

О. А. Опалко<sup>1</sup>, А. І. Опалко<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

<sup>2</sup>Уманський національний університет садівництва

## ОСОБЛИВОСТІ ПОВТОРНОГО ЦВІТІННЯ ПОКРИТОНАСІННИХ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН

Узагальнено дані літературних джерел щодо цвітіння покритонасінних рослин, відхилень від норми у розвитку квітки і суцвіття, зокрема феномену несвоєчасного цвітіння, а також обговорено результати власних спостережень щодо особливостей повторного цвітіння деревних рослин у Національному дендрологічному парку «Софіївка» НАН України. Показано, що повторне цвітіння пов'язане з різкими коливаннями метеорологічних умов як у рік повторного цвітіння, так і під час закладання квіткових бруньок у рік, що передує цвітінню. Переважна більшість зафіксованих у НДП «Софіївка» випадків несвоєчасного цвітіння належить до групи передчасного літньо-осіннього цвітіння, хоча й траплялися факти запізненого весняного цвітіння. Адаптивний характер повторного цвітіння настає лише за умови формування повноцінного схожого насіння.

### Вступ

Пізнання процесів статевого розмноження, зокрема проявів статі, і насамперед статевого диморфізму у рослин, привертає постійну увагу рільників ще з часів Стародавнього Єгипту, в якому вже тоді поряд з багатьма гермафродитними рослинами вирощували такі роздільностатеві культури як фінікова пальма (*Phoenix dactylifera* L.), інжир (*Ficus carica* L.), рицина (*Ricinus communis* L.), шпараг або спаржа (*Asparagus officinalis* L.) та ін. За понад вікове вивчення особливостей, пов'язаних зі статевою диференціацією вищих рослин на різних рівнях організації (квітка, особина, популяція, вид), з'ясовано численні механізми, що забезпечують вчасне настання статевого процесу, органом якого у покритонасінних є квітка [2, 7, 23]. З-поміж найбільш значущих успіхів, досягнутих з часів Ч. Дарвіна [31] науковцями різних країн, слід назвати описи плинну статевої диференціації і власне цвітіння, виявлення географічного поширення і систематичної приналежності рослин різних статевих форм [30, 32, 33, 36, 39], а також обґрунтування у 1936 році М. Х. Чайлахяном гормону цвітіння — флоригена [22, 24] та виконана у 21-ому сторіччі ідентифікація матеріальних носіїв й умов експресії генів, під контролем яких синтезується і транспортується по рослині цей гормональний комплекс [17, 28, 34, 37, 40].

Надзвичайно складний і багатоваріантний процес цвітіння сформувався впродовж еволюції систем розмноження покритонасінних рослин як основа запліднення й наступного розвитку плодів і насіння, власне, як основа статевого розмноження рослин. Внаслідок реакцій яровизації і фотоперіодизму, які також розвивалися впродовж тривалої еволюції, цвітіння (за нормальних умов) відбувається в найбільш сприятливий для запилення та запліднення кожної рослини період [8, 11, 13, 14, 22, 24]. Йдеться не лише про певний відтинок сезону, а й про години доби. Однак у цьому досконалому процесі формування генеративних органів у покритонасінних рослин періодично трапляються різні відхилення від норми, аномалії розвитку квітки і суцвіття, фасціації, утворення додаткових пелюсток, гетеростилія, несвоєчасне (здебільшого дворазове, однак трапляється трьох- і чотирьохразове) цвітіння.

Феномен несвоєчасного цвітіння рослин описаний багатьма дослідниками [5, 6, 9, 12, 15, 20, 29, 40]. Обговорено зв'язок несвоєчасного цвітіння зі стресовими умовами середовища, в яких розвивалися рослини, відростання і вторинне цвітіння рослин на згарищах [12], повторне цвітіння у скороплідних форм горіха волоського — *Juglans regia* [19], цитоморфологічні особливості квіток вторинного цвітіння *Cerasus vulgaris*, зокрема вишневих, вишне-черешневих і вишне-черемхових гібридів, і перспективи

їх використання в селекції вишні [27]. Описані випадки повторного цвітіння шовковиці білої — *Morus alba* L. [3], видів мікровишні роду *Microcerasus* Webb. Emend Spach. [18], кизильників — *Cotoneaster* Medik. [1] та різних інтродуцентів [15], особливості зародків насіння аличі — *Prunus cerasifera* Ehrh., отриманого від повторного цвітіння [10].

Разом з тим, збільшення кількості повідомлень про повторне цвітіння (наприкінці літа — на початку осені) представників різних видів деревних рослин, квітки яких зазвичай розпускаються у травні–червні, спонукають до аналізу існуючої інформації щодо механізмів цвітіння та причин, що можуть зумовлювати відхилення процесів цвітіння від норми.

### Матеріали та методи досліджень

Вивчали цвітіння представників колекційного фонду деревних рослин Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України (НДП «Софіївка»), а також відслідковували повідомлення про факти повторного цвітіння у різних містах України. Під час узагальнення доступної інформації зважали на дані, отримані внаслідок аналізу спостережень, виконаних у різні роки науковцями різних наукових шкіл щодо механізмів індукування розвитку генеративних органів та можливостей регулювання цвітіння вищих рослин [1, 3–6, 9, 10, 12, 15, 18–20, 27–29, 32, 33, 35, 40]. Класифікацію фактів повторного цвітіння проводили за В. Л. Вітковським [4].

### Результати досліджень та їх обговорення

Різноманіття квіток, а також процесів мікро- і макроспорогенезу, запилення, запліднення, формування зародка й утворення плоду сформувалось під віковим еволюційним пресингом [8, 26]. Залежно від спроможності запліднюватись від запилення власним пилом, чи пилом іншого генотипу розрізняють автогамні (самозапильні) й алогамні (перехреснозапильні) рослини. Вважають, що у процесі доместикації самозапильні культури виникли від перехреснозапильних дикорослих видів внаслідок багаторазового підсвідомого обмеження перехресного запилення і підсвідомого штучного добору. Саме тому кількість видів самозапильних рослин значно менша, ніж перехреснозапильних [21, 23]. На надзвичайне різноманіття біологічних механізмів, що сприяють перехресному запиленню звертав увагу ще Ч. Дарвін (1876) [31]. Нині відомі численні морфо-фізіологічні й генетичні механізми, що сприяють

алогамії. Це гетеростилія й дихогамія (протандрія й протогінія) у гермафродитних, метагінія й метандрія у роздільностатевих, різні форми самонесумісності, селективне запліднення тощо.

Найбільш надійним з таких механізмів блокування самозапилення і сприяння перехресному запиленню є роз'єднання жіночих і чоловічих генеративних органів і формування їх на різних рослинах або на певній відстані на тій самій рослині. Такі рослини, як наприклад, фінікова пальма, дводомні коноплі, шпинат, хміль, обліпіха, деякі горіхоплідні тощо, жіночі й чоловічі квітки розвивають на різних особинах. Саме тому їх називають дводомними рослинами. Чоловічі й жіночі квітки однодомних рослин розташовані на тій самій рослині, але на певній відстані, наприклад у кукурудзи, кавунів, гарбузів, огірків, кокосової пальми, волоського горіха, ліщини та інших культур. Кількість однодомних видів досить велика. Їх налічується близько 10% від усіх одно- і 4% від усіх двосім'ядольних рослин. Переважна більшість рослин має гермафродитні (двостатеві) квітки. Однак і у них існує чимало інших можливостей, щоб запобігти самозаплідненню. Це протандрія, коли пилок досягає швидше, ніж приймочка маточки здатна його прийняти, а також протогінія, коли пиляки досягають із запізненням, після того, як запліднення відбулося пилом іншої рослини. Протандрія трапляється досить часто, в тому числі у буряків, соняшнику, салату, петрушки, селери. Протогінія властива капустяним рослинам, багатьом зерновим злакам та іншим видам. У багатьох плодкових культур — яблуні, груші, сливи та ін. — протогінія практичного значення не має, тому що самозапліднення у них майже не відбувається завдяки численним генетичним й фізіологічним механізмам самонесумісності. У розвиток дарвінівських ідей сучасні дослідники вивчають особливості будови квітки, якості, кількості і способи перенесення пилку та запліднення, ступінь само- і перехресної несумісності, вплив інбридингу, частку перехресного запліднення для самозапильних і частку самозапліднення для перехреснозапильних рослин тощо [21]. Так квітки, що запилюються комахами, приваблюють їх завдяки нектару і пилку (джерела перги), запаху і надзвичайному різноманіттю кольорів. Квітки багатьох рослин набувають найсильнішого аромату саме в той час, коли відбувається активний літ комах, що запилюють їх. Відомо, що квітки петунії, жимолості, пеларгонії та інших запилюваних нічними метеликами

рослин починають найсильніше пахнути у вечірні години доби, натомість квітки, що запилюються бджолами та іншими денними комахами із заходом сонця майже перестають випускати аромат. Забарвлення квіток окремих видів приваблює переважно певних комах. Так бджоли летять насамперед до квіток синього й фіолетового кольору, тоді як нічні метелики — до білих і блідо-жовтих. Форма квіток деяких орхідей нагадує самицю комах-запилювачів, чим приваблює самців (запилення таких орхідей відбувається до того, як з'являються самиці, які могли б «конкурувати» з квітками за увагу самців).

У 1936 році внаслідок проведення низки експериментів з фотоперіодичної регуляції цвітіння М. Х. Чайлахян передбачив існування природного комплексу фітогормонів, що стимулює цвітіння рослин, і назвав його флоригеном. За сприятливих умов (оптимальної температури повітря і відповідної тривалості світлового дня) у листі утворюються фізіологічно активні речовини, що стимулюють цвітіння. Вони надходять тканинами рослини з листя в бруньки і ініціюють формування квіток. У досліджах зі щепленням рослин встановлено, що флориген пересувається від квітучої рослини-донора до вегетуючої рослини-рецептора, сприяючи зацвітання останньої. У цих же досліджах з'ясовано, що флориген не має видової специфіки: він ініціює цвітіння рослин різних видів і фотоперіодичних груп [24].

З'ясувалося, що обробка гіберелінами стимулює зацвітання довгоденних рослин, яким бракує цього фітогормону, однак не впливає на цвітіння короткоденних. Натомість щеплення рослин з різною вибагливістю щодо фотоперіоду сприяє зацвітання обох [24]. Феномен прискорення вступу у пору плодоношення внаслідок щеплення живців з ювенільних сіянців багаторічних дерев здавна використовується селекціонерами плодових культур для прискореного оцінювання якості плодів новостворюваних гібридів [21]. Емпіричними способами було знайдено інші способи скорочення ювенільної фази розвитку гібридних сіянців [38], однак молекулярні механізми регулювання часу цвітіння були розкриті після тривалих фундаментальних досліджень шведськими вченими, очолюваними професором Ове Нільсоном [35] на модельному генетичному об'єкті *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. тільки у 2005 році [34]. За підтвердження можливості використання відкритих на *Arabidopsis* закономірностей для регулювання часу цвітіння багаторічних деревних рослин Ове

Нільсон у 2007 році отримав престижну премію Маркуса Валенберга. Для цього було проведено ряд маніпуляцій з транскрипції гена FT від *A. thaliana* в геном роду *Populus* L. Ген FT функціонував ектопічно, що дало змогу прискорити хід ювенільної фази розвитку рослин і відповідно прискорити їхній вступ у плодоношення.

У природних умовах цвітіння більшості рослин помірного клімату розпочинається за температури повітря близько 10–12 °С. Його початок, як і розпускання бруньок, відбувається за рахунок запасних поживних речовин у стовбурі, гілках, провідних коренях і майже не залежить від функціонування самої кореневої системи. Здебільшого за температури близько 13 °С цвітіння триває 10–12 діб, а в суху погоду з температурою 20–25 °С — лише 5–6 діб. За дощової погоди з температурою, нижчою за 12 °С, воно може продовжуватись до 15 діб і більше, тоді як за температури 30–32 °С і сонячної погоди триває лише 3–4 доби [16].

Генеративні бруньки, що дають початок суцвіттю і квіткам, закладаються в різні строки. В одних рослин це відбувається навесні того ж вегетаційного періоду, коли рослина цвіте, а в інших — у рік, що передує цвітінню, зазвичай у другій половині літа [11]. У деревних рослин процес закладання квіткових бруньок (залежно від виду рослини, зони, в якій вона росте, і агротехніки) відбувається у червні–серпні попереднього року [4, 14]. Час початку диференціювання плодових бруньок дуже близький до моменту, коли починає припинятися ріст пагонів. У цей період швидко зростає концентрація вуглеводів у тканинах, причому суха, спекотна погода прискорює цей процес [25]. Початок закладання бруньок може змінюватись на декаду і більше залежно від метеорологічних умов, породно-сортового складу, віку і фізіологічного стану рослин [16]. Рясне зрошення може спричинювати затримку термінів диференціювання плодових бруньок [25]. У дерев, переважаних урожаєм, закладання квіткових бруньок починається пізніше, ніж у неплодоносних, у вишні й сливи — пізніше порівняно з яблунею, у вологі роки — пізніше, ніж у посушливі [16].

Спочатку починають формуватись вегетативні бруньки — з меристемних тканин на верхівці конуса наростання утворюються зачатки стебла і листків. Потім виникає генеративна меристема, опуклості на верхівці конуса наростання, пізніше відокремлюються квіткові горбики — перші зачатки квіток.

Згодом, в процесі диференціації, до зими утворюється квітколоже, і на ньому закладається оцвітінна — чашолистки і пелюстки, формуються пиляки й плодолистки, плоді гнізда і насінні зачатки, пилки і зародкові міхури, а навесні утворюються гамети [16].

У природних умовах помірної зони процес формування квіток плодкових рослин зазвичай триває до 250–300 днів, охоплюючи літньо-осінній і зимово-ранньовесняний періоди [4]. Для того, щоб апекси вегетативних бруньок диференціювались у генеративні, необхідні певні внутрішні умови як у меристемних клітинах конусів наростання, так і в гілках, на яких вони розміщені. Такі умови створюються, насамперед, внаслідок послаблення росту пагонів, яке зумовлюється значним підвищенням концентрації і активності інгібіторів росту. У цей період відбувається утворення чи активізація специфічних ферментів і фітогормонів, зокрема гормону цвітіння, які активізують гени генеративного розвитку, що, в свою чергу, зумовлює закладання і диференціацію квіткових бруньок. Однак для цього процесу потрібен відповідний хід метаболізму — активний синтез специфічних ДНК, РНК, білку, вуглеводів та відповідне забезпечення азотом, фосфором, мікроелементами, водою тощо. Ці специфічні умови необхідні для першої стадії розвитку квіток (закладання квіткових бруньок), а для другої стадії (диференціації) — такі самі, як і для росту вегетативних органів. Диференціація квіткових бруньок у зерняткових плодкових порід (яблуня, груша) здебільшого починається в період інтенсивного росту плодів. У дерев з надмірним цвітінням і надвисоким урожаєм квіткові бруньки закладаються слабо або й зовсім не формуються, що зумовлює нерегулярність (періодичність) плодоношення. У кісточкових порід, крім пізньостиглих сортів сливи і персика, процеси закладання генеративних бруньок і активного росту плодів не збігаються в часі — диференціація квіткових бруньок починається здебільшого в період, коли ріст плодів уже в основному закінчився. Тому у цих порід формуються необхідні внутрішні фізіолого-біохімічні умови для закладання генеративних бруньок, а отже і регулярного плодоношення [16].

Усі вищезгадані й інші процеси росту і розвитку рослин відбуваються під контролем відповідних генів, однак прояв кожного гена у фенотипі зумовлюється дією багатьох екзо- й ендегенних чинників. У процесі реалізації гена в ознаку умови

навколишнього середовища можуть суттєво модифікувати розвиток будь-якої ознаки чи властивості, зокрема формування генеративних органів. Велике значення мають ендегенні впливи, що полягають у взаємодії досліджуваного гена з іншими генами ядра й цитоплазми, які можуть гальмувати або підсилювати його прояв у фенотипі. Комплементарність та епістаз можуть заблокувати експресію навіть домінантних генів, тоді як для прояву рецесивного гена, крім розблокування комплексу ендегенних взаємодій, його слід перевести у гомозиготний стан [21]. Усі відхилення щодо проявів генів цвітіння у фенотипі, як і будь-якого гена, відбуваються у межах еволюційно-сформованої норми реагування і мають пристосувальне значення. Однак, якщо коливання умов середовища виходять за філогенетичні рамки, а отже, набувають стресового характеру, можуть виникати неадекватні зміни, що погіршують адаптивний потенціал генотипу. До таких ненормативних, здебільшого не адаптивних, змін належать фасціації та інші аномалії розвитку генеративних органів і, зокрема несвоєчасне цвітіння. Більшість описаних випадків несвоєчасного цвітіння непродуктивні, адже плоди, що досить часто можуть зав'язуватись при цьому [4, 8, 18] зазвичай дрібні [19], не досягають і не утворюють нормального насіння, а якщо й досягають, то для стимулювання розвитку зародків і забезпечення виживання сіянців науковці (у селекційно-генетичних експериментах) вдаються до спеціальних маніпуляцій [10, 27], включаючи техніку *in vitro*.

Перші повідомлення європейських ботаніків про несвоєчасне цвітіння рослин датуються XV сторіччям [5]. Пізніше все частіше й частіше стали з'являтися публікації про появу квіток у плодкових рослин у пізно-весняний, літній, осінній, а іноді навіть і в зимовий період, коли час звичайного весняного цвітіння давно минув (або ще не настав). За свідченням В. Л. Витковського це цікаве явище спостерігалось в багатьох районах помірної зони. Зокрема на території колишньої Росії факти повторного цвітіння у ягідних рослин описані в середині XIX сторіччя, однак інтерес до багатократного цвітіння рослин особливо зріс у XX сторіччі [4].

Унаслідок кумулятивної дії наднормових природних і антропогенних чинників в Україні, як і в усьому світі, нині відбуваються аномальні зміни клімату, а отже, коливання параметрів умов середовища, а особливо урбанізованого, у якому розвиваються

рослини, все частіше виходять за сформовані впродовж еволюції межі норми реагування, що стало одним із чинників повторного цвітіння.

Так, у жовтні 2004 року повторно зацвітали каштани у Львові, Києві, Івано-Франківську, Ужгороді, Вінниці та Тернополі. У липні 2005 року повторно зацвіли яблуні у Кіровограді, а восени — магнолії у Києві, на початку вересня 2006 року зацвіли каштани у центрі Донецька. У 2007 році повторно цвіли: бузок — поблизу Ялти; липи — в Одесі; яблуні, вишні, каштани — на Рівненщині. У 2008 — в Одесі й Києві знову зацвіли каштани в середині вересня, на початку жовтня 2009 — на Прикарпатті, на початку вересня 2012 року — у Черкасах і Полтаві, а у першій декаді жовтня цього ж року — у Львові та Тернополі. З поширенням каштанової молі вереснево-жовтнєве цвітіння каштанів стало типовим для пошкоджених рослин. Наприкінці червня і на початку липня 2013 року на вулицях Умані цвіла горобина звичайна (*Sorbus aucuparia* L.) і її форма *S. aucuparia* 'Pendula', а в кінці липня — бузина чорна (*Sambucus nigra* L.) та робінія звичайна (*Robinia pseudoacacia* L.).

Це явище не оминувало й рослини НДП «Софіївка». На початку вересня 2007 року повторно зацвіли кущі терну — *Prunus spinosa* L. (рис. 1), два види яблуні: *Malus baccata* (L.) Borkh. (рис. 2) і *M. pallasiana* Juz. (рис. 3), а у третій декаді вересня на гілках з плодами і посохлим від каштанової молі листям знову з'явилися пірамідальні суцвіття гіркого каштану звичайного — *Aesculus hippocastanum* L. (рис. 4). Крім того, у вересні розпустилися квітки молодого саджанця *M. spectabilis* (Ait.)



Рис. 1. Передчасне літньо-осіннє цвітіння терну (НДП «Софіївка», 4.09.2007)



Рис. 2. Передчасне літньо-осіннє цвітіння *M. baccata* (L.) Borkh. (НДП «Софіївка», 6.09.2007)



Рис. 3. Передчасне літньо-осіннє цвітіння *M. pallasiana* Juz. (НДП «Софіївка», 6.09.2007)

Borkh., для якого це взагалі було перше цвітіння. У наступні роки випадки повторного цвітіння траплялись рідше.

Однак восени 2007 року повторно цвіли окремі рослини *Cerasus vulgaris* Mill. Рослини цього виду повторно цвіли також восени у 2009–2011 роках; *Sorbus torminalis* (L.) Crantz (берека) — у 2010–2012 роках. Окремі дерева *Aesculus hippocastanum* L. — також повторно цвіли у 2010–2012 роках. Молодий саджанець *Sorbus aucuparia* L. 'Fastigiata' вперше зацвів у травні 2009 року, а у вересні цього ж року його квітки розпустилися повторно (рис. 5). Дворазове цвітіння цього ж саджанця спостерігали і у наступні 2010–2012 роки. У 2013



Рис. 4. Передчасне літньо-осіннє цвітіння *Aesculus hippocastanum* L. (НДП «Софіївка», 26.09.2007)



Рис. 5. Передчасне літньо-осіннє цвітіння *Sorbus aucuparia* L. 'Fastigiata' (НДП «Софіївка», 17.09.2009)

році повторно цвіла *Liriodendron tulipifera* L. та види *Catalpa* Scop.

За класифікацією В. Л. Витковського [4] всі прояви повторного цвітіння можна об'єднати у чотири групи:

- **запізніле весняне цвітіння**, що настає через 10–15 діб після основного (весняного) цвітіння. У таких випадках квітки повторного цвітіння розвиваються з бруньок, закладених у літньо-осінній період попереднього року разом з нормальними квітковими бруньками, однак з якихось причин їхній розвиток загальмувався і вони розпустилися пізніше, ніж інші квітки цього ж дерева;
- **передчасне весняно-ранньолітнє цвітіння** спостерігається на кінцях нових пагонів приблизно через 3–4 тижні після першого (основного) цвітіння. Квітки повторного цвітіння рослин цієї групи швидко розвиваються внаслідок диференціації закладених минулого року пазушних конусів наростання, що встигли завершити необхідний цикл свого розвитку впродовж осінньо-зимово-весняного періоду. До таких аномалій розвитку можуть призводити надлишок живлення в попередній рік, а також різні

пошкодження пагонів, зокрема зимові, і затримка в рості верхівкових бруньок. Унаслідок цього під час основного (весняного) цвітіння розпускаються лише окремі квітки, що unikли пошкодження. Натомість повторне цвітіння може бути досить рясним. У деяких генотипів йому передують інтеркалярний ріст пагонів із квіткових бруньок з верхівковим розташуванням квіток на кожному з них;

- **передчасне літньо-осіннє цвітіння** відбувається внаслідок прискореного формування квіток у літньо-осінній період біжучого року. Це найбільш поширена аномалія. Квітки, як і за нормального розвитку, формуються з верхівкових, тобто колишніх пазушних, конусів наростання, які вже завершили свій розвиток ще попереднього року. Тому відпадає потреба у понижених температурах. Навпаки, процес розвитку таких квіток йде активніше за підвищених (але не зависоких) температур;
- **передчасне зимове цвітіння** настає за різкого підвищення температури взимку після закінчення періоду природного спокою бруньок. Розпускаються квітки літньо-осіннього періоду формування, які нормально диференціювалися з клітин верхівкових конусів наростання, що раніше завершили цикл

свого розвитку. У нормі ці квітки мали б розпуститися лише весною, однак аномальне потепління (як імітація весни) спровокувало несвоєчасне цвітіння.

Хоча запропонована В. Л. Витковським класифікація [4] має переважно констатуючий характер, однак вона була досить зручною на час її формулювання і, з певними застереженнями, може бути використаною і нині. Відповідно, користуючись цією класифікацією до аномальних проявів можна віднести факти передчасного літньо-осіннього цвітіння та передчасного зимового цвітіння. Натомість запізніле весняне цвітіння можна вважати адаптивною відповіддю пошкодженої рослини на екзогенні стреси, завдяки чому зберігається можливість статевого розмноження. Передчасне весняно-ранньолітнє цвітіння — двоїста категорія, що за певних умов також може мати адаптивне значення і сприяти насінному розмноженню.

Передчасне зимове цвітіння ентомофільних рослин переважно аномальне, тоді як у деяких вітрозапильних, наприклад представників роду *Corylus* L., може виявитись продуктивним, особливо у роки з м'якими зимами та/або в регіонах з близькими до субтропічних метеорологічними умовами.

У яблуні, груші, сливи, смородини і багатьох інших рослин у роки з проявами передчасного весняно-ранньолітнього цвітіння з пазушних конусів наростання внаслідок інтеркалярного росту на заміщення ушкоджених верхівкових квіткових бруньок можуть формуватись пагони, на верхівках яких розташовуються квітки повторного цвітіння. Інтеркалярний ріст пагонів із квіткових бруньок вважається аномальним для згаданих культур, однак для малини, айви та деяких інших рослин саме інтеркалярна меристема забезпечує ріст квітконосів з суцвіттями чи окремими квітками. Вказаний тип цвітіння і плодоношення описаний як нормальний у вишні сорту Гріот всіх святих. Він вважається також типовим для горобини, глоду і ряду інших культур. [4].

Друге цвітіння зазвичай пов'язане з метеорологічними особливостями року. Найчастіше його спостерігають у роки сильної посухи, насамперед після спекотної і посушливої весни. Посуха під час масового цвітіння дерев сильно знижує інтенсивність їхнього цвітіння, завдяки чому частина мобілізованих минулого сезону поживних речовин залишається невикористаною. Істотний дефіцит вологи призводить до часткового пожовтіння і обпадання листків

на деревах улітку, що, як відомо, може провокувати передчасне пробудження бруньок на збезлищених пагонах. Схожі ефекти спостерігаються на пошкоджених каштановою міллю деревах гіркокаштану, що втратили значну частину листя в середині літа. Однак, причиною повторного зацвітання рослин можуть бути також сильні й тривалі дощі. При цьому порядок повторного зацвітання рослин після сильних дощів загалом відповідає послідовності нормального зацвітання цих рослин навесні.

Більш схильні до другого цвітіння рослини, у яких не закладаються суцвіття і квітки для наступного року. Натомість рослини, у яких уже у червні й липні закладені квіткові бруньки наступного року, як правило не зацвітають повторно, незважаючи на те, що в бруньках відновлення їхні квітки повністю сформовані, включаючи не тільки оцвітину, а також тичинки й маточки [13].

Досить рідко спостерігалось друге цвітіння у дерев, що цвітуть до розпускання листя (у ліщини, клена та ін.), однак порівняно часто вдруге цвіте вишня, яблуня та інші плодові дерева [13]. Трапляється повторне цвітіння у скороплідних форм горіха волоського [19].

За аномальних проявів несвоєчасного цвітіння, коли отримання нормального насіння не гарантується, ефективність пророщування отриманого від такого цвітіння неповноцінного насіння можна підвищити завдяки культивуванню недозрілих зародків *in vitro*.

Переважає більшість зафіксованих у НДП «Софіївка» випадків несвоєчасного цвітіння належить до групи передчасного літньо-осіннього цвітіння, хоча й траплялися факти запізненого весняного цвітіння.

Пояснюючи феномен несвоєчасного цвітіння з позицій реагування рослин на екзогенні стресові чинники зазначені факти запізненого весняного цвітіння можна вважати за адекватну відповідь генотипу на несприятливі умови, що загальмували нормальний розвиток квіткових бруньок. При цьому нові квітки розкриваються невдовзі після обсіпання пелюсток з квіток нормального строку цвітіння (рис. 6). За умови нормального запилення в таких квітках формується повноцінне насіння, що може бути джерелом природного розмноження, а також використаним у селекційній практиці.

Передчасне літньо-осіннє цвітіння пов'язане з прискореним розвитком квіток як відповідь на



Рис. 6. Запізніле весняне цвітіння *M. prunifolia* (Willd.) Borkh. var. *Rinki* (Koidz.) Rehd. f. *fastigiata bifera* (Dieck) Al. Teod. (НДП «Софіївка», 19.05.2009)

стресові умови, що призводять до пригнічення росту пагонів і посилення процесів диференціації елементів квіток у бруньках. При цьому на рослині досить часто можна бачити квітки повторного цвітіння і плоди у більшій чи меншій стиглості (див. рис. 1–5).

Літньо-осіннє цвітіння може мати певне селекційне значення, оскільки квітки при цьому часто формуються цілком повноцінними, нормально-цвітуть, мають життєздатний пилок і зав'язують плоди, які нерідко визрівають повністю (особливо на півдні). Вирощені з насіння таких плодів рослини іноді виявляються більш ранньостиглими, ніж початкові сорти.

#### Висновок

Отже, проведений аналіз літературних джерел і результатів власних спостережень дає підстави пов'язувати феномен збільшення повідомлень про факти несвоєчасного цвітіння багатьох деревних рослин з наднормовими коливаннями екзогенних, зокрема, метеорологічних умов стресового характеру, що спостерігаються в останні роки не лише в Україні, а і набули глобального характеру. Унаслідок вивчення в НДП «Софіївка» несвоєчасного цвітіння у рослин представників родів *Aesculus*, *Cerasus*, *Malus*, *Prunus*, *Sorbus* спостерігали повторне цвітіння переважно типу передчасного літньо-осіннього цвітіння, а також запізнє весняне цвітіння *M. prunifolia*. Повторне цвітіння може мати адаптивний характер за умови формування повноцінного схожого насіння, однак недозрілі зародки

недорозвиненого насіння сформованого з квіток передчасного літньо-осіннього цвітіння можуть використовуватись у селекційних програмах.

#### Перелік посилань

1. Абджунушева Т.Б. Оценка разнообразия кизильников в ботаническом саду им. Э. Гареева НАН КР // Т.Б. Абджунушева // Вестник КНАУ. — 2011. — № 2 (20). — С. 46–48.
2. Білокінь І.П. Ріст і розвиток рослин / І.П. Білокінь. — К.: Вищ. школа, 1975. — 432 с.
3. Буянов М.Ф. Вторичное (осеннее) цветение и плодоношение шелковицы белой / М.Ф. Буянов // Ботанический журнал. — 1956. — Т. 41, № 10. — С. 1102–1108.
4. Витковский В.Л. Морфогенез плодовых растений / В.Л. Витковский. — Л.: Колос, Ленингр. отд-ние, 1984. — 207 с.
5. Галахов Н.Н. Вторичное цветение растений / Н.Н. Галахов // Природа. — 1937. — № 1. — С. 25–28.
6. Галушко Р.В. О вторичном цветении древесных растений из Средиземья на южном берегу Крыма / Р.В. Галушко // Бюлл. Никит. БС. — 1980. — Т. 1. — С. 19–25.
7. Годин В.Н. Половой полиморфизм как фактор адаптации *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Алтае-Саянской горной области: дис. ... доктора биол. наук: 03.00.05 / Владимир Николаевич Годин. — Новосибирск, 2009. — 447 с.
8. Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. Ал.А. Федоров. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения; под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1980. — 430 с.
9. Жмылев П.Ю. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития / П.Ю. Жмылев, Е.А. Карпухина, А.П. Жмылева // Журн. общ. биологии. — 2009. — Т. 70, № 3. — С. 262–273.
10. Здруйковская А.И. Воспитание зародышей семян алычи, полученных от вторичного (осеннего) цветения / А.И. Здруйковская // Агробиология. — 1954. — № 4. — С. 39–45.
11. Злобин Ю.А. Курс физиологии і біохімії рослин: підручник / Ю.А. Злобин. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 464 с.
12. Ивашин Д.С. Об отрастании и вторичном цветении растений на пожарищах Южного Урала / Д.С. Ивашин // Ботанический журнал. — 1958. — Т. 43, № 10. — С. 929–935.
13. Кожевников А.В. Весна и осень в жизни растений / А.В. Кожевников. — М.: Изд-во МОИП, 1950. — 240 с.



14. Косенко І. С. Приспосувальне значення елементів специфічного розвитку яйцевого апарату представників роду *Corylus* L. / І. С. Косенко, А. І. Опалко // Еволюція рослинного світу в природному і культивному середовищі: Зб. тез доп. Міжнарод. наук. конф. «Еволюція рослинного світу в природному і культивному середовищі», присвяченої 200-річчю зо дня народження Чарльза Дарвіна (20–23 жовтня 2009 р.). — Умань: НДП «Софіївка» НАН України, 2009. — С. 86–88.
15. Кузнецова В. М. Вторичное цветение интродуцентов в Никитском ботаническом саду / В. М. Кузнецова // Ботанический журнал. — 1979. — Т. 64, № 1. — С. 72–75.
16. Куян В. Г. Плодівництво / В. Г. Куян. — К.: Аграрна наука, 1998. — 472 с.
17. Лутова Л. А. Инициация цветения // Генетика развития растений: для биологических специальностей университетов / Л. А. Лутова, Г. Л. Ежова, И. Е. Додуева, М. А. Осипова; под ред. С. Г. Инге-Вечтомова. — СПб.: Изд-во Н-Л, 2010. — Разд. III. Генетический контроль морфогенеза растений, Гл. 12. — С. 323–346.
18. Малосиева Г. В. Особенности роста и развития представителей рода *Microcerasus* WEBB. Emend Sprach в условиях ботанического сада им. Э. Гареева НАН КР / Г. В. Малосиева // Вестник КНАУ. — 2011. — № 2 (20). — С. 48–52.
19. Мамаджанов Д. К. О скороплодных формах ореха грецкого / Д. К. Мамаджанов // Вестник КНАУ. — 2011. — № 2 (20). — С. 9–13.
20. Нестеров Я. С. Вторичное цветение плодовых культур / Я. С. Нестеров // Ботанический журнал. — 1961. — Т. 46, № 2. — С. 266–270.
21. Опалко А. І. Селекція плодкових і овочевих культур / А. І. Опалко, Ф. О. Заплічко. — К.: Вища шк., 2000. — 440 с.
22. Романов Г. А. Михаил Христофорович Чайлахян: судьба ученого под знаком флоригена / Г. А. Романов // Физиология растений. — 2012. — Т. 59, № 4 — С. 483–490.
23. Сидорский А. Г. Эволюция половой организации цветковых растений / А. Г. Сидорский. — Нижн. Новгород: Волго-Вятское кн. изд-во, 1991. — 210 с.
24. Чайлахян М. Х. Регуляция цветения высших растений / М. Х. Чайлахян. — М.: Наука, 1988. — 560 с.
25. Чендлер У. Г. Плодоводство / У. Г. Чендлер. — М.: Сельхозгиз, 1935. — 608 с.
26. Шишкова С. О. Генетика развития цветка // Генетика развития растений / Л. А. Лутова, Н. А. Проворов, О. Н. Тиходеев и др.; под ред. С. Г. Инге-Вечтомова. — СПб.: Наука, 2000. — Гл. 2.5. — С. 201–255.
27. Яндовка Л. Ф. Цито-морфологические особенности цветков вторичного цветения *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) и перспективы их использования в селекции / Л. Ф. Яндовка // Успехи современного естествознания. — 2005. — № 11. — С. 52.
28. Abe M. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex / Mitsutomo Abe, Yasushi Kobayashi, Sumiko Yamamoto et al. // Science. — 2005. — Vol. 309. № 5737. — P. 1052–1056.
29. Bassi D. Botany and taxonomy / Daniele Bassi, René Monet // The peach: botany, production and uses / [Eds.: Desmond R. Layne, Daniele Bassi]. — Wallingford: CABI, 2008. — P. 1–36.
30. Case A. L. Environmental stress and the evolution of dioecy: *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) in Western Australia / Andrea L. Case, Spencer C. H. Barrett // Evolutionary ecology. — 2004. — Vol. 18, № 2. — P. 145–164.
31. Darwin C. R. The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom. — London: John Murray, 1876. — 482 p.
32. Delph L. F. Sexual dimorphism in gender plasticity and its consequences for breeding system evolution / Lynda F. Delph // Evolution and development. — 2003. — Vol. 5, № 1. — P. 34–39.
33. Golonka A. M. Wind pollination, sexual dimorphism, and changes in floral traits of *Schiedea* (Caryophyllaceae) / Annette M. Golonka, Ann K. Sakai, Stephen G. Weller // American journal of botany. — 2005. — Vol. 92, № 9. — P. 1492–1502.
34. Huang T. The mRNA of the arabidopsis gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering / Tao Huang, Henrik Böhlenius, Sven Eriksson et al. // Science. — 2005. — Vol. 309, № 5741. — P. 1694–1696.
35. Nilsson O., Weigel D. Modulating the timing of flowering / Ove Nilsson, Detlef Weigel // Current opinion in biotechnology. — 1997. — Vol. 8, № 2. — P. 195–199.
36. Ramula S. Sex allocation of females and hermaphrodites in the gynodioecious *Geranium sylvaticum* / Satu Ramula, Pia Mutikainen // Annals of botany. — 2003. — Vol. 92, № 2. — P. 207–213.
37. Tamaki S. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice / Shojiro Tamaki, Shoichi Matsuo, Hann Ling Wong // Science. 2007. — Vol. 316, № 5827. — P. 1033–1036.
38. Visser T. Juvenile phase and growth of apple and pear seedling / T. Visser // Euphytica. — 1964. — Vol. 13,

№ 2. — P. 119–129.

39. *Webb C. J.* Empirical studies: evolution and maintenance of dimorphic breeding systems / Colin J. Webb // *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* / [Eds.: M. A. Geber, T. E. Dawson and L. F. Delph]. — 1999. — N.Y.: Springer-Verlag. — P. 61–95.
40. *Wilkie J. D.* Regulation of floral initiation in horticultural trees / John D. Wilkie, Margaret Sedgley, Trevor Olesen // *Journal of experimental botany*. — 2008. — Vol. 59, № 12. — P. 3215–3228.

Рекомендував до друку Косенко І. С.

## ОСОБЕННОСТИ ПОВТОРНОГО ЦВЕТЕНИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

О. А. Опалко<sup>1</sup>, А. И. Опалко<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Национальный дендрологический парк «Софиевка» НАН Украины

<sup>2</sup>Уманский национальный университет садоводства

Обобщены данные литературных источников касающиеся цветения покрытосеменных растений, отклонений от нормы в развитии цветка и соцветия, в частности феномена несвоевременного цветения, а также обсуждены результаты собственных наблюдений особенностей повторного цветения древесных растений в Национальном дендрологическом парке «Софиевка»

НАН Украины. Показано, что повторное цветение связано с резкими колебаниями метеорологических условий, как в год повторного цветения, так и во время закладки цветочных почек в год, предшествующий цветению. Подавляющее большинство зафиксированных в НДП «Софиевка» случаев несвоевременного цветения относится к группе преждевременное летне-осеннее цветение, хотя случались факты запоздалого весеннего цветения. Адаптивный характер повторного цветения наступает лишь при условии формирования полноценных всхожих семян.

## FEATURES RE-BLOOM ANGIOSPERM WOODY PLANTS

О. А. Опалко<sup>1</sup>, А. И. Опалко<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>National dendrological park «Sofiyivka» of the NAS of Ukraine

<sup>2</sup>Uman national university of horticulture

The article presents results of the discussion concerning the flowering angiosperms, abnormalities in the development of flower buds and in particular the phenomenon of delayed flowering, and also discussed the results of his own observations of features re-flowering woody plants of the National dendrological park “Sofiyivka” of the National academy of sciences of Ukraine. It is determined that the re-blooming phenomena caused by fluctuations in the meteorological conditions in the year prior to flowering and in current season. The most re-bloom woody plants of the “Sofiyivka” doing *re-blooming* in the beginning of September; however, some of the plants re-bloomed at late May. The adaptability of the re-flowering occurs only on condition of formation of high-grade germinating seeds.