795-1796).

12. *C. sosnovskiyi* Kapeller 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, сер. 3, 3-4: 45.

На сухих рудеральных местах, 1000-1900 м. Цв.VI-VII. Пл.VIII-X. **ЮЗ:** Армения (Араг., Иджев., Апар., Севан, Дар., Занг., Мегри), Нах. – Кавказ (Б. Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); В.Турция, Иран. Описан по материалам из Закавказья (Бакуриани) и Талыша.

13. *C. novopokrovskyanum* (Aellen) Uotila, 1993, Ann. Bot. Fennici 30: 192. – *C. album* subsp. *novopokrovskianum* Aellen 1938, Тр. Ростов. обл. биол. общ-ва 2: 3.

На солончаках, 800-1000 м. Цв.V-VII. Пл.VII-IX(X). **ЮЗ:** Армения [Ерев. (Арапат)] – Кавказ; Юго-Зап., Ц Азия. *Typus:* P. Sintenis 527, S.

14. *C. vulvaria* L. 1753, Sp. Pl.: 220.

Сорное на полях, огородах, по руслам рек, 800-1600(1900) м. Цв.V-VII. Пл.VII-IX. **ЮЗ:** Армения (Шир., Лори, Иджев., Севан, Гег., Ерев., Занг., Мегри), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); Евр., Средиз., Юго-Зап., Ц Азия. Ю. Африка, С. Америка, Австралия. *Lectotypus* (Jafri & Rateeb 1978, in Jafri & El-Gadi (ed.), Fl. Libya 58: 15): Herb. Linn. N 313. 18 (LINN).

15. *C. foliosum* Aschers. 1864, Fl. Brandenb. 1: 572. – *Blitum virgatum* L. 1753, Sp. Pl.: 4.

В трещинах скал, на каменистых сухих склонах, у дорог, на пастбищах, на лесных полянах, сорных местах, 1000-2200 м. Цв.V-VII(VIII). Пл.VIII-X. **ЮЗ:** Армения (все р-ны), Нах. – Кавказ (Б.Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); Евр., Средиз., Азия. Описан из Европы.

5. *Spinacia* L.

1. *S. tetrandra* Steven 1808, in M. Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 2: 417.

На сухих, глинистых и каменистых склонах, 800 - 1200 м. Цв.V-VII (VIII). Пл.VII-IX(X). **ЮЗ:** Армения (Ерев., Дар.), Нах.- Кавказ (Б.Кавк., В., Ю. Закавказ.); Ю.-З. Азия. Описан из Закавказья (долина реки Куры).

2. *S. oleracea* L. 1753, Sp. Pl., 1027.

Культурное, дичает и натурализуется. (V)VI-VIII, VIII-X. **ЮЗ:** Армения, Нах. – Кавказ, Евразия, С. Америка. Разводится в огородах.

Tribus Atripliceae C.A. Mey.

6. *Atriplex* L.

1. *A. hortensis* L. 1753, Sp. Pl.:1053.

На рудеральных местах, редко, 1000-1200 м. Культивируется и дичает. Цв. VI-IX. Пл.IX-XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.)- Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ.); Малая Азия. Культивируется в Евразии. *Lectotypus* (McNeill & al.1983, Taxon 32: 552): Herb. Clifford: 469, *Atriplex* 1 (BM-000647538).

2. *A. sagittata* Borkh. 1793, Rhein. Mag. Erweit. Naturk. 1:477.–*A. nitens* Schkuhr 1802, Bot. Handb. 3:541. На солончаках, глинистых склонах, в садах, на рудеральных местах, 850-1200 м. Цв.VI-VIII. Пл.VIII-X(XI). **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б. Кавк., Даг., Закавказ.); Евр., Средиз.; Юго-Зап., Ср., Ц Азия. Описан из Германии: „Wittenberg (Deutschland), auf dem Stadtwall beim Schloss, Borkhausen“.

3. *A. aucheri* Moq. 1840, Chenop. Monogr.: 51. – *A. amblyostegia* Turcz. 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou 25, 2: 416. – *A. nitens* Schkuhr subsp. *desertorum* Ijtin, 1927, Бюлл. Гл. бот. сада 26: 414. – *A. hortensis* L. subsp. *desertorum* Aellen 1939, Bot. Jahrb. Syst. 70, 1: 29. – *A. nitens* Schkuhr subsp. *aucheri* (Moq.) Takht. 1972, in Тахтаджян, Федоров, Фл. Еревана: 90.

На сухих солонцеватых склонах, солончаках, рудеральных местах, 800-1600 м. Цв.(V)VI-IX. Пл.IX-XI. **ЮЗ:** Армения (Иджев., Ерев., Занг.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); В., Ю.-В. Евр.; Средиз.; Ю.-З., Ср., Ц. Азия. *Holotypus* “In Persia” [Occidentalis], Aucher-Eloy 3099(G-DC).

4. *A. oblongifolia* Waldst. & Kit. 1812, Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 3: 278.

На слегка засоленных почвах, 1800-2000 м. Цв.(V)VI-IX. Пл.IX-XI. **ЮЗ:** Армения (Севан.) – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ.), Евр., Средиз., С., Ср., Ц. Азия. *Typus:* [Hungaria], Buda, N 502358 (PR).

5. *A. patula* L. 1753, Sp. Pl.: 1053.

На сорных местах, в садах, по берегам рек, вдоль дорог, 800-1600 м. Цв.VI-VIII. Пл.VIII-XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Занг.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); Евр., Средиз., Ю.-З.,

- Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Taschereau 1972, in Can. Journ. Bot. 50, 7): Europae cutlis ruderalis, N 1221.19 [LINN].
6. *A. patens* (Litv.) Pjin, 1927, Изв. Гл. бот. сада АН СССР 26, 4: 415. – *A. littoralis* var. *patens* Litv. 1905, Сп. Герб. Русск. Флоры, 5: 12. – *A. crassifolia* auct. fl. Саус., non C.A. Mey.
На солончаках, на высоте 800-1000 м. Цв. VI-VIII. Пл. VIII-XI. ЮЗ: Армения (Ерев.) – Кавказ (Предкавк., В., Южн. Закавк.); В. Евр., Ц., Ср. Азия. Holotypus [Rossia] “prov. Irkutsk, distr. Balagansk, in salsa pr. P. Bashejewsky, 14.X.1902, leg. Maleev” (LE).
7. *A. laevis* C.A. Mey. 1829, in Ledeb., Ic. Pl. Fl. Ross. 1: 10.
На солонцеватых местах, по берегам озер, 850-1900 м. Цв. VI-VIII. Пл. VIII-X. ЮЗ: Армения (Ерев., Севан.) – Кавказ (Предкавк., Закавк.); Ю.-З. Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Sukhorukov & Tscherneva 2007, Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd. 108 V. S. 354): (Rossia) “[prope] Swejov, leg. C.A. Meyer” (LE).
8. *A. prostrata* Boucher ex DC. 1805, in Lam. et DC., Fl. Franc. ed. 3, 3: 387. – *A. hastata* L. 1753, Sp. Pl.: 1053, p.p., nom. rejic. – *A. triangularis* Willd. 1805, Sp. Pl. 4, 2: 963. – *A. microsperma* Waldst. et Kit. 1805, in Willd., Sp. Pl., 4, 2: 964. – *Teuiliopsis hastata* Čelak., 1872, Österr. Bot. Zeitschr. 22: 168.
На влажных засоленных и сорных местах, 850-1000 м. Цв. VI-VIII. Пл. VIII-X. ЮЗ: Армения (Ерев.) – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Закавк., Талыш); Евр., Средиз., Азия. Lectotypus (Gustafsson 1976, Opera Botanica: 39): “Gallia, Env. Du Harve”, Herb. DC 368 (G-DC).
9. *A. micrantha* C.A. Mey. 1829, in Ledeb., Icon. Pl. Fl. Ross. 1: 11. – *A. heterosperma* Bunge 1851, Reliq. Lehm.: 272.
На засоленных местах, по берегам рек и каналов, в садах, тугайных лесах, на рудеральных местах, 800-1200 м. Цв. V-VII(VIII), Пл. VII-X. ЮЗ: Армения (Гер., Ерев., Мегри.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Закавк.); Евр., Средиз., Азия. Typus: (Rossia) “Altai, Loktewswk, (anno) 1835, C. A. Meyer” (LE).
10. *A. tatarica* L. 1753, Sp. Pl.: 1053. – *A. incica* M. Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 641. – *A. aradzjanica* Kapeller, 1938. Зам. сист. и геогр. раст. (Тбилиси), 1: 3. – *A. olivieri* Moq. 1840, Chenopod. Monogr.: 52.
На солончаках, глинистых и каменистых склонах, рудеральных местах, по обочинам дорог, 800-1900 м. Цв. VII-IX. Пл. IX-XI. ЮЗ: Армения (Шир., Севан., Гер., Ерев., Дар., Занг., Мегри; как сорное занесен во все р-ны), Нах. – Кавказ (все р-ны); Евр., Средиз., Азия. Typus: “Tataria”, Herb. Linn. 1221.10 (LINN).
11. *A. lasiantha* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Orient., nov. ser. 1, 12: 95.
На каменистых склонах, 900-1100 м. Цв. VII-IX. Пл. IX-XI. ЮЗ: Армения (Ерев.) – Кавказ (Ю. Закавк.); Ср., Ю.-З. Азия. Описан с территории Ливана.
Для Армении и ЮЗ впервые приведен А.П. Сухоруковым (Suchorukow, 2007).
12. *A. cana* C.A. Mey. 1829, in Ledeb., Ic. Pl. Fl. Ross. 1: 11.
На засоленных местах, 800-1000 м. Цв. VII-IX, Пл. IX-XI. ЮЗ: Армения (Ерев.) – Кавказ (Ю. Закавк.); В. Евр. (юго-восток), Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Sukhorukov 2007, Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd. 108 V. S. 395): “[Kasachstan, prov. Septempalatina], legi in limoso-salsis ficcis deserti ad lacum Noor-Saissan ad fl. Irtish et trans fl. Irtish, 26. VII. (anna?), N1553 [C.A. Meyer]” (LE).
Впервые приведен для Армении и ЮЗ А.П. Сухоруковым (Suchorukow, 2007).
13. *A. turcomanica* (Moq.) Boiss. 1879, Fl. Orient. 4: 913. – *A. laciniata* L. var. *turcomanica* Moq. 1849, in DC., Prodr. 13, 2: 93. – *A. lehmanniana* Bunge 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl.: 275.
На гипсоносных склонах, засоленных и рудеральных местах, 800-1900 м. Цв. VII-X. Пл. IX-XI. ЮЗ: Армения (Ерев., Мегри.), Нах. – Кавказ (В., Ю. Закавк.); Ю.-З., Ср. Азия. Описан из Туркмении.

7. *Halimione* Aellen

1. *H. verrucifera* (M. Bieb.) Aellen 1938, Verh. Naturforsch. Ges. Basel, 49: 121. – *Atriplex verrucifera* M. Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 441. – *Obione verrucifera* (M. Bieb.) Moq. 1840. Monogr. Chenop.: 76.
На солончаках, слегка засоленных местах, 850-1000(1200) м. Цв. (VII) VIII-X. Пл. X-XI. ЮЗ: Армения (Ерев., Занг.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Закавк.); В., Ю.-В. Европа, Средизем., Ю.-Зап., Ср., Ц. Азия. Typus: (Rossia et Ukraina), “copiosa in Tauriae et Caucasi salsuginosis, praefertim mari adjacentibus, F.A. Marschall von Bieberstein” (?LE).

Tribus *Axyrideae* Kadereit & Sukhor.

8. *Krascheninnikovia* Gueldenst.

1. *K. ceratoides* (L.) Gueldenst. 1772, Nov. Comm. Acad. Sci. Petrop. 16: 548. – *Axyris ceratoides* L. 1753, Sp. Pl.: 979. – *Eurotia ceratoides* C.A. Mey. 1833, in Ledeb., Fl. Alt. 4: 239. – *Ceratoides papposa* (L.) Botsch. et Ikonn., 1970, Новости сист. высш. раст. 6: 267.

На сухих каменистых и глинистых гипсоносных склонах, на солонцах, 800-2000 м. Цв. VII-IX. Пл. VIII-XI. **ЮЗ:** Армения (Шир., Севан., Ерев., Дар., Занг.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Закавк.); Ц., Ю. Евр., Средиз., Азия. Lectotypus (Hedge 1997, in Rechinger (ed.) Fl. Iranica 172: 88): Gerber, Herb. Linn. N 1101.1 (LINN).

9. *Ceratocarpus* L.

1. *C. arenarius* L. 1753, Sp. Pl.: 969. – *C. turkestanicus* Sav.- Rucz. ex Pjlin 1936, Фл. СССР, 6: 874. – *C. arenarius* subsp. *utriculosus* (Bluk.) Takht. 1972, in Тахтаджян и Федоров, Фл. Еревана: 91.

На сухих каменистых, песчаных, глинистых склонах, засоленных пространствах, на залежах, 800 - 2000 м. Цв.(IV)V-VII. Пл.VII-X. **ЮЗ:** Армения (Шир., Севан., Ерев., Дар.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Даг., Закавк.); Евр., Иран, Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Hedge in Jarvis & al. (ed.) 1993, Regnum Veg. 127: 32): Gerber, Herb. Linn. No. 1086.1 (LINN).

Subfam. 4. *Camphorosmioideae* A.J. Scott

10. *Camphorosma* L.

1. *C. monspeliaca* L. 1753. Sp. Pl.: 112. – *C. monspeliaca* var. *typica* Trautv. 1867, Bull. Soc. Nat. Moscou. 40, 3:57. – *C. ruthenica* M. Bieb. 1819, Fl. Taur-Cauc. 3: 112. – *C. monspeliaca* L. subsp. *monspeliaca* Aellen 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edib., 28: 31.

На сухих каменистых, щебнистых и солонцеватых склонах, 1250-2100 м. Цв.(V)VI-VIII(IX). Пл.(VIII)IX-X(XI). **ЮЗ:** Армения (Шир., Араг., Севан., Ерев., Занг.), Нах. - Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Ю. Закавк.); Евр., Средиз., Азия. Lectotypus (Hedge in Jarvis & al. (ed.) 1993, Regnum Veg. 127: 29): Herb. Burser XXV: 55 (UPS).

а) *C. monspeliaca* var. *pulriniformis* (Mulk. ex Akopian) Akopian, 2002, Фл., растит., раст. рес. Армении, 14: 15-16.

На каменистых склонах, 1200-1700 м. Цв.(V)VI-VIII(IX). Пл.(VIII)IX-X(XI). **ЮЗ:** Армения (Шир., Ерев., Занг.). Holotypus: [Армения], “Вединский район, южный отрог Гегамского хребта, между ст. Араздаян и сел. Советашен, выше Кярки, 1200-1400 м над уровнем моря. Май 1965. Собр. Я.И. Мулкиджанян”, ERE 145825; iso ERE 145824.

2. *C. lessingii* Litv. 1905, Тр. Бот. муз. Акад. Наук СССР, 2: 96. – *C. monspeliaca* subsp. *lessingii* (Litv.) Aellen, 1967, Notes Bot. Gard. Edinb. 28, 1: 31.

На солончаках, 850-1000 м. Цв.VIII-IX. Пл.IX-XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Мегри), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Закавк.); Ю.-З., Ср., Ц. Азия. Описан из Казахстана.

11. *Pandertia* Fisch. et C.A. Mey.

1. *P. pilosa* Fisch. et C.A. Mey. 1835, Index. Sem. Hort. Bot. Petrop. 2: 46.

На солонцеватых, песчаных, мелко-каменистых и глинистых склонах, рудеральных местах, 800-2000 м. Цв.VI-VIII. Пл.VIII-X (XI). **ЮЗ:** Армения (Шир., Севан, Ерев., Дар., Мегри), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Ю. Закавк., Талыш); Ю.-З. Азия. Описан из Талыша: “Talysh” (LE).

2. *P. turkestanica* Pjlin 1932, Bull. Jard. Bot. Acad. Sc. URSS, 30, 3-4: 364.

На засоленных и рудеральных местах, глинистых и каменистых склонах, 800-1200 м. Цв.VII-IX. Пл.IX-XI. **ЮЗ:** Армения (Севан., Ерев.), Нах. – Кавказ (Ю.Закавк., Талыш); Ср. и Ц. Азия. Описан из Китайской Джунгарии (между Манас и Шихо).

12. *Kochia* Roth.

1. *K. prostrata* (L.) Schrad. 1809, Neues J. Bot., (Göttingen) 3, 3-4: 85. – *Salsola prostrata* L. 1753, Sp. Pl.: 222. – *Bassia prostrata* (L.) A.J.Scott 1978, Feddes Repert. 89: 108.

На сухих каменистых, глинистых, песчаных склонах, 800-1600(2200) м. Цв.VII-IX. Пл.VIII-X. **ЮЗ:** Армения (Севан., Гег., Ерев., Дар., Занг., Мегри), Нах.– Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Даг., Закавк., Талыш); Ю Евр., Средиз., Азия. Lectotype (Kit Tan in Strid & Kit Tan (ed.) 1997, Fl. Hellenica 1: 128): *Steller*, Herb. Linn. No. 315.15 (LINN).

2. *K. scoparia* (L.) Schrad. 1809, Neues J. Bot., 3, 3, 4: 85. – *Chenopodium scoparium* L. 1753, Sp. Pl.: 221. – *Salsola scoparia* (L.) M. Bieb. 1811, Mem. Soc. Nat. Moscou, 1: 144. – *K. densiflora* (Turcz. ex Moq.) Aellen 1954, Mitt. Basler Bot. Ges. 2, 1: 13. – *Bassia scoparia* (L.) A.J. Scott 1978, Fedd. Repert. 89, 2-3: 108.

На каменистых и засоленных глинистых склонах, рудеральных местах, 1000-1200 м., культивируется и дичает. Цв. (V)VI-VIII. Пл. VIII-X. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Закавк.); Евразия, С. Африка; Америка. Lectotypus (Jafri & Rateeb in Jafri & El-Gadi (ed.) 1978, Fl. Libya 58: 26): Herb. Linn. No. 313.20 (LINN).

3. *K. iranica* Bornm. 1921, Bull. Herb. Boiss., ser.2, 8:546.–*K. stellaris* Moq. 1840, Chenopod. Monogr. 93. Возможно нахождение. – С.-В. Анатолия, Иран, Ср. Азия. Описан из области реки Чу.

13. *Bassia* All.

1. *B. hyssopifolia* (Pall.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 2: 547. – *Salsola hyssopifolia* Pall. 1771, Reise 1: 491. – *Kochia hyssopifolia* (Pall.) Roth 1802, Neue Beitr.: 176. – *Echinopsilon hyssopifolium* (Pall.) Moq. 1840, Chenop. Monogr.: 87.

На солончаках, сухих каменистых склонах, часто на рудеральных местах, 800–2000 м. Цв. VI–VIII, Пл. VIII–X. **ЮЗ:** Армения (Шир., Севан., Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); Ср. и Ю. Евр., Средиз., Азия. Описан с низовьев р.Урал: “In campis siccis atque salsis ad Rhythnum, infra fortalium a Calmaccis dictum”.

2. *B. sedoides* (Pall.) Aschers. 1867, in Schweinf., Beitr. Fl. Aethiop.: 187. – *Salsola sedoides* Pall. 1771, Reise 1: 492.

Возможно нахождение. – Кавказ (Предкавказ., Даг., В. Закавказ.); Ю.-В. Евр., С., Ср., Ц. Азия. Описан из окр. Самары.

Subfam. 5. *Corispermoideae* Ulbr.

14. *Corispermum* L.

1. *C. caucasicum* (Pjijn) Pjijn, 1937, Фл. Туркм. 2, 1: 134. – *C. aralocaspicum* subsp. *caucasicum* Pjijn 1934, Фл. Юго-Вост. 4: 182.

На слегка засоленных, песчаных местах, 850–1900 (2000) м. Цв. VI–VIII. Пл. VIII–X. **ЮЗ:** Армения (Севан., Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ., Талыш); В. Евр., С. Иран, Ср. Азия (зап.). Описан по ряду образцов из Прикаспия. Сынטיפи: “Persia..., Caucasus..., Transhyrcania...” (LE).

2. *C. orientale* Lam. 1786, Encycl. Method. Bot. 2: 111.

На слегка засоленных, песчаных местах, 1900–2000 м. Цв. VI–VIII. Пл. VIII–X. **ЮЗ:** Армения (Севан) – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Ю. Закавказ., Талыш); Евр., С. Иран, С., Ср., Ц. Азия. Турпс: “...dans le Levant, d’ou M. Andre en a envoyé des graines au Jardin du Roi” (? Herb. Lamarck).

15. *Anthochlamys* Fenzl

1. *A. polygaloides* (Fisch. et C.A. Mey.) Fenzl 1837, in Endlicher, Gen. Pl. 4: 300. – *Corispermum polygaloides* Fisch. et C.A. Mey. 1835, Index. Sem. Hort. Bot. Petrop. 1: 24.

На песчано-глинистых отложениях р. Аракс, 460–500 м. Цв. (VI) VII–VIII, Пл. VIII–X. **ЮЗ:** Армения (Мегри). – Кавказ (Ю. Закавказ., Талыш); Иран, Ср. Азия. Турпс: “in montibus Talüsich [Kulenesov Mts on road to Suvant]”, R.F. Hohenacker, LE.

16. *Agriophyllum* M. Bieb. ex C.A. Mey.

1. *A. lateriflorum* (Lam.) Moq. 1849, in DC., Prodr. 13, 2: 139. – *Eryngium lateriflorum* Lam. 1797, Encycl. Meth. Bot. 4: 756. – *Agriophyllum tournefortii* Fisch. 1867, in Trautv., Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 3: 59.

На песках, 800–1000 м. Редко. Цв. VI–VII (VIII). Пл. VII–IX (X). **ЮЗ:** Нах. – Кавказ (Б.Кавк., Ю. Закавказ.); Иран, Ср., Ц. Азия. Турпс: “Cette plante croit dans le Levant, elle est dans l’herbier du Museum” (Tournefort herbarium, P).

Subfam. 6. *Salicornioideae* Ulbr.

17. *Kalidium* Moq.

1. *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb. 1876, Atti Congr. Bot. Firenze: 317. – *Salicornia caspica* L. 1753, Sp. Pl.: 4. На солончаках, 800–850 м. Цв. VII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., В., Ю. Закавказ.); Ю.-В. Евр., В. Анатолия, С. Иран, Ср., Ц. Азия. Описан с сев. побережья Каспийского моря “...in squalidis maris Caspii et Asiae Mediae”, (LINN. 10/8).

Для Нахичевана указывается также *K. foliatum* (Pall.) Moq. in DC., 1849, Prodr. 13, 2: 147 (Мусаев, 1988).

18. *Halostachys* C.A. Mey.

1. *H. belangeriana* (Moq.) Botsch. 1954, Новости сист. высш. раст. 16: 84. – *Arthrocnemum belangerianum* Moq. 1840, Chenop. Monogr.: 112. – *Salicornia caspica* Pall. 1771, Reise 1: 431, non L. (1853). – *Halostachys caspica* (Pall.) C.A. Mey. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11: 361, nom. illegit.

На мокрых и пухлых солончаках, 800–850 м. Цв. VIII–IX, Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Ц., В., Ю. Закавказ.); В. Евр., Ю.-З., Ср., Ц. Азия. Описан из Ирана: “Persia, C.P. Bélanger”.

19. *Halocnemum* M. Bieb.

1. *H. strobilaceum* (Pall.) M. Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3:3. – *Salicornia strobilacea* Pall. 1771, Reise 1: 481, tab. V, fig. 1-2.

На сухих и мокрых солончаках, 700-900 м. Цв. VII-IX, Пл. IX-XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Даг., Ц., Ю., В. Закавк.); В. Евр., Средиз., Азия. Описан из Сев. Прикаспийского р-на: “Proceriorem (*Halostachys caspica*) et Salicorniae caspicae subparem versus mare cum eadem promiscue crescentem invenit”.

20. *Salicornia* L.

1. *S. perennans* Willd., 1797, Sp. Pl. 1, 1: 24. – *S. europaea* auct. cauc., non L.

На мокрых солончаках, 800–850 м. Цв. VI–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Закавк., Талыш); В., Ю-В. Евр., Средиз., Азия. Lectotypus (Freitag 2011, Willdenowia 41: 236); [icon] Pallas 1771, Reise Russ. Reich. 1: t A fig. 1.

21. *Microcnemum* Ung.-Sternb.

1. *M. coralloides* (Loscoc et Pardo) Font Quer 1925, In Butl. Inst. Catalana Hist. Nat. 5: 98. – *Arthrocnemum coralloides* Loscoc & J. Pardo 1863, Ser. Inconf. Pl. Aragon.: 90.

a) subsp. *anatolicum* Wagenitz, 1959, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 72: 153.

На мокрых солончаках, 800-850 м. Цв. VII-IX, Пл. VIII-X. **ЮЗ:** Армения (Ерев. – Арарат, Бурастан). – Кавказ (Южн. Закавк.); Ц Турция, Иран, Сирия. Описан из Турции (Коуа: SE side of Tuz G., Wagenitz & Beug 285).

Subfam. 7. Suaedoideae Ulbr.

22. *Suaeda* Forsk. ex Scop.

1. *S. microphylla* Pall. 1803, Illustr. Pl.: 52, tab. 44. – *Schoberia microphylla* (Pall.) C.A. Mey. 1831, Verz. Pflanz. Cauc.: 159.

На солончаках, 650–900 м. Цв. VII-IX. Пл. IX-XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Мегри), Нах. – Кавказ (Предкавк., Даг., Ц., В., Ю. Закавк.); Иран, Анатолия, Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Lomanosova & Freitag, 2011, Willdenowia 41: 220): “Gorkaja retschka” (BM000040920).

2. *S. altissima* (L.) Pall. 1803, Illustr. Pl.: 49. – *Chenopodium altissimum* L. 1753, Sp. Pl.: 221. – *Schanginia altissima* (L.) C.A. Mey. 1831, Verz. Pflanz. Cauc.: 159. – *Suaeda heterocarpa* Fenzl 1851, in Ledeb., Fl. Ross. 3: 781.

На солончаках и слабозасоленных почвах, рудеральных местах, в поливных культурах, 650–1800(2000) м. Цв. VI-IX. Пл. VIII-XI. **ЮЗ:** Армения (Шир., Севан., Ерев., Дар., Занг., Мегри), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Даг., Ц., Ю., В. Закавк., Талыш); Евр., Средиз., Азия. Lectotypus (Freitag in Jarvis (ed.) 2007, Order out of Chaos: 410) : Herb. Linn. No. 315.10, right specimen (LINN).

3. *S. dendroides* (C.A. Mey.) Moq. 1840, Chenop. Monogr. 126. – *Schoberia dendroides* C.A. Mey. 1831, Verz. Pflanz. Cauc.: 159.

На солончаках, 700-800 м. Цв. VI-IX. Пл. VIII-XI. **ЮЗ:** Армения, редко (Ерев., Дар.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Даг., Ю., В. Закавк.); Ю.-З., Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Lomonosova & Freitag, 2011, Willdenowia 41: 223): “*Schoberia microphylla*. In campis et collibus subsalsis frequens. 29.4.1840 /*Schoberia dendroides*” [C.A. Meyer] (LE); Fig. 4); isolectotypes: LE.

4. *S. acuminata* (C.A. Mey.) Moq. 1831, Ann. Sc. Nat., ser. 1, 23: 309. – *Schoberia acuminata* C.A. Mey. 1829 in Ledeb., Fl. Alt. 1: 398. – *Suaeda confusa* Pjlin, 1930, Фл. Юго-Вост. 4: 196.

На пухлых и мокрых солончаках, песчаных почвах, 700–1800 м. Цв. VI-IX. Пл. VIII-X (XI). **ЮЗ:** Армения (Ерев., Севан.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Даг., Ц., Ю., В. Закавк., Талыш); Ю.-В. Евр., Ю.-З., Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Lomonosova & Freitag, 2011, Willdenowia 41: 223): [W China, Dzungaria], “*Chenopodium* 193 in locis salsis deserti Trans-Irtisch” [coll. C. A. Meyer] (LE).

В Армении (Ерев., в окрестностях селений Ерасхаун, Маркара) наряду с типичной *S. acuminata*, встречаются популяции, которые могут быть отнесены к близкому виду *S. gracilis* Moq. 1840, Chenop. Monogr. Enum.: 123.

5. *S. salsa* (L.) Pall. 1803, Illustr. Pl.: 46. – *Chenopodium salsum* L. 1753, Sp. Pl.: 221. – *Schoberia salsa* C.A. Mey. 1833, in Eichw., Pl. Nov. Casp.-Cauc. 2: 6.

На мокрых солончаках, 800–900 м. Цв. VIII-IX. Пл. IX –XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Даг., Ц., Ю., В. Закавк., Талыш); Ю.-В. Евр., Азия. Lectotypus (Freitag & Lomonosova 2006, Willdenowia 36: 25, f. 3): Herb. Linn. No. 315.12 (LINN).

Широко распространен на мокрых солончаках Араратской равнины, однако ранее этот вид для

Армении не приводился.

6. *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge, 1880, Тр. Петерб. бот. сада 6(2): 429. – *Schoberia heterophylla* Kar. et Kir. 1841, Бюл. МОИП 14: 734.

На солончаках, преимущественно мокрых, 800–850 м. Цв. VI–IX, Пл. VIII–X(XI). **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Ю. Закавказ.); В. Евр., Ю.-З, Ср., Ц Азия. Lectotypus: [Kazakhstan] “In argilloso-salsis inter fl. Kurtschum et lacum Noor-sayssan”, Karelin & Kiriloff 996.VIII. 1840, ex hb. Fischer (LE).

7. *Suaeda ekimii* Freitag & Adigüzel ined.

На мокрых солончаках, 800–900 м. Цв. VIII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., в окрестностях селений Аразап, Ерасхаун, Маркара). – Кавказ (Ю. Закавказ.), С.-В. Анатолия.

23. *Bienertia* Bunge in Boiss.

1. *B. cycloptera* Bunge 1879 in Boiss., Fl. Orient. 4: 945.

На мокрых и пухлых солончаках, 800–900 м. Цв. VII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (В. Предкавказ., Даг., Ю., В. Закавказ.); Ю.-В. Евр., Ю.-З., Ср. Азия. Описан из Восточного Ирана. Lectotypus (Akhani & al. 2003, Plant. Biol. Vol. 5.: 172): [Iran], “In Persiae orientalis, A. von Bunge” (G-BOIS, isolectotypes: K, LE, P).

Subfam. 8. Salsoloideae Ulbr.

24. *Caroxylon* Thunb.

1. *C. dendroides* (Pall.) Tzvelev 1993, Укр. бот. журн. 50, 1: 81. – *Salsola dendroides* Pall. 1803, Illustr. Pl.: 22, tab. 14.

На слабозасоленных глинах, солончаках, рудеральных местах, 550–1650 м. Цв. VIII–X, Пл. X–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Занг., Мегри.), Нах.- Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ.); В. Евр., Анатолия, Иран, Афганистан, Ср. Азия. Lectotypus (Freitag 1997, Flora Iranica, 172: 202): “In maxime australibus, salsuginosis et squalidis deserti Caspici, praesertim inter Volgae ostia et Cuman fluvium, ut et in Majaschnoi bugor, colle littorali inter Volgae et Rhymini ostia sito”, P. S. Pallas (BM).

2. *C. ericoides* (M. Bieb.) Akhani et E. H. Roalson, 2007, Int. J. Pl. Sci. 168, 6: 947. – *Salsola ericoides* M. Bieb. 1806, Мém. Soc. Nat. Moscou, 1: 141.

На засоленных и глинистых склонах, 700–1700 м. Цв. VIII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Дар., Занг., Мегри.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ.); В. Анатолия, С. Иран. Syntypus: “In salsas deserti Cumani, tum in sampis aridis and Cyram fluvium versus mare Caspicum” (LE).

3. *C. nitrarium* (Pall.) Akhani et E. H. Roalson, 2007, Int. J. Pl. Sci. 168, 6: 947. – *Salsola nitraria* Pall. 1803, Illustr. Pl.: 25, tab. 15. – *S. spissa* M. Bieb. 1806, Мém. Soc. Nat. Moscou, 1: 140. – *S. macera* Litw. 1913, Sched. Herb. Fl. Ross. 49: no. 2438. – *Nitrosalsola nitraria* (Pall.) Tzvelev 1993, Укр. бот. журн. 50, 1: 80.

На засоленных каменистых, песчаных и рудеральных местах, 600–1700 м. Цв. VII–IX, Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Шир., Ерев., Дар., Мегри.), Нах.- Кавказ (Предкавказ., Б.Кавк., Даг., Закавказ.), В. Евр., Ю.-З, Ср., Ц Азия, С.-В Африка. Описан из Прикаспия. Holotypus: “copiose in colle rudgerato nitroso Scharenoi Bugor, paulo supra Astrachanian ad ipsam Volgam sito”, P. S. Pallas (BM).

4. *C. vermiculatum* (L.) Akhani & E. H. Roalson 2007, Int. J. Pl. Sci. 168, 6: 948. – *Salsola vermiculata* L. 1753, Sp. Pl.: 223. – *S. camphorosma* Pjin 1945, Фл. Кавк. 3:159. – *S. camphorosmoides* Pjin, 1937, Бот. мат., 7, 10: 206.

На песчаных или мелко-каменистых склонах, 800–1100 м. Цв. VI–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Нах. – Кавказ (Ю. Закавказ.); Канарские о-ва, Ю. Евр., Средиз., Иран. Lectotypus: (Jafri & Rateeb 1978, in Jafri & El-Gadi (ed.), Fl. Libya 58: 85): Herb. Linn. N 315.19 (LINN).

5. *C. nodulosum* Moq. 1849, in DC., Prodr. 13, 2: 177. – *Salsola nodulosa* (Moq.) Pjin 1930, Тр. Главн. Бот. Сада (Ленинград), 43: 220. – *S. gemmascens* Pall. subsp. *nodulosa* (Moq.) Botsch. 1969, Новости сист. высш. раст., 6: 50. – *S. verrucosa* M. Bieb. 1806, Мém. Soc. Nat. Moscou, 1: 141, non *Caroxylon verrucosum* Moq. 1849, in DC, Prodr. 13, 2: 177.

На сухих гипсоносных и засоленных склонах, 600–1200 м. Цв. VI–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Мегри.), Нах.- Кавказ (Б.Кавк., Даг., Закавказ.); С.-В. Анатолия, С.-З. Иран. Syntypus: “in Georgia caucasicae collibus lutosus prope Salian et in valle flum. Kur.” (Hohen. N2911), (LE, P).

6. *C. gemmascens* (Pall.) Tzvelev 1993, Укр. бот. журн. 50, 1: 81. – *Salsola gemmascens* Pall. 1803, Illustr. Pl.: 24, tab. 16.

На солончаках, 550–800 (900) над ур. м. Цв. VII–IX, Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Мегри.), Нах.- Кавказ (Ю., В. Закавказ.); Прикасп. низм., Ю.-З., Ср., Ц Азия. Holotypus: “In Turcomanico littore mari

Caspii”, S.G. Gmelin (BM).

25. *Climacoptera* Botsch.

1. *C. crassa* (M. Bieb.) Botsch. 1956, Сб. работ, посвящ. акад. В.Н. Сукачеву: 112. – *Salsola crassa* M. Bieb. 1806, Мém. Soc. Nat. Moscou, 1: 137. – *S. lanata* auct. non Pall.: Липский, 1902, Фл. Кавказа, доп. 1: 434; Фомин, Воронов, 1911, Опр. раст. Кавказа и Крыма, 2: 140.

Солончаки, преимущественно сухие, 700-900 м. Цв. VII–IX, Пл. VIII–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Занг., Мегри.), Нах.–Кавказ (Предкавк., Даг., Ю., В. Закавк.); В.Евр., Ю-З., Ср.Азия. Syntypi: “In planitiebus salsis Caucasico-Caspicis et Wolgico-Uralensibus, F.A. Marschall von Bieberstein” (LE, B-WILLD, H).

26. *Halothamnus* Jaub. et Spach

1. *H. glaucus* (M. Bieb.) Botsch. 1981, Новости сист. высш. раст. 18: 157. – *Salsola glauca* M. Bieb. 1798, Tabl. Prov. Mer Casp.: 112. – *Caroxylon glaucum* (M. Bieb.) Moq. 1849, in DC., Prodr. 13, 2: 173. – *Aellenia glauca* (M. Bieb.) Aellen, 1950, Verh. Naturforsch. Ges. Basel 61: 182.

На слабозасоленных почвах, сухих солончаках, песках и глинах, 700–1600 м. Цв. VII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Шир., Ерев., Дар., Мегри.), Нах.- Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Даг., Закавк.); Ю.-З., Ср., Ц. Азия. Syntypi: “Ex montibus Schirvanensibus et Armenia iberica, F. A. Marschall von Bieberstein”, LE.

7. *Kali* Mill.

1. *K. collina* (Pall.) Akhani & E. H. Roalson, 2007, Int. J. Pl. Sci. 168, 6: 946. – *Salsola collina* Pall. 1803, Illustr. Pl.: 34, tab. 26. – *S. kali* L. subsp. *collina* (Pall.) Bolos & Vigo, 1974, Butl. Inst. Catalana Hist. Nat., Sec. Bot. 1: 89.

Заносное, иногда встречается на каменистых склонах, близ населенных пунктов, 900-1200 м. Цв. VI–VIII. Пл. IX–X. **ЮЗ:** Армения (Ерев., заносное) – Кавказ (Ю. Закавк., заносное); Азия; заносное в Евр. и С. Америке. Typus: “Inter Rhyminum et Samaram fl. A jugo Uralensi descendendum” Pallas (LIV).

2. *K. tamamschjanae* (Pjlin) Akhani et E. H. Roalson 2007, Int. J. Pl. Sci. 168, 6: 946. – *Salsola tamamschjanae* Pjlin 1937, Тр. Бот. Инст. АН СССР, сер. 1, 3: 161.

На рыхлых песчаных почвах, от супесчаных до кучевых песков, иногда на гипсоносных красных глинах, 700–1000 м. Цв. (VI) VII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Ю. Закавк.); 3. Иран. Holotypus: “Armenia, Echmiadzin (Vagarchapat), prope ruinas templorum Zvartnoz, 11 X 1934, N 89. Leg. M. M. Pjlin. 89” (LE).

3. *K. tragus* (L.) Scop. 1772, Fl. Carniol., ed. 2, 1: 175. – *Salsola tragus* L. 1756, Cent. Pl. 2: 13. – *S. australis* R. Br. 1810, Prodr. Fl. Nov. Holl. 1: 412. – *S. iberica* (Sennen et Pau) Botsch. 1969, Бот. журн. 54, 7: 991. – *S. pestifer* Nels. 1909, in Coult., New Man. Bot. Centr. Rocky Mts., ed. 2: 169. – *S. ruthenica* Pjlin 1934, Сорн. Раст. СССР, 2: 137.

На засоленных, песчаных почвах и как сорное повсюду, 700–2000 м. Цв. (VI) VII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (все р-ны), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б. Кавк., Даг., Закавк., Талыш); Евразия; С. и Ю. Америка (заносное); Австралия (заносное). Lectotypus (Degen 1937, Fl. Velebitica 2: 46): Herb. Linn. No 315.3 (LINN).

28. *Kaviria* Akhani et E. H. Roalson

1. *K. cana* (K. Koch) Akhani 2007, Int. J. Pl. Sci. 168, 6: 948. – *Salsola cana* K. Koch, 1849, Linnaea, 22: 190. – *Noaea cana* (K. Koch) Litv. 1900, Sched. Herb. Fl. Ross. 2: 11.

a. subsp. *cana*.

На каменистых, засоленных и гипсоносных глинистых склонах, 800–1200 м. Цв. VII–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Дар., Мегри.), Нах. – Кавказ (Ю. Закавк.); С. Иран. Описан из Армении (долина р. Аракс): “Im russischen Armenien am Araxes, ca. 2600’ hoch, 1837, fr., C. Koch” (? В. isotypus LE).
b. subsp. *futilis* (Pjlin) Akorian 2010, Новости сист. высш. раст., 42: 108. – *Salsola futilis* Pjlin, 1938, Бот. мат. (Ленинград) 7, 10: 210.

На глинисто-каменистых, гипсоносных склонах, 700-1200 м. Цв. VII–IX, Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Нах. Эндемик. Holotypus: “Caucasus, Republica Nachiczewan, prope urbem Ordubat, declivia argilloso-laridosa, gypsacea, 16 X 1936, n° 277, leg. M.M. et E.M. Pjlin” (LE).

2. *K. tomentosa* (Моq.) Akhani 2007, Int. J. Pl. Sci. 168, 6: 948. – *Halimocnemis tomentosa* Моq. 1839, Hist. Mém. Acad. Sci. Toulouse, 5: 180. – *Salsola tomentosa* (Моq.) Spach 1843, in Kotschy, Exs. Pl. Alepp. Kurd. Moss. n. 346, p. p. – *S. stellulata* Korov. 1936, Фл. СССР, 6: 877. – *S. flavovirens* Pjlin 1938, Бот. мат. (Ленинград) 7, 10: 207.

a. subsp. *tomentosa*.

На сухих гипсоносных глинистых и засоленных склонах, 800–1200 м. Цв. (VII) VIII–X. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Мегри.), Нах. - Кавказ (Закавк.); Закавк., Иран, В.Афганистан, Белуджистан.

Holotypus: [Persia], “Poulidellak, désert salé, C.P. Belanger n° 595” (P).

b. subsp. *takhtadshani* (Pjin) Akopian 2010, Новости сист. высш. раст., 42: 108. – *Salsola takhtadshani* Pjin 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР сер. 1, 3: 160.

На каменистых холмах, в предгорной зоне. Цв. VII–IX. Пл. IX–X. **ЮЗ:** Нах. – Кавказ (Ю. Закавказ.). Эндемик. Holotypus: “Dzhulfa in regione semideserta, 17.IX.1934. Leg. A. Takhtadshan” (LE, iso. ERE).

29. *Salsola* L. s. str.

1. *S. soda* L. 1753, Sp. Pl.: 223. – *Kali soda* (L.) Scop., 1772, Fl. Carniol. ed. 2, 1: 175. – *Salsola longifolia* Lam. 1778, Fl. Fr. 3: 241.

На солончаках, особенно влажных, 700–800 м. Цв. VI–IX. Пл. IX–X. **ЮЗ:** Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавказ., Даг., Ю., В. Закавказ.), Ю.-В. Евр., Средиз., С., Ю.-З., Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Hedge 1993, in Jarvis & al. (ed.), regnum Veg. 127: 84): Löffling s. n., Herb. Linn. No 315.7 (LINN).

30. *Seidlitzia* Bunge in Boiss.

1. *S. florida* (M. Bieb.) Bunge 1879 in Boiss., Fl. Orient. 4: 951. – *Anabasis florida* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 190.

На гипсоносных красных и желтых глинах, сухих солончаках, слабозасоленных супесчаных пространствах, 700–1100 м. Цв. VI–IX, Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Мегри), Нах. – Кавказ (Ю., В. Закавказ.); 3 Анатолия, Иран, С.-З. Пакистан, С.Ирак. Турус: (Армения) “in collibus aridis Armenia ebericae versus Syrum (Kura) fluvium”, F.A. Marschall von Bieberstein (LE).

31. *Noaea* Moq.

1. *N. mucronata* (Forsk.) Asch. et Schweinf 1889, Mem. Inst. Egypt 2: 131. – *Salsola mucronata* Forsk. 1775, Fl. Aeg.-Arab.: 56. – *Anabasis spinosissima* L. f. 1781, Suppl. Pl. Syst. Veg.: 173. – *Noaea spinosissima* (L. f.) Moq. 1849, in DC. Prodr. 13, 2: 209.

a) subsp. *mucronata*

На сухих засоленных и каменистых склонах, 800–1600 м. Цв. VII–IX, Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Шир., Ерев., Дар., Занг., Мегри), Нах. – Кавказ (Б.Кавказ., Даг., Закавказ., Талыш); Ю.-В. Евр., Средиз., Ю.-З., Ср. Азия. Описан из Египта: “Egypt, Aleksandria, ad catacombas, Forsskal,” С.

b) subsp. *leptoclada* (Woron.) 1999, Assadi in Iran. Journ. Bot. 8(1): 28. – *N. tournefortii* (Spach) Moq. var. *leptoclados* Woron. 1909, in Shed. Bush, Marcowicz et Woron. Fl. Cauc. Exc. 11-14: 22. – *N. leptoclada* (Woron.) Pjin 1936, Фл. СССР, 6: 269.

На сухих глинистых и каменистых склонах, 1000–1800 м. Цв. (VII) VIII–IX, Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Армения (Шир., Ерев., Дар.), Нах. – Кавказ (Закавказ.); Ю.-З. Азия. Описан из Артинского р-на Турции.

3. *N. minuta* Boiss. et Bal. 1859, in Boiss. Diagn. Pl. Orient., ser. 2, 4: 76.

На сухих каменистых склонах, 800–1200 м над ур. м. Цв. VI–VIII. Пл. VIII–X. **ЮЗ:** Армения (Ерев., Дар.). – Кавказ (Ю. Закавказ.); Анатолия, 3. Иран. Описан из Каппадокии: “Inter Kara Hissar et Araplau koi, 1300 m, Balansa 391”.

32. *Girgensohnia* Bunge ex Fenzl.

1. *G. oppositiflora* (Pall.) Fenzl in Ledebour, 1851, Fl. Ross. 3: 835. – *Salsola oppositiflora* Pall., 1773, Reise 2: 735. – *Polycnemum oppositifolium* (Pall.) Willd. 1797, Sp. Pl. 1: 193. – *Noaea oppositiflora* (Pall.) Moq. 1849, in DC., Prodr. 13 (2): 209.

На засоленных и песчаных почвах, глинисто-щебнистых склонах, 700–900 (1000) м. Цв. VI–VIII. Пл. VIII–X. **ЮЗ:** Армения (Мегри), Нах. – Кавказ (Ю. Закавказ.); В. Евр., Ю.-З., Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Sukhorukov et Hedge in Sukhorukov 2007, Edinb. J. Bot., 64, 3): [Kasachstan], “Ad Jaicum lecta, Pallas” (LE).

33. *Anabasis* L.

1. *A. eugeniae* Pjin, 1938, Бот. мат. (Ленинград), 7, 10: 213.

На пестроцветных гипсоносных глинах, 700–1000 м. Цв. VI–IX. Пл. IX–XI. **ЮЗ:** Нах. – Кавказ (Нах.); С–З Иран. Holotypus: “Prope pagum Dzhulfa, declivia montium, in solo argilloso, 18.X.1936, M.M. Pjin 314 (LE).

2. *A. aphylla* L. 1753, Sp. Pl.: 223.

На солончаках, слабо-солонцеватых почвах, 600–1000 м. Цв. V–VIII (IX). Пл. VIII–X (XI). **ЮЗ:** Нах. – Кавказ (Предкавказ., Б.Кавказ., Даг., Ю., В. Закавказ.); Ю.-В. Евр., Иран, С.-В., Ц. Анатолия, С., Ср., Ц. Азия. Lectotypus (Hedge in Jarvis & al. (ed.) 1993, Regnum Veg. 127: 18): Gmelin s.n., Herb. Linn. No. 316.1 (LINN).

34. *Petrosimonia* Bunge

1. *P. brachiata* (Pall.) Bunge 1862, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.) ser. 7, 4, 11: 59. – *Polycnemum brachiatum* Pall. 1803, Illust. Pl.: 62, tab. 52. – *Halimocnemis brachiatum* (Pall.) C.A. Mey. 1829, in Ledeb., Fl. Alt. 1: 381.

На солончаках и слабозасоленных почвах, 700–1000 м. Цв. VII(VIII)–IX. Пл. IX–XI. ЮЗ: Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Предкавк., Б.Кавк., Даг., Закавк., Талыш); Ю.-В., В. Евр., Ю.-З., Ср. Азия. Описан из Прикаспийской пустыни и Крыма: “In deserto Caspico et Tatarico australiore, usque ad Irin fluvium, locis salsuginosis et aquosis”, P.S. Pallas.

2. *P. glauca* (Pall.) Bunge 1862, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), sér. 7, 4, 11: 58. – *Polycnemum glaucum* Pall. 1803, Ill. Pl.: 63. – *P. glaucescens*, auct. non (Bunge) Ijjin: Тахтаджян, Федоров, 1972, Флора Еревана: 97.

На солончаках, 700–900 м. Цв. VI–VII. Пл. VIII(IX)–XI. ЮЗ: Армения (Ерев., Мегри), Нах. – Кавказ (Ю. Закавк.); Иран, Ср. Азия. Описан с побережья Каспийского моря: “Haec species copiose crescit in limoso-salsuginosis circa lacunas et lacus deserti Caspii, praesertim secundum Volgam...”, P.S. Pallas.

35. *Halanthium* K. Koch.

1. *H. rarifolium* K. Koch 1843, Linnaea, 17: 314. – *H. aucheri* Moq. 1849, in DC., Prodr. 13,2: 204.

На красных и желтых гипсоносных известняках, солончаках, мергелистых известняках, 800–1000 м. Цв. VI–IX. Пл. IX–XI. ЮЗ: Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (?Даг., Закавк.), Анатолия, С.-З. Иран. Описан из Армении: “In planitie ad Araxem sito; in itineraio meo sub nomine *Halogeton kulpiana* K. Koch commemoratum”, K. Koch.

2. *H. kulpianum* (K. Koch) Bunge, 1862, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.), sér. 7, 4, 11: 80. – *Halimocnemis kulpiana* K. Koch, 1843, Linnaea 17: 313. – *H. roseum* (Trautv.) Ijjin, 1936. Тр. Бот. Инст. АН СССР, 1,2: 131.

На красных и желтых гипсоносных глинах, 600–1000 м. Цв. V–VIII. Пл. VII–IX. ЮЗ: Армения (Ерев.), Нах. – Кавказ (Ю. Закавк.); С.-В. Анатолия. Описан из С.-В. Анатолии: [Kars] “Kulp (Araxes), K. Koch”.

36. *Halimocnemis* Bunge.

1. *H. pilifera* Moq. 1839, Hist. Mém. Acad. Sci. Toulouse 5, 1: 181. – *Halotis pilifera* (Moq.) Botsch. 1971, Новости сист. высш. раст., 8: 262. – *Halimocnemis pilosa* Moq. 1840, Chenop. Monogr.: 152. – *Halotis pilosa* (Moq.) Ijjin 1936, Фл. СССР 6: 339.

На глинистых склонах, 600–850 м. Цв. VII–VIII. Пл. VIII–X. ЮЗ: Нах. – Кавказ (Ю. Закавк.); Иран, Ср. Азия (Туркмения). Описан из Ирана: “In Persia”, С.Р. Belanger (G).

ГЛАВА 6. ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕЙСТВА CHENOPODIACEAE В ЮЖНОМ ЗАКАВКАЗЬЕ

6.1. История происхождения и ареалогическая характеристика представителей семейства Chenopodiaceae

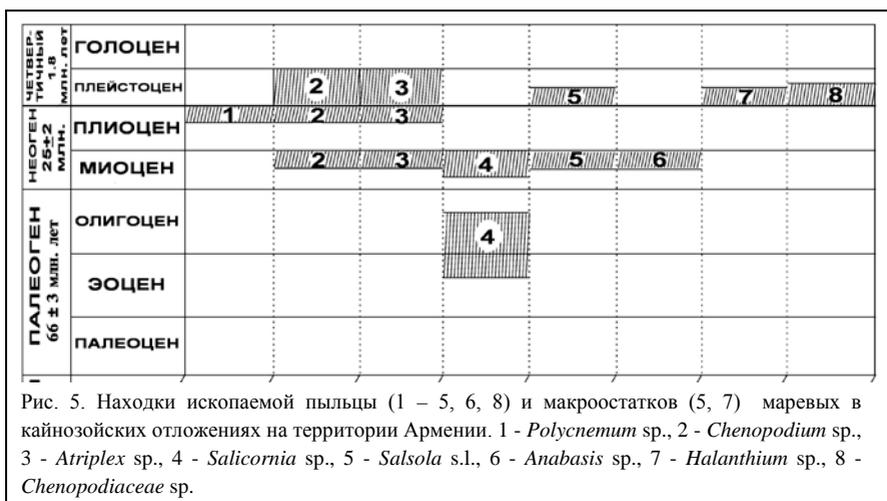
Так как генезис сем. Chenopodiaceae тесно связывается с внутренней структурой Тетической области или Средиземноморского подвижного пояса, в главе 6.1 дана палеогеографическая характеристика этой области (Вегенер, 1925; Милановский, Хаин, 1963; Зонненшайн и др., 1987; Хаин, Ломидзе, 1995; Хаин и др., 1997; Хаин, 2001; Леонов, 2003; Лобковский и др., 2004 и другие). Приведен анализ существующих гипотез о времени и месте возникновения и направлениях эволюции сем. Chenopodiaceae, о связи его с генезисом древних пустынь, о центрах развития и современном ареале, привлечены данные по молекулярной филогении семейства (Bunge, 1880; Engler, 1914; Попов, 1927, 1940, 1950; Ильин, 1937, 1946, 1947, 1958; Зосимович, 1939, 1965, 1968; Грубов, 1966; Бочанцев, 1969, 1973, 1981 и др.; Прагов, 1987; Freitag, 1991; Гамалей и др., 1992; Zhu G.-Lin, 1995; Ryankov et al., Мосякин, 2003; Schutze & al., 2003; Мосякин, Безусько, 2004; Kadereit et al., 2003, 2005, 2006; Hohmann et al., 2006; Akhani et al., 2007; Сухоруков, 2007; Sukhorukov, 2007; Wen et al., 2010; Kadereit & Freitag, 2011; Камелин, 1973, 2011; Fuentes-Bazan et al., 2012a, 2012b, Masson, Kadereit, 2013 и другие).

Сем. Chenopodiaceae является одним из древнейших в системе покрытосеменных, и возникло не позднее среднего мела. Распространение семейства происходило по мере сокращения Тетической зоны и имело политопный характер: от наиболее древних

маргинальных мезогалофильных до пустынных и полупустынных континентальных ксерогалофильных местообитаний; мезофильные предковые формы Chenopodiaceae, давшие начало Chenopodioideae и Betoideae, по-видимому, связаны с тропическо-субтропическим южным побережьем Тетиса, а Salicornioideae/Suaedoideae и Salsoloideae s.l. - с северным; дальнейшее развитие таксономического и эволюционного разнообразия Chenopodiaceae связано с аридизацией климата на планете в олигоцен-миоцене.

6.2. Особенности генезиса сем. Chenopodiaceae на территории Южного Закавказья

Для выявления особенностей развития солянковой флоры и растительности и распространения сем. Chenopodiaceae на территории Южного Закавказья нами привлечены данные палеоботанических исследований и анализа ископаемых маревых - пыльцы и макроостатков (рис. 5). Самая древняя палеоботаническая находка с территории Армении из сем. Chenopodiaceae – это ископаемая пыльца из рода *Salicornia* sp. (Lee, 1968) из подсем. Salicornioideae, которая относится к верхнему эоцен-олигоцену (палеоген) и датируется возрастом примерно 30 млн. лет.



Современные Salicornioideae относятся к древнейшим представителям маревых, возникновение которых в Евразии датируется поздним эоценом – ранним олигоцену, 38.2-28.7 млн. лет (Kadereit et al., 2006). Наиболее характерные местообитания для *Salicornioideae* на территории ЮЗ – это мокрые солончаки, которые расцениваются как дериваты древних лагун морского побережья, существовавших в долине Аракса до конца миоцена.

На галогирофитных местообитаниях Арагатской равнины произрастает *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum* (Salicornioideae). На основании данных (Kadereit et al., 2009), полученных в результате молекулярных исследований на материале из различных фрагментов ареала *M. coralloides*, в том числе из Армении, авторами выдвинуто предположение о ранне-миоценовом происхождении *Microcnemum* на территории Малой Азии, и последующем распространении его в область Западной Европы в раннем плейстоцене (*M. coralloides* ssp. *coralloides*). Учитывая древность галогирофитных местообитаний, а также связь в эту эпоху литоралей и островов территории бассейна Аракса с островами Малой Азии (Анатолийская плита), можно предположить произрастание *M. coralloides* на пространствах, соответствующих современной территории Армении уже в миоцене. Согласно имеющимся предположениям (Тахтаджян, 1941, 1946; Барсегян, 1966), развитие галофитной растительности Арагатской равнины относится к четвертичному периоду. Однако, находки ископаемой пыльцы

галогигрофита *Salicornia* sp. в верхнем эоцене-олигоцене, ряд находок пыльцы, свидетельствующих о широком распространении маревых на территории Армении в верхнем миоцене (Манукян и др., 1975; Манукян, 1977, 1978), нахождение в современной флоре Армении реликта миоцены *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum*, богатая представленность маревых на таких древних местообитаниях ЮЗ, как мокрые солончаки и третичные красные и желтые гипсоносные глины Армении и Нахичевана, свидетельствуют в пользу более ранних, чем четвертичное время, и по-видимому, полициклических, волнообразных, миграций маревых на данную территорию. Нам представляется, что происхождение и первоначальное развитие галофильной флоры и растительности территории среднего течения Аракса связано не с относительно молодой геологической эпохой плейстоцена, а с более ранней эпохой эоцен-миоцена Тетической области, и имеет как автохтонный, так и миграционный характер. Причем направление миграций отдельных галоксерофильных группировок и видов маревых, предположительно, было как из западной и юго-западной, так и из юго-восточной и восточной зон Тетиса.

На территории Армении недавно впервые из нижнеплейстоценовых озерно-речных диатомовых отложений Сисианской свиты в бассейне среднего и верхнего течения реки Воротан, обнаружены и идентифицированы отпечатки ископаемых плодов *Salsola* s.l. и *Halanthium* (Salsoloideae) (Akorian, Gabrielyan and Freitag, 2008). Отпечатки датируются ранним плейстоценом, примерно 1.4 - 0.935 млн лет. Находка ископаемого плода *Halanthium* на территории Армении подтверждает мнение А.М. Барсеяна (1966) о том, что Армения является одним из первичных древних центров происхождения галантиевых пустынь, указывает на реликтовый характер видов *Halanthium* и эфемерово-галантиевых растительных группировок на территории Армении.

6.3. Флористический анализ семейства *Chenopodiaceae* в Южном Закавказье

С целью выявления таксономического и биоморфного разнообразия сем. *Chenopodiaceae* и особенностей его распространения на территории ЮЗ, а также разработки классификационной системы географических элементов, нами проведен анализ семейства, включающий в себя таксономический, биоэкологический, географический анализы, а также анализ эндемизма и реликтовости.

По результатам таксономического анализа сем. *Chenopodiaceae* в ЮЗ нами установлено, что на данной территории семейство представлено 8 подсемействами, 36 родами и 90 видами и подвидами. Это составляет около 5% от видового и 30,3% от родового состава сем. *Chenopodiaceae* в мировом объеме, а также 80,3% от видового и 85,7% от родового состава маревых флоры Кавказа. В сем. *Chenopodiaceae* флоры ЮЗ преобладают роды (29), представленные 1-6 видами, что составляет 80,6% от общего числа родов. Из них 15 родов (41,7%) представлены одним видом, 8 родов (22,2%) – 2 видами, а 6 родов (16,7 %) – 3-6 видами. Монотипных родов 5 (13,9%) – это *Bienertia*, *Hablitzia*, *Halocnemum*, *Halostachys* и *Microcnemum*. Родов с относительно большим количеством видов (13-14) всего 2 (5,6%) - *Chenopodium* и *Atriplex*. Данные роды представлены видами с высокой экологической пластичностью, большинство из которых рудерально-сеgetальные. В целом, по числу видов и родов наиболее многочисленны в ЮЗ подсем. *Salsoloideae* и *Chenopodioideae*, и малочисленно подсем. *Polyspemoideae*.

Таксономический анализ семейства и количественный анализ биоморф по районам ЮЗ выявил следующие результаты. Основное таксономическое и биоморфное разнообразие сем. *Chenopodiaceae* в ЮЗ наблюдается на юге региона: в Ереванском флористическом районе (88,9 % от общего числа родов и 83,3% от общего числа видов в регионе) и в Нахичеване (88,9% от общего числа родов и 71,1% от общего числа видов). Это низинная пустынно-полупустынная часть среднеараксинской равнины с засоленными, песчаными, гипсоносными и глинистыми почвами, к которым приурочены галофитные, галогигрофитные, псаммофитные, эфемерово-галантиевые и гипсофитные растительные сообщества. Ряд представителей *Chenopodiaceae* играют здесь важную роль в сложении растительного покрова, выступая в роли эдификаторов и

субэдикаторов. Мегринский флористический район Армении – третий по богатству родового и видового разнообразия маревых в ЮЗ, где отмечается 18 родов (50% от общего состава) из 7 подсемейств и 29 видов (32,2 % от общего видового состава). Несколько отстает от него Дарелегиский флористический район с 16 родами (44,4%) из 6 подсемейств сем. Chenopodiaceae и 24 видами (26,6%). Все указанные районы, отличающиеся богатством маревых, относятся к Армено-Иранской провинции (Переднеазиатская подобласть) Ирано-Туранской области Древнесредиземноморского подцарства. В северной части ЮЗ, относящейся к Кавказской провинции (Циркумбореальная область Бореального подцарства), наблюдается разнообразие маревых, в основном относящихся к подсем. Chenopodioideae и Betoideae, которые представлены однолетниками и травянистыми многолетниками и рядом таксонов сеgetально-рудерального характера. Здесь по богатству маревых выделяется Севанский флористический район, где представлены 7 подсемейств сем. Chenopodiaceae, 14 родов (38,9%) и 27 видов (30%).

Биоэкологический анализ представителей семейства проведен по отношению к следующим факторам среды, влияющим на рост и развитие растений и имеющих определяющее значение для жизнедеятельности маревых: засоление, увлажнение, механический состав субстрата местообитаний, высотное распределение видов, антропогенный фактор. По отношению к засолению почвы в составе маревых выделяются галофиты и гликофиты. Большинство маревых как в данном регионе, так и в семействе в целом, являются галофитами. В результате анализа маревых ЮЗ с учетом их галотолерантности выделены следующие экологические группы: гипергалофиты, эугалофиты, гигрогалофиты, гемигалофиты, галогликофиты, гликофиты. Из 59 видов однолетних маревых 49 (83%) относятся к гемигалофитам и галогликофитам с широкой экологической амплитудой распространения от умеренно засоленных местообитаний до пресных. Остальные 10 видов однолетников относятся к гипергалофитам, эугалофитам и гигрогалофитам и обладают высокой степенью галотолерантности. Из 26 видов кустарников и полукустарников 9 (34,6%) видов относятся к гипер- и эугалофитам, а 17 (65,4%) видов – к гемигалофитам, галогликофитам и гипсофитам. Травянистые многолетники (5 видов, 5,5%) являются галогликофитами и гликофитами.

По отношению к механическому составу субстрата выделяются экологические группы по приуроченности к следующим местообитаниям: глинистым (аргилофитным), песчаным (псаммофитным) и песчано-галечным почвогрунтам, каменистым и каменисто-щебнистым (петрофитным). Виды, встречающиеся на петрофитных субстратах (как, например, в составе каменной полынной полупустыни), в ряде случаев являются факультативными петрофитами и встречаются также на глинистых и песчаных местообитаниях. Более строгая приуроченность к механическому составу субстрата наблюдается у аргилофильных видов маревых. Анализом маревых ЮЗ по фактору засухостойчивости выявлено, что подавляющее большинство видов относится к ксерофитам (галоксерофитам и галосуккулентам), свойственным аридным местообитаниям. Ксеромезофитные и мезофитные виды представляют малую часть маревых и относятся к родам *Chenopodium*, *Atriplex*, *Beta*, *Hablitzia*. Часть видов относится к галогигрофитам (*Bienertia*, *Microcnemum*, *Salicornia*).

В результате анализа по высотному распространению маревых ЮЗ установлено, что большинство видов (62,2%) произрастает в предгорном и нижнем горном поясе от (450)600 до 1200 м над ур. м., 34 вида (37,8%) поднимаются выше, в среднем до 2200 м над ур. м. Сем. Chenopodiaceae является одним из доминирующих компонентов в синантропных сообществах. В общем спектре маревых ЮЗ сорно-рудеральные и сеgetальные виды составляют 40% (36 видов) от общего числа видов маревых данного региона. Однако, многие из видов являются условно сорными растениями, так как, обладая способностью произрастать на рудеральных, сеgetальных, нарушенных или окультуренных местообитаниях, они также характеризуются приуроченностью к естественным фитоценозам, как, например, некоторые виды *Atriplex*, а также такие виды как *Bassia hyssopifolia*, *Caroxylon dendroides*, *Caroxylon nitrarium*, *Kali tragus*,

Kochia prostrata, *Noaea mucronata*, *Pandertia turkestanica*, *Salicornia perennans*, *Seidlitzia florida*, *Suaeda altissima*, *S. microphylla*.

Необходимо отметить, что большую часть видов маревых ЮЗ можно одновременно отнести к разным экологическим группам. Проявляя широкую экологическую пластичность, большинство видов встречаются в различных местообитаниях. Нередко (как, например, виды *Chenopodium*, *Atriplex*, *Camphorosma*, *Krashesnikovia*, *Noaea* и др.), они имеют достаточно широкую амплитуду вертикального распространения и не всегда постоянны по отношению к степени засоления почвы, ее механическому составу, увлажнению. Такие виды отнесены к группе экологически лабильных и составляют 62,2% (56 видов) от общего состава маревых ЮЗ, и только 37,8% (32 вида) имеют узкую экологическую специализацию. Таким образом, экологический анализ свидетельствует о высокой степени адаптивности большинства представителей маревых данного региона.

Так как г. Ереван находится в центре естественного ареала ряда маревых исследованного региона, проведена инвентаризация семейства в черте города. Установлено довольно широкое распространение и высокий процент участия его представителей в составе урбанофлоры. Всего в этой флоре зафиксировано 15 родов и 35 видов маревых, что составляет 46,8% от родового состава и 46,6% от общего числа видов маревых в Ереванском флористическом районе Армении. Большинство видов маревых встречаются на сорно-рудеральных местообитаниях. Однако, в составе урбанофлоры г. Еревана отмечаются также виды, характерные для природных фитоценозов Ереванского флористического района, такие как *Hablitzia tamnoides*, *Kali tamamschjanae*, *Noaea minuta*, *Salicornia perennans*, *Spinacia tetrandra*, некоторые из которых включены в красную Книгу Книгу РА.

Количественный анализ биоморф семейства показал, что большинство видового состава, 59 (65,5 %) видов – однолетние растения. Следующие по своей представленности в ЮЗ жизненные формы – полукустарники (25 видов, 27,7%). Кустарники представлены 1 видом (1.1%), травянистые многолетники - 5 видами (5,5 %). Разнообразие жизненных форм возрастает на юге региона: здесь представлены все жизненные формы от однолетников до кустарников, возрастает роль древесных и полудревесных биоморф. Кустарники и полукустарники отсутствуют в северной Армении, 3 вида полукустарников растет в бассейне оз. Севан и 1 вид - в центральной Армении. В то же время, все флористические районы в северной Армении (кроме Верхне-Ахурянского, где растут только однолетние сеgetально-рудеральные виды) и в северо-западной Армении, выделяются распространением здесь травянистых многолетников. Самый высокий процент (60%) травянистых многолетников в сем. *Chenopodiaceae* флоры ЮЗ наблюдается в Севанском и Дарелегисском флористических районах.

На основании хорологического анализа маревых ЮЗ выделен 21 географический элемент, которые сгруппированы в 10 более крупных типов ареала: полихорный; палеарктический; понтически-сарматский; эвксино-гирканский; кавказский; субсредиземноморский (включает евро-средиземноморский элемент); древнесредиземноморский (средиземноморский, евро-древнесредиземноморский, восточно-древнесредиземноморский, древнесредиземноморский элементы); ирано-туранский (включает ирано-туранский и туранский элементы); переднеазиатский (включает малазийско-кавказский, малазийский, армено-иранский, атропатенский нахичеванский и атропатенский южно-закавказский, армянский, армено-атропатенский элементы); адвентивный (адвентивный южно-американский и палеарктический). По преобладающим группам геоэлементов семейство маревых ЮЗ является древнесредиземноморским. Среди древнесредиземноморских видов (78,3%) значительную часть составляют восточно-древнесредиземноморские (18 видов, 18,2%), ирано-туранские (16 видов, 17%) и евро-древнесредиземноморские (13 видов, 13,6%). Высок также процент участия переднеазиатских видов (16, 17%). Слабо представлен собственно туранский элемент, в данном регионе к нему относится *Pandertia turkestanica*. Полихорный и палеарктический геоэлементы во флоре ЮЗ представлены 13 (14,4%) однолетними широко распространенными в мире видами родов *Chenopodium*, *Atriplex* и *Kali*, для большинства из которых данные ареалы имеют

вторичный характер. Все они относятся к группе сорно-рудеральных и сеgetальных растений, хотя некоторые, как отмечалось выше, принимают участие в галофильных фитоценозах. Палеарктический вид (*Kali collina*) является адвентивным.

Уровень эндемизма маревых в ЮЗ весьма невысокий - 3,4%. В ЮЗ представлено 5 таксонов, ареалы которых ограничены Атропатенской подпровинцией - 3 вида и 2 подвида, большинство из которых полукустарники, приуроченные к гипсофильным местообитаниям. Из них 2 вида относятся к атропатенским эндемикам: однолетник *Kali tamamshjanae*, полукустарник *Anabasis eugeniae*. К северо-атропатенским эндемикам относятся следующие таксоны: полукустарник *Kaviria cana* ssp. *cana* (вид, эндемичный для ЮЗ (1,1 %), атропатенско-южно-закавказский элемент), и полукустарники *Kaviria cana* ssp. *futilis* и *K. tomentosa* ssp. *takhtadschanii* - таксоны, эндемичные для Нахичевана (2,3%) (атропатенско-нахичеванские элементы). *Halanthium kulpianum* - эндемик Армянского нагорья (Армянская подпровинция). Произрастающие в ЮЗ виды *Beta lomatogona*, *B. macrorrhiza*, *Caroxylon ericooides*, *C. nodulosum*, *Halanthium rarifolium* являются Армено-Атропатенскими эндемиками, а *Seidlitzia florida* и *Noaea minuta* - эндемики Армено-Иранской провинции. На реликтовый характер видов *Halanthium*, а также галантиевых растительных группировок на территории Армении, указывают обнаруженные здесь отпечатки ископаемого плода *Halanthium* sp. К третичным реликтам субтропической флоры на территории ЮЗ может быть отнесен кавказский вид *Hablitzia tamnoides*, а к реликтам раннего миоцена - *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum*.

ГЛАВА 7. ПЕРСПЕКТИВЫ СОХРАНЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ МАРЕВЫХ ФЛОРЫ ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

7.1. Сохранение разнообразия представителей сем. Chenopodiaceae в природе

Большинство представителей сем. Chenopodiaceae флоры Армении входят в состав тех растительных сообществ (галофитных, псаммофитных, гипсофитных, эфемерово-галантиевых и полынных), территории которых находятся под нарастающим антропогенным влиянием. В результате ряд видов маревых, которые в недавнем прошлом встречались здесь в изобилии, в настоящее время сохранились лишь на небольших фрагментах с естественной растительностью и представлены популяциями с низкой численностью особей. Согласно критериям IUCN (версия 3.1) нами определены категории их редкости и намечены меры охраны: контроль за состоянием видов в природе, исследовательские действия по выявлению объема и структуры популяций, мониторинг состояния, поиски новых местопроизрастаний, культивирование в ботанических садах Армении, создание фондов живого материала для реинтродукции.

Следующие виды маревых включены в Красную Книгу Республики Армения (2010): *Anthochlamys polydaloides* [CR B 1 ab(iii) + 2 ab(iii)]; [CR B 1 ab(iii) + 2 ab(iii)]; *Beta macrorrhiza* [VU* B 1 ab(iii) + 2 ab(iii)]; *Bienertia cycloptera* [CR* B 1 ab(i,ii,iii) + 2 ab(i,ii,iii)]; *Girgensohnia oppositiflora* [DD.]; *Halanthium kulpianum* [EN B 1 ab(i,ii,iii) + 2 ab(i,ii,iii).]; *Halocnemum strobilaceum* [EN B 1 ab(i,ii,iii) + 2 ab(i,ii,iii)]; *Halostachys belangeriana* [EN B 1 ab(i,ii,iii) + 2 ab(i,ii,iii)]; *Kalidium caspicum* (L.) [EN B 1 ab(i,ii,iii) + 2 ab(i,ii,iii)]; *Microcnemum coralloides* [EN B 1 ab(iii, iv) + 2 ab(iii, iv).]; *Salsola aucheri* [EN B 1 ab(iii) + 2 ab(iii)]; *Salsola soda* [EN B 1 ab(iii) + 2 ab(iii).]; *Salsola tamamshjanae* [EN B 1 ab(iv) + 2 ab(iv)]; *Salsola tomentosa* [EN B 1 ab(iii) + 2 ab(iii)]; *Spinacia tetrandra* [LC.]; *Suaeda dendroides* [DD].

Из 90 видов маревых, произрастающих на территории ЮЗ, 17 видов нуждаются в охране, что составляет 18,9% от общего видового состава данного семейства.

7.1.2. Маревые на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Армении

Ряд редких видов маревых Армении, включенных в Красную Книгу (2010), нашли убежище на особо охраняемых природных территориях (ООПТ): в заповедниках, национальных парках и заказниках. Редкий вид *Halanthium kulpianum* произрастает в “Эребунийском” заповеднике, а в его окрестностях, на третичных красных глинах - *Beta*

lomatogona и *Spinacia tetrandra*, в Национальном парке “Севан” - *Beta macrorhiza*. В случае расширения территории заповедника “Хосровский лес” (Тамаян, Файвуш, 2011) в окрестностях Азатского водохранилища и на хребте Ерах будут взяты под охрану еще 2 вида, включенные в Красную Книгу – *Kaviria cana* ssp. *cana* и *K. tomentosa* ssp. *tomentosa*. Популяция редчайшего реликтового вида *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum* находится на территории засоленных болот в окрестностях г. Арабат, объявленных памятником природы Армении. Некоторые более широко распространенные виды из родов *Atriplex*, *Caroxylon*, *Climacoptera*, *Kali*, *Seidlitzia* встречаются на территории заказника “Хор-Вирап” и в его окрестностях.

Особое разнообразие маревых, в том числе редких видов, наблюдается на территории заказника “Арабатская кошениль” с прибрежничевым лугом из *Aeluropus littoralis*. Является одним из немногих ненарушенных фрагментов мокрых солончаков, сохранившихся в Арабатской котловине. Здесь произрастает более 30 гало- и галоигрофильных видов растений, в том числе 21 вид из сем. *Chenopodiaceae*: *Atriplex tatarica*, *A. turcomanica*, *Bassia hyssopifolia*, *Bienertia cycloptera*, *Camphorosma lessingii*, *Caroxylon dendroides*, *C. ericoides*, *C. nitrarium*, *Chenopodium album*, *Climacoptera crassa*, *Halimione verrucifera*, *Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys caspica*, *Kalidium caspicum*, *Petrosimonia brachiata*, *P. glauca*, *Suaeda acuminata*, *S. altissima*, *S. ekimi*, *S. microphylla*, *S. salsa*. Из перечисленных видов четыре (*B. cycloptera*, *H. strobilaceum*, *H. belangeriana*, *K. caspicum*) включены в Красную Книгу. В случае расширения заказника “Арабатская кошениль”, территория его может охватить опытный участок Института почвоведения и агрохимии на пухлых солончаках. Данная территория в окрестностях сел. Ерасхаун (Армавир), где сохранились ряд редких видов (*Bienertia cycloptera*, *Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys caspica*, *Kalidium caspicum*), включенных в Красную Книгу, давно вызывает опасения в связи с нарастающей деградацией местообитания. По всей территории участка наблюдается несвойственное для данного типа солончаков сильное уплотнение его поверхностного слоя, в то время как необходимым условием для семенного возобновления вышеперечисленных видов маревых является рыхлый, мягкий субстрат. Особенно это сказывается на численности популяций таких видов как *B. cycloptera*, который ранее здесь был очень широко распространен, и *H. belangeriana*. Кустарник *H. belangeriana*, для которого характерно только семенное возобновление, представлен здесь несколькими сенильными особями, ранневозрастные особи уже около 20 лет нами не отмечаются. Наблюдается также резкое сокращение численности популяций *Halanthium rarifolium* и *Seidlitzia florida*. В лучшем состоянии находятся полукустарники *H. strobilaceum* и *K. caspicum*, для которых свойственно вегетативное разрастание. Здесь также удовлетворительно представлены популяции *Camphorosma lessingii*, *Caroxylon nitrarium*, *Climacoptera crassa*, различных *Suaeda* (в том числе *S. gracilis*).

Заказник “Гораванские пески” является самой насыщенной редкими и исчезающими видами экосистемой на территории Ереванского флористического района. Здесь произрастает 11 видов маревых: *Caroxylon nitrarium*, *Ceratocarpus arenarius*, *Halanthium rarifolium*, *Halothamnus glaucus*, *Kochia prostrata*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Noaea mucronata*, *Kali tragus*, *K. tamamschjanae*, *Kaviria cana* ssp. *cana*, *Seidlitzia florida*. Из них 2 вида (*K. tamamschjanae* и *K. cana* ssp. *cana*) включены в Красную Книгу.

Таким образом, на ООПТ Армении в настоящее время произрастают 9 видов маревых, включенных в Красную Книгу РА: *Beta macrorhiza*, *Bienertia cycloptera*, *Kali tamamschjanae*, *Halanthium kulpianum*, *Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys belangeriana*, *Kalidium caspicum*, *Kaviria cana* ssp. *cana*, *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum*. При этом качество охраны этих видов на данных ООПТ неравноценно, особого внимания требует состояние *M. coralloides* ssp. *anatolicum* на территории реликтовых засоленных болот в окрестностях г. Арабат.

7.2. Сохранение разнообразия представителей сем. *Chenopodiaceae* флоры Армении в условиях Ереванского ботанического сада НАН РА

Вопросам сохранения разнообразия местной флоры в ботанических садах в настоящее

время уделяется огромное внимание. В условиях культуры на экспозиционном участке “Флора и растительность Армении” Ереванского ботанического сада изучены особенности биологии и фенологии 43 видов маревых из 28 родов, представляющих различные ЖФ:

1. Фанерофиты, хамефиты, нанохамефиты – *Halostachys belangeriana*, *Atriplex turcomanica*, *Camphorosma monspeliaca*, *C. lessingii*, *Caroxylon dendroides*, *C. nodulosum*, *Halimione verrucifera*, *Halocnemum strobilaceum*, *Halothamnus glaucus*, *Kaviria cana* ssp. *cana*, *K. tomentosa* ssp. *tomentosa*, *Krashennikovia ceratoides*, *Kochia prostrata*, *Noaea mucronata* ssp. *mucronata*;

2. Гемикриптофиты – *Beta corolliflora*, *B. lomatozona*, *Hablitzia tamnoides*;

3. Терофиты – *Atriplex micrantha*, *A. tatarica*, *Bassia hyssopifolia*, *Bienertia cycloptera*, *Caroxylon nitrarium*, *Ceratocarpus arenarius*, *Chenopodium album*, *C. foliosum*, *C. hybridum*, *C. vulvaria*, *Climacoptera crassa*, *Halanthium kulpianum*, *H. rarifolium*, *Kali tamamschjanae*, *K. tragus*, *Kochia scoparia*, *Noaea minuta*, *Panderia turkestanica*, *Petrosimonia brachiata*, *P. glauca*, *Polycnemum arvense*, *Seidlitzia florida*, *Spinacia tetrandra*, *Suaeda altissima*, *S. acuminata*, *S. salsa*.

Из указанных представителей маревых, прошедших испытание в культуре, 30 видов характеризуются высокими, 11 – удовлетворительными и 2 – очень низкими показателями приживаемости.

В работе приводится аннотированный перечень образцов коллекции маревых, прошедших апробацию на культивирование с 1937 года по настоящее время. Ритм сезонного развития у большинства пустынно-полупустынных маревых в условиях Ереванского ботанического сада аналогичен с таковым в естественных условиях. У травянистых многолетников из родов *Beta*, *Hablitzia* наблюдаются изменения сезонного ритма, ранний переход в репродуктивную фазу развития. Высокая способность к адаптации отмечена у экологически лабильных видов, а также видов, ареалы которых охватывают территорию ботанического сада. Основным ограничивающим фактором для создания и сохранения *ex-situ* коллекции маревых – эдафический, в связи с чем рекомендуется создание модельных экотопов с почвой из природных местообитаний.

Среди видов маревых, прошедших апробацию на культивирование в Ереванском ботаническом саду, 7 редких видов, включенных в Красную Книгу (*Kaviria cana* ssp. *cana*, *K. tomentosa* ssp. *tomentosa*, *Beta lomatozona*, *Bienertia cycloptera*, *Halanthium kulpianum*, *Kali tamamschjanae*, *Spinacia tetrandra*), которые имеют высокую и удовлетворительную оценку приживаемости, успешно проходят все стадии развития от прорастания до плодоношения. Данные виды могут быть рекомендованы для получения семенного материала в условиях культуры и последующей реинтродукции в природу.

7.3. Хозяйственная оценка маревых флоры Южного Закавказья

В главе 7.3 приводится хозяйственная характеристика маревых ЮЗ, выделено четыре основные группы полезных растений: лекарственные, кормовые, пищевые и декоративные. Фитохимическими исследованиями маревых Армении выявлено 25 алкалоидоносных видов (Мирзоян, 1948; Золотницкая, 1965; Мелкумян, 1969, 1971). Кормовое значение в данном регионе имеют следующие маревые: *Kochia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca*, *C. lessingii*, *Ceratocarpus arenarius*, *Climacoptera crassa*, *Halimione verrucifera*, *Caroxylon dendroides*, *C. ericoides*, *Salicornia perennans*, *Kali tragus*, *Petrosimonia brachiata*, *Seidlitzia florida*. На Араратской равнине, в низких предгорьях, выделяются 3 варианта солянковых пастбищ (Агабабян и др., 1972), однако как природные кормовые площади они сохранились лишь на небольших фрагментах, не подвергнувшись окультуриванию. Учитывая широкое распространение *Hablitzia tamnoides* в ЮЗ и опыт его использования в качестве пищевого растения (“кавказский шпинат”) в Скандинавских странах (Barstow, 2010), предложено исследование данного вида на выявление полезных свойств и возможного введения в культуру. Некоторые декоративные виды (*Atriplex hortensis*, *Caroxylon dendroides*, *Climacoptera crassa*, *Chenopodium foliosum*, *Halothamnus glaucus*, *Seidlitzia florida*, *Hablitzia tamnoides*), прошедшие испытание в Ереванском ботаническом саду, рекомендованы для использования в озеленении, в посадках на засоленных и глинистых почвах, для создания позднеосенних цветников.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Семейство Chenopodiaceae представлено в Южном Закавказье 90 видами и подвидами из 36 родов и 8 подсемейств. По родовому и видовому составу наиболее многочисленны подсем. Salsoloideae и Chenopodioideae и малочисленно подсем. Polycnemoideae. Преобладают роды с 1-6 видами - 29, монотипных родов - 5, с 13-14 видами - 2 рода. Составлены оригинальные ключи для определения родов и видов, для всех видов уточнены экотопы, высотные пределы, фенология, распространение. Составлен конспект семейства, в который включены 22 вида, ранее не вошедших во "Флору Армении" (1956), 7 видов для региона приводятся впервые, для 32 видов маревых обнаружены новые местонахождения. Некоторые виды восстановлены из синонимов или переведены в синонимы, 2 вида исключены, приведены 3 новые комбинации.

2. В результате хорологического анализа семейства Chenopodiaceae выделен 21 географический элемент и 10 укрупненных типов ареала. По преобладающим группам геоэлементов семейство Chenopodiaceae Южного Закавказья является древнесредиземноморским. Среди древнесредиземноморских видов (78,3%) значительную часть составляют восточно-древнесредиземноморские (21,1%), переднеазиатские (17,7%), ирано-туранские (16,7%) и евро-древнесредиземноморские (14,4%). Уровень эндемизма маревых в Южном Закавказье невысокий (3,4%). К реликтам третичной субтропической флоры отнесен кавказский вид *Habltzia tamnoides*, к реликтам раннего миоцена *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum*, к реликтам раннего плейстоцена - виды рода *Halanthium*.

3. Основное таксономическое и биоморфное разнообразие семейства Chenopodiaceae в Южном Закавказье наблюдается на юге, в районах, относящихся к Армению-Иранской провинции: в Ереванском флористическом районе и в Нахичеване, а также в Мегринском и Дарелегисском районах. В северной части Южного Закавказья, относящейся к Кавказской провинции, по богатству маревых выделяется Севанский флористический район, отмечается разнообразие маревых из подсемейств Chenopodioideae и Betoideae.

4. В результате инвентаризация семейства Chenopodiaceae в черте города Еревана, установлено широко распространение и высокий процент его участия в составе урбанофлоры, зафиксировано 35 видов из 15 родов маревых, что составляет 46,8% от родового состава и 46,6% от общего числа видов в Ереванском флористическом районе Армении.

5. Семейство Chenopodiaceae в Южном Закавказье представлено следующими жизненными формами: фанерофиты; ксероморфные ортотропные и плагитропные хамефиты и нанохамефиты; вегетативноподвижные, куртинообразующие и подушковидные хамефиты; каудексообразующие хамефиты и нанохамефиты; гемикриптофиты с однолетними моноциклическими, монокарпическими побегами и особым типом запасующих корней - корнеплодом; гемикриптофиты с лиановидновидной формой роста с лазящими однолетними, моноподиальными, сверхудлиненными побегами и запасующим утолщенным корнем; терофиты (в том числе, одно-двулетники с прикорневыми розетками). Терофиты (59 видов) и хамефиты (25 видов) наиболее многочисленны, тогда как гемикриптофитов - 5 видов, фанерофитов - 1 вид.

6. В результате биоэкологического анализа маревых Южного Закавказья по отношению к различным факторам среды выделены: гипергалофиты, эугалофиты, гигрогалофиты, галогликофиты, гликофиты; аргилофиты, псаммофиты, петрофиты; ксерофиты, ксеромезофиты, мезофиты. Большинство видов (56, 62,2%) произрастают в предгорном и нижнем горном поясе, на высоте (450)600-1200 м над ур. м., 34 вида (37,8%) - в среднем до высоты 2200 м над ур. м. В общем спектре маревых Южного Закавказья отмечается 19 видов (21%) с высокой галотолерантностью, 36 (40%) - сорно-рудеральных и сеgetальных видов. В группу экологически лабильных входят 56 видов (62,2%), и только 32 вида (37,8%) имеют узкую экологическую приуроченность. Экологический анализ свидетельствует о высокой степени адаптивности большинства представителей маревых исследованного региона.

7. Гипотетическими анцестральными биоморфами для Chenopodioideae/Betoideae принимаются первичноаксильные, бессезонные тропические травы, с почками открытого типа, с семенами без периода покоя, а для Salicornioideae/Suaedoideae - травянистые галусуккулентные растения-гелофы периодически низко затопляемых литоралей и дериватные внутриконтинентальных лагун Тетической зоны. В процессе адаптогенеза к сезонному климату, у предковых биоморф дифференцировались зоны возобновления, происхождение которых связано с гипокотиллярно-эпикотиллярной зоной растения, соответствующие у современных маревых верхушке корнеплода травянистых Betoideae и каудексу полудревесных Samphorosmoideae/Salsoloideae с почками возобновления на уровне почвы. Эволюция биоморф маревых в условиях аридизации шла по пути пространственного расширения зоны возобновления в вертикальном направлении, вследствие одревеснения побегов, развития метамерной побеговой структуры и поднятия почек возобновления над поверхностью почвы, и в горизонтальном направлении, вследствие развития укореняющихся, вегетативноподвижных форм.

8. Типы опыления изученных видов маревых: ксеногамия, гейтоногамия, ауто- и клейстогамия. Анемофилия как основной способ перекрестного опыления отмечается у 70 видов, энтомофилия – у 20 видов. Для большинства видов характерно сочетание двух или более типов и способов опыления. Протогиния как тип дихогамии цветка у маревых исследованного региона отмечается у 45 видов из 18 родов, а протандрия у 23 видов из 13 родов. Выявлена тенденция к развитию гермафродитных (Betoideae, Salicornioideae, Salsoloideae), моноэцичных (Chenopodioideae) и гиномоноэцичных (Suaedoideae) растений.

9. В результате анализа особенностей генезиса сем. Chenopodiaceae в Южном Закавказье предложена гипотеза о более раннем (эоцен-миоцен), чем четвертичный период (Тахтаджян, 1941, 1946; Барсегян, 1966), происхождении галофильной флоры и растительности и распространении маревых на данной территории.

10. Согласно критериям IUCN выделены и включены в Красную Книгу РА (2010) 16 редких и исчезающих видов маревых, из них 9 видов в настоящее время произрастают на особо охраняемых природных территориях Армении. В коллекции экспозиционного участка “Флора и растительность Армении” Ереванского ботанического сада прошли апробацию на культивирование 43 вида маревых из 28 родов. Из них 7 видов, включенных в Красную Книгу, *Kaviria cana* ssp. *cana*, *Kaviria tomentosa* ssp. *tomentosa*, *Beta lomatomogona*, *Bienertia cycloptera*, *Halanthium kulpianum*, *Kali tamamschjanae*, *Spinacia tetrandra*, имеют высокие и удовлетворительные показатели адаптации и возобновления в условиях культуры, могут быть рекомендованы для последующей реинтродукции в природу.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Акопян Ж.А. Биология *Halanthium rarifolium* (Chenopodiaceae) // Ботанический журнал. Ленинград. “Наука”. 1979. Т. 64, N 5. С. 722-727.
2. Акопян Ж.А. О видах рода *Halanthium* (Chenopodiaceae) в Армении // Ботанический журнал. Ленинград. “Наука”. 1980. Т. 65, N5. С. 685-690.
3. Акопян Ж.А. Биология *Seidlitzia florida* (Chenopodiaceae) // Ботанический журнал. Ленинград. “Наука”. 1983. Т. 68, N6. С. 788-794.
4. Акопян Ж.А. Биология *Halanthium kulpianum* (Chenopodiaceae) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1987. Вып.10. С. 89-96.
5. Акопян Ж.А. Биология *Salsola tamamschjanae* (Chenopodiaceae) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1987. Вып. 10. С. 78-88.
6. Акопян Ж.А. Биология *Salsola nitraria* (Chenopodiaceae) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1988. Вып.11. С. 142-149.
7. Акопян Ж.А. Биология *Salsola australis* (Chenopodiaceae) // Биологический журнал Армении. 1991. Т. 44, N1. С. 17-23.

8. Акопян Ж.А. О некоторых биолого-морфологических особенностях в эволюции семейства Chenopodiaceae на примере однолетних видов трибы Salsoleae С.А. Меу. Южного Закавказья // Материалы VIII Моск. совещания “Общебиологические аспекты филогении растений”. МОИП. Москва. 1991. С. 5-7.
9. Акопян Ж.А. Биоморфологический анализ диагностических признаков в трибе Salsoleae С.А. Меу. (Chenopodiaceae) Южного Закавказья // Ботанический журнал. Санкт-Петербург. “Наука”. 1995. Т. 80, N12. С. 97-104.
10. Akopian J.A. On flowering and pollination of Chenopodiaceae from Southern Transcaucasia // Proceedings of the 5th International Symposium “Plant life in South-West and Central Asia”. Tashkent. 1998. С. 41.
11. Акопян Ж.А. О видах секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (Chenopodiaceae) в Армении // Биологический журнал Армении. 1999. Т. 3-4, N52. С. 271-274.
12. Акопян Ж. А. О *Halimocnemis pilifera* Moq. (Chenopodiaceae) в Южном Закавказье // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1999. Вып. 12. С. 32.
13. Акопян Ж.А. К биологии цветения *Halothamnus glaucus* (Chenopodiaceae) // Сборник статей, посв. 75-летию кафедры ботаники ЕрГУ “Вопросы современной ботаники и микологии”. Ереван. 1999. С. 34-36.
14. Акопян Ж.А. Антэкологическое исследование видов рода *Salsola* L. секции *Belanthera* Pjij (Chenopodiaceae) гало- и гипсофитных полупустынь Армении // Материалы межд. науч. конф. «Биогеографические и экологические аспекты процесса опустынивания в аридных и семиаридных регионах». Ереван. 2000. С. 56-59.
15. Акопян Ж. А. О видах рода *Camphorosma* L. (Chenopodiaceae) в Армении // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 2002. Вып. 14. С. 13-19.
16. Акопян Ж.А. К морфологии тычинки в роде *Salsola* L. (Chenopodiaceae) // Труды II-ой Межд. науч. конф. по анатомии и морфологии растений. Санкт-Петербург. 2002. С. 119.
17. Акопян Ж.А. О некоторых перспективных лекарственных видах флоры Армении из семейства Chenopodiaceae // Материалы XI Международного симпозиума “Тетрадиционное растениеводство. Эниология. Экология и здоровье”. Симферополь. 2002. С. 407- 408.
18. Акопян Ж.А. О новом местонахождении эндемичной солянки *Salsola tamamschjanae* Pjij (Chenopodiaceae) в Армении // “Ботанические исследования в Азиатской России”. Материалы XI Съезда РБО. Новосибирск-Барнаул. 2003. Т. 1. С. 314-315.
19. Акопян Ж.А., Кочарян Н.И. Антэкологическое исследование некоторых ветроопыляемых маревых Армении // Материалы юб. междунар. конф., посв. 160-летию Сухумского ботанического сада. Сухум. 2003. С.124-127.
20. Акопян Ж.А. О жизненных формах представителей семейства Chenopodiaceae в формации гипсоносных ксерофитов Араратской котловины // Материалы науч. конф. “Вопросы сохранения и эффективного использования земель”. Ереван. 2003. С. 82-83.
21. Акопян Ж.А., Айрапетян А.М. Антэкологическое и палиноморфологическое исследование видов секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (Chenopodiaceae) флоры Армении // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 2004. Вып.15. С. 60-66.
22. Akopian J.A. Chenopodiaceae of Armenia – taxonomical investigation // Abstracts. XVII International Botanical Congress. Vienna, Austria. 2005. P. 404.
23. Акопян Ж.А. Морфогенез полкустарника *Salsola verrucosa* M. Bieb. (Chenopodiaceae) // Ботанический журнал.. Санкт-Петербург. “Наука”. 2006. Т. 91, N7. С. 1029-1040.
24. Акопян Ж.А., Айрапетян А.М. К морфологии цветка и пыльцы *Halostachys belangeriana* (Moq.) Botsch. (Chenopodiaceae) // Материалы межд. науч. конф. “Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы”. Казань. 2006. С. 118-119.
25. Akopian J.A. On the flowering biology of *Noaea mucronata* (Chenopodiaceae) // Plant, fungal and habitats diversity investigation and conservation. Book of Abstracts. IV Balkan Botanical Congress. Sofia. 2006. P. 115.

26. Ломоносова М.Н., Юсупова Д.М., Акопян Ж.А. Числа хромосом некоторых представителей Chenopodiaceae из Казахстана и Армении // Ботанический журнал. 2007. Санкт-Петербург. "Наука". Т. 92, N7. С. 1079-1080.
27. Акопян Ж.А. О редких и исчезающих видах маревых (Chenopodiaceae) Араратской равнины Армении // Материалы межд. науч.- практич. конф., посв. 20-летию Буреинского гос. заповедника "Охрана и научные исследования на ООПТ Дальнего Востока и Сибири". Чегдомын. 2007. С. 3-6.
28. Акопян Ж.А. О некоторых биоморфологических особенностях прорастания *Climacoptera crassa* (Chenopodiaceae) // Материалы межд. науч. конф. "Проблемы биоразнообразия Кавказа". Махачкала. 2007. С. 48-49.
29. Akopian J.A., Gabrielyan I.G. and H. Freitag. Fossil fruits of *Salsola* L. s.l. and *Halanthium* K. Koch (Chenopodiaceae) from Lower Pleistocene lacustrine sediments in Armenia // Feddes Repertorium, Journal of Botany Taxonomy and Geobotany. 2008. Federal Republic of Germany. Band 119 (3-4). P. 225-236.
30. Акопян Ж.А. Сохранение разнообразия флоры Армении в Ереванском ботаническом саду – история и перспективы // Материалы межд. конф. "Актуальные вопросы ботаники в Армении". Ереван. 2008. С.56-61.
31. Акопян Ж.А. Обзор жизненных форм представителей семейства Chenopodiaceae Vent. во флоре Армении // Материалы межд. конф. "Актуальные вопросы ботаники в Армении". Ереван. 2008. С. 56-61.
32. Акопян Ж.А., Айрапетян А.М. О некоторых особенностях морфологии соцветия, цветка и пыльцы *Krashesnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (Chenopodiaceae) // Материалы межд. науч. конф., посв. 100-летию П.И. Лапина "Проблемы современной дендрологии". Москва. 2009. С. 590-593.
33. Akopian J.A. Crop relative conservation on the plot "Flora and vegetation of Armenia of the Yerevan Botanical Garden"//Electronic J. Nat. Sci. 2009, 2 : 3-7. Available at <http://www.epnet.com>
34. Akopian J.A. Conservation of the aboriginal plant diversity at the plot "Flora and vegetation of Armenia" of the Yerevan Botanical Garden // "Plant conservation for the next decade – a celebration of Kew's 250th anniversary". Abstracts. Royal Botanic Gardens. Kew. UK. 2009. P. 69.
35. Акопян Ж.А. Биолого-морфологическое исследование представителей рода *Noaea* (Chenopodiaceae) в Армении // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 2009. Вып.17. С. 99-101.
36. Akopian J.A. Conservation of native plant diversity at the Yerevan Botanic Garden, Armenia // Kew Bulletin. 2010. UK. Vol. 65, N4. P. 663-669.
37. Сухоруков А.П., Акопян Ж.А., Зернов А.С. О некоторых новых и критических представителях семейства Chenopodiaceae на Кавказе // Новости систематики высших растений. Санкт-Петербург. "Наука". 2011. Т. 42. 106-110.
38. Акопян Ж.А. Род *Salsola* sensu lato (Chenopodiaceae) в Южном Закавказье // Тахтаджян. 2011. Вып. 1. С. 124-132.
39. Akopian J.A. On the biomorphology of *Habitzia tamnoides* (Chenopodiaceae) // Proceedings of the Symposium. Caryophyllales: New Insights into the Phylogeny, Systematics and Morphological Evolution of the Order. Moscow. 2012. P. 37-40.
40. Сухоруков А.П., Акопян Ж.А. Конспект семейства Chenopodiaceae Кавказа. Москва. МГУ. 2013. 73 с.

ԱՄՓՈՓԱԳԻՐ

Թելուկազգիների (Chenopodiaceae Vent.) ընտանիքը լայնորեն տարածված է աշխարհում, ունի հարուստ կարգաբանական կազմ և կենսաձևերի բազմազանություն: Տվյալ աշխատությունը նվիրված է Chenopodiaceae ընտանիքի կենսամորֆոլոգիական առանձնահատկությունների և կարգաբանական կազմի հետազոտությանը Հարավային Անդրկովկասում: Հիմնական նպատակն է՝ ընտանիքի կարգաբանական կազմի պարզաբանումը և ճշգրտումը կենսամորֆոլոգիական վերլուծության հիման վրա:

Կատարված ուսումնասիրությունների արդյունքում հաստատված է, որ Chenopodiaceae ընտանիքը Հարավային Անդրկովկասում ներկայացված է 90 տեսակով և ենթատեսակով, 36 ցեղով և 8 ենթաընտանիքով: Ցեղային և տեսակային կազմով ամենաբազմաթիվը Salsoloideae և Chenopodioideae ենթաընտանիքներն են, իսկ փոքրաթիվը Polycnemoideae ենթաընտանիքը: Գերակշռող են թվով 29 ցեղերը, որոնք ունեն 1-6 տեսակ, առկա է 2 ցեղ՝ 13-14 տեսակային կազմով և 5 մոնոտիպ ցեղ: Բոլոր տեսակների համար ճշտված են էկոտոպերը, բարձրության սահմանները, ֆենոլոգիան և տարածումը: 32 տեսակի համար բերվում են նոր տեղավայրեր Հայաստանում: Բոլոր տեսակների համար կազմված են կետային քարտեզներ: Որոշ տեսակներ վերականգնված կամ ընդունված են որպես սինոնիմներ, բերվում է 3 նոր կոմբինացիա: Հարավային Անդրկովկասի համար ընդունվում են *Caroxylon*, *Climacoptera*, *Halothamnus*, *Kali*, *Kaviria*, *Salsola* s. str. ցեղերը, որոնք նախկինում դիտվում էին *Salsola* ցեղի կազմում: Կատարված կենսամորֆոլոգիական հետազոտությունների արդյունքները վկայում են նրանց ինքնուրույնության մասին: Կազմված է Chenopodiaceae ընտանիքի կոնսպեկտը Հարավային Անդրկովկասում և ցեղերի ու տեսակների որոշման համար նոր բանալիներ: Կոնսպեկտում ընդգրկված են 22 տեսակ, որոնք նախկինում չեն ընդգրկվել “Հայաստանի ֆլորայում” (1956), դրանցից 7-ը բերվում են առաջին անգամ:

Ուսումնասիրվող տարածաշրջանում թելուկազգիների հիմնական բազմազանությունը դիտվում է հարավային շրջաններում, որոնք պատկանում են Արմենո-Իրանական պրովինցիային՝ Երևանի ֆլորիստիկ շրջանում և Նախիջևանում: Թելուկազգիների բազմազանության հարստությամբ Մեղրիի շրջանը 3-րդն է: Հարավային Անդրկովկասի հյուսիսային մասում, որը պատկանում է Կովկասյան ֆլորիստիկ պրովինցիային, գերակշռում են Chenopodioideae և Betoideae ենթաընտանիքները, որոնք ներկայացված են միամյա և բազմամյա խոտաբույսերով և մի շարք սեգետալ ու ռուդերալ բուսատեսակներով: Այստեղ թելուկազգիների բազմազանությամբ առանձնանում է Սևանի ֆլորիստիկ շրջանը: Թելուկազգիները ուսումնասիրվել են նաև ք. Երևանի ուրբանոֆլորայի կազմում, որտեղ հայտնաբերված է 15 ցեղի 35 տեսակ:

Հարավային Անդրկովկասի թելուկազգիների խորլոգիական վերլուծությամբ առանձնացված է 21 աշխարհագրական տարրեր, որոնցից գերակշռում են հնամիջերկրածովյանները (78,3%): Տարածաշրջանում թելուկազգիների մոտ էնդեմիզմը շատ ցածր է և կազմում է 3,4%: Մերձարևադարձային ֆլորայի երրորդային շրջանի ռելիկտն է հանդիսանում *Hablitzia tamnoides*-ը, վաղ միոցենի ռելիկտ է *Microcnemum coralloides*-ը, իսկ վաղ պլեյստոցենի ռելիկտներ են *Halanthium* ցեղի ներկայացուցիչները:

Հարավային Անդրկովկասում առաջին անգամ հետազոտված են Chenopodiaceae

ընտանիքի ներկայացուցիչների կենսաձևերը և անթելոլոգիական առանձնահատկությունները: Մշակված է կենսաձևերի դասակարգումը, որը ներկայացված է 4 տիպերով և 12 խմբով: Յուրանաքննչուր տիպի և խմբի համար ընտրված են մոդելային տեսակներ (թվով 29), ուսումնասիրված և նկարագրված է դրանց օնտոմորֆոգենեզը, ծաղկման, փոշոտման և պտղաբերման առանձնահատկությունները: Ներկայացված է թելուկազգիների կենսաձևերի էվոլյուցիոն զարգացման հիպոթեզը: Chenopodiaceae ընտանիքը Հարավային Անդրկովկասում ներկայացված է հետևյալ կենսաձևերով. ա) ֆաներոֆիտներ, բ) քսերոմորֆ, օրտոտրոպ և պլագիոտրոպ խամեֆիտներ և նանոխամեֆիտներ, գ) վեգետատիվ-շարժուն, այդ թվում բարձիկաձև, խամեֆիտներ, դ) կաուդեքսային խամեֆիտներ և նանոխամեֆիտներ, ե) հեմիկրիպտոֆիտներ՝ միամյա մոնոցիկլիկ մոնոկարպիկ ընձյուղներով և հատուկ պահեստավորող արմատներով, զ) լիանաձև հեմիկրիպտոֆիտներ՝ մոնոպողիալ գերերկար ընձյուղներով և պահեստավորող հաստացված արմատներով, է) թերոֆիտներ: Ընտանիքի տեսակային կազմի մեծամասնությունը թերոֆիտներ են (59 տեսակ) և խամեֆիտներ (25 տեսակ), հեմիկրիպտոֆիտներ (5 տեսակ), ֆաներոֆիտներ (1 տեսակ):

Հետազոտված թելուկազգիների ներկայացուցիչների մոտ առկա են փոշոտման հետևյալ ձևերը՝ քսենոգամիա, հեյտոնոգամիա, ավտոգամիա և կլեյտոգամիա, և եղանակները՝ անեմոֆիլիա և էնտոմոֆիլիա: Անեմոֆիլիան նշվում է 70 տեսակի մոտ, իսկ 20-ի մոտ հայտնաբերվել է էնտոմոֆիլիա՝ որպես փոշոտման հիմնական ձև, որը երբեմն համատեղվում է անեմոֆիլիայի հետ: Հետազոտված են թելուկազգիների ներկայացուցիչների ծաղկի բացման մեխանիզմները: Նկարագրված են դիխոգամ պրոտանդրիկ ծաղիկներ՝ 13 ցեղի պատկանող 23 տեսակի մոտ և պրոտոգինիկ ծաղիկներ՝ 18 ցեղի պատկանող 45 տեսակի մոտ:

Կախված միջավայրի տարբեր գործոններից առանձնացվել են հետևյալ էվոլոգիական խմբերը. ա) հիպերհալոֆիտներ, էուհալոֆիտներ, հիպրոհալոֆիտներ, գլիկոհալոֆիտներ, գլիկոֆիտներ, բ) արգիլոֆիտներ, պսամոֆիտներ, պետրոֆիտներ, գ) քսերոֆիտներ (հալոքսերոֆիտներ և հալոսուկուլենտներ), քսերոմեզոֆիտներ, մեզոֆիտներ: Տեսակների մեծ մասը (56 տեսակ, 62.2%) աճում է նախալեռնային և ցածր լեռնային գոտում (450) 600-1200 մ ծ.մ. և 34 տեսակ (37.8%) բարձրանում են միջինում մինչև 2200 մ ծ. մ. բ.: Մոլախոտային, ժողերալ և սեզետալ տեսակները 36 են (40%): Էվոլոգիապես անկայուն բուսատեսակների խմբում գտնվում են 56 (62.2%) տեսակ և միայն 32-ն (37.8%) ունեն նեղ էվոլոգիական պատկանելիություն, ինչը վկայում է թելուկազգիների մեծամասնության բարձր ադապտացիոն հատկությունների մասին:

Համաձայն IUCN-ի չափանիշների, առանձնացված է հազվադեպ և անհետացող 16 տեսակ, որոնք ընդգրկված են ՀՀ Կարմիր Գրքում (2010): Պարզաբանված է, որ Հայաստանի հատուկ պահպանվող տարածքներում աճող թելուկազգիների տեսակային կազմից՝ 9-ը ընդգրկված են Կարմիր Գրքում: Երևանի Բուսաբանական այգու “Հայաստանի ֆլորայի և բուսականության” էքսպոզիցիոն հավաքածույի կազմում ավելի քան 60 տարիների ընթացքում փորձարկվել են 28 ցեղի պատկանող 47 տեսակ, այդ թվում 9՝ հազվագյուտ: Թելուկազգիների որոշ տեսակներ առաջարկված են կանաչապատման մեջ օգտագործելու համար:

Biomorphological Peculiarities and Taxonomical Composition of the Chenopodiaceae Vent. Family in South Transcaucasia

RESUME

The Chenopodiaceae Vent. family is an important component of the flora and vegetation of South Transcaucasia (Armenia and Nakhichevan) where this family is represented by nearly 30% of the total genera composition, and 85.7% of genera and 80.3% of species composition of the Caucasus. Nevertheless, a complete study of this family in ST region has not yet been carried out.

The purpose of our investigation is to identify and clarify the diversity of the Chenopodiaceae family of ST, using the methods of taxonomical, biomorphological and phytogeographical analysis.

The taxonomical revision of the family shows that it is represented in ST by 90 species and subspecies from 36 genera and 8 subfamilies. The subfamilies Salsoloideae and Chenopodioideae are the most numerous ones in the region, whereas the least numerous one is Polycnemoideae. The dominated genera include 1-6 species - 29, monotype genera are 5, with 13-14 species – only 2.

The check-list of the family based on our field investigations and herbarium analysis was made. The data on the species' altitudinal and geographical distribution, habitats, flowering and fructification periods, main synonyms as well the citation of type specimens are given. The presence of 15 species, not listed in the "Flora of Armenia" (1956) but reported from the area by the earlier authors, is confirmed, and 7 species, viz. *Chenopodium novopokrovskianum* (Aellen) Uotila, *Camphorosma monspeliaca* L., *Caroxylon gemmascens* (Pall.) Tzvelev, *Salicornia perennans* Willd., *Suaeda salsa* (L.) Pall., *S. gracilis* Moq. and *S. ekimii* Freitag & Adigüzel ined., are newly recorded from Armenia. Some species are restored from the synonyms or are transferred into them, 2 species (*Salicornia europaea* L., *Gamanthus pilosus* (Pall.) Bunge) are excluded, 3 new combinations are given, new locations of 32 species are found. Genera *Caroxylon* Thunb., *Climacoptera* Botsch., *Halothamnus* Botsch., *Kali* Mill., *Kaviria* Akhani et E.H. Roalson, *Salsola* s. str. previously included in genus *Salsola* s.l. are accepted for ST. The biomorphological characteristics of these genera, proving their independence, are provided. The keys to genera and species determination are given. The maps of all ST Chenopodiaceae species are presented.

The main taxonomic and biomorphic diversity of the Chenopodiaceae family is observed in the arid regions of ST, in the area of Armeno-Iranian floristic province, in Yerevan floristic region and in Nakhichevan as well as in Meghri and Darelegiss floristic regions of Armenia. In the northern part of ST, related to the Caucasian floristic province, has been observed a taxonomical diversity of subfamilies Chenopodioideae and Betoideae represented by perennials, annuals and some taxa of segetal and ruderal plants. Here, the richest one in Chenopodiaceae representatives is Sevan floristic region.

Since Yerevan is located in the center of a number of Chenopodiaceae species natural areas of the studied region, an inventory of the family in the city has been carried out. There has been recorded a high percentage of Chenopods participation in the urbanoflora, 15 genera and 35 species have been recorded, making up to 46.8% of the generic composition and 46.6% of the total number of the species in Yerevan floristic region of Armenia.

In the result of the chorological analysis of Chenopodiaceae family, 21 geographical elements and 10 enlarged chorotype groups have been determined. Most of ST Chenopodiaceae species (78.3%) are of Ancient Mediterranean origin. The prevalence of East Ancient Mediterranean (21.1%), Vorden Asian (17.7%), Irano-Turanian (16.7%) and Euro - Ancient Mediterranean (14.4%) elements is revealed. The level of Chenopodiaceae species endemism in ST is low (3.4%). Caucasian species *Hablitzia tamnoides* belongs to the relic of Tertiary subtropical flora, Minor Asian *Microcnemum coralloides* ssp. *anatolicum* to the relic of early Miocene, and species of genus *Halanthium* belong to the relic of the early Pleistocene. On the bases of the paleopalynological and relict data analysis it was assumed that the origin of the halophyte flora and vegetation and Chenopodiaceae distribution in the area of ST took place earlier (Eocene-Miocene) than the Quaternary period (Takhtajan, 1941, 1946; Barsegyan, 1966).

The bimorphological and anthecological investigation of Chenopodiaceae representatives was carried out in nature and in culture in the Yerevan Botanic Garden. Life forms of Chenopodiaceae family were studied, the classification represented by 4 types and 12 groups of life forms was worked out. Chenopodiaceae in ST region is represented by the following biomorphotypes: phanerophytes; xeromorphic orthotropic and plagiotropic chamaeophytes and nanochamaeophytes; clump- or cushion-forming chamaeophytes and nanochamaeophytes with rooting plagiotropic shoots; caudex-forming chamaeophytes and nanochamaeophytes; hemicyptophytes with annual monocyclic monocarpic shoots and special type of storage roots; vine-like hemicyptophytes with scrambling annual, monopodial, extremely elongated shoots and fleshy storage roots; therophytes (including biennials with basal rosettes). Therophytes (59 species) and chamaeophytes (25 species) are the most numerous in ST, while hemicyptophytes - 5 species, phanerophytes - 1 species.

The analysis of the spectrum of sexual types and forms of Chenopodiaceae and their distribution by taxa, a trend towards the development of hermaphrodite (Betoideae, Salicornioideae, Salsoloideae), monoecious (Chenopodioideae) and gynomonoeceous (Suaedoideae) plants has been revealed. The following types of pollination have been studied: xenogamy, geitonogamy, autogamy, cleistogamy. Anemophily as the main way of the cross pollination has been observed in 70 species, entomophily - in 20 species. Most typical is a combination of two or more types and ways of pollination. Protogyny as a type of flower dichogamy in the studied area has been observed in 45 species of 18 genera and protandry - in 23 species of 13 genera.

Hypothetical ancestral biomorphs for Chenopodioideae/Betoideae accepted axyle tropical plants with open buds, with seeds without rest period and for Salicornioideae/Suaedoideae - halosucculente herbaceous plants - helophytes of periodically flooded low littorals and inland ancient lagoons of Tethyan zone. During adaptation to the seasonal climate, in ancestral biomorphs were differentiated zones of regeneration, the origin of which is associated with plant hypocotylar-epicotylar zone, corresponding to modern Betoideae roots and to semi-woody Camphorosmoideae/Salsoloideae caudex with buds at the soil level. Further evolution of Chenopodiaceae biomorphs in arid conditions went on towards spatial spreading of the regeneration zone in the vertical direction due to lignification of shoots, development of metameric (modular) structure and lifting buds over the soil surface, and in the horizontal direction due to development of rooting plant forms.

In the result of ecological and ecomorphological analysis of ST Chenopods, the following plant groups have been identified: hyperhalophytes, euhalophytes, hygrohalophytes, haloglykophytes, glycophytes; argilophytes, psammophytes, petrophytes; xerophytes, xeromesophytes, mesophytes. Most species (56, 62.2%) according to the altitudinal zonation are native to the deserts/semideserts, foothills and lower mountain zone, at the height of (450) 600-1200 m a.s.l., and 34 species (37.8%) occur up to 2200 m a.s.l. Within the spectrum of the ST Chenopodiaceae, species with high halotolerance amount to 19 species (21%), weed-ruderal and segetal - 36 species (40%). The group of environmentally labile (plastical) species consists of 56 species (62.2%) and only 32 species (37.8%) have a narrow ecological specialization. Ecological analysis shows a high degree of adaptability of the majority of representatives of ST Chenopodiaceae.

The endangered species of Chenopodiaceae have been analyzed according to the IUCN criteria, 16 species are included in the Red Book of the Republic of Armenia (2010). In the result of Chenopods investigation of the Specially Protected Natural Areas of Armenia, existence of 9 threatened species in these areas was specified.

Chenopodiaceae 43 species of 28 genera have been tested for cultivation on the "Flora and Vegetation of Armenia" plot in Yerevan Botanic Garden. Of these 7 threatened species, viz. *Kaviria cana* ssp. *cana*, *K. tomentosa* ssp. *tomentosa*, *Beta lomatomogona*, *Bienertia cycloptera*, *Halanthium kulpianum*, *Kali tamamschjanae*, *Spinacia tetrandra* have high indicators of acclimatization and reproduction in culture and can be recommended for a future reintroduction into the wild.

The groups of ST Chenopodiaceae valuable plants (medicinal, fodder, ornamental, food plants, crop wild relatives) are determined, some species are recommended for use for landscaping of the region and for testing as food plants.