

УДК 634.512:631.57

ББК 42.357

Ш-54

*Шехмирзова Мерем Джумальдиновна, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры естествознания ФГБОУ ВПО «Майкопский государственный технологический университет», тел.: 8(918)4240660;*

*Бжецева Нуриет Рамазановна, заведующая кафедрой естествознания, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент ФГБОУ ВПО «Майкопский государственный технологический университет», тел.: 8(918)4238484.*

## **ЯВЛЕНИЕ ДИХОГАМИИ У ОРЕХОВОПЛОДОВЫХ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ОНТОГЕНЕЗ ЦВЕТКА И ПЛОДА**

(рецензирована)

*В статье рассматриваются вопросы дихогамии – явления неодновременного созревания в одном цветке тычинок и пестиков у орехово-плодовых, его влияние на индивидуальное созревание плода и плодоношение.*

*Рассматриваются протерандричные и протерогеничные особи в коллекционном участке орехово-плодовых у одновозрастных насаждений, а также влияние погодных условий на продолжительность цветения, созревание плодов от полости завязи до зрелого состояния; прослеживаются детально дифференциация тычиночных и пестичных цветков до образования зародыша и эндосперма, т.е. окончательного созревания семени.*

*Ключевые слова: дихогамия, орехово-плодовые, закладка почек, цветение и плодоношение, протерандричные и протерогеничные особи, завязь, зародыш, семядоли, эндосперм, нуцеллус, интегумент.*

*Shekhmirzova Merem Dzhumaldinovna, Candidate of Agricultural Sciences, associate professor of the Department of Natural Science of FSBEI HPE “Maikop State Technological University”, tel.: 8 (918) 4240660;*

*Bzhetseva Nuriet Ramazanovna, Candidate of Agricultural Sciences, associate professor, head of the Department of Natural Science of FSBEI HPE “Maikop State Technological University”, tel.: 8 (918) 4238484.*

## **DICHOGAMY IN WALNUT TREES AND ITS INFLUENCE ON THE ONTOGENESIS OF FLOWERS AND FRUITS**

(reviewed)

*The article examines the dichogamy - non-simultaneous ripening phenomenon of stamens and pistils in one flower in walnut species and its impact on individual fruit ripening and fruiting.*

*Proterandrous and proterogenic individuals in the collection site of the same age walnut plantations, as well as the impact of weather conditions on the duration of flowering, ripening from the cavity of the ovary to maturity have been considered; detail differentiation of stamen and pistil flowers before the formation of the embryo and endosperm, i. e. the final maturation of the seed has been traced.*

*Keywords: dichogamy, walnuts, buds, flowering and fruiting, proterandrous and proterogenic individuals, ovary, embryo, cotyledons, endosperm, nucellus, integument.*

Семейство «Ореховые» включает в себя 7 родов и около 60 видов листопадных однодомных деревьев, распространенных в широколиственных лесах. В естественной флоре Северо-Западного Кавказа ореховые представлены родом «Орех». Яркими представителями этого рода, имеющими большое народно-хозяйственное значение являются орех грецкий и орех черный. Все виды ореха быстрорастущи и долговечны, отличаются исключительно ценной древесиной. Кроме этого, как ценнейшее плодородное дерево орех грецкий широко культивируется на Кавказе.

Орех черный *Juglans nigra* L. – перспективный интродуцент Северного Кавказа. Благодаря исключительной ценности древесины, высокой продуктивности и большой декоративности самого дерева, он не имеет себе равных в регионе. Более того, в последние годы разработана технология приготовления оригинального высоко-витаминизированного варенья из зеленых плодов.

Повсеместно хорошо растет и плодоносит, не подвергается болезням и вредителям, не подмерзает даже в суровые зимы. В связи с введением орехоплодовых – грецкого и черного – в культуру, изучение биологии цветения и плодоношения, а также урожайности является вопросами первой значимости.

Настоящие исследования выполнены нами на видовой коллекции рода «Орех» в Краснодарском лесохозяйственном селекционном центре (г. Белореченск). Основной целью исследований явилось – изучение проявления дихогамии у орехоплодовых, влияния её на онтогенез плода и плодоношение. Обычно перекрестному опылению энтомофильных растений способствует наличие дихогамии. Дихогамия – явление одновременного созревания в одном цветке тычинок и пестиков, когда либо тычинки созревают раньше пестиков, либо наоборот. В обоеполых цветках наиболее часто наблюдается более раннее созревание тычинок. Такое явление дихогамии называется протерандрией; если рыльце созревает раньше пыльников – протерогинией.

Насаждение заложено в начале 70-х годов. Большая часть его деревьев регулярно плодоносит, несмотря на неудачный выбор участка. Насаждение создано на тяжелых слитых кавказских черноземах, хотя общеизвестно, что орехоплодовые предпочитают свежие, хорошо аэрируемые плодородные почвы.

Орехо-плодовые – однодомные, ветроопыляемые растения с раздельнополыми цветками и ярко выраженной дихогамией. У одних, протогиничных, особей первоначально зацветают пестичные цветки, несколько позже – тычиночные. У других, протандричных, вначале зацветают тычиночные цветки, а затем – пестичные. Поскольку явление дихогамии имеет прямое отношение к урожайности орехоплодовых, возникла необходимость в постановке стационарных опытов.

Проведенные в 2010-2014 гг. наблюдения показали, что период цветения мужских и женских цветков на протогиничных деревьях более длителен, чем у протандричных. Урожайность же протогиничных особей была выше, чем у протандричных на 10-15 %.

Подмечено, что на продолжительность цветения пестичных цветков существенное влияние оказывают погодные условия в период цветения. В частности, относительно умеренная температура воздуха, 16-19<sup>0</sup>С, и сравнительно высокая относительная влажность 80-90 % растягивают период цветения на 7-8 дней. В засушливые годы (средняя температура 19,5<sup>0</sup>С, влажность воздуха 62%) продолжительность цветения мужских и женских цветков на 5-7 дней короче, чем в оптимальных условиях цветения. У большинства деревьев мы не наблюдали дихогамии. В среднем промежуток времени между раскрытием разнополых цветков, как на протогиничных, так и на протандричных деревьях в различные годы составил 3-7 дней. Период одновременного цветения и тычиночных цветков в пределах одной особи составил 1-4 (2) дня. У 5% особей цветение пестичных и тычиночных цветков совершенно не совпадало.

Вместе с тем, не отмечено ни одной формы со смешанным (полигамным) типом цветения, когда период цветения тычиночных и пестичных цветков одной особи полностью совпал бы. У ореха грецкого такой тип цветения отмечен у 8% деревьев; поэтому орех грецкий и отличаются повышенной и стабильной урожайностью плодов. У деревьев ореха черного с максимальным периодом совпадения разнополых цветков урожайность по годам была выше и стабильнее, чем у других особей.

Закладка цветочных почек у черного и грецкого орехов происходит весной и в начале лета, предшествующих году цветения.

Первые стадии дифференциации тычиночных цветков в почках (развивающихся на побегах в пазухах листьев) можно наблюдать уже в конце мая начале июня. В октябре-ноябре тычиночные цветки оказываются почти совершенно сформированными и в таком состоянии зимуют; весной происходит полное развитие всех цветков соцветия. Заложение пестичных цветков в верхушечных почках наблюдается в первых числах июля. К периоду зимнего покоя они развиваются слабо и обычно еще не имеют дифференцированных листочков околоцветника. Отличаясь вначале замедленным развитием, и зимую в зачаточном состоянии, пестичные цветки очень быстро заканчивают свое развитие весной, а цветение их наступает лишь на несколько дней позже тычиночных.

Тычиночный цветок. Развивающиеся сережки в конце мая - начале июня еще скрыты в кроющих чешуях и имеют вид маленьких почек, диаметром около 1 мм. Однако в пазухах каждого из верхних зачаточных, листочков, представляющих собой небольшие меристематические выросты, можно уже заметить намечающийся меристематический бугорок. Анализ сережек, достигших диаметра 2-2,5 мм и выступающих из кроющих чешуй (начало июня), показал ряд переходов от меристематического бугорка до зачаточного цветка с первыми признаками дифференциации тычинок.

Меристематический бугорок (цветочный зачаток) срощен с влагалищной частью кроющего листа и развивается на внутренней поверхности листового влагалища. В связи с базальным ростом листа цветочный зачаток отодвигается от оси соцветия и как бы передвигается вверх по влагалищу.

На поверхности цветочного зачатка возникает 2 бугорка, поставленные один к другому под углом около 50°. За ними, в направлении, к центру цветочного зачатка, возникают еще 4 бугорка, расположенные накрест. Первоначально возникшие бугры представляют собой будущие прицветнички, а 4 последующих – листочки околоцветника. Впоследствии образовавшиеся бугры постепенно увеличиваются в размерах и в процессе роста изгибаются и склоняются над центральной частью цветка. В то же время в центре цветочного зачатка в неопределенном количестве возникают другие бугорочки – будущие тычинки.

Далее процесс роста цветков замедляется, а в верхней части соцветия возникают новые листья с пазушными зачатками цветков. К зиме сережка имеет размеры около 4 мм в диаметре и до 10 мм в длину. В нижней ее части расположены цветки, диаметром около 1 мм, с более или менее сформированными пыльниками, а в верхней части – зачатки с тычиночными буграми. Одновременно с развитием цветков свободный наружный конец каждого из кроющих листьев, представляющий пластинку листа, разрастается в ширину и в толщину, грубеет и приобретает чешуеобразный вид, прикрывает цветок, расположенный по его влагалищной части. Чешуеобразные пластинки кроющих листьев плотно примыкают друг к другу, причем каждая нижняя чешуйка частично прикрывает две расположенные выше. Весной процесс формирования конечных цветков соцветия и рост его частей возобновляются. Влагалища кроющих листьев сильно удлиняются, но чешуевидная листовая пластина почти не увеличивается; цветки достигают нормальных размеров (около 5 мм по длинной оси).

Во взрослом цветке основания прицветничков и листочков околоцветника сращены между собой. В процессе роста прицветнички нередко оказываются расположенными в один круг с листочками околоцветника. Часто наблюдается редукция отдельных листочков околоцветника (за исключением обращенного к пластине кроющего листа, который всегда присутствует) и прицветничков.

Число тычинок – от 6 до 25, расположены чаще беспорядочно. Тычиночные нити очень короткие. Связник широкий, часто листоватый, более или менее выходящий за пределы пыльников. Пыльники, расположенные по 2 и часто смещенные на внутреннюю поверхность связника, прямые, удлиненные, двугнездные, вскрывающиеся 2-мя продольными боковыми щелями. К осени наружная поверхность цветка покрывается волосками, которые изреживаются по времени цветения вследствие увеличения размеров цветка.

Редуцированные цветки, как правило, располагаются в верхушечной части соцветия.

Пестичный цветок. В первых числах июля конус нарастания верхушечных почек сильно вытягивается и на нём появляются выпуклости, имеющие боковое расположение по отношению к концу нарастания. Выпуклости эти состоят из меристемы и представляют собою зачаточные кроющие листья, в пазухах которых одновременно развиваются цветочные зачатки.

В дальнейшем на наружной, по отношению к оси соцветия стороне выпуклости, начинается дифференциация листовой пластинки. Сначала намечается небольшой бугорок, который постепенно удлиняется, уплощается и, изгибаясь в результате неравномерного роста, склоняется над вздутой базальной частью. В этот же период на периферии базального вздутия наблюдаются усиленные деления клеток, вследствие чего центр его становится вдавленным, а края приподнятыми. Когда пластинка листа, вырастая, прикрывает вдавленную поверхность, в этой впадине возникают 4 накрест расположенных бугорка – будущие листочки околоцветника. Прицветничков, даже на таких ранних стадиях развития, у пестичного цветка не наблюдается. Таким образом, вздутую базальную часть можно считать сросшимся с редуцированными прицветничками – листовым влагалищем, в пазухе которого, тесно и изначально сращено с ним располагается цветок.

Пестичные цветки зимуют в стадии образования впадины на поверхности цветочного зачатка или же, образовав бугры листочков околоцветника. Размеры их в этот период едва достигают 0,4 мм. Весной происходит полная дифференциация листочков околоцветника и плодолистиков. В набухшей почке вначале наблюдается рост всей периферической части цветка, а затем в центре появляется углубление – полость завязи. На верхней части внутренней поверхности стенок углубления, на плодолистиках, образуются 2 широких выроста, дифференцирующихся затем в два рыльца, замыкающих сверху полость завязи. Внешняя поверхность стенок завязи покрывается многочисленными железистыми волосками, отсутствующими лишь в местах соприкосновения цветочных зачатков.

Во второй половине апреля почки, содержащие пестичные цветки, раскрываются, и в течение 3-5 дней вырастает молодой облиственный побег, несущий на конце бутоны пестичных цветков. К концу первой декады мая бутоны достигают 2,5x5 мм, начинается цветение. Мощная, покрытая густым, железистым опушением завязь заканчивается крупными, мясистыми, бахромчато-бордавчатыми рыльцами, которые у основания окружены свободными концами листочков около-

цветника. Листовая пластинка кроющего листа, остающаяся свободной, развита ещё слабее, чем у тычиночного цветка, и имеет вид более или менее заостренного зубца, расположенного непосредственно у основания свободных частей листочков околоцветника. Свободный край влагалища в виде слабого выступа, цельно крайнего или слабозубчатого.

Закладка почек, содержащих тычиночные цветки, дифференциация последних происходят в период, характеризующийся не жаркой, но теплой погодой, с достаточным количеством осадков (около 80 мм в месяц) и обильными росами.

Развитие почек с пестичными цветками захватывает лишь конец этого благоприятного периода, так как с половины июля начинается жаркая засушливая погода, чем, по-видимому, и объясняется крайне медленная дифференциация зачатков пестичных цветков, предшествующий цветению. Наоборот, бурное их развитие наблюдается весной перед цветением, т.е. в более влажный период года.

Плод. Полость завязи образуется ещё до раскрывания набухшей весной почки. Центральная часть дна этой полости, одновременно с образованием самой полости, начинает вытягиваться вверх. Однако в ней остаются 4 накрест расположенных участка, в которых рост вверх задерживается. Так возникают будущие неполные перегородки плода. В точке скрещивания перегородок на плаценте намечается небольшой бугорок. Это – начало дифференциации семяпочки. Вокруг центрального бугорка появляется пальцевидный валик – будущий интегумент. Развитие интегумента очень замедленно и поэтому нуцеллус долго остаётся в значительной степени обнаженным; только к концу цветения он развивается настолько, что образует микропеле. Почти одновременно с интегументом у его основания появляются два широких выроста плаценты. В период цветения они разрастаются, заполняя всю поверхность завязи, и к концу цветения срастаются с ее стенками. С этого момента, в связи с усиленным разрастанием завязи, к процессу деления клеток выростов присоединяется ещё их растяжение. Вследствии растяжения эти клетки сначала становятся прозенхимными, а в начале июня, в связи с прекращением процесса деления и наступлением предела их растяжимости, начинают разрушаться. В завязях, достигших 2/3 нормальных размеров плода, ткань плацентарных выростов уже совершенно разрушена и обнаруживается лишь в виде бесформенной массы в складках стенок завязи.

На поперечном разрезе цветочных плодоножек проводящие пучки расположены правильным кольцом с флоэмой, обращенной наружу. Непосредственно под завязью, с одной стороны проводящего кольца, 3 смежных пучка, отходя от общего кольца, образуют листовой след кроющего листа цветка. Затем отходят листовые следы двух прицветников, настолько редуцированных, что только в этом месте их проводящая система остается более или менее ясно различимой.

От пучков, отходящих к периферии, остается ослабленная проводящая система оси, представленная на поперечном разрезе кольцом более мелких проводящих пучков. От этого кольца также отходят листовые следы, принадлежащие 4 листочкам околоцветника. Внутри остается ещё более ослабленное кольцо из мелких пучков, дающее 2 довольно мощных листовых следов плодолистиков.

Семя. В оплодотворенной семяпочке зародышевый мешок, с образовавшимися в нем зародышем и эндоспермом, сильно разрастаются и заполняют пространство, занятое ранее нуцеллусом. Клетки нуцеллуса в этот период значительно увеличиваются в размерах, и, разрастаясь, отступают вместе с интегументом к периферии полости плода. Эндосперм нуклеарного типа, имеет жидкую консистенцию. Зародыш вначале развивается очень медленно. Во второй декаде июня, когда завязь уже имеет в диаметре около 2,5 см и длину около 3 см, зародыш едва достигает ширины 0,3-0,5 мм. Далее его рост несколько усиливается и к концу первой декады июня зародыш достигает уже 2,7 мм (завязь увеличивается до 3,5 см в диаметре). В этот период в зародыше ясно различимы две листовато-щитовидные, довольно мясистые семядоли, маленький корешок и зачаточная почечка. Зародыш в эмбриональном семени отделен со стороны корешка от интегумента лишь очень тонким слоем эндосперма и нуцеллуса, а семядоли как бы нуждаются в жидком эндосперме. Семя быстро разрастается, заполняя полость завязи. Интегумент и нуцеллус облицовывают стенки полости завязи, в результате чего интегумент принимает их очертание и становится мозговидно-морщинистым. Нуклеарный эндосперм, вследствие многократного деления ядер, разрастается. Внутренняя часть эндосперма остается жидкой, а периферическая, примыкающая к нуцеллусу, становится прозрачной. На поперечном разрезе центральной части оплодотворенной семяпочки (в начале июля) видно, что интегумент состоит из однородных полигональных клеток, заполненных протопластом. В наружной трети толщи интегумента развиваются проводящие пучки, на границе с нуцеллусом интегумент одет тонкой кутикулой. Клетки нуцеллуса очень крупные, тонко-семенные, мельчающие к периферии: в них ясно

видно протоплазменное содержимое и имеется по одному чрезвычайно крупному ядру с хорошо различимым ядрышком. Клетки нуцеллуса, граничащие с эндоспермом, полуразрушены. К началу июля все клетки интегумента укрупняются, а наружный ряд клеток дифференцируется в своеобразный эпидермис. Клетки его многократно делятся в различных направлениях, вследствие чего эпидермис становится неравномерно многорядным. Развиваются крупные устьица и кутикула. Проводящие пучки несколько укрупняются. Клетки мякоти интегумента заполнены крахмалом. Слой клеток интегумента на границе с нуцеллусом иногда напоминает по строению наружный эпидермис. Нуцеллус представлен лишь 2-3 рядами гигантских клеток, обычно вытянутых тангентально. Изнутри к остаткам нуцеллуса примыкает эндосперм, приобретающий здесь структуру, сходную с клеточной. Ядра в этой части эндосперма мельче, чем в типичной, нуклеарной. По созреванию семени семядоли разрастаются, утолщаются и приближаются к остаткам нуцеллуса. Эндосперм сохраняется местами между семядолями и нуцеллусом в виде густой слизи, создающей впечатление клеточной ткани. В зрелом семени семядоли примыкают к интегументу с прослойкой остатков нуцеллуса. Интегумент, представляющий теперь семенную кожуру, в общих чертах сходен с выше описанным. Клетки нуцеллуса, оставаясь слоем в 2-3 ряда, имеют вид тонкой беловатой пленки, в то время как интегумент окрашен в различные оттенки коричневого цвета.

У орехов рода *Juglans* интегумент, принявший в начальных стадиях развития плода складчатый облик, остаётся таким же и в дальнейшем, после разглаживания внутренней поверхности плода.

На основании этого можно сделать вывод: у форм орехоплодовых с максимальным совпадением периода цветения тычиночных и пестичных цветков, происходит самоопыление: от этого в будущем зависит их урожайность.

#### ***Литература:***

1. Алентьев П.Н. Культуры ореха чёрного в России. М.: Сапфир, 1998, С. 325.
2. Орлова Н.А. Биоэкологические особенности растений рода Югланс в Чуйской долине: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Фрунзе, 1998. 68 с.
3. Сухоруких Ю.И., Алентьев П.Н. Орех грецкий и чёрный на юге России. Майкоп: Качество, 1999. 210 с.
4. Щепотьев Ф.Л., Рихтер А.А., Павленко Ф.А. Орехоплодовые лесные культуры. М.: Лесная пром-сть, 1978. 253 с.