



Л. Ф. Яндовка, В. М. Тарбаева

К ВОПРОСУ ОБ АНТЭКОЛОГИИ *CERASUS*, *MICROCERASUS*
И *AMYGDALUS* (ROSACEAE)

Изучены органогенез и фазы распускания цветков *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus*. В жизни цветков *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* выделяются пять фаз.

148

This article analyses the organogenesis and flowering transition phases in *Cerasus*, *Microcerasus*, and *Amygdalus*. There are five phases identified for *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa*, and *Amygdalus nana*.

Ключевые слова: органогенез цветка, фазы распускания цветков, *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa*, *Amygdalus nana*.

Key words: flower organogenesis, flowering transition phases, *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa*, *Amygdalus nana*.

Семейство Rosaceae при всем разнообразии признаков и довольно определенном обособлении входящих в его состав крупных подсемейств демонстрирует многочисленные переходные типы и явную общую основу генотипов между различными группами родства [4]. Поэтому продолжают параллельно существовать разные мнения о систематическом положении видов вишни, черешни и миндаля. Одни исследователи (Р. В. Камелин) признают самостоятельность рода вишня (*Cerasus*), в его состав включают черешню и виды вишни [4]. Миндаль (*Amygdalus*) Р. В. Камелин относит к роду *Prunus*. А. Л. Тахтаджян [21] и Н. Н. Цвелев [15] признают родовую самостоятельность вишни и миндаля. Некоторые ботаники (Д. Поттер с соавторами) объединяют вишню, черешню и миндаль в составе одного рода *Prunus* [20]. При характеристике того или иного таксона авторы систем придают важность строению вегетативных органов. Генеративные признаки в определителях растений описываются очень кратко, приводится лишь общая морфология цветка [3; 5]. Сроки цветения указываются очень приблизительные. Поэтому сравнение данных разных ученых затрудняет изучение различий между близкими видами. Для характеристики родов и их видов могут быть использованы дополнительные признаки, касающиеся проблем антэкологии. Рассмотрение этого вопроса имеет большое значение для выяснения системы опыления растений, особенно степени ксеногамии. Исследование изменений параметров цветка по фазам развития значимо для определения временных пределов восприимчивости к пыльце рыльца пестика, что необходимо в селекционной работе. Выявление отличительных признаков представителей разных видов растений поможет как в установлении филогенетических связей родов и видов, так и в решении многих проблем практической селекции.

Данные о морфологии и развитии вегетативных и флоральных апексов, характере заложения цветков и их членов у представителей



семейства розоцветные, в том числе у видов *Cerasus*, малочисленны, у *Microcerasus* и *Amygdalus nana* отсутствуют. В литературе приводятся очень краткие сведения о морфогенезе растений вишни обыкновенной сорта латвийская низкая [9]. Отрывочные сведения об особенностях развития цветковых почек вишни обыкновенной с момента их заложения до цветения представлены в работах С.И. Машкина [6] и А.А. Волошиной [2]. Очень краткое описание начала дифференциации цветковых почек черешни есть у Н.П. Березенко и А.Я. Радионенко [1]. Имеются также фрагментарные данные о ритме цветения растений *Cerasus* и культурных сортов миндаля, где авторы в основном ограничиваются указанием даты начала и окончания цветения, связывая ее с температурой [2; 8; 12; 13]. В литературе почти нет сведений о ритме цветения *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana*.

Слабая изученность перечисленных выше проблем определяет актуальность темы исследования авторов статьи.

Материал и методика

В качестве объектов были взяты представители нескольких видов, относящихся, согласно Н.Н. Цвелеву [15], к трем родам — *Cerasus* Mill. (*Cerasus fruticosa* — вишня степная, *C. vulgaris* — вишня обыкновенная, *C. avium* — черешня), *Microcerasus* M. Roem. (*M. tomentosa* — вишня войлочная) и *Amygdalus* L. (*Amygdalus nana* — миндаль низкий). Растения произрастают в Экологическом научно-образовательном центре ГОУ ВПО «Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина».

Цветочные почки фиксировали в смеси Карнуа (96%-ный этиловый спирт, хлороформ, ледяная уксусная кислота в пропорции 6:3:1) [16]. Обработка материалов проводилась по общепринятой методике [7].

Результаты и обсуждение

Плодоносящие побеги у многолетних растений формируются из апикальной и пазушных почек, внутри которых заключен апекс — активный ростовой центр, обеспечивающий формирование всех органов и первичных тканей [18]. Нами установлено, что переход вегетативных апексов в префлоральное состояние контролируется как внешними, так и внутренними факторами. Теплые весна (среднемесячная температура апреля — +6,8°C, мая — +14,1°C) и начало лета (среднемесячная температура июня — +18,7°C), умеренно обеспеченные влагой, завершение процессов развития семян на растении способствуют переходу апикальной меристемы в почках возобновления в префлоральное состояние, когда формируются будущие цветки. У исследуемых видов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* начало дифференциации цветковых почек совпадает с окончанием роста побегов. Подобный вывод согласуется с данными многих авторов [2; 9—11; 14].

Последовательность этапов органогенеза цветка у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* протекает в общих чертах одинаково, имеются различия лишь в сроках наступления фаз. Раньше всех эти процессы наступают у черешни (I декада



июля), затем начинается органогенез у вишни войлочной, вишни обыкновенной, вишни степной (II декада июля) и миндаля низкого (III декада июля). Развитие цветков у изученных видов охватывает два вегетационных периода. Во время первого периода (июль — октябрь) в генеративных почках формируются археспориальные клетки, пыльники и семязачатки. В период покоя растения вступают в конце октября. Развитие цветков возобновляется в марте — апреле следующего года. В течение второго периода (март — июль у *Cerasus* и *Microcerasus*; март — сентябрь у *Amygdalus nana*) происходят процессы микро- и мегаспорогенеза, формирования пыльцы, развития зародышевого мешка, цветения, оплодотворения, созревания семян и плодов и т. д.

С началом перехода апикальной меристемы в почках возобновления в префлоральное состояние начинают развиваться цветки. По мере заложения отдельных цветков и особенно с появлением их частей объем флоральной меристемы постепенно сокращается. Части цветков путем периклинальных делений последовательно закладываются на цветоложе в виде меристематических бугорков побега (примордиев) от периферии к центру у всех видов (рис.). Первоначально на конусе нарастания побега появляется от 1 до 5 бугорков — зачатков цветков (число бугорков зависит от количества закладывающихся цветков). Бугорки вытягиваются цилиндрическими столбиками, образуя на верхушке валик. Сначала формируются бугорки чашелистиков околоцветника. Для чашечки характерен рост «сверху вниз» (термин из работы [19]). Появляются примордии верхней части чашечки — зубцов чашелистиков, позднее развиваются сросшиеся основания чашелистиков. Заложившиеся примордии чашечки сначала растут апикально, потом их рост становится интеркалярным. Клеточные деления около основания зубцов чашелистиков распространяются на всю окружность апекса, и таким образом возникает сростнолистная чашечка. Через 5—10 дней между бугорками чашелистиков, но немного выше их, формируются и приподнимаются отдельные бугорки лепестков. Для лепестков характерен верхушечный и боковой рост. Через 7—10 дней чуть выше бугорков лепестков образуются бугорки тычинок (два ряда). В последнюю очередь (через 5—10 дней) флоральный апекс формирует примордии плодолистика, которые закладываются в виде серповидного валика.

Процессы заложения цветков и их частей происходят в почке. У *Cerasus avium* в почках закладываются только цветки, у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* почки вегетативно-генеративные. У вишни степной, вишни обыкновенной и вишни войлочной в почках одновременно с цветками формируются зачатки листьев; у миндаля низкого — небольшие побеги с несколькими листьями. Цветочная почка у всех изученных видов закрытого типа, состоит из почечных чешуй коричневого цвета (снаружи) и зеленого (внутри), плотно окружающих молодые бутоны. После распускания цветка наружные чешуи опадают, на побеге остаются зеленые чешуи, которые с наружной стороны приобретают розовый оттенок. Во время выдвигания бутонов у растений *Cerasus* фотосинтезирующие почечные чешуи (от 3 до 7) отходят от цветоножек, увеличиваются в размерах (в 2 раза) и



выполняют функцию прицветников. Такие чешуи у *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* мало увеличиваются во время роста и развития цветка, слегка подсыхают, а во время распускания цветка остаются прижатыми к чашечке.

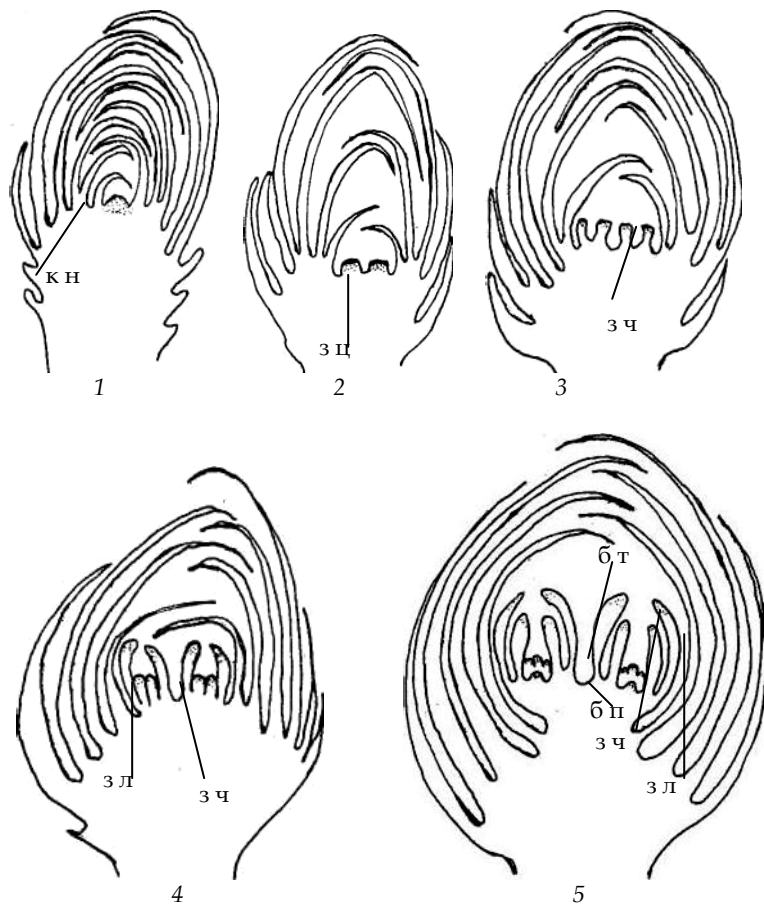


Рис. Фазы развития цветковых почек в период органогенеза у *Cerasus vulgaris*:

1 – почка с конусом нарастания побега; 2 – почка с зачатками цветков в виде цилиндрических бугорков; 3, 4 – формирование в почке зачатков чашелистиков и лепестков; 5 – формирование бугорков тычинок и бугорка пестика; з ц – зачатки цветков; з ч – зачатки чашелистиков; з л – зачатки лепестков; б т – бугорки тычинок; б п – бугорок пестика; к н – конус нарастания побега

Общий план строения цветков *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* сходный. Цветки актиноморфные, пятимерные, с двойным околоцветником, состоят из четырех концентрических кругов; элементы околоцветника сложены створчато. Срастание оснований чашечки, лепестков и тычинок на общем цветоносе образует особую структуру – гипантий. Цветки обоеполые. Фертильные части цветка представлены пестиком и тычинками. Тычинки прикрепляются к краю гипантия с внутренней стороны и расположены в два круга. Выявляется диморфизм тычинок – они различаются по



длине в наружном и внутреннем кругах. Поэтому все тычинки предпочтительнее разделять на «верхние» и «нижние», которые в цветке чередуются. Такое деление условное, так как в каждом круге имеются тычинки, различающиеся по положению и размерам в ходе развития цветка. Гинецей состоит из одного плодолистика. Следует отметить, что закладывающихся плодолистиков у исследуемых видов два, из которых один впоследствии дегенерирует [17]. Плодолистик образован завязью, стилодием и рыльцем. Завязь нижняя, к началу цветения одногнездная. Цветки одиночные или собраны в малоцветковые соцветия. Размеры частей цветков у видов не строго постоянны. Некоторые особенности строения и развития цветков исследуемых видов таксоноспецифичны. Наиболее важные видовые признаки: форма гипантия, размеры и цвет околоцветника, характер зазубренности края зубцов чашелистика, угол отгиба зубцов чашечки, число тычинок, опушение плодолистика.

В жизненном цикле цветков растений *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* выделяется пять фаз.

Фаза I — «плотный зеленый бутон». Зеленые чашелистики плотно сомкнуты на верхушке бутона, закрывая все остальные части цветка. Длина лепестков немного меньше, чем у чашелистиков. Длина пестика составляет $\frac{2}{3}$ высоты бутона. Тычинки плотно прижаты к пестику; тычиночные нити короткие, изогнуты по направлению к центру бутона. Эта фаза самая продолжительная. Время начала выдвигания из почек зеленых бутонов у всех изученных видов примерно одинаковое, в разные годы колеблется в зависимости от метеоусловий (последняя декада марта — первая декада апреля). Окончание фазы у видов различается: у вишни войлочной и черешни — I–II декада апреля, у вишни обыкновенной, вишни степной и миндаля низкого — II декада апреля.

Фаза II — «белый бутон». Ее можно разделить на две стадии: Па — белый плотный бутон, Пб — белый рыхлый бутон.

Стадия Па характеризуется преимущественным развитием лепестков по сравнению с чашелистиками. Длина лепестков примерно в 1,5 раза превышает длину чашелистиков. Чашелистики плотно прижаты к лепесткам. Несколько удлиняются столбики пестиков, оставаясь прикрытыми стерильными частями цветка. У *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris* и *C. avium* встречаются бутоны, в которых длина пестика увеличена, а стилодии с рыльцами выходят из сомкнутых частей цветка на 2–4 мм. Такие бутоны обычно имеются в нижнем ярусе кроны растения; цветки из них раскрываются позже других цветков, часто не образуя плоды. Удлиняются тычиночные нити, оставаясь изогнутыми по направлению к пестику. Тычинки наружного круга находятся на уровне $\frac{2}{3}$ высоты пестика; тычинки внутреннего круга — в прежнем положении (на $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ высоты завязи).

Стадия Па длится не более 10 дней. У вишни войлочной и черешни в годы с нормальными для Тамбовской области температурными условиями она продолжается с 15–20 апреля до 20 апреля — 2 мая; у миндаля низкого — с 15 апреля до 2 мая; у вишни обыкновенной и вишни степной начало стадии — 12–15 апреля, окончание — 20 апреля — 5 мая.

Стадия Пб характеризуется быстрым ростом всех структур цветка. Увеличиваются размеры лепестков. Длина лепестков больше, чем у ча-



шелестиков, в 2–2,5 раза. Рыльца пестиков немного ниже уровня верхнего края лепестков. Немного выпрямляются и удлиняются тычиночные нити. Тычиночные нити наружного круга тычинок почти дорастают до уровня рыльца пестика, внутреннего — остаются изогнутыми по направлению к пестику.

Стадия IIб проходит быстро — за 1–4 дня (у всех видов). В годы с нормальными для Тамбовской области температурными условиями у вишни войлочной она проходит с 1 по 4 мая, у черешни и миндаля низкого — 2–5 мая, у вишни обыкновенной и вишни степной — 5–9 мая.

Фаза III — начало распускания цветка. Пластинки лепестков и зубцы чашелистиков начинают отходить от пестика и тычинок, оставаясь слегка выпуклыми снаружи (у миндаля низкого и вишни войлочной лепестки менее выпуклые). Удлинения столбика пестика незначительные. Рыльце пестика слегка клейкое, зеленовато-желтого цвета, покрыто железистыми сосочками. Тычиночные нити наружного круга тычинок еще более выпрямляются. Тычиночные нити внутреннего круга тычинок, удлиняясь, остаются изогнутыми. Отдельный цветок раскрывается в течение 30 минут — нескольких часов (в зависимости от температуры среды). Цветки на растении распускаются не одновременно (в течение 1–4 дней).

Фаза IV — полное распускание цветка. Пластинки лепестков занимают типичное для них отогнутое положение. У черешни, вишни обыкновенной и вишни степной зубцы чашечки после раскрытия цветка отогнуты более сильно, чем лепестки, а также почти касаются сросшейся части чашечки. Зубцы чашечки миндаля низкого и вишни войлочной после раскрытия цветка располагаются в одной плоскости с лепестками.

Высота пестика достигает своих максимальных значений. Рыльце пестика влажное, покрыто слегка липкой жидкостью, способствующей фиксации пыльцы. Сосочки рыльца хорошо выражены (у всех видов).

При распускании цветка тычиночные нити постепенно выпрямляются и увеличиваются в длину. У видов *Cerasus* и *Microcerasus* наблюдается асинхронность в развитии: верхние тычинки всегда находятся на более ранней стадии развития по сравнению с нижними тычинками. Сначала удлиняются нити верхних тычинок, затем почти дорастают до их размеров нити нижних тычинок. После распускания цветка в пасмурную погоду первыми вскрываются пыльники нижних тычинок, затем (на следующий день) и пыльники из верхних тычинок. В солнечные дни вскрывание пыльников из верхних и нижних тычинок у видов *Cerasus* и *Microcerasus* происходит беспорядочно: сначала вскрывается примерно половина тычинок с солнечной стороны (независимо от разделения на верхние и нижние тычинки), позже — остальные тычинки. У *Amygdalus nana* тычинки обоих кругов созревают одновременно.

Тычиночные нити у видов *Cerasus* и *Microcerasus* после распускания цветка почти ровные, в то время как у *Amygdalus nana* тычиночные нити внутреннего круга тычинок остаются изогнутыми и после распускания цветка.

Полное распускание цветков на растении происходит не одновременно (у всех видов). Поэтому можно выделить несколько стадий, во время которых происходит распускание цветков: начало цветения растения (распускается $1/6$ – $1/4$ часть всех цветков на растении), полное



цветение (распускается более 50 % цветков) и окончание цветения (более 80 % цветков распустилось, часть из них находится в фазе отцветания).

Сроки цветения зависят в основном от температуры окружающей среды. В годы, когда среднесуточные положительные температуры устанавливаются весной довольно рано, цветение начинается раньше. Так, в 2008 г. цветение у изучаемых видов наблюдали на 10–12 дней раньше, чем в прежние годы: у миндаля низкого начало цветения было зафиксировано 23 апреля, вишни обыкновенной и вишни степной – 27 апреля, вишни войлочной – 12 апреля, черешни – 18 апреля. В годы с нормальными для Тамбовской области весенними температурами цветение видов обычно происходит в начале мая. Так, в 2007, 2009 и 2010 гг. начало цветения миндаля низкого наблюдали 7, 6 и 2 мая соответственно, черешни – 9, 2 и 4 мая, вишни обыкновенной – 13, 8 и 5 мая, вишни войлочной – 5 и 1 мая, вишни степной – 13, 6 и 5 мая. Продолжительность цветения у черешни и вишни обыкновенной составляет в среднем 6–7 дней, миндаля низкого и вишни степной – 5–6 дней, вишни войлочной – 7 дней.

Фаза V – отцветание. Рыльца пестиков и тычинки сухие, слегка потемневшие; пестики увядают. Лепестки и чашелистики увядают. Лепестки после увядания опадают сразу; чашелистики – через 3–8 дней. На длительность фазы влияет деятельность опылителей и погодных условий. Распустившийся цветок в зависимости от этих факторов может отцвести за несколько часов. При отсутствии опыления фаза растягивается до 2–4 суток.

Таким образом, последовательность этапов органогенеза цветочной почки у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* протекает в общих чертах одинаково, имеются различия лишь в сроках наступления фаз. Части цветков поочередно закладываются на цветоножке в виде меристематических бугорков побега (примордиев) от периферии к центру. Соблюдается обычная для двудольных растений последовательность заложения частей цветка – чашечка, венчик, андроцей, гинецей. В цветках исследуемых видов со сростнолистной чашечкой сначала закладываются свободные зубцы чашечки, а ее основание возникает уже сросшимся. В литературе по этому поводу приводятся данные о том, что у эволюционно более продвинутых видов стадии независимого формирования примордиев чашелистиков выпадают, а части чашечки появляются в онтогенезе уже сросшимися, как у изучаемых видов [8].

Цветочная почка у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* закрытого типа. После распускания цветка у растений *Cerasus* фотосинтезирующие почечные чешуи становятся больше в 2 раза, выполняют функцию прицветников; у *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* почечные чешуи мало увеличиваются во время роста и развития цветка, остаются прижатыми к чашечке.

Общий план строения цветков *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* сходный, типичный для представителей семейства Rosaceae. Некоторые особенности строения и развития цветков исследуемых видов таксонспецифичны: форма гипантия, размеры и цвет околоцветника, характер зазубренности края зубцов чашелистика, угол отгиба зубцов чашечки, число тычинок, опушение плодолистика.



Заключение

Существующие до сих пор разные мнения о систематическом положении родов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* свидетельствуют о необходимости привлечения дополнительных признаков, характеризующих процессы формирования и развития цветка, которые авторами определителей растений ранее не учитывались при описании видов. Выявленный общий план заложения фертильных и стерильных частей цветков, близких в систематическом отношении родов, с одной стороны, и значительная межвидовая вариабельность некоторых структур цветков, сроков их формирования и развития, с другой стороны, могут быть полезны при диагностике видов. Сходство по общим антропоэкологическим характеристикам подтверждает тесное филогенетическое родство исследуемых таксонов. Межвидовые антропоэкологические различия говорят о важности использования для диагностики видов дополнительных признаков.

155

Список литературы

1. Березенко Н.П., Радионенко А.Я. Морфогенез та ембріональний розвиток черешни (*Cerasus avium* L.) // Український ботанічний журнал. 1965. Т. 22, №6. С. 9–17.
2. Волошина А.А. Морфогенез цветковых почек черешни и вишни и роль температурного фактора в их развитии в условиях Крыма // Вопросы опыления и оплодотворения плодовых деревьев: труды гос. никитского бот. сада. Харьков, 1970. Т. 45. Вып. IV. С.19–35.
3. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С. и др. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М., 2003. Т. 2.
4. Камелин Р.В. Розоцветные (Rosaceae). Барнаул, 2006.
5. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006.
6. Машкин С.И. Особенности морфогенеза вишни в связи с ее стадийным развитием // Тр. совещания по морфогенезу растений 12–17 ноября 1959 г. М., 1961. Т. 2. С. 225–231.
7. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1974.
8. Первухина И.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970.
9. Романовская О.И. Биология цветения и оплодотворения латвийской низкой вишни: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1952.
10. Ряднова И.М. Сроки закладки и зимостойкость плодовых почек // Физиология растений. 1958. Т. 5, №3. С. 349–357.
11. Саламатов М.М. Вишня в Западной Сибири. Новосибирск, 1959.
12. Симагин В.С. Формовое разнообразие, биология цветения и плодоношения вишни кустарниковой в лесостепи среднего Приобья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1978.
13. Судакевич Ю.Е. Влияние климатических условий на зимнее развитие почек плодовых культур // Работы по физиологии, биохимии и цитологии растений. Ялта, 1962. С. 47–57.
14. Тетерев Ф.К. Черешня и биологические основы ее осеверения. М., 1964.
15. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. С. 460–461.



16. Цитологические исследования плодовых и ягодных культур / под ред. Г. А. Курсакова. Мичуринск, 1976.
17. Шамров И. И., Яндовка Л. Ф. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) // Бот. журн. 2008. Т. 93, №6. С. 902–914.
18. Эзау К. Анатомия растений. М., 1980. Т. 1–2.
19. Payer J. B. Traite d'organogenie compare de la fleur. Paris, 1857. Т. 1–2.
20. Potter D., Eriksson T., Evans R. Phylogeny and classification of Rosaceae // Plant Systematics and Evolution. 2007. № 266. P. 5–43.
21. Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997.

Об авторах

156

Людмила Федоровна Яндовка — канд. биол. наук, доц., Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина, e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

Вероника Михайловна Тарбаева — д-р биол. наук, проф., заместитель председателя Комитета по природным ресурсам Ленинградской области, e-mail: tarbaeva@yandex.ru

About authors

Dr. Ludmila F. Yandovka — Associate Professor, Tambov State University, e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

Prof. Veronika Tarbaeva — deputy chair of the Leningrad Region Natural Resource Committee, e-mail: tarbaeva@yandex.ru