

УДК 582.675.1:581.46:581.162.3

Марко Н.В.

ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ *ADONIS VERNALIS* L. (RANUNCULACEAE)

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, г. Ялта,
e-mail: nataly-marko@rambler.ru

Ключевые слова: *Adonis vernalis*, цветок, андроцей, гинецей, пыльцевое зерно, опыление

В последнее время наблюдается уменьшение численности многих видов растений, в связи с чем проводятся различные мероприятия, направленные на сохранение раритетных видов флоры. К редким видам растений, численность особей которых сокращается, относится исследуемый вид: *Adonis vernalis* L. (горицвет весенний, сем. Ranunculaceae). В литературе имеются многочисленные сведения о природоохранном статусе и соэкологической характеристике этого вида [1, 2, 5–7, 12, 21]. Известно также, что *A. vernalis*, как лекарственное растение, много лет используется как в народной, так и в официальной медицине для лечения сердечно-сосудистых заболеваний [14]. Для успешной реализации задач сохранения биоразнообразия необходимы знания особенностей репродуктивной биологии видов и их видоспецифичных генеративных признаков, которые во взаимодействии с множеством экологических факторов обеспечивают продукцию семян [8]. В природе и при интродукции *A. vernalis* возобновляется преимущественно семенным путём [4, 10, 17]. Нами проводится изучение особенностей естественного возобновления *A. vernalis*, включая все этапы репродуктивного процесса. При этом большое значение имеет знание антэкологии, как одного из важнейших аспектов репродуктивного процесса [22]. В связи с этим нами было проведено изучение морфологической структуры цветка, некоторых особенностей фенологии, способов и типов опыления *Adonis vernalis*.

Материалы и методы

Исследования проводили в ценопопуляциях *A. vernalis* в Крыму. Для определения фенофаз у *A. vernalis* использовали методику Аюш Мате [11]. В исследованиях цветения и опыления использовали методики А.Н. Пономарёва [16], В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина [13]. Сбор насекомых-опылителей проводили согласно методики В.В. Попова. Видовая принадлежность насекомых-опылителей была

определена к.б.н. А.А. Хаустовым. Изучение морфологической структуры генеративных органов цветка, а также наблюдения за ходом раскрытия пыльников и рыльца проводили на растениях в лабораторных условиях под микроскопом МБС-1. Морфологические описания составлены согласно терминологии А.А.Федорова, З.Т. Артющенко [19]. Анализ зрелой пыльцы проводили на временных препаратах, окрашенных ацетоорсеином, под микроскопом Jenaval фирмы Carl Zeiss в десяти полях зрения. Для выяснения вопроса о возможности завязывания семян у *A. vernalis* при самоопылении и в случае апомиксиса изолировали 30 бутонов длиной 10-12 мм, часть бутонов кастрировали. Опыт проводили в течение двух сезонов.

Результаты исследований

A. vernalis – это многолетнее поликарпическое травянистое растение, на одной особи которого может развиваться от 1 до 20-25 побегов. На верхушках побегов 1-го, 2-го порядков генеративных особей *A. vernalis* формируются цветки. Один куст может насчитывать до 40 цветков, в среднем, хорошо развитый куст *A. vernalis* имеет 10-15 цветков (рис.1). По срокам цветения в Крыму *A. vernalis* относится к ранне-средне-весеннецветущей группе растений, так как зацветает в 3-й декаде марта–1-ой декаде апреля при среднесуточной температуре воздуха +10°C - +11°C. При таких же температурах в Воронеже он зацветает во 2-й декаде апреля [15], в Курске цветет в конце апреля - в мае [20]. Необходимо отметить фенологическую асинхронность процесса цветения куста *A. vernalis* (рис.1). Первыми раскрываются цветки на побегах I порядка, а впоследствии с периодичностью в 5-7 дней в базипетальной последовательности (то есть сначала цветки на верхних побегах II порядка, затем - нижних) раскрываются цветки на побегах II порядка. Наши наблюдения за процессами цветения и опыления на локальной популяции *A. vernalis* в с. Лозовое (Симферопольский р-н) показали, что цветение одного цветка в зависимости от погодных условий длится от 6 до 12 дней, цветение куста растягивается до 20-30 дней.

Цветок *A. vernalis* крупный, 40-70 мм в диаметре, верхушечный, одиночный, простой, полный, обоеполый, актиноморфный, симметричный (рис. 1, 2). Все части цветка свободные, располагаются по спирали с неодинаковым числом членов в кругах. Чашечка подпестичная, опадающая, имеет 5 свободных чашелистиков, расположенных горизонтально. Чашелистики широкояйцевидные, с наружной стороны зеленовато-серые, опушенные, с внутренней стороны голые, жёлто-зелёные. Венчик раздельнолепестной, опадающий. Лепестки длиннее чашелистиков, ланцетовидные,

цельные, с заострённой верхушкой и незначительными зубцами по краю, расположены горизонтально по отношению к центральной оси, в числе 16-18. Окраска лепестков золотисто-желтая, поверхность глянцевая, с неглубокими узкими бороздками.



Рис. 1. Внешний вид куста *Adonis vernalis* L.



А



Б

Рис. 2. Раскрытый цветок *A. vernalis* (А - геркогамия на ранних стадиях цветения; Б - вертикальное положение раскрытых пыльников в цветках *A. vernalis* на более поздних этапах цветения).

Андроцей полимерный, составлен многочисленными (100-130 шт.) тычинками, которые располагаются по спирали, образуя 3-4 круга, и прикрепляются к тору. Развитие пыльников идет асинхронно, центростремительно. Тычиночные нити жёлтые, довольно длинные (в 1,5 раза превышают длину пыльников), тонкие, изогнуты у основания и способны менять своё положение на разных этапах цветения. Пыльники тоже жёлтые, при помощи связника неподвижно соединены с тычиночной нитью. Форма пыльников линейная, они свободные, четырехгнездные, двутековые. Теки разделены хорошо

выраженным связником. Раскрываются пыльники в центростремительном направлении, рассеивая зрелые 2-клеточные пыльцевые зерна. Зрелая пыльца трёхбороздная (размером 3,13-3,2 мкм), с сетчатой экзиной, способствующей лучшему ее прикреплению к насекомым-опылителям, которых привлекает яркая окраска цветка. Соотношение морфологически нормальной и аномальной пыльцы на протяжении всего периода цветения значительно не менялось, что говорит об её устойчивости, а количество нормальной пыльцы составило 92% - 98%, то есть вполне достаточное для опыления и оплодотворения.

Гинецей состоит из множества маленьких, жёлтых, сидячих, апокарпных плодолистиков, спирально расположенных на коническом удлинённом цветоносе (рис. 2). Каждый плодолистик опушен, имеет короткий шиловидный столбик, остающийся на завязи и сохраняющий свою форму, а также отогнутое наружу клювовидное рыльце. Угол отгиба столбиков и рылец зависит от их положения на цветоносе, в направлении снизу вверх угол отгиба увеличивается. Рыльце желобчатое, двулопастное, имеет густое опушение, представленное прозрачными трихомами, служащими для улавливания и удержания пыльцы. Рыльца сухие, хотя при определенном освещении создается впечатление, что на них имеются капельки жидкости. Одногнездная завязь содержит один семязачаток, из которого развивается семя [9]. Нектарники отсутствуют.

В результате эмбриологических исследований развития андрогенеза и гинецея мы установили, что для цветка *A. vernalis* характерна протогиния. По мнению Н.П. Старшовой [18], протогиния у растений носит приспособительный характер и является более эффективным механизмом, препятствующим самоопылению, чем протерандрия. Для *A. vernalis* характерно наличие на одном растении нескольких цветков, находящихся в разных фазах развития, что может в определенной степени способствовать гейтоногамии.

С целью изучения способов опыления *A. vernalis* нами были проведены наблюдения за ходом распускания цветка в лабораторных и естественных условиях. В полураскрытом цветке все пыльники закрыты, зеленовато-желтые. На этой стадии в пыльниках периферических кругов проходит дифференцирующий митоз, а в пыльниках центральных кругов ещё растут микроспоры. Однако женская генеративная сфера уже готова к опылению и к оплодотворению. Через сутки начинают раскрываться пыльники наружного круга тычинок. Пыльники раскрываются равномерно продольной щелью по всей длине пыльцевого мешка. В это время

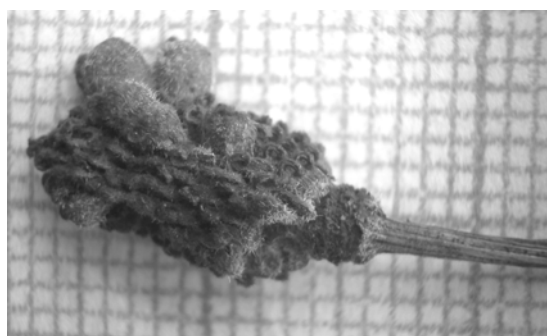
многочисленные рыльца, скученные в центре цветка, окружены как бы венцом столь же многочисленных тычинок, 1/2 часть гинецея выступает над пыльниками, предоставляя возможность опыления другой пылью. Все цветки идентичны, в каждом цветке пространственно разделены андроцей и гинецей, то есть в этот период в цветках *A. vernalis* наблюдается геркогамия (рис. 2, А).

В течение 1-2 дней раскрываются все пыльники наружного круга (некоторые из них в пол-оборота закручиваются по спирали) и большая часть пыльников среднего круга тычинок, тычиночные нити принимают вертикальное положение (над пыльниками выступает уже 1/3 часть гинецея). Но, тем не менее, автогамии препятствуют внутренние тычинки, пыльники которых в это время закрыты и смыкаются друг с другом цельным кругом, образуя вокруг завязей своеобразный щит (рис. 2, Б), препятствующий попаданию собственной пыли на рыльца пестиков. На четвертые сутки в лабораторных условиях, при отсутствии опылителей, воспринимающая поверхность рылец не имела пыли. Впоследствии неопыленные рыльца и закрытые пыльники внутреннего круга тычинок чернели и увядали. В природе пыльники внутренних тычинок раскрывались на 5-6 день цветения. Однако цитологический анализ пыли взятой из разных мутовок тычинок показал наличие большого количества стерильных аномальных пыльцевых зерен в пыльниках центральной мутовки. Следовательно, в основном собственная пыльца из этих пыльников не сможет осуществить процесс оплодотворения, однако автогамия все таки возможна.

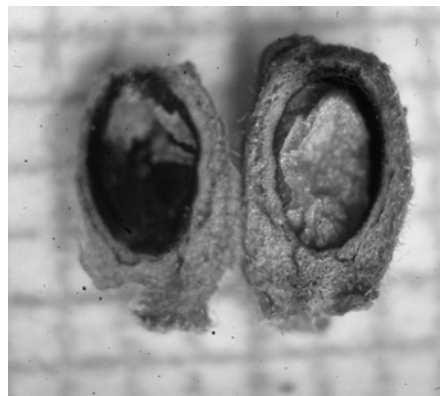
Эксперименты на предмет формирования апомиктических семян (проводили кастрацию тычинок) в естественных условиях произрастания *A. vernalis* (в популяции) и при самоопылении, дали отрицательный результат. В большинстве случаев при самоопылении завязи, а впоследствии и цветоложе, чернели и увядали. Лишь на одном растении, при самоопылении, из 106 заложившихся семязачатков образовалось 5 морфологически нормальных плодов, но без семян (рис. 3). Согласно полученным результатам, мы предполагаем наличие в генеративной сфере *A. vernalis* механизмов самонесовместимости.

Наши наблюдения за процессами цветения и опыления на локальной популяции *A. vernalis* в с. Лозовое (Симферопольский р-н) показали, что основным способом переноса пыли является энтомофилия. Опылителем, активно посещающим цветки, является пчела медоносная - *Apis mellifera* L. Причем, перенос пыли насекомым осуществлялся как на цветки, принадлежащие одному

растению (гейтоногамия), так и на цветки разных растений того же вида (ксеногамия). Согласно Е.И.Демьяновой [3, с.116], «...у дихогамных растений гейтоногамия рассматривается, как резервный способ опыления при несостоявшемся перекрестном опылении».



А



Б

Рис. 3. Образовавшиеся в результате самоопыления плоды *A. vernalis* (А- соплодие, Б – раскрытый плод без семени).

Выводы

Таким образом, морфологическая структура цветка, асинхронность развития генеративных структур (протогиния), пространственное разграничение мужских и женских гамет (геркогамия), центростремительное вскрытие пыльников и динамика положения пыльников в процессе цветения *A. vernalis* препятствуют автогамии и способствуют аллогамии. В связи с чем следует отметить большое значение наличия опылителей в период цветения, так как основным способом опыления является энтомофилия. Наличие или отсутствие опылителей, а также динамика раскрытия и закрывания цветка связаны с гидротермическими условиями окружающей среды. В то же время, в качестве резервного типа опыления для *A. vernalis* возможна автогамия.

Исходя из того, что основным опылителем *A. vernalis* является пчела медоносная - *Apis mellifera* L. рекомендуем для повышения уровня завязывания семян вида устанавливать пасеки возле его естественных популяций, что также полезно и пчеловодам, так как *A. vernalis* является одним из первоцветов.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Аннотированный каталог редких, исчезающих и эндемичных растений флоры Крыма, культивируемых в Никитском ботаническом саду / [сост. д.б.н. В.Н. Голубев, И.И. Маслова]. – Ялта: Изд-во Гос. Никит. ботан. сада, 1985. – 31 с.

2. Вопросы развития Крыма: научно-практический дискуссионно-аналитический сборник: материалы к Красной книге Крыма / [авт.-состав. В.В. Корженевский, А.В. Ена, С.Ю. Костин; ред. Г.Н. Гржибовская]. – Симферополь: Таврия-плюс, 1999. – Вып. 13. – 163 с.
3. Демьянова Е.И. Аллогамия / Е.И. Демьянова // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции: в 3 т / ред. Т.Б Батыгина. - Т. 3: Системы репродукции. — СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 115–119.
4. Івашин Д.С. До біології і екології горицвіту весняного (*Adonis vernalis* L.) / Д.С. Івашин // Український ботанічний журнал. – 1962. – Т. 19, № 4. – С. 84–90.
5. Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны / [сост. Ю.А Лукс., И.В. Крюкова, Л.А. Привалова]. – Ялта: Изд-во Гос. Никит. ботан. сада, 1975. – 20 с.
6. Красная книга: Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под. ред. академ. А.Л. Тахтаджяна. – Л.: Наука, 1975. – 204 с.
7. Крюкова И.В. Заповедные растения Крыма: справочник / И.В. Крюкова, Ю.А. Лукс, Л.А. Привалова. – Симферополь: Таврия, 1980. – 96 с.
8. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р.Е. Левина. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
9. Марко Н.В. Женская генеративная сфера *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae) / Н.В. Марко // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 2005. – Вып. 91. – С. 82–86.
10. Марко Н.В. О естественном возобновлении *Adonis vernalis* L. и *Paeonia tenuifolia* L. в Крыму / Н.В. Марко, С.В. Шевченко // Труды Никит. ботан. сада: Физиологические и эмбриологические исследования высших растений / под ред. д.б.н. С.В. Шевченко. – 2005. – Вып. 125. – С. 88–98.
11. Мате А. Индекс цветения и индекс репродуктивности *Adonis vernalis* L. / Акош Мате // Растительные ресурсы. – 1977. – Т. 13, Вып. 4. – С. 686–692.
12. Мельник В.І. Горицвіт весняний (*Adonis vernalis* L.) в Україні: [монографія] / В.І. Мельник, М.І. Парубок – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – 163 с.
13. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений: Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / [сост. В.Н. Голубев, Ю.С. Волокитин]. – Ялта: Изд-во Гос. Никит. ботан. сада, 1986. – 37 с.
14. Мінарченко В.М. Атлас лікарських рослин України (хорологія, ресурси та охорона) / В.М. Мінарченко, І.А. Тимченко. – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – 172 с.
15. Муковкина З.П. Ранневесенние дикорастущие декоративные растения в Воронежском ботаническом саду / З.П. Муковкина, А.Н. Киричев, Л.М. Карташова // Бюлл. Глав. ботан. сада. – 1985. – Вып. 136. – С. 29–32.
16. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений / А.Н. Пономарев // Полевая геоботаника: [в 5 т] / под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – М.: Наука, 1959–1976.
17. Пошкурлат А.П. Семенное размножение горицвета весеннего (*Adonis vernalis* L.) / А.П. Пошкурлат // Научн. докл. высш. школы: биол. науки. – 1969. – № 7. – С. 54–59.
18. Старшова Н.П. Популяционные аспекты детерминации пола / Н.П. Старшова // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции: в 3 т / Ред. Т.Б Батыгина. – Т. 3: Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 88–93.

19. Федоров А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок / А.А. Федоров, З.Т. Артюшенко; фотографии М.Б. Журманова. – Л.: Наука, 1975. – 352 с.
20. Цибанова Н.А. К биологии горицвета (*Adonis vernalis* L.) // Труды Центр.-Чернозёмного гос. заповедника им. В.В. Алёхина. – 1960. – Вып. 4. – С. 209–222.
21. Чопик В.И. Дикорастущие полезные растения Украины: [справочник] / В.И. Чопик, Л.Г. Дудченко, А.Н. Краснова – К. : Наукова думка, 1983. – 399 с.
22. Шевченко С.В. Антэкологические аспекты репродуктивной биологии цветковых растений / [С.В. Шевченко, Т.Н. Кузьмина, Н.В. Марко, А.Г. Тер-Погосян, А.Д. Ярославцева] // Матеріали читань присвячених 300-річчю з дня народження К. Ліннея, (Луганськ, 21–25 травня 2007 р). – Луганськ: Элтон-2, 2007. – С. 23–25.

Н.В. Марко

**ОСОБЛИВОСТІ АНТЕКОЛОГІЇ *ADONIS VERNALIS* L.
(RANUNCULACEAE)**

Ключові слова: *Adonis vernalis*, квітка, андроцей, гінецей, пилкове зерно, запилення

У статті наведені результати дослідження однієї з найважливіших фаз у репродуктивному процесі рослин – фази цвітіння *Adonis vernalis* L.. Детально описана морфологічна будова квітки, послідовність розкриття пиляків і лопатей приймочки. Показані механізми перенесення пилку з пиляків на приймочку маточки у природних та лабораторних умовах (за відсутності запильників). Встановлено, що основним типом запилення *Adonis vernalis* є алогамія, при можливій автогамії.

N.V. Marko

**ANTHECOLOGICAL PECULIARITIES OF *ADONIS VERNALIS* L.
(RANUNCULACEAE)**

Key words: *Adonis vernalis*, flower, androecium, gynaecium, pollen grain, pollination

The results of investigating the blooming phase of *Adonis vernalis* L. are presented. The morphological structure of the flower, the sequence of the opening of anthers and blades of stigmata are described in detail. The mechanisms of pollen transportation into the pistil's stigma in natural and laboratory conditions are shown (if there is no pollinator). It is determined that allogamy is the main type of *Adonis vernalis* pollination, autogamy being also possible.