

УДК 634.21:57.045:58.036.3

DOI: 10.25684/0513-1634-2023-148-36-42

СТАДИЯ МЕЙОЗА В ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРНАХ АБРИКОСА КАК БИОМАРКЕР ОКОНЧАНИЯ ПЕРИОДА ПОКОЯ

Вадим Валерьевич Корзин

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: korzinv@rambler.ru

В статье представлены результаты моделирования сроков цветения *Armeniaca vulgaris* Lam. на основе сорта Крымский Амур. Для определения расчётной даты цветения была выбрана простая классическая тепловая модель внешнего воздействия. Фазы окончания формирования спорогенной ткани – мейоз, использовали как биологический маркер начала вегетации сортов абрикоса и выход растения из состояния покоя. Сумма тепловых единиц необходимая для наступления фазы цветения варьировала по годам от 276,0°C до 352,8°C. Отмечено влияние температуры воздуха в весенний период на ускорение или замедление процессов вегетации на 1-2 недели. Результат тестирования модели показал, что она достаточно точно описывает межгодовую изменчивость дат цветения культуры. Расхождение составляет не более 2-4 дней в 87% случаев.

Ключевые слова: *Armeniaca vulgaris* Lam.; пыльца; моделирование; фенология; цветение; Южный берег Крыма; климат

Введение

Период покоя – это приспособительная стратегия растений к выживанию в неблагоприятных климатических условиях зимнего периода. В регионах с умеренным климатом большинству плодовых деревьев требуется воздействие низких температур определённой продолжительности для преодоления глубокого покоя [14, 19]. После выхода растения из глубокого покоя и для начала цветения ему необходима определённая сумма положительных температур. Период покоя и потребность в положительной температуре специфичны для разных культур, а также они зависят от генетических особенностей конкретного сорта. Абрикос обладает очень коротким периодом зимнего покоя, а по скорости весеннего развития генеративных почек стоит на первом месте среди косточковых плодовых пород. В некоторых зонах южного плодового хозяйства в январе – феврале часто наблюдаются оттепели, что способствует выходу растения из состояния глубокого покоя и началу вегетации, вследствие чего его морозо- и зимостойкость снижаются. Даже при незначительных последующих похолоданиях, цветковые почки и цветы абрикоса в зимне-весенний период гибнут, что часто является основным лимитирующим фактором при промышленном возделывании культуры [11, 15-17]. В связи с этим, динамика развития цветочной почки *Armeniaca vulgaris* Lam. в холодный период года, от начала осени до цветения, уже давно является предметом изучения со стороны биологов, физиологов и других специалистов. Интерес к этому периоду жизни растений вполне понятен, поскольку в течение его происходят процессы формирования репродуктивных органов – основы будущего урожая. В это же время определяются периоды изменений морозостойкости растений и темпы их развития.

Согласно ряду авторов [5, 7, 12] за начало вегетации принят выход растения из состояния глубокого покоя. Некоторые исследователи считают начало вегетации от фазы набухания почек (раздвижения чешуек). Экспериментальными исследованиями установлено, что фаза набухания почек соответствует распаду тетрад на отдельные одноклеточные пыльцевые зёрна, что даёт погрешность в расчётах начала вегетации

(выхода из глубокого покоя) абрикоса на 12-20 дней. На это же указывает в своих работах Hillmann [13]. Согласно его результатам, после завершения органического покоя цветочные почки ещё не имеют внешних морфологических изменений.

Ряд исследователей указывают на необходимость при расчётах учитывать температуры с момента устойчивого перехода среднесуточной температуры воздуха через 4,5-5°C в сторону повышения, при котором начинается активное развитие растений [18, 20]. По нашему мнению, в условиях неустойчивой южной зимы, эта точка отчёта так же будет давать погрешность при моделировании сроков цветения культуры абрикоса, характеризующейся очень коротким периодом зимнего покоя и высокими темпами весеннего развития генеративных почек. В зимне-весенний период на ЮБК наблюдаются значительные колебания температуры воздуха. Так, в 2010 г. устойчивый переход через 5°C отмечен 8 февраля, а окончание формирования спорогенной ткани у сорта Крымский Амур – 26 января; в 2012 г. устойчивый переход через 5°C зафиксирован 18 марта, а конец формирования спорогенной ткани – 1 февраля. Это несоответствие подтверждается и исследованиями, проведёнными учёным Никитского ботанического сада С.И. Елмановым в середине 20-го века [1].

Учитывая вышеизложенное, началом вегетации для изучаемой плодовой культуры нами был принят выход её из глубокого покоя, что соответствует фазе органогенеза – конец формирования спорогенной ткани – начало мейоза. К этому же мнению пришли и А.М. Шолохов и В.И. Важов (1974), S. Herrera et al. (2022) в своих работах по изучению влияния температурного фактора на зимне-весеннее развитие цветковых почек абрикоса.

Целью работы была оценка возможности использования фазы «конец формирования спорогенной ткани – мейоз», как биологического маркера начала вегетации абрикоса.

Материалы и методы исследования

Фенологические, метеорологические данные и место исследования *Armeniaca vulgaris* Lam.

В качестве объекта исследования был выбран сорт абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris* Lam.) селекции Никитского ботанического сада – Крымский Амур. Этот сорт широко распространён на территории Российской Федерации. В изучение включено 3 дерева, произрастающие в сходных климатических и почвенных условиях. Фенологические наблюдения проводили один раз в 2-3 дня в период цветения в течение 23 лет, с 2000 по 2022 гг. При изучении биологических особенностей, сортоизучение растений использовали общепринятые методики [4], а также методики разработанные в Никитском ботаническом саду [5].

Экспериментальный участок расположен в северной части Черноморского региона на территории Южного берега Крыма (ЮБК) Никитского ботанического сада (44°31' СШ, 34°15' ВД).

Климат Южного берега Крыма относится к субтропическому варианту средиземноморского типа с жарким засушливым летом, преобладанием осенне-зимних осадков и мягкой влажной зимой с частыми оттепелями. Средняя годовая температура воздуха составляет 12,6°C. В течение всего года средние месячные температуры воздуха выше 0°C, самым холодным месяцем является февраль, а самым теплым – август. Годовое количество осадков составляет в среднем 592 мм [3].

В настоящей работе использованы данные метеорологических наблюдений агрометеорологической станции Никитский сад, расположенной в непосредственной близости от наблюдаемого участка (менее 200 м). Метеорологические данные включали временные ряды средних суточных температур воздуха за период с 2000 по 2022 гг.

Изучение морфогенеза цветковых почек.

Цветочные бутоны отбирали еженедельно в течение зимы, начиная с ноября по февраль месяц, в течение времени изучения. Для определения стадии развития пыльцы из бутонов с помощью препаровальной иглы выделяли пыльники, которые слегка раздавливали между предметным и покровным стёклами в растворе Люголя. Полученные препараты наблюдали под микроскопом ZEISS Axio Scope.A1. (производитель: Zeiss), согласно методическим рекомендациям А.М. Шолохова [6], Herrera [12]. Окончание формирования спорогенной ткани – начало мейоза принималось как начало вегетации культуры и выход её из состояния глубокого покоя. Окончание глубокого покоя определяли ежегодно, в течение 15 лет (2008-2022 гг).

Фенологическая модель.

Согласно результатам Корсаковой Светланы Павловны, полученным в результате тестирования трёх фенологических моделей на *Quercus pubescens* Willd., для определения расчётной даты цветения была выбрана классическая простая тепловая модель внешнего воздействия. Эта модель наиболее проста в расчёте и подходит для прогнозирования фазы начала цветения [2].

Модель внешнего воздействия (forcingmodel (F)) – простая тепловая модель накопления сумм тепловых единиц (GDD), включает линейную реакцию растения на температуру, превышающую базовую (T_b), которая предполагает, что к началу года потребность в охлаждении была выполнена или растение не нуждается в пониженных температурах [9].

$$Sf_t = \sum_{t=t1}^{t=t2} \begin{cases} 0, & T_t < T_b \\ T_t - T_b, & T_t \geq T_b \end{cases}, \text{ где } Sf_{t2} = F^*,$$

где Sf_t – состояние внешнего воздействия (stateofforcing), $Sf_t=F^*$ – необходимая сумма тепловых единиц (F^*) для наступления фазы развития, где t – время (сутки), $t = t1$ – дата выхода из органического покоя: потребность в единицах охлаждения (C^*) выполнена, начало внешнего воздействия (день года (DOY)). T_t – среднесуточная температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$); T_b – базовая температура для накопления сумм тепловых единиц ($^{\circ}\text{C}$).

Таким образом, модель содержит всего три параметра, которые необходимо определить ($t1$, T_b и F^*).

Результаты и обсуждение

Начальной точкой (t_0) для проведения расчётов по фенологической модели выбрана дата начала вегетации деревьев абрикоса, которая соответствовала фазе развития пыльцы «конец формирования спорогенной ткани – мейоз». По нашему мнению, именно эта точка отчёта является наиболее оптимальной, о чём было сказано выше. Используя экспериментальные данные за 15 лет о выходе почек абрикоса сорта Крымский Амур из состояния органического покоя, рассчитана начальная точка t_0 . Она приходилась на 29.01. Анализ данных показал, что самая ранняя дата начала вегетации отмечена в 2015 г. (15 января) и 2013 г. (18 января), а самая поздняя – в 2022 г. (20 февраля). С 2018 г. отмечается более поздняя дата наступления начала вегетации культуры (в среднем на 4-5 дней от среднемноголетней даты).

Самое раннее начало цветения деревьев сорта Крымский Амур наблюдали в 2002 и 2020 гг. (11 марта), а самое позднее – 21 апреля (2003 г.). Сумма тепловых единиц необходимая для наступления фазы цветения варьировала по годам от $276,0^{\circ}\text{C}$ до $352,8^{\circ}\text{C}$. Параметр F^* составил $324,5^{\circ}\text{C}$. Выход деревьев абрикоса из состояния

глубокого покоя не всегда коррелирует с датой начала цветения. Так, как было сказано выше, наиболее ранние даты начала вегетации сорта отмечены в 2013 и 2015 гг., а самое раннее цветение зафиксировано в 2002 и 2020 гг.

Корреляционно-регрессионный анализ выявил тесную обратную зависимость между сроками наступления фенофазы «начала цветения» ($r = -0,94$) и температурами воздуха за февраль-март (рис. 1). Это значит, что при повышении температуры воздуха в феврале-марте цветение деревьев происходит раньше. Так, средняя температура в 2002, 2016 и 2020 гг. отмечена на уровне 7°C и выше, что привело к раннему цветению деревьев абрикоса – 11 и 16 марта. Температура около 3°C и ниже сдвигает сроки цветения на вторую декаду апреля (табл. 1).

Таблица 1

Среднемесячная температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$), даты начала цветения *Armeniaca vulgaris* Lam. на Южном берегу Крыма за 2000-2022 гг.

Годы	Среднемесячная температура		Среднее	Даты начала цветения
	Февраль	Март		
норма	3,3	5,3	4,3	-
2000	3,8	4,7	4,3	06.04
2001	3,7	7,7	5,7	31.03
2002	6,4	7,5	7,0	11.03
2003	0,9	2,9	1,9	21.04
2004	3,9	6,7	5,3	25.03
2005	3,1	3,5	3,3	09.04
2006	2,3	6,3	4,3	09.04
2007	3,5	6,5	5,0	29.03
2008	2,9	7,7	5,3	28.03
2009	5,0	6,0	5,5	28.03
2010	5,7	5,9	5,8	30.03
2011	1,9	4,7	3,3	12.04
2012	-0,3	4,2	2,0	09.04
2013	5,9	6,2	6,1	21.03
2014	5,2	8,6	6,9	19.03
2015	4,6	6,6	5,6	22.03
2016	6,4	7,6	7,0	16.03
2017	3,6	8,6	6,1	23.03
2018	4,9	6,9	5,9	30.03
2019	5,4	6,9	6,2	22.03
2020	5,3	9,3	7,3	11.03
2021	4,7	5,1	4,9	03.04
2022	5,7	3,4	4,6	03.04

Влияние температуры воздуха в весенний период на ускорение или замедление процессов вегетации растения указывают работы многочисленных исследований. Согласно данным зарубежных учёных, снижение на $0,5^{\circ}\text{C}$ относительно среднемноголетней температуры вызывает задержку полного цветения от 2 до 4 дней [2, 8, 10].

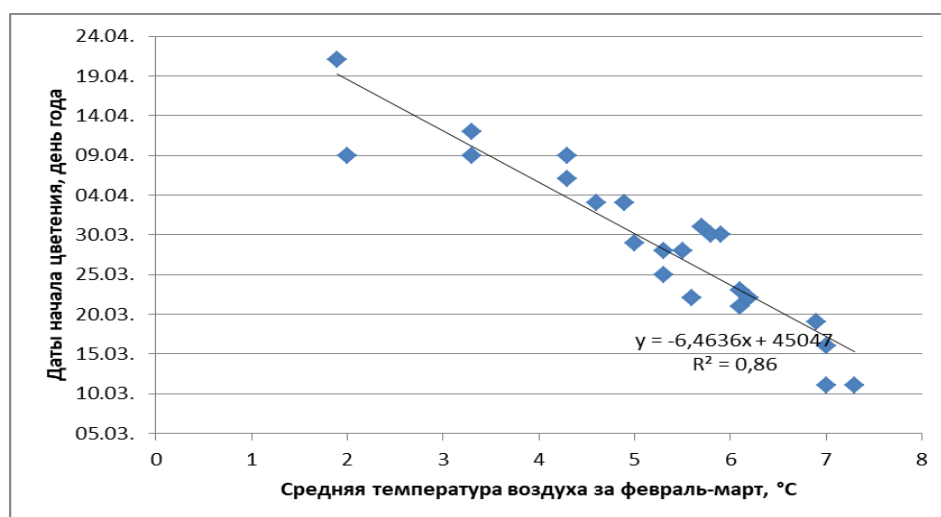


Рис. 1 Связь фенофазы цветения культуры абрикоса с температурой воздуха в весенний период на ЮБК в течение 2000-2022 гг.

В таблице 2 представлены фактические и смоделированные даты наступления фазы цветения сорта Крымский Амур. Даты цветения достаточно точно рассчитаны для растений абрикоса, расхождение составляет не более 2-4 дней в 86% случаев (рис. 2). Результат моделирования показал, что модель достаточно точно описывает межгодовую изменчивость дат цветения изучаемой плодовой культуры. Данные, полученные с помощью этого подхода, показали высокие значения точности моделирования сроков цветения и могут использоваться для прогнозирования этой фазы.

Таблица 2

Дата наступления цветения деревьев абрикоса у сорта Крымский Амур (по модели и фактическая)

Годы	Рассчитанные даты цветения	Наблюдаемые даты цветения
2000	04.04	06.04
2001	25.03	31.03
2002	13.03	11.03
2003	23.04	21.04
2004	28.03	25.03
2005	12.04	09.04
2006	05.04	09.04
2007	01.04	29.03
2008	30.03	28.03
2009	29.03	28.03
2010	27.03	30.03
2011	13.04	12.04
2012	16.04	09.04
2013	23.03	21.03
2014	21.03	19.03
2015	27.03	22.03
2016	13.03	16.03
2017	26.03	23.03
2018	27.03	30.03
2019	22.03	22.03
2020	13.03	11.03
2021	01.04	03.04
2022	03.04	03.04

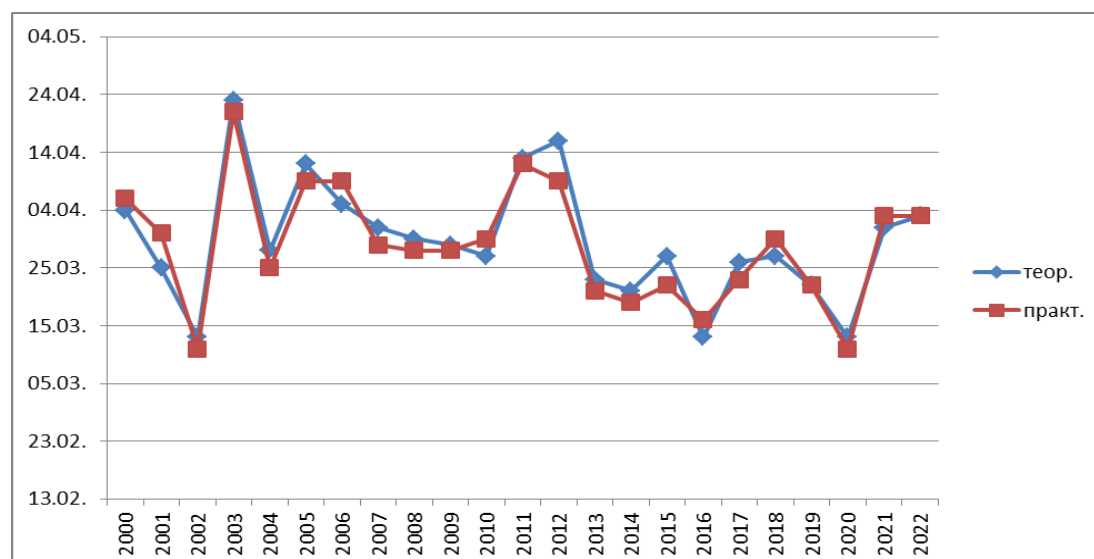


Рис. 2 Сравнение наблюдаемых и рассчитанных по модели дат начала цветения сорта Крымский Амур на Южном берегу Крыма в период с 2000 по 2022 гг.

Выводы

Результат тестирования простой феноклиматической модели показал, что она достаточно точно описывает межгодовую изменчивость дат цветения культуры абрикоса и может использоваться для прогнозирования этих сроков. Расхождение составляет не более 2-4 дней в 87% случаев. Следовательно, использования фазы мейоза, как биологического маркера начала вегетации абрикоса является оправданным и позволяет получить данные с высоким коэффициентом достоверности.

Список литературы

1. Елманов С.И. Зимнее развитие цветочных почек персика и абрикоса // Труды Государственного Никиткинского ботанического сада. – 1959. – № 29. – С. 251-268.
2. Корсакова С.П. Фенологическая реакция *Quercus pubescens* Willd. на климатические изменения в условиях сухих субтропиков // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского - природного заповедника РАН. – 2018. – № 2(6). – С. 30-46.
3. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 164 с.
4. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под общей ред. Е.Н. Седова и Т.П. Огольцовой. – Орел: Изд-во ВНИИСПК, 1999. – 608 с.
5. Рябов И.Н. Сортоизучение косточковых плодовых культур на юге СССР. – М.: Колос, 1969. – 480 с.
6. Шолохов А.М. Изучение морфогенеза цветковых почек в связи с сортоиспытанием и селекцией косточковых на зимостойкость. – Ялта: ГНБС, 1972. – 13 с.
7. Шолохов А.М., Важов В.И. Влияние температурного фактора на зимне-весеннее развитие цветковых почек абрикоса // Труды Государственного Никиткинского ботанического сада. – 1974. – № 64. – С. 69-78.
8. Atagul O., Calle A., Demirel G., Lawton J.M., Bridges W.C., Gasic K. Estimating Heat Requirement for Flowering in Peach Germplasm // Agronomy. – 2022. – Vol. 12. – P. 1002.

9. Chuine I., Kramer K., Hänninen H. Plant development models // In: Phenology: an integrative environmental science. / Eds. M.D. Schwartz. Milwaukee, Kluwer Press. – 2003. – P. 217-235. DOI: 10.1007/978-94-007-0632-3_14
10. Drogoudi P., Cantín C.M., Brandi F., Butcaru A., Cos-Terrer J., Cutuli M., Foschi S., Galindo A., García-Brunton J., Luedeling E. et. al. Impact of Chill and Heat Exposures under Diverse Climatic Conditions on Peach and Nectarine Flowering Phenology // Plants. – 2023. – Vol. 12. – P. 584.
11. Gorina V.M., Korzin V.V. Long-term Investigations Results of Low Temperatures Influence on Apricot Generative Buds // ActaHortic. – 2016. – Vol. 1139. – P. 363-368.
12. Herrera S., Lora J., Fadón E., Hedhly A., Alonso J.M., Hormaza J.I. and Rodrigo J. Male Meiosis as a Biomarker for EndoEcodormancy Transition in Apricot // Front. Plant Sci. – 2022. – P. 13. DOI: 10.3389/fpls.2022.842333
13. Hillmann L., Elsysy M., Goeckeritz C., Hollender C., Rothwell N., Blanke M. et. al. Preen thesis changes in freeze resistance, relative water content, and ovary growth preempt bud phenology and signify dormancy release of sourcherry floral buds // Planta. – 2021. – Vol. 254. – P. 74. DOI: 10.1007/s00425-021-03722-0
14. Horvath D.P., Anderson J.V., Chao W.S. and Foley M.E. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy // Trends Plant Sci. – 2003. – Vol. 8. – P. 534-540. DOI: 10.1016/j.tplants.2003.09.013
15. Liu W., Liu N., Zhang Y., Yu X., Sun M., Xu M., Zhang Q., Liu S. Apricot cultivar evolution and breeding program in China // ActaHortic. – 2012. – Vol. 966. – P. 223-228.
16. Mesterházy I., Raffai P., Szalay L., Bozó L., Ladányi M. Estimation of Blooming Start with the Adaptation of the Unified Model for Three Apricot Cultivars (*Prunus armeniaca* L.) Based on Long-Term Observations in Hungary (1994-2020) // Diversity. – 2022. – Vol. 14. – P. 560.
17. Razavi F., Hajilou J., Tabatabaei S.J., & Dadpour M.R. Comparison of chilling and heat requirement in some peach and apricot cultivars // Research in Plant Biology. – 2011. – Vol. 1. – P. 40-47.
18. Richardson E.A., Seeley S.D., Walker D.R. A model for estimating the completion of rest for “Redhaven” and “Elberta” peach trees // Hortic. Sci. – 1974. – Vol. 9. – P. 331-332.
19. Rohde A., and Bhalerao R.P. Plant dormancy in the perennial context // Trends Plant Sci. – 2007. – Vol. 12. – P. 5. DOI: 10.1016/j.tplants.2007.03.012
20. Vujadinović Mandić M., Vuković Vimić A., Ranković-Vasić Z., Đurović D., Ćosić M., Sotonica D., Nikolić D., Đurđević V. Observed Changes in Climate Conditions and Weather-Related Risks in Fruit and Grape Production in Serbia // Atmosphere. – 2022. – Vol. 13. – P. 948.

Статья поступила в редакцию 24.05.2023 г.

Korzin V.V. Meiosis stage in apricot pollen grains as a biomarker of the end of the dormant period // Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens. – 2023. – № 148. – P. 36-42.

The article presents the results of modeling the timing of flowering *Armeniaca vulgaris* Lam. based on the Krymsky Amur cultivar. To determine the estimated flowering date, a simple classical thermal model of external influence was chosen. The phases at the end of the formation of sporogenous tissue – meiosis, were used as a biological marker of the beginning of the vegetation of apricot cultivars and the exit of the plant from dormancy. The sum of thermal units required for the onset of the flowering phase is from 276.0°C to 352.8°C. The influence of air temperature in the spring period on the acceleration or deceleration of vegetation processes by 1-2 weeks was noted. The result of testing the model showed that it accurately describes the interannual variability of crop flowering dates. The discrepancy is no more than 2-4 days in 87% of cases.

Key words: *Armeniaca vulgaris* Lam.; pollen; modeling; phenology; flowering; Southern Coast of the Crimea; climate