

ФЕНОЛОГИЯ

УДК 582.57:581.331:502.75

DOI: 10.15372/RMAR20210202

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ *CHAEROPHYLLUM AROMATICUM* (APIACEAE)
В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.Н. Годин*, Т.В. Архипова

Московский педагогический государственный университет,
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Россия; vn.godin@mpgu.su

Изучены особенности цветения отдельных цветков, последовательность цветения цветков в простых и двойных зонтиках и всей синфлоресценции в условиях Московской области у *Chaerophyllum aromaticum* L. Последовательность цветения двойных зонтиков в синфлоресценции *C. aromaticum* соответствует описанной в литературе модели цветения “*Chaerophyllum prescottii*”, при которой рыльцевая фаза развития цветков на побегах одного порядка совпадает с тычиночной фазой цветков на побегах следующего порядка. Обоеполые цветки *C. aromaticum* характеризуются строго выраженной протандрией, когда пыльники созревают и экспонируются намного раньше, чем созревают рыльца. У обоеполых цветков продолжительность рыльцевой фазы больше, чем тычиночной: первая длится 2–3 дня, тогда как вторая – всего 1 день. Продолжительность функционирования обоеполых цветков составляет от 5 до 7 дней, а тычиночных цветков – 1 день. Продолжительность жизни цветков *C. aromaticum* напрямую зависит от их половой формы и расположения в синфлоресценции. В направлении от периферических простых зонтиков к внутренним в пределах двойного зонтика, а также с увеличением порядка ветвления побега продолжительность жизни обоеполых цветков закономерно уменьшается. У *C. aromaticum* каждый простой и двойной зонтик проходит однократно три последовательные друг за другом фазы – тычиночную, одновременного функционирования мужских и женских генеративных структур и рыльцевую. Обоеполые и тычиночные цветки *C. aromaticum* характеризуются утренним ритмом раскрытия с максимумом в 9 часов.

Ключевые слова: *Chaerophyllum aromaticum*, Apiaceae, цветение, зонтик.

Для цитирования: Годин В.Н., Архипова Т.В. Особенности цветения *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) в Московской области. *Раст. мир Азиатской России*. 2021;14(2):112-121. DOI 10.15372/RMAR20210202

ВВЕДЕНИЕ

Растения имеют ряд приспособлений, способствующих ксеногамии и ограничивающих автогамию. К ним относятся половая дифференциация цветков и особей, гетеростилия, самонесовместимость, дигогамия, особенности цветения и некоторые другие (Darwin, 1877; Knuth, 1898; Bertin, Newman, 1993). Исторически сложилось, что лучше всего исследовано влияние первых четырех перечисленных причин и гораздо реже авторы анализируют более тонкие механизмы, способы и особенности цветения разных видов цветковых растений. Между тем в литературе постепенно накапливается материал, демонстрирующий, что последовательность и синхронность цветения цветков в соцветиях и особей в популяциях – важные и нередко единственные факторы, обеспечивающие перекрестное опыление (Пономарев, 1960б; Briggs, Tinker, 2014; Harley et al., 2017; Avalos et al., 2019; Endress, 2020).

Среди покрытосеменных растений семейство Apiaceae выделяется набором специфических мор-

фологических и биологических особенностей. К ним относятся: наличие простых и двойных зонтиков, их агрегация в синфлоресценциях, протогиния или протандрия, широкое распространение андромоноэтии и других форм половой дифференциации, своеобразная последовательность цветения зонтиков в синфлоресценции и др. (Кузнецова, 1982; Schlessmann, 2010; Plunkett et al., 2018). Изучение цветения зонтиков на побегах разных порядков позволило ряду авторов выделить широкий спектр “моделей” цветения видов этого семейства: “*Libanotis intermedia*”, “*Peucedanum lubimenkoanum*”, “*Chaerophyllum prescottii*”, “*Seseli ledebourii*”, “*Laser trilobum*” и др. (Пономарев, 1960б; Демьянова, 1995, 2000; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010, 2013; Годин, Перкова, 2017). Выделенные модели цветения характеризуют последовательность цветения двойных зонтиков в составе синфлоресценции. Однако характер цветения цветков в простых зонтиках, простых зонтиков в составе двойных зонтиков напрямую зависит от структуры зонтиков (их открытости или

закрытости), положения двойных зонтиков в пределах синфлоресценции (акро-, базипетальный или дивергентный порядок цветения). Следовательно, несмотря на то что для ряда видов этого семейства в целом тип цветения известен, изучение особенностей, которые не учитываются при характеристике типа цветения, необходимо для выявления специфики опыления у каждого конкретного вида.

В качестве объекта наших исследований выбран *Chaerophyllum aromaticum* L. – двулетнее или многолетнее полурозеточное каудексовое стержнекорневое поликарпическое травянистое растение, гемикриптофит. Ареал вида охватывает европейскую часть России, Среднюю Европу, Средиземноморье, Балканы (Пименов, Остроумова, 2012). Отличительная особенность рода *Chaerophyllum* L. в трибе Scandicinae заключается, во-первых, в формировании закрытых простых зонтиков (Кузнецова, 1982; Plunkett et al., 2018), во-вторых, в характере пространственного расположения обоеполых и тычиночных цветков в зонтиках. Каждый простой зонтик включает центральный и 3–5 краевых обоеполых цветков, тычиночные цветки располагаются в промежуточной зоне между краевыми и центральным (терминальным) обоеполыми цветками (Годин и др., 2021). Несомненно, что своеобразное взаимное расположение двух половых типов цветков и закрытость простых зонтиков совместно оказывают сильное влияние на последовательность цветения цветков в зонтиках, которое будет отличаться от других андроноэцичных видов этого семейства. Сведения об особенностях цветения *C. aromaticum* немногочисленны. Согласно данным Р. Knuth (1898), обоеполые цветки протандричные, они раскрываются первыми в зонтике. Тычиночные цветки созревают позже, их пыльца может попадать на рыльца обоеполых цветков того же зонтика, поэтому возможна гейтоногамия. Можно предполагать, что характер цветения двойных зонтиков в синфлоресценции у *C. aromaticum* будет сходным с последовательностью цветения в модели “*Chaerophyllum prescottii*”, согласно которой в течение короткого времени пестичная фаза развития цветков в двойных зонтиках одного порядка совпадает с тычиночной фазой развития цветков двойных зонтиков на побегах следующего порядка (Демьянова, 1995, 2000). Целью нашей работы было выявление последовательности и особенностей цветения обоеполых и тычиночных цветков в синфлоресценциях *Chaerophyllum aromaticum* на территории Московской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение биологии цветения *C. aromaticum* проводили в естественных условиях Московской области (окр. пос. Павловская Слобода) в течение 2017–2019 гг. Выявление особенностей цветения проводили в фазу массового цветения вида (конец июня–начало июля) согласно общепринятым методикам (Пономарев, 1960а). С этой целью этикетировали пять особей *C. aromaticum* до начала цветения в фазу бутонизации цветков терминального двойного зонтика. Для изучения последовательности цветения отдельных цветков, простых и двойных зонтиков и всей синфлоресценции в целом использовали следующий алгоритм. С начала раскрытия первых краевых цветков в периферических простых зонтиках каждый день отмечали фазу цветения цветков в зависимости от их полового статуса и расположения в простых зонтиках терминального двойного зонтика. Аналогичным образом поступали и при изучении цветения цветков в двойных зонтиках на побегах более высоких порядков ветвления. Для выявления особенностей развития обоеполых цветков наблюдения проводили с фазы плотного бутона и до окончания цветения цветка, когда происходило опадение лепестков, подсыхание рылец и интенсивное развитие завязавшихся семян. У тычиночных цветков прохождение фаз развития учитывали до момента окончания тычиночной стадии, когда отмечается подсыхание и опадение тычинок. При этом фиксировали последовательный характер изменения размеров и пространственного положения частей цветка относительно друг друга, форму и окраску частей околоцветника, их изменение в онтогенезе цветка, время вскрывания пыльников и созревания рылец для восприятия пыльцы. Длительность тычиночной фазы определяли визуально. Ее началом считали момент вскрывания пыльников у самых первых тычинок. Окончание фиксировали по времени опустошения и началу подсыхания тычинок. Степень готовности рылец определяли с помощью метода Робинсона (Robinson, 1924). Для этого рыльца помещали в слабый раствор перманганата калия. Незрелые рыльца при этом не окрашиваются, а поверхность зрелых становится коричневой или бурой.

Для выявления продолжительности жизни раскрывшихся цветков на пяти маркированных особях изучали прохождение обоеполыми и тычиночными цветками всех фаз развития с учетом их положения в простых и двойных зонтиках на побегах разных порядков.

Для изучения суточной ритмики цветения цветков *C. aromaticum* проводили подсчет вновь

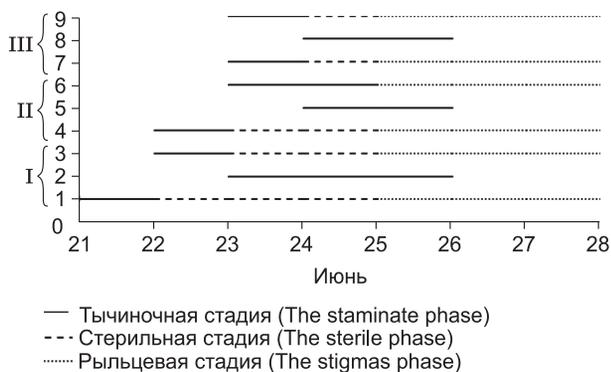


Рис. 1. Последовательность цветения цветков *C. aromaticum* в простых зонтиках в пределах отдельного двойного зонтика.

Краевые обоеполые цветки (1), срединные тычиночные цветки (2) и центральный обоеполый цветок (3) в периферическом простом зонтике (I); 4–6 – цветки в срединных простых зонтиках (II); 7–9 – цветки во внутренних простых зонтиках (III).

Fig. 1. Sequence of flowering flowers in umbellets within an umbel.

X-axis – date, day. Marginal perfect flowers (1), middle staminate flowers (2) and central perfect flower (3) in a peripheral umbellets (I); 4–6 – flowers in the middle umbellets (II); 7–9 – flowers in inner umbellets (III).

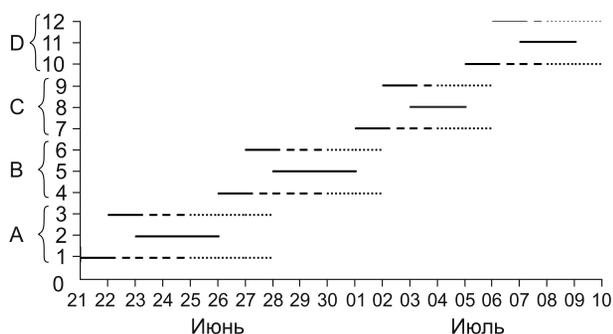


Рис. 2. Последовательность цветения цветков в периферических простых зонтиках в составе двойных зонтиков на побегах разного порядка.

Краевые обоеполые цветки (1), срединные тычиночные цветки (2) и центральный обоеполый цветок (3) в периферическом простом зонтике в составе двойного зонтика на главном побеге (A); 4–6 – цветки зонтиков на побегах II порядка (B); 7–9 – цветки зонтиков на побегах III порядка (C); 10–12 – цветки зонтиков на побегах IV порядка (D).

Fig. 2. The sequence of flowering flowers in peripheral umbellets of umbels on shoots of different order.

X-axis – date, day. Marginal perfect flowers (1), middle staminate flowers (2) and central perfect flower (3) in a peripheral umbellet as part of an umbel on the main shoot (A); 4–6 – flowers of umbellets on shoots of the II order (B); 7–9 – flowers of umbellets on shoots of the III order (C); 10–12 – flowers of umbellets on the shoots of the IV order (D).

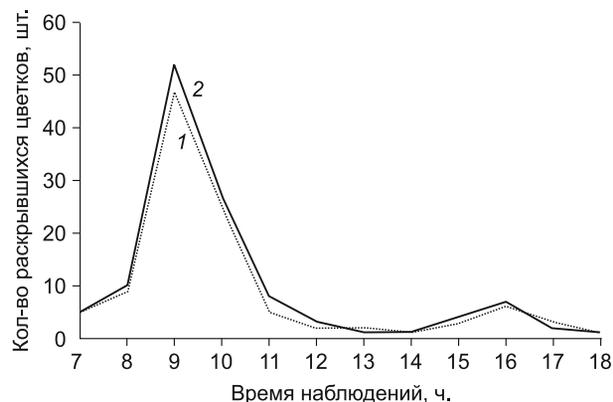


Рис. 3. Суточная ритмика раскрытия цветков *C. aromaticum*.

Условные обозначения: 1 – число раскрывшихся обоеполых цветков, 2 – число раскрывшихся тычиночных цветков.

Fig. 3. Dynamics of flowers blossoming in *C. aromaticum*.

1 – number of opened perfect flowers, 2 – number of opened staminate flowers.

раскрывшихся цветков в зависимости от времени суток. Наблюдения проводили в фазу массового цветения на цветках терминальных двойных зонтиков у пяти различных особей. Параллельно проводили измерение температуры, влажности воздуха и степени освещенности на уровне соцветий с помощью аспирационного психрометра и люксметра.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Результаты представлены на рис. 1–3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нами изучены особенности цветения отдельных цветков, последовательность цветения цветков в простых и двойных зонтиках и всей синфлоресценции в условиях Московской области.

Цветение цветков. При изучении последовательности раскрытия обоеполых цветков у *C. aromaticum* выделены пять фаз: бутон, тычиночная, “стерильная”, рыльцевая и фаза усыхания цветка. У тычиночных цветков выделены только четыре стадии развития: отсутствует рыльцевая фаза в связи с полной редукцией женской генеративной сферы цветка (Годин и др., 2021).

В процессе раскрытия цветок претерпевает изменения. Плотный бутон еще не раскрыт, лепестки венчика плотно прижаты друг к другу. У основания или на вершине венчика появляются светлые полосы, показывающие расхождение ле-

пестков. На этих светлых полосках образуются трещины, которые, увеличиваясь, формируют щели в виде пятилучевой звезды. В образовавшиеся щели между лепестками поочередно выдвигаются согнутые петлей тычиночные нити с пыльниками. Лепестки отклоняются от вертикальной оси цветка наружу и принимают горизонтальное положение. Практически одновременно с этим тычиночные нити выпрямляются и отклоняются к лепесткам венчика. Начало выпрямления тычинок совпадает с началом выделения нектара, которым обильно покрывается вся поверхность нектароносного диска, и вскрыванием пыльников. Цветок переходит в тычиночную фазу цветения.

Тычиночная фаза продолжается обычно не более одних суток как у обоеполюх, так и у тычиночных цветков. Пыление пыльников происходит поочередно, в порядке выпрямления тычиночных нитей. Пыльники вскрываются продольными щелями. К концу следующего дня лепестки и тычинки с пустыми пыльниками отогнуты горизонтально, а еще через сутки тычинки подсыхают и начинают опадать. Тычиночная фаза развития цветка заканчивается. Выделение нектара прекращается, о чем свидетельствует подсыхающая поверхность диска. Вскоре скручиваются и опадают тычиночные нити. Следовательно, тычиночная фаза заканчивается в первый же день цветения цветка. В этот период у обоеполюх столбики еще недоразвиты и едва заметны. Рыльца столбиков не окрашиваются ацетокармином, на них нет пыльцы. У тычиночных цветков после окончания тычиночной фазы андроцей также подсыхает и в конце концов опадает. В последующие дни раскрывшиеся обоеполюе цветки находятся в так называемой стерильной фазе, в “ожидании” начала рыльцевой стадии развития.

В течение “стерильной” фазы у обоеполюх цветков отмечается интенсивный рост столбиков, которые сильно увеличиваются в длину и вильчато расходятся относительно друг друга. Андроцей у таких цветков полностью отсутствует. У тычиночных цветков в этой фазе сохраняется венчик, но полностью отсутствуют как мужские, так и женские генеративные органы.

С наступлением рыльцевой фазы у обоеполюх цветков рыльца начинают окрашиваться ацетокармином (на их поверхности появляется много пыльцы). В это время на нектароносном диске выделяется блестящий нектар, привлекающий насекомых. Наблюдается интенсивный рост семязачатков, которые занимают почти всю полость завязи. Завязь также значительно увеличивается в длину. К концу рыльцевой фазы столбики расходятся под

углом около 90° относительно друг друга и отклоняются к нектароносным дискам, но не касаются их. С этого момента наступает фаза увядания цветка, продолжительность которой составляет обычно несколько часов. Рыльца темнеют, нектароносные диски утрачивают блеск из-за прекращения выделения нектара. Насекомые перестают посещать такие цветки. Лепестки теряют тургор и опадают.

Анализируя результаты исследований цветения цветка, можно сделать следующие выводы. Во-первых, обоеполюе цветки *C. aromaticum* характеризуются строго выраженной протандрией, когда пыльники созревают и экспонируются намного раньше, чем созревают рыльца. В связи с этим в обоеполюх цветках полностью исключается возможность переноса собственной пыльцы на рыльца пестиков и, следовательно, автогамии. Во-вторых, у обоеполюх цветков продолжительность рыльцевой фазы больше, чем тычиночной: первая длится 2–3 дня, тогда как вторая – всего лишь 1 день. В-третьих, продолжительность функционирования обоеполюх цветков, начиная с момента вскрывания пыльников тычинок и окончания рыльцевой фазы, составляет от 5 до 7 дней, а тычиночных цветков – 1 день. При этом продолжительность жизни цветка определяется его положением в простом зонтике (см. ниже). Несмотря на то что тычиночные цветки после окончания тычиночной фазы перестают функционировать (отсутствуют любые генеративные органы), их венчик сохраняется и участвует в привлечении насекомых-опылителей.

Последовательность цветения простых и двойных зонтиков. Раскрывание цветков в пределах простых и двойных зонтиков в основном происходит в определенной последовательности. Цветение начинается с периферических обоеполюх цветков краевых простых зонтиков, у которых наступает тычиночная фаза цветения (см. рис. 1 и 2). Как правило, на следующий день раскрывается терминальный обоеполюый цветок, расположенный в самом центре простого зонтика, который также находится в тычиночной стадии. В этот же день наблюдается раскрывание периферических обоеполюх цветков практически во всех простых зонтиках, расположенных в двойном зонтике. На третий день в краевых простых зонтиках начинается цветение срединных тычиночных цветков. Обычно срединные тычиночные цветки располагаются в двух-трех кругах, поэтому их раскрывание происходит за 1–2 дня. Таким образом, у краевых простых зонтиков тычиночная стадия цветения в целом занимает обычно около 5 дней.

В первый день цветения срединных тычиночных цветков периферические обоеполые цветки и центральный обоеполый цветок в простом зонтике уже находятся в “стерильной” фазе, когда у них полностью перестал функционировать андроцей. На третий день после начала раскрывания тычиночных цветков краевые и центральные обоеполые цветки вступают в рыльцевую фазу развития. Аналогичные изменения происходят во всех простых зонтиках, входящих в двойной зонтик, развитие данного процесса идет акропетально. Необходимо отметить, что продолжительность как тычиночной фазы, так и в целом жизни цветков уменьшается по направлению к центру двойного зонтика (см. ниже). К концу пятых суток в периферических простых зонтиках у срединных тычиночных цветков заканчивается их тычиночная стадия развития, следовательно, такой зонтик находится целиком в рыльцевой стадии цветения, поскольку рыльца стилодиев обоеполых цветков уже созрели для восприятия пыльцы. Отметим, что рыльцевая фаза наступает синхронно у всех обоеполых цветков в простых зонтиках. Следовательно, с этого времени все цветки в двойном зонтике находятся в женской фазе развития и способны улавливать пыльцу для дальнейшего оплодотворения и завязывания семян. Рыльцевая стадия длится у краевых обоеполых цветков в периферических зонтиках до трех дней и сокращена у цветков в центральных простых зонтиках данного двойного зонтика (см. ниже).

Отцветание цветков в простых и двойных зонтиках происходит в порядке, обратном их раскрыванию. Первыми засыхают и опадают лепестки срединных тычиночных цветков, последними – лепестки обоеполых периферических цветков. Сохранение лепестков у краевых цветков простых зонтиков на протяжении всего периода цветения привлекает насекомых-опылителей более длительный промежуток времени.

Таким образом, тычиночная фаза как отдельного простого зонтика, так и всего двойного зонтика в целом продолжительнее, чем их рыльцевая фаза. Хотя на уровне цветков отмечается противоположная картина: большая длительность рыльцевой фазы, чем тычиночной. Следовательно, у *S. aromaticum* каждый простой и двойной зонтик проходит однократно три следующие друг за другом фазы – тычиночную, одновременного функционирования мужских и женских генеративных структур и рыльцевую, которые нечетко разграничены по времени, что полностью не исключает геитоногамного опыления в пределах простых и двойных зонтиков на побегах одного порядка.

Цветение синфлоресценции. Развитие и цветение цветков в простых и двойных зонтиках на побегах более высоких порядков происходит аналогичным образом (см. рис. 2). Отмеченное выше временное совмещение тычиночной и рыльцевой фаз в простых и двойных зонтиках на побегах одного порядка наблюдается и при цветении двойных зонтиков на побегах более высоких порядков, что характерно для модели цветения “*Chaerophyllum prescottii*”. Установлено, что тычиночная фаза цветения цветков в простых и двойных зонтиках на побегах II порядка совпадает с рыльцевой фазой цветков простых зонтиков терминального двойного зонтика (см. рис. 2). В свою очередь рыльцевая фаза цветения цветков в простых и двойных зонтиках на побегах II порядка совпадает с тычиночной фазой развития цветков в простых и двойных зонтиках на побегах III порядка. Аналогичным образом происходит цветение цветков на побегах III и IV порядков. Следовательно, и в пределах всей синфлоресценции наблюдается совпадение тычиночной и рыльцевой стадий развития цветков на побегах разного порядка (см. рис. 2), что не исключает переноса пыльцы между этими цветками и завязывания семян в результате геитоногамного опыления.

Продолжительность жизни цветков и зонтиков. Для обоеполых и тычиночных цветков *S. aromaticum* установлена однократность раскрывания. Продолжительность жизни цветков оказалась различной в зависимости от их половой формы и расположения в простых и двойных зонтиках, а также на побегах разного порядка. Цветение обоеполых цветков продолжается от 5 до 7 суток, а тычиночных, как правило, не превышает 1 суток. Максимальная продолжительность жизни отмечается у периферических обоеполых цветков краевых зонтиков терминального двойного зонтика и составляет около 7 суток. По направлению к центру двойного зонтика и с увеличением порядка побега длительность функционирования краевых обоеполых цветков уменьшается. Так, например, цветение краевых обоеполых цветков у самых внутренних простых зонтиков в терминальном двойном зонтике продолжается 5 суток. Столько же функционировали краевые обоеполые цветки в периферических простых зонтиках на побегах III порядка. Такое изменение продолжительности жизни обоеполых цветков связано со строгим синхронным цветением обоеполых цветков в составе как простого, так и двойного зонтика. Если краевые обоеполые цветки раньше приступают к цветению по сравнению с центральным обоеполым цветком, то у последнего продолжитель-

ность жизни сокращается за счет уменьшения длительности стерильной фазы. В результате такого синхронного развития рыльцевая стадия наступает одновременно у обоеполюх цветков как простого, так и в целом двойного зонтика.

Продолжительность жизни тычиночных цветков не зависит от местоположения, а определяется исключительно их биологическими особенностями. Быстрое опустошение пыльников, их подсыхание и опадение происходят обычно менее чем за 24 часа. Иногда некоторые коррективы вносит погода. При дожде и низкой температуре тычинки у тычиночных цветков опадают лишь к концу вторых суток. Однако такая погода влияет и на обоеполюе цветки, продолжительность жизни которых тоже увеличивается.

Длительность цветения простых зонтиков зависит от их положения в пределах двойного зонтика. Так, продолжительность цветения периферических простых зонтиков равна всему периоду цветения двойного зонтика. По мере продвижения к центру двойного зонтика длительность функционирования простых зонтиков каждого круга уменьшается примерно на один день.

Продолжительность функционирования двойных зонтиков также зависит от их положения в синфлоресценции. Терминальные двойные зонтики характеризуются самой большой продолжительностью цветения, которая составляет 7 суток. При увеличении порядка побега длительность цветения двойных зонтиков на них закономерно уменьшается и двойные зонтики на побегах IV порядка функционируют в течение 5 суток.

Суточная ритмика цветения. Изучение суточного ритма раскрытия цветков у данного вида проводили в фазу полного цветения растений. Наблюдения за ходом раскрытия цветков в терминальном двойном зонтике в течение суток показали (см. рис. 3), что наибольшее число цветков в нем раскрывается в период с 8 до 10 часов утра при температуре воздуха 16–18 °С и относительной влажности 70–74 %. Раскрытие цветков начинается рано утром. В 4–5 часов утра происходит растрескивание бутонов, и лепестки венчика постепенно отгибаются. Тычинки, находящиеся в бутоне в согнутом состоянии, выпрямляются одновременно с отгибанием лепестков. Интервал между выпрямлением отдельных тычинок колеблется от 10 до 12 мин. Обычно к 7 часам утра выпрямление тычинок заканчивается. К 8–9 часам утра на пыльниках появляются две продольные щели, и они начинают “пылить”. Пыльники через 40–50 мин после растрескивания становятся пус-

тыми, а через сутки после раскрытия бутона скручиваются и опадают. Во второй половине дня и в ночное время раскрываются только единичные цветки. Следовательно, цветки *C. aromaticum* относятся к утреннему типу раскрытия. Аналогичные сведения получены разными авторами при изучении суточной ритмики цветения других представителей семейства Apiaceae: видов родов *Heracleum* (Шумова, 1970), *Aegopodium* (Годин и др., 2018).

Сравнение литературных данных о цветении анализируемого вида с результатами наших исследований показывает следующее. С одной стороны, как ранее отмечалось Р. Knuth (1898), обоеполюе цветки *C. aromaticum* характеризуются строго выраженной внутрицветковой протандрией, когда функционирование мужских и женских генеративных структур четко разграничено во времени. В целом протандрия разной степени выраженности – характерная черта многих представителей семейства Apiaceae Северного полушария (Schlesman et al., 2004; Zych, 2007; Niemirski, Zych, 2011; Ajani, Claßen–Bockhoff, 2021). С другой стороны, у *C. aromaticum* отмечается слабая межцветковая протандрия, когда наблюдается совмещение тычиночной и рыльцевой стадий в пределах простых и двойных зонтиков на побегах как одного, так и разных порядков в синфлоресценции. Согласно данным литературы, подобный тип цветения наблюдается у целого ряда представителей этого семейства: *Aegopodium podagraria* L. (Годин и др., 2018), *Heracleum antasiaticum* Manden., *H. lehmannianum* Bunge, *H. sphondylium* ssp. *montanum* (Schleich. ex Gaudin) Briq., *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. (Ткаченко, 1989), *Trachymene incisa* Rudge ssp. *incisa* (Davila, Wardle, 2002). Таким образом, в простых и двойных зонтиках *C. aromaticum* возможен гейтоногамный перенос пыльцы из тычиночных цветков на рыльца обоеполюх цветков. Однако мы не согласны с Р. Knuth (1898), который сообщил у этого вида о вертикальном переносе пыльцы в простом зонтике за счет того, что тычиночные цветки расположены выше обоеполюх из-за более длинных цветоножек. В наших исследованиях мы не выявили наличия более длинных цветоножек у тычиночных цветков, обоеполюе и тычиночные цветки располагаются в зонтике в одной плоскости (Годин и др., 2021). По нашему мнению, в простых зонтиках *C. aromaticum* возможен только горизонтальный перенос пыльцы за счет активного посещения разными в систематическом отношении насекомыми-опылителями и посетителями.

Гораздо меньше сведений в литературе о сходстве или различии во времени функционирования обоеполюх и тычиночных цветков у представителей семейства Apiaceae. К сожалению, многие исследователи не приводят данных о характере цветения тычиночных цветков у андромоноэцичных зонтичных. Согласно нашим данным по цветению *Aegopodium podagraria* (Годин и др., 2018), обоеполюе цветки цвели дольше, чем тычиночные: 5–6 дней и 2–3 дня соответственно. В целом период цветения тычиночных цветков в силу редукции гинецея будет намного короче (Sun, Verdú, 2016; Zhao et al., 2020), чем обоеполюх цветков, что подтверждается у видов других семейств, обладающих андромоноэцией (Vallejo-Marín, Rausher, 2007; Shwe et al., 2020).

Наши наблюдения подтвердили литературные сведения (Пономарев, 1960б; Демьянова, 2000; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2013; Годин и др., 2018) о большей длительности тычиночной стадии у зонтичных в сравнении с рыльцевой. Это касается как простых, так и двойных зонтиков. Так, у *Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch цветение зонтиков на побегах I и II порядка в тычиночной стадии продолжается 5–6 дней, в рыльцевой – 2–3 дня; у зонтиков на побегах III порядка тычиночная стадия длится 7–8 дней. Продолжительность тычиночной стадии для отдельных особей определяется числом порядков зонтиков и числом цветков в простых зонтиках.

ВЫВОДЫ

1. Последовательность цветения двойных зонтиков в синфлоресценции *Chaerophyllum aromaticum* соответствует описанной в литературе модели цветения “*Chaerophyllum prescottii*”, при которой рыльцевая фаза развития цветков на побегах одного порядка совпадает с тычиночной фазой развития цветков на побегах следующего порядка, что не исключает гейтоногамию между цветками двойных зонтиков на побегах разных порядков.

2. Для *C. aromaticum* характерна строго выраженная внутрицветковая протандрия у обоеполюх цветков и слабая межцветковая протандрия на уровне простых и двойных зонтиков на побеге одного порядка, что не исключает гейтоногамию в пределах этих зонтиков.

3. Продолжительность жизни цветков *C. aromaticum* напрямую зависит от их половой формы и расположения в структуре синфлоресценции. Обоеполюе цветки функционируют в течение 5–7 суток, а тычиночные цветки – не более суток. В направлении от периферических простых зонти-

ков к внутренним в пределах двойного зонтика, а также с увеличением порядка ветвления побега продолжительность жизни обоеполюх цветков закономерно уменьшается.

4. Обоеполюе и тычиночные цветки *C. aromaticum* характеризуются утренним ритмом раскрытия с максимумом в 9 часов утра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Годин В.Н., Перкова Т.В. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). *Бот. журн.* 2017;102(1):35-47. DOI 10.1134/S0006813617010033.
[Godin V.N., Perkova T.V. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal.* 2017;102(1):35-47. DOI 10.21685/2307-9150-2018-2-2. (in Russian)]
- Годин В.Н., Дозорова С.В., Архипова Т.В. Особенности цветения *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) в Московской области. *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естеств. науки.* 2018;2:17-28. DOI 10.21685/2307-9150-2018-2-2.
[Godin V.N., Dozorova S.V., Arkhipova T.V. Features of flower *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in the Moscow region. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy Povolzhskiy Region. Estestvennye Nauki = University proceedings. Volga region. Natural Sciences. Botany.* 2018;2:17-28. DOI 10.21685/2307-9150-2018-2-2. (in Russian)]
- Годин В.Н., Архипова Т.В., Тагиева А.Н. Андромоноэция и ее проявление в соцветиях *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) в Московской области. *Бот. журн.* 2021;106(4):382-396. DOI 10.31857/S0006813621040049.
[Godin V.N., Arkhipova T.V., Tagieva A.N. Andromonoecy of *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) in Moscow region. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal.* 2021;106(4):382-396. DOI 10.31857/S0006813621040049. (in Russian)]
- Демьянова Е.И. К изучению антэкологии и полового полиморфизма *Seseli ledebourii* D. Don fil. (Umbelliferae). *Вестн. Пермского ун-та. Биология.* 1995;1:45-53.
[Dem'yanova E.I. To the study of anthecology and sexual polymorphism in *Seseli ledebourii* D. Don fil. (Umbelliferae). *Vestnik Permskogo Universiteta. Biologiya = Bull. Perm University. Biology.* 1995;1:45-53. (in Russian)]
- Демьянова Е.И. К изучению антэкологии и полового полиморфизма у зонтичного лесостепного Зауралья. I. О протерандрии у зонтичных. *Вестник Пермского ун-та. Биология.* 2000;2:53-57.
[Dem'yanova E.I. To the study of anthecology and sexual polymorphism in Umbelliferae forest-steppe Trans-Urals. I. About protandry in Umbelliferae.

- Vestnik Permskogo Universiteta. Biologiya = Bulletin Perm University. Biology.* 2000;2:53-57. (in Russian)]
- Кузнецова Т.В.** Морфология соцветий семейства зонтичных (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 16 с. [Kuznetsova T.V. The morphology of inflorescences in the family Umbelliferae (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.): Abstr. Diss. ... Cand. Biol. Sci. Moscow, 1982. 16 p. (in Russian)]
- Пименов М.Г., Остроумова Т.А.** Зонтичные (Umbelliferae) России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 477 с. [Pimenov M.G., Ostroumova T.A. Umbelliferae of Russia. Moscow, 2012. 477 p. (in Russian)]
- Пономарев А.Н.** Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л., 1960а. С. 9-19. [Ponomarev A.N. Study of flowering and pollination of plants. Field geobotany. Vol. 2. Moscow; Leningrad, 1960a. P. 9-19. (in Russian)]
- Пономарев А.Н.** О протерандрии у зонтичных. Доклады АН СССР. 1960б;135:750-752. [Ponomarev A.N. Concerning proterandry in Umbelliferae. *Doklady Akademii Nauk SSSR = Reports of the Academy of Sciences.* 1960b;135:750-752. (in Russian)]
- Ткаченко К.Г.** Особенности цветения и семенная продуктивность некоторых видов *Heracleum* L., выращиваемых в Ленинградской области. *Раст. ресурсы.* 1989;25(1):52-61. [Tkachenko K.G. Features of flowering and seed productivity of some species of *Heracleum* L. grown in the Leningrad region. *Rastitelnye resursy = Plant resources.* 1989;25(1):52-61. (in Russian)]
- Шумова Э.М.** Особенности цветения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). *Биологические науки.* 1970;10:43-48. [Shumova E.M. Features of flowering in hogweed Sosnovsky (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). *Biologicheskie nauki = Biological sciences.* 1970;10:43-48. (in Russian)]
- Ajani Y., Claßen-Bockhoff R.** The unique inflorescence structure of *Dorema aucheri* (Apiaceae): An adaptation to the arid environment. *Journal of Arid Environments.* 2021;184:104194. DOI 10.1016/j.jaridenv.2020.104194.
- Avalos A.A., Lattar E.C., Ferrucci M.S., Torretta J.P.** Reproductive biology of duodichogamous *Koeleria elegans* (Sapindaceae): the rare case of a female-male-female flowering sequence. *Austral. J. Bot.* 2019;67(2):149-158. DOI 10.1071/BT18159.
- Bertin R.I., Newman C.M.** Dichogamy in angiosperms. *Bot. Rev.* 1993;59(2):112-152. DOI 10.1007/BF02856676.
- Briggs B., Tinker A.** Synchronous monoecy in Ecdiaceae (Poales), in Western Australia. *Austral. J. Bot.* 2014;62(5):391-402. DOI 10.1071/BT14138.
- Darwin C.** The different forms of flowers on plants on the same species. London, 1877. 352 p.
- Davila Y.C., Wardle G.M.** Reproductive ecology of the Australian herb *Trachymene incisa* subsp. *incisa* (Apiaceae). *Austral. J. Bot.* 2002;50(5):619-626. DOI 10.1071/BT02001.
- Endress P.K.** Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 2020;193(1):5-18. DOI 10.1093/botlinnean/boaa001.
- Harley R.M., Giulietti A.M., Abreu I.S., Bitencourt C., de Oliveira F.F., Endress P.K.** Resupinate dimorphy, a novel pollination strategy in two-lipped flowers of *Eplingiella* (Lamiaceae). *Acta Botanica Brasiliensis.* 2017;31(1):102-107. DOI 10.1590/0102-33062016abb0381.
- Knuth P.** Handbuch der Blütenbiologie. Bd 2. Vol. 1. Leipzig, 1898. 705 p.
- Niemirski R., Zych M.** Fly pollination of dichogamous *Angelica sylvestris* (Apiaceae): how (functionally) specialized can a (morphologically) generalized plant be? *Plant Syst. Evol.* 2011;294:147-158. DOI 10.1007/s00606-011-0454-y.
- Plunkett G.M., Pimenov M.G., Reduron J.P., Kljukov E.V., van Wyk B.E., Ostroumova T.A., Henwood M.J., Tilney P.M., Spalik K., Watson M.F., Lee B.Y., Pu F.D., Webb C.J., Hart J.M., Mitchell A.D., Muckensturm B.** Apiaceae. Flowering Plants. Eudicots. Apiales, Gentianales (except Rubiaceae). Springer, 2018. P. 9-206. DOI 10.1007/978-3-319-93605-5_2.
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R.** Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. *Plant Div. Evol.* 2010;128(8):181-220. DOI 10.1127/1869-6155/2010/0128-0009.
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R.** Andromonoecy and developmental plasticity in *Chaerophyllum bulbosum* (Apiaceae-Apioideae). *Ann. Bot.* 2013;112(8):1495-1503. DOI 10.1093/aob/mct073.
- Robinson I.** Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften math-ematich-naturwissenschaftliche Klasse.* 1924;133:181-211.
- Schlessman M.A., Barrie F.R., van Wyk B.-E., Tilney P.M.** Protogyny in Apiaceae, subfamily Apioideae: systematic and geographic distributions, associated traits, and evolutionary hypotheses. *S. Afr. J. Bot.* 2004;70(3):475-487. DOI 10.1016/S0254-6299(15)30232-5.
- Schlessmann M.A.** Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. *Plant Div. Evol.* 2010;128(1-2):233-245. DOI 10.1127/1869-6155/2010/0128-0011.

- Shwe E., Wu B., Huang S.-Q.** Both small and large plants are likely to produce staminate (male) flowers in a hermaphrodite lily. *Plant Div.* 2020;42(3):142-147. DOI 10.1016/j.pld.2020.01.004.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York, 2012. 937 p.
- Sun S., Verdú M.** Evolutionary correlation of heterodichogamy and floral longevity. *Evol. Ecol.* 2016;30(6): 1023-1030. DOI 10.1007/s10682-016-9865-0.
- Vallejo-Marín M., Rausher M.D.** The role of male flowers in andromonoecious species: energetic costs and siring success in *Solanum carolinense* L. *Evolution.* 2007;61(2):404-412. DOI 10.1111/j.1558-5646.2007.00031.x.
- Zhao Z., Hou M., Wang Y., Du G.** Phenological variation of flower longevity and duration of sex phases in a protandrous alpine plant: potential causes and fitness significance. *BMC Plant Biol.* 2020;20:137. DOI 10.1186/s12870-020-02356-w.
- Zych M.** On flower visitors and true pollinators: the case of protandrous *Heracleum sphondylium* L. (Apiaceae). *Plant Syst. Evol.* 2007;263:159-179. DOI 10.1007/s00606-006-0493-y.

Информация об авторах:

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, профессор, Московский педагогический государственный университет (129164, г. Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Россия)
ORCID iD: 0000-0002-2825-0437
e-mail: vn.godin@mpgu.su

Архипова Татьяна Валентиновна – канд. с.-х. наук, доцент, Московский педагогический государственный университет (129164, г. Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Россия)
ORCID iD: 0000-0001-8845-7918
e-mail: tv.arkhipova@mpgu.su

FLOWERING BIOLOGY OF *CHAEROPHYLLUM AROMATICUM* (APIACEAE) IN MOSCOW REGION

V.N. Godin*, T.V. Arkhipova

Moscow Pedagogical State University
6, Kibalchicha str., bldg. 3, Moscow, 129164, Russia; vn.godin@mpgu.su

We studied the flowering biology of perfect and staminate flowers, the sequence of flowers blooming in umbellets and umbels in *Chaerophyllum aromaticum* L., a biennial or perennial taproot polycarpous herb. Our observations used generally accepted methods for studying flowering biology in the Moscow region in 2017–2019. The flowering sequence of umbels in *C. aromaticum* synflorescence corresponds to the “*Chaerophyllum prescottii*” blooming model described in the literature. According to this model, the stigma phase of flowers on shoots of the same order coincides with the staminate phase of flowers on shoots of the next order. So, the geitonogamy does not exclude between flowers of umbels on shoots of different orders. The perfect flowers are strongly protandrous, their anthers mature and are exposed much earlier than their stigmas. So, in perfect flowers, the possibility of transferring their own pollen to the stigmas (and therefore also autogamy) is completely excluded. In perfect flowers, the stigma phase is longer than the staminate one: the first lasts 2–3 days, while the second lasts only 1 day. The lifespan of perfect flowers – from opening the anthers of the stamens to the end of the stigma phase – is 5–7 days, and 1 day for staminate flowers. The lifespan of *C. aromaticum* flowers directly depends on their sexual form and location in synflorescence. The lifespan of perfect flowers decreases in the direction from the peripheral umbellets to the inner ones within the umbels, with an increase in the branching order of the shoot. Each umbellet and umbel goes through three phases consecutively: staminate, simultaneous functioning of male and female generative structures, and stigma. Thus, these phases are not clearly demarcated in time, and it does not completely exclude geitonogamous pollination within umbellets and umbels on shoots of the same order. The perfect and staminate flowers of *C. aromaticum* are characterized by a morning opening rhythm with a maximum at 9 am.

Key words: *Chaerophyllum aromaticum*, Apiaceae, flowering biology, umbel.

For citation: Godin V.N., Arkhipova T.V. Flowering biology of *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) in Moscow region. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia.* 2021;14(2):112-121. DOI 15372/RMAR20210202

Author info:

Vladimir N. Godin, Dr. Sci. in Biology, Professor, Moscow State Pedagogical University (6, Kibalchicha str., bldg. 3, Moscow, 129164, Russia)

ORCID iD: 0000-0002-2825-0437

e-mail: vn.godin@mpgu.su

Tatyana V. Arkhipova, Cand. Sci. in Agricultural Sci., Associate Professor, Moscow Pedagogical State University (6, Kibalchicha str., bldg. 3, Moscow, 129164, Russia)

ORCID iD: 0000-0001-8845-7918

e-mail: tv.arkhipova@mpgu.su

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 26.01.2021

Принята к публикации / Accepted for publication 15.03.2021