

УДК 581.3:581.151+581.5

СОПРЯЖЕННОСТЬ РАЗВИТИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Pjin ПО ГРАДИЕНТУ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ

© 2013 г. Е.В. Ли*, Е.В. Шуйская**, Т.Е. Матюнина***, К.Н. Тодерич****

*Комплексный научно-исследовательский Институт региональных проблем Самаркандского отделения Академии наук Республики Узбекистан
Узбекистан, 140100 г. Самарканд, ул. Тимура Малика, д. 3. E-mail: salev85@rambler.ru

**Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
Россия, 127276 г. Москва, ул. Ботаническая, д. 3. E-mail: evshuya@mail.ru

***Научно-производственный Центр «Ботаника» Академии наук Республики Узбекистан
Узбекистан, 100125 г. Ташкент, ул. Дурмон, д. 32. E-mail: tmatynina@inbox.ru

****Международный Центр по развитию сельского хозяйства на засоленных почвах
Узбекистан, 100000 г. Ташкент, ул. Осие, д. 6А. E-mail: k.toderich@cgiar.org

Поступила 10.02.2012

Рассматриваются вопросы сопряженного развития генеративных структур и репродуктивных процессов у *Haloxylon aphyllum* – пустынного ксерогалофитного древовидного вида маревых, произрастающего в условиях засоления почвы. Выявлено, что засоление почвы и дефицит доступной влаги являются определяющими факторами в развитии женской генеративной сферы и, следовательно, уровня семенной продуктивности и качества семян.

Ключевые слова: *Haloxylon aphyllum*, засоление почвы, репродуктивная биология, аридная экосистема, пустыня Кызылкум.

Внутриконтинентальные аридные и полуаридные экосистемы, в частности в Ирано-Туранской низменности, являются наиболее уязвимыми к изменению климата и усилению процесса опустынивания. Особое влияние на снижение ботанического разнообразия и пространственные изменения растительности пустынь оказывают повторные засухи, наблюдающиеся в последние годы как на глобальном, так и на региональном уровне (Peleg et al., 2008; Battisti et al., 2009; Залибеков, 2011). Совокупность стрессовых факторов (резкие колебания температуры воздуха и почвы, уровень залегания грунтовых вод, дефицит влаги, засоление почвы и др.) оказывает негативное воздействие на системы размножения пустынных видов растений, выражающееся в снижении фертильности пыльцы и семязачатков, низкой продуктивности семян, что в итоге ведет к сокращению разнообразия генетических ресурсов и нарушению сбалансированного функционирования экосистемы (Каршибаев, 2001).

Отклонения в развитии репродуктивных структур и образование низкокачественных семян были неоднократно отмечены у представителей семейства Chenopodiaceae, которые являются доминантами галофито-ксерофитной растительности пустынь Центральной Азии (Ионесова, 1970; Калягин, 1974; Коньчева, 1983; Gintzburger et al., 2003; Toderich et al., 2009). Многие пустынные виды этого семейства характеризуются приуроченностью цветения к определенному времени суток, экономией в рассеивании пыльцы за счет взрывчатого цветения, низкой семенной продуктивностью. Один из ярких примеров адаптации к ксеротермическим условиям – это явление длительного сохранения пыльцевых трубок с жизнеспособными спермиями в бестканевом пространстве завязи (в специальной «камере») до созревания зародышевого мешка у *Haloxylon aphyllum* (Киселева, 2001). По исследованиям Е.С. Александровского (1974), ко времени пыления пыльников зародышевый мешок в семязачатке еще не развит, и только через 8-11 дней после цветения наблюдается образование одноядерного, 24-27 дней – двуядерного, 30-36 дней вполне сформированного зародышевого мешка, готового к оплодотворению. Отмечено, что у *H. aphyllum* не все внешне сформированные плоды содержат в семени нормально развитый зародыш, довольно часто встречаются беззародышевые. Причиной неполноценности плодов, по-видимому, являются нарушения в развитии зародышевого

мешка в семязачатке до оплодотворения, отсутствие оплодотворения яйцеклетки, отмирание зародыша на разных стадиях развития (Киселева, 1989).

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что аномалии в ходе развития семязачатка могут быть вызваны различными факторами: генетическими (наличие летальных мутаций в мейозе, апоптоз), физиологическими (недостаток ресурсов для развития всех заложившихся семязачатков, блокирование транспорта веществ в семязачаток), аутоэкологическими (недостаточное количество пыльцы и низкое ее качество, конкурентное развитие пыльцевых трубок, отсутствие оптимальных условий опыления) и экологическими (высокая температура воздуха, экологические стрессы, особенности прохождения отдельных периодов цветения; Шамров, 2008).

В литературе, однако, недостаточное внимание уделено вопросам формирования женских и мужских репродуктивных структур и сопряженности их развития у пустынных растений под воздействием экологических стрессов, в частности засоления почвы и дефицита влаги.

В этой связи целью наших исследований явилось сравнительное изучение сопряженности развития мужских и женских генеративных структур, семенной продуктивности и качества семян у *Haloxylon aphyllum* по градиенту засоления почвы.

Материалы и методы

Объектом исследований послужил *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Пjin (саксаул черный или безлистный) – многолетний древовидный кустарник (до 8 м высоты), обладающий значительной экологической пластичностью и способностью произрастать на почвах "от глубоких песков до тяжелых глинистых такыров" (Акжигитова, 1976; Фазылова, Рахимов, 1984). Данный вид является ярко выраженным ксерогалофитом, произрастающим в условиях крайней сухости и засоления почвы.

Материал был собран на территории охраняемой зоны «Экоцентра Джейран», расположенного в Бухарской области Узбекистана (Юго-Западный Кызылкум) в трех экологических субпопуляциях *H. aphyllum* по градиенту засоления почвы (рис. 1а). Рельеф территории «Экоцентра Джейран» представляет собой пологоволнистую равнину между изолированными возвышениями.

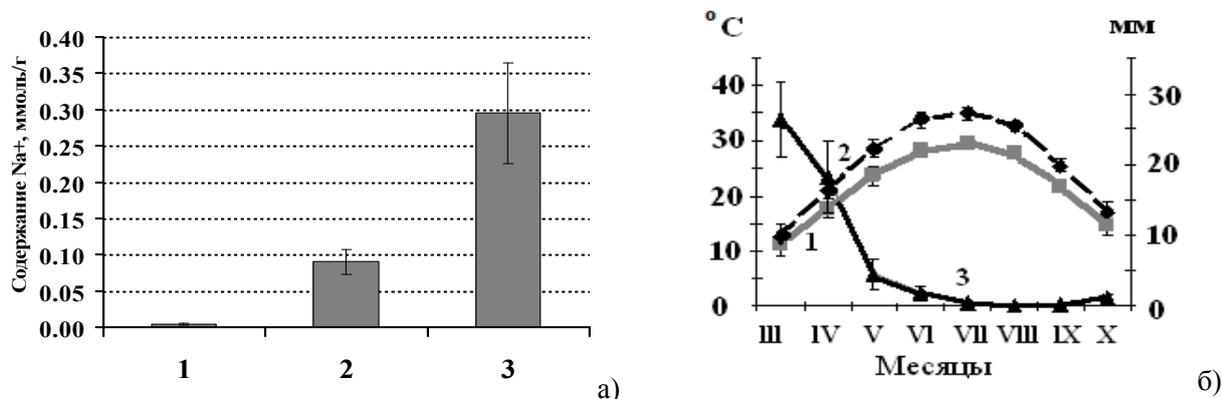


Рис. 1. Содержание ионов натрия (а) в почве трех субпопуляций *H. aphyllum* (где по оси X засоление почвы: 1 – слабое, 2 – среднее, 3 – сильное, а по оси Y – содержание Na^+ , в ммоль/г) и климатические условия (б) в сезон вегетации 2000-2010 гг. (где по оси X – месяцы с марта по октябрь, по левой оси Y – температура в °C, по правой оси Y – осадки в мм, а кривые на графике показывают: 1 – среднемесячную температуру воздуха в °C, 2 – среднемесячную температура почвы в °C, 3 – месячную сумму осадков в мм). **Fig. 1.** Content of sodium ions in the soil (a) in three subpopulations of *H. aphyllum* (1 – low saline soil, 2 – moderately saline soil, 3 – hypersaline soil; axis Y represents content of Na^+ ($\text{mM}\cdot\text{g}^{-1}$)) and Climatic condition (b) during the vegetation period 2000-2010 (axis X – represents period of time March – October; axis Y#1 – temperature, °C; axis Y#2 – precipitation, mm; 1 – average monthly air temperature, °C; 2 – average monthly soil temperature, °C; 3 – monthly precipitation, mm).

Климат региона характеризуется типичными для пустыни Кызылкум параметрами: незначительным годовым количеством осадков (125 мм), выпадающих преимущественно в зимне-весенний период и

резким уменьшением их в теплое время года (рис. 1б); среднегодовой температурой воздуха +15.1°C. Самыми жаркими месяцами являются июнь и июль (максимальная температура воздуха достигает +45°C), холодными – декабрь и январь с минимальной температурой –24 - –25°C (Gintzburger et al., 2003). В связи с высокими температурами и незначительным количеством атмосферных осадков, относительная влажность воздуха в летнее время очень низкая (22-43%). Ветровой режим территории характеризуется преобладанием ветров северного направления – 68%. Наиболее сильная ветровая активность наблюдается в июле – августе.

Уровень засоления почвы определяли по содержанию ионов натрия (Na^+) в трех горизонтах (0-20 см, 20-40 см, 40-60 см) в водной вытяжке пробы (100 мг) на атомно-абсорбционном спектрометре (Hitachi 207, Japan). Градиент засоления почвы составил от 0.01 до 0.3 Na^+ мМ/г (рис. 1а).

Материалом для исследований послужили цветки (апрель), развивающиеся плоды (май – сентябрь) и семена (октябрь – ноябрь) *H. aphyllum*, собранные с 10 модельных растений в каждой из трех субпопуляций. Расстояние между деревьями было 5-50 м, между субпопуляциями 0.5-1.5 км. Выборка включала 100 образцов семязачатков с каждой субпопуляции в месяц (всего 1800 образцов за 6 месяцев). Размеры плода (с крылатками) и семян (без крылаток) были исследованы на 30 образцах с каждой субпопуляции (всего 90 плодов). Всхожесть семян проверяли через 5 месяцев после хранения. Семена очищали от крылаток и замачивали в дистиллированной воде в чашках Петри (по 900 семян с каждой субпопуляции). Все опыты проводились в трехкратной повторности.

Цветки фиксировали в период пыления пыльников в «уксусном алкоголе» (96% этиловый спирт и ледяная уксусная кислота, в соотношении 3:1), семязачатки и семена в 70% спирте. Собранные образцы обрабатывали по общепринятой для световой микроскопии методике (Паушева, 1980). Подготовку фиксированного материала проводили препаровальными иглами, извлекая пыльники и семязачатки для приготовления временных препаратов и окрашивали ацетокармином. Для сохранения временных препаратов добавляли глицерин с уксусной кислотой (1:1). Статистическая обработка данных проводилась по Лакину (1980).

Результаты исследований

Цитоэмбриологический анализ обоеполоых цветков на стадии пыления пыльников показал наличие разнокачественной пыльцы. Встречались выполненные окрашивающиеся пыльцевые зерна, дефектные – с признаками плазмолиза, стерильные не окрашивающиеся. Размеры пыльцевых зерен у растений *H. aphyllum*, произрастающих при различных уровнях засоления варьировали от 21.14 ± 0.17 мкм до 23.69 ± 0.16 мкм «экваториальный диаметр» и от 20.07 ± 0.19 мкм до 22.85 ± 0.20 мкм «полярная ось». Незначительно различались изученные субпопуляции и по качеству пыльцы: процент выполненной пыльцы составил 63-69%, доля пыльцевых зерен с признаками плазмолиза – 15-21%.

В конце цветения (апрель) у *H. aphyllum* отмечено преобладание гомогамных цветков (мужская и женская фаза совпадали по времени). На лопастях рыльца в это время присутствовали проросшие пыльцевые зерна, однако семязачаток в завязи не был сформирован полностью. Развитие мужских генеративных структур происходило в марте-апреле, формирование семязачатка и дифференциация зрелого зародышевого мешка завершались в мае, то есть имело место опережение развития и дифференциации мужской генеративной сферы. Уже в мае было отмечено появление дегенерирующих (аберрантных) семязачатков, количество которых значительно увеличилось к октябрю (период созревания плода). У растений, произрастающих на слабом и сильном засолении, увеличение количества аберрантных семязачатков происходило постепенно с 11% и 25% (май) до 66% и 78% (сентябрь), соответственно (рис. 2). У растений при среднем засолении в мае – июле 16–16.7% семязачатков были аберрантными, в то время как в сентябре их количество достигло 82%. Количество аберрантных семязачатков в июле у *H. aphyllum* при среднем засолении (16.7%) достоверно отличалось ($P < 0.01$) от количества аберрантных семязачатков у растений, произрастающих в условиях слабого и сильного засоления (50-52%).

В сентябре в семязачатках наблюдался зародыш на различных стадиях развития (от нитевидного до сердцевидного). В октябре происходило формирование плодов и на этой стадии по недоразвитым крылаткам (или их отсутствию) можно определить явные отклонения в развитии семязачатка (отсутствие или отмирание зародыша на ранних стадиях развития). Процент семязачатков с

зародышами в таких формирующихся плодах составил в среднем по всем субпопуляциям $75.22 \pm 3.1\%$. После формирования и созревания плодов, в ноябре, процент выполненных (с развитыми зародышами) семян составил в среднем $74.85 \pm 1.9\%$, т.е. неполноценные плоды формируются из 25% aberrantных семязачатков, выявленных нами в октябре. Значительных различий по количеству фертильных семязачатков в октябре и полноценных плодов в ноябре между субпопуляциями (по градиенту засоления) не наблюдалось.

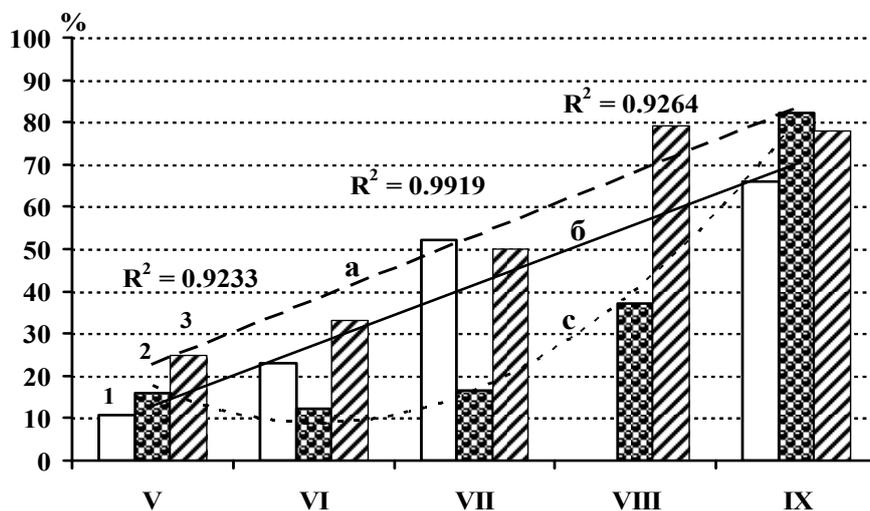


Рис. 2. Доля aberrantных семязачатков у *H. aphyllum* по градиенту засоления почвы. Условные обозначения: по оси X – месяцы с мая по сентябрь, по оси Y – aberrantные семязачатки в %; засоление почвы: 1 – слабое, 2 – среднее, 3 – сильное; линейная регрессия: a – для 1, b – для 2; c – полиномиальная регрессия для 3. **Fig. 2.** Ratio of abortive ovules of *H. aphyllum* along the soil salinity gradient. Symbols: axis X – represents months from May to September; axis Y – abortive ovules (%); 1 – low saline soil, 2 – moderately saline soil, 3 – hypersaline soil; (a) and (b) – linear regression for 1 and 2 respectively; c – polinomial regression for 3.

Размеры сформировавшихся плодов достоверно ($P < 0.001$) отличались у растений из различных субпопуляций. Так, наибольшими размерами (8.0 ± 0.2 мм) характеризовались плоды, собранные с растений, произрастающих при среднем засолении, наименьшими (6.4 ± 0.19 мм) – при слабом засолении. Разница в размерах плода, связана с величиной крылаток, так как достоверных отличий между размерами семян из различных субпопуляций не обнаружено. В то же время, масса 1000 семян с трех субпопуляций оказалась разной и уменьшалась по градиенту засоления от 2.08 до 1.92 г.

Зрелые семена *H. aphyllum* с трех субпопуляций значительно различались по проценту всхожести и энергии прорастания. Плоды, собранные с растений, произрастающих при среднем уровне засоления почвы, начинали прорастать на третий день, достигая максимума прорастания (75%) на пятый день, тогда как всхожесть и энергия прорастания семян с двух других субпопуляций оказалась гораздо ниже: 40-56% на девятый день (рис. 3).

Обсуждение результатов

Полученные результаты показали, что развитие мужских генеративных структур приурочено к наиболее благоприятным сезонным условиям (мезотермический период), независимо от уровня засоления почвы (табл., рис. 1б). Развитие женских генеративных структур и процесс оплодотворения происходит через 30-50 дней после цветения (Киселева, 2001) в менее благоприятных условиях при среднем давлении стресса (табл.). По мере усиления стресса (июль-август) у *H. aphyllum* наблюдается замедление темпов развития репродуктивной сферы наступает период «летнего полупокоя». Летняя диапауза, или механизм избегания воздействия сильного стресса был описан и для дикорастущих пустынных видов полыни (*Artemisia*), у которых закладка мужских и женских репродуктивных

структур происходит весной, а цветение и созревание семян – осенью, при наступлении благоприятных климатических условий для их осуществления (Сальманов, 1975).

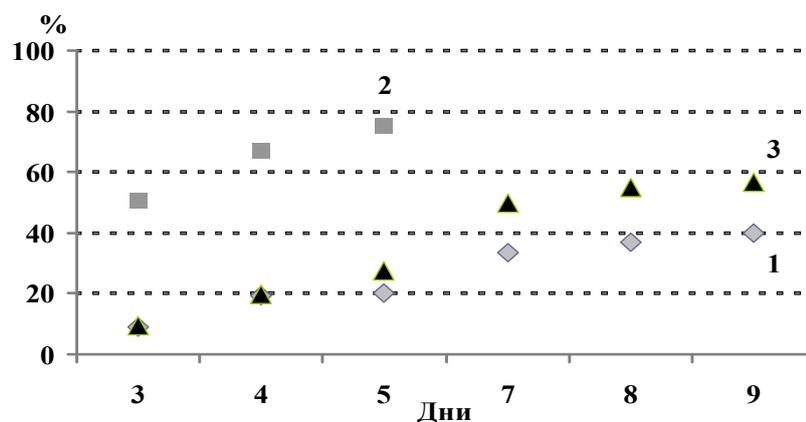


Рис. 3. Энергия прорастания семян *H. aphyllum*, собранных из трех субпопуляций. Условные обозначения: по оси X – дни, по оси Y – всхожесть в %; засоление почвы: 1 – слабое, 2 – среднее, 3 – сильное. **Fig. 3.** *H. aphyllum* seed germination energy, collected from three subpopulations. Symbols: axis X – represents days, axis Y – seed germination, %; 1 – low saline soil, 2 – moderately saline soil, 3 – hypersaline soil.

Таблица. Сопряженность развития генеративных органов и репродуктивных процессов у *H. aphyllum* под воздействием экологических стрессов пустынь. **Table.** Impact of desert environmental stresses on the conjugative development of generative organs and reproductive processes of *H. aphyllum*.

Время года	Репродуктивные структуры		Репродуктивный процесс	Давление стресса (температура/осадки; рис. 1б)
	Мужские	Женские		
Март	Развитие пыльника	Развитие завязи	Микроспорогенез и микрогаметогенез, заложение инициалей семязачатка	Минимальное
Апрель	Зрелая пыльца, рост пыльце-вых трубок по тканям рыльца	Макроспорогенез, недифференцированный зародышевый мешок	Цветение, пыление пыльников	Минимальное
Апрель-Май	Вхождение пыльцевых трубок в полость завязи	Формирование семязачатка, дифференциация зародышевого мешка	Консервация пыльцевых трубок в полости завязи	Среднее
Май-Июнь	-	Зигота*	Оплодотворение*	Среднее
Июль	-	Деление зиготы*	Летняя диапауза	Максимальное
Август	-	Формирование подвеска*	Летняя диапауза	Максимальное
Сентябрь	-	Нитевидный, шаровидный, сердцевидный зародыш	Развитие зародыша	Среднее
Октябрь	-	Сформированный зародыш	Развитие семени и созревание плода	Минимальное

Примечание к табл.: * – согласно Г.К. Киселевой (2001).

В ходе развития женских генеративных структур и формирования зародыша (апрель – сентябрь) у *H. aphyllum* наблюдалось появление дегенерирующих и aberrантных семязачатков. Образование aberrантных семязачатков и семян имеет широкое распространение и обусловлено перераспределением питательных веществ из дегенерирующих в развивающиеся семязачатки, что рассматривается как один из элементов жизненной стратегии в крайних условиях существования (Erdelska, 1999).

В условиях слабого и сильного засоления количество aberrантных семязачатков у *H. aphyllum* постепенно увеличивалось и к середине сентября было в 3-5 раз больше, чем в мае ($P < 0.01$). У растений, произрастающих при среднем уровне засоления почвы, процент aberrантных семязачатков в наиболее стрессовый период (июнь-август) был минимальным, но резко, почти в 2.5 раза, увеличился в сентябре. В среднем, в сентябре, при наступлении благоприятных условий, когда происходит ускоренное развитие зародыша (табл.), доля фертильных семязачатков по всем субпопуляциям, составила 25% от изначально сформировавшихся. При этом, 25.33% сформировавшихся плодов оказались неполноценными. Таким образом, коэффициент семенной продуктивности (количество образовавшихся полноценных семян по отношению к количеству заложившихся семязачатков) составил всего 18-19%.

Всхожесть семян *H. aphyllum* сильно зависит от сроков их хранения (от 78-100% свежесобранных семян до 20% после 5 месяцев хранения), температуры и способов замачивания (очищенные от крылаток или нет; Ионесова, 1970), а также воздействия различных концентраций солей (Жапакова и др., 2010). Значительная разница по всхожести и энергии прорастания семян из различных субпопуляций *H. aphyllum*, несмотря на одинаковый срок хранения (5 месяцев) и условия замачивания (дистиллированная вода, 24°C, без крылаток), свидетельствует о разнокачественности семян. Фактически, изученные семена можно разделить на две группы: 1) семена с ускоренными темпами прорастания (75% всхожесть за 5 дней), продуцируемые растениями в условиях среднего засоления и 2) семена с растянутыми темпами (9 дней) прорастания и более низкой (50%) всхожестью (продуцируемые растениями в условиях слабого и сильного засоления).

Разнокачественность семян *H. aphyllum*, произрастающего в тех же условиях обитания, была показана и на генетическом уровне (Шуйская и др., 2012). Основной вклад в различия вносит уровень гетерозиготности по локусу *Got-2* (глутаматоксалоацетаттрансаминаза), который значительно (на 90-100%) выше у семян субпопуляции со среднего засоления (1 группа). Показатель локальной подразделенности ($F_{st}=0.4$) по данному локусу свидетельствует о его селективности (подверженности отбору) или сцеплении с адаптивно значимыми генами, возможно, с геном самостерильности (*S*), как показано для *Malus pulina* (Manganaris, Alston, 1987). Обнаружено, что генетическая разнокачественность семян *H. aphyllum* связана не с токсическим действием соли, а дефицитом доступной воды, который формируется на фоне аридного климата либо глубоким залеганием грунтовых вод, что характерно для песчаных почв равнинных и возвышенных районов пустыни, либо высоким содержанием солей на солончаках (Шуйская и др., 2012). Следовательно, стрессовыми по дефициту доступной воды условиями для *H. aphyllum* являются почвы со слабым и сильным засолением, тогда как хорошим жизненным состоянием считается почва в метровом слое которой содержится 1.85-1.93% водорастворимых солей (Шамсутдинов и др., 1963).

Таким образом, сравнительное изучение сопряженности развития мужских и женских генеративных структур показало опережение развития пыльцы, которое наблюдается весной в наиболее благоприятных условиях, независимо от степени засоления почвы. Развитие женской генеративной сферы характеризуется более растянутым периодом и происходит в наименее благоприятных условиях летом (минимум осадков, высокая температура), что приводит к образованию большого количества aberrантных семязачатков, низкой семенной продуктивности и физиологической разнокачественности семян. Выявлены нейтральные к солевому и водному стрессу признаки (размер и качество пыльцы, размер и полноценность семян) и признаки, подверженные отбору по дефициту доступной воды (процент aberrантных семязачатков, размер плодов, всхожесть и энергия прорастания семян). Основным стрессовым фактором для развития женской генеративной сферы и образования полноценных семян оказался дефицит доступной влаги, усугубляемый засолением почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акжигитова Н.И. 1976. Черносаксаульники пустынь Узбекистана // Проблемы освоения пустынь. № 5. С. 29-74.
- Александровский Е.С. 1974. К изучению эмбриологии черного саксаула (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Pjin) // Узбекский биологический журнал. № 4. С. 32-36.
- Жапакова У.Н., Орловский Н.С., Матюнина Т.Е. 2010. О солетолерантности среднеазиатских видов семейства Chenopodiaceae // Материалы Республиканской научной Конференции «Современные проблемы структурной ботаники (Морфология, анатомия, цитоэмбриология, репродуктивная биология)». Ташкент: ФАН. С. 50-52
- Залибеков З.Г. 2011. Аридные земли мира и их динамика в условиях современного климатического потепления // Аридные экосистемы. Т. 17. № 1. С. 5-13.
- Ионесова А.С. 1970. Физиология семян дикорастущих растений пустыни. Ташкент: ФАН. 150 с.
- Калягин Ю.Н. 1974. Биология и цитоэмбриология двух подвидов изена *Kochia prostrata* (L.) Schrad. в условиях Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Ташкент. 20 с.
- Каршибаев Х.К. 2001. Семенное размножение бобовых в аридных условиях Узбекистана. Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Ташкент. 28 с.
- Киселева Г.К. 1989. Плодоношение саксаула черного // Экология цветения и опыления растений. Пермь: ПГУ. С.82-89
- Киселева Г.К. 2001. Особенности биологии цветения и опыления саксаула черного // Бюллетень ботсада Кубанского госагроуниверситета им. И.С. Косенко. Краснодар. № 18. С. 122-128.
- Коньчева В.И. 1983. *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Цветение и эмбриология // Адаптация кормовых растений к условиям аридной зоны Узбекистана. Ташкент: ФАН. С. 72-75.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. Москва: Высшая школа. С. 97-103.
- Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. Москва: Колос. 304 с.
- Сальманов Н.С. 1975. Устойчивость некоторых кормовых растений к почвенному засолению и опыт фитомелиорации солончаковых пастбищ // Труды института каракулеводства. Т. 14. С. 272-281.
- Фазылова С.Ф., Рахимов А. 1984. Продуктивность фотосинтеза у саксаула черного и кейреука, выращенных в различных условиях Юго-Западного Кызылкума // Биологические ресурсы пустынь СССР и их рациональное использование и воспроизводство. Ашхабад: Ылым. С. 44-48.
- Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Товарищество научных изданий КМК. 348 с.
- Шамсутдинов З.Ш., Ширинская В.Н. 1963. Влияние засоленности почвы на рост черного саксаула в условиях культуры // Труды ВНИИК. Т. 13. С. 313-322.
- Шуйская Е.В., Гисматуллина Л.Г., Тодерич К.Н., Воронин П.Ю., Солдатова Н.В. 2012. Генетическая дифференциация *Haloxylon aphyllum* (Chenopodiaceae) по градиенту засоления почвы в пустыне Кызылкум // Экология. № 2. С. 284-289.
- Battisti D.S., Naylor R.L. 2009. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat // Science. Vol. 323. P. 240-244.
- Erdelska O. 1999. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphne arbuscula* // Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica. Vol. 41. P. 163-167.
- Gintzburger G, Toderich K.N., Mardonov B.K., Makhmudov M.M. 2003. Rangelands of the arid and semi-arid zones in Uzbekistan. Montpellier: Centre de Cooperation Internationale en Resherche Agronomique pour le Development (CIRAD). 498 p.
- Manganaris A.G., Alston F.N. 1987. Inheritance and linkage relationship of glutamate oxaloacetate transaminase isoenzymes in apple // Theoretical and Applied Genetics. № 74. P. 154-161.
- Peleg Z., Saranga Ye., Krugman T., Abbo Sh., Nevo E. 2008. Allelic diversity associated with aridity gradient in wild emmer wheat populations // Plant, Cell and Environment. Vol. 31. P. 39-49.
- Toderich K.N., Shuyskaya E.V., Ismail S., Gismatullina L.G., Radjabov T., Bekchanov B.B., Aralova D.B. 2009. Phytogenic resources of halophytes of Central Asia and their role for rehabilitation of sandy desert degraded rangelands // Journal of Land Degradation and Development. Vol. 20. № 4. P. 386-396.

CONJUGATIVE DEVELOPMENT OF REPRODUCTIVE STRUCTURES OF *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin ALONG THE SOIL SALINITY GRADIENT

© 2013. E.V. Li*, E.V. Shuyskaya**, T.E. Matyunina***, K.N. Toderich****

*Samarkand Branch of Academy of Sciences of Uzbekistan

Uzbekistan, 140100 Samarkand, T. Malik str., 3. E-mail: salev85@rambler.ru

**K.A. Timiriyev Plant Physiology Institute of the Russian Academy of Sciences

Russia, 127276 Moscow, Botanicheskaya str., 35. E-mail: evshuya@mail.ru

***Scientific Production Center «Botanika» of the Uzbek Academy of Sciences

Uzbekistan, 100125 Tashkent, Durman str., 32. E-mail: tmatynina@inbox.ru

****International Center for Biosaline Agriculture (ICBA)

Uzbekistan, 100000 Tashkent, Osye str., 6A. E-mail: k.toderich@cgiar.org

The conjugative development of male and female structures and reproductive processes of *Haloxylon aphyllum* – a desert xerohalophyte woody species from Chenopodiaceae, along the soil salinity gradient is considered. Soil salinity combined with deficit of available soil moisture appeared to be the controlling factor in the development of female generative sphere, and consequently, the value of seed production and seed quality.

Keywords: *Haloxylon aphyllum*, salinization of soils, reproductive biology, arid ecosystem, The Kyzyl Kum desert.