

УДК 635.9:9:582.971:581.4(477.75)

ДЕКОРАТИВНЫЕ ЖИМОЛОСТИ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА: ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИПОЧЕЧНОГО РАЗВИТИЯ И ЦВЕТЕНИЯ

В.А. Браилко, Т.Н. Кузьмина

Аннотация

Описаны биологические особенности внутрипочечного развития и цветения десяти декоративных видов жимолости. Рассмотрены вопросы морфологии почек возобновления, выявлены различия в периодичности закладки и развития вегетативной и флоральной меристемы у видов рода *Lonicera*, относящихся к разным жизненным формам. Выделены группы по срокам цветения, указана длительность этой фенофазы в условиях Южного берега Крыма. На основании фенологических критериев варибельности сроков цветения дана оценка степени адаптационного потенциала. Показана возможность использования рассмотренных экзотов из Юго-Восточной Азии и Средиземноморья в массовом озеленении садов и парков Южного берега Крыма.

Ключевые слова: жимолость, органогенез, фенофазы, акклиматизация, цветение, озеленение.

Введение

В природных условиях жимолости распространены по всему Северному полушарию, главным образом в субтропических и умеренных областях. Они произрастают в лесных ценозах различного типа: в хвойных таежных, смешанных и лиственных лесах Евразии, Северной Америки, в тропических лесах Юго-Восточной Азии или же в кустарниковых зарослях, поднимаясь в аридной зоне и горах до верхних пределов древесной растительности [1]. Начало культивирования жимолости в ботанических садах относится к XVIII веку. В настоящее время почти все ботанические сады СНГ и дальнего зарубежья имеют в коллекциях эти растения. Первые экзоты этого рода в Никитском ботаническом саду (г. Ялта) появились в 1814 г., когда была интродуцирована *L. etrusca* Santi., а в 1833 г. была высажена *L. japonica* Thunb. [2, с. 201–203]. В настоящее время коллекция жимолостей Никитского ботанического сада насчитывает 27 видов и 8 форм.

Виды рода *Lonicera* представлены различными жизненными формами, которые различаются как по типу основных биоморф: прямостоячие кустарники, стелющиеся и вьющиеся, так и по типу биоморф по срокам вегетации: листопадные, зимнезеленые и вечнозеленые. Широкий спектр видовой и формовой ассортимента является аргументом перспективности использования жимолостей в озеленении. Многие виды обильно цветут и плодоносят, и весьма декоративны своеобразной окраской в эти периоды. Они могут применяться для одиночных или групповых посадок, создания высокодекоративных композиций,

бордюров, декорирования стен или в качестве растений для формирования защитных придорожных полос [1, 3].

Жимолости как интродуценты мезофитного происхождения чутко реагируют на режим влагообеспеченности и тепла и на Южном берегу Крыма (ЮБК) проявляют различную степень адаптации, характеризуясь при этом неустойчивым ритмом развития. Фитофенологические наблюдения, включающие визуальную регистрацию сроков морфологических и функциональных новообразований, имеют большое значение для познания ритма сезонных процессов растений. Так как скоординированность эндогенных ритмов организма с цикличностью условий среды произрастания достигается в результате адаптации растений, целью настоящего исследования было определение как органообразовательных процессов почек возобновления и динамики внутривидового развития и цветения представителей разных жизненных форм интродуцированных видов рода *Lonicera*, так и степени их акклиматизации к условиям ЮБК.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования были представители *Lonicera*, произрастающие в арборетуме Никитского ботанического сада. Среди исследуемых видов выделены группы: листопадные прямостоячие жимолости секции *Lonicera* (*L. tatarica* L., *L. maackii* (Rupr.) Maxim.), листопадные вьющиеся виды секции *Caprifolium* (*L. caprifolium* L., *L. etrusca* Santi.), зимнезеленые и вечнозеленые прямостоячие представители секции *Isica* (*L. fragrantissima* Lindl. & J. Paxton, *L. standishii* Jacques, *L. nitida* Wils., *L. pileata* Oliv.) и зимне- и вечнозеленые вьющиеся виды секции *Nintooa* (*L. henryi* Hemsl., *L. japonica* Thunb.). Все исследованные растения представлены в 5-кратной повторности.

Ежегодно учитывались сроки наступления и длительность основных фенологических фаз и полнота их завершения, цикл годового развития [4]. Наблюдения за феноритмами каждого вида проводили в течение трех лет (2012–2014 гг.). Для анализа органообразовательных процессов в почках возобновления исследуемых видов каждые 15 дней круглогодично отбирались пробы, почки препарировали и готовили временные препараты, окрашенные 1%-ным раствором ацетоорсеина [5]. Материал анализировали с помощью микроскопов Jenaval (Carl Zeiss, Германия) и AxioScope A.1 (Carl Zeiss, Германия). Микрофотографии сделаны цифровой фотокамерой Olympus SP-350. Стадии развития приведены по Ф.М. Куперман [6].

Количественный характер ритмики сезонных процессов позволяет отразить их основные закономерности в районе интродукции. Исследование и анализ таких показателей, как смещение фенофаз, изменение их продолжительности, а также длительность всего вегетационного периода, проводились в соответствии с работой Н.А. Аврорина [7], а расчеты – по методам Г.Н. Зайцева [8]. При анализе феноритмов прежде всего обращали внимание на данные о времени зацветания растений, так как они коррелятивно связаны с остальными фенофазами и в определенной степени представляют последние [9, с. 24–26]. Для оценки устойчивости растений в новых условиях использовали показатель среднего квадратического отклонения (σ), адекватно оценивающий вариабельность

(пластичность) сезонных процессов и отражающий степень консерватизма растений [10, с.73–89; 11].

Результаты и их обсуждение

В сезонном развитии побегов изучаемой культуры выделяют две фазы развития: внутривидовую (формирование зачаточного побега) и вневидовую (рост и развитие побега при распускании почки) [3]. Как показали наши наблюдения, феноритмы жимолостей на ЮБК подвержены значительным колебаниям. Закладка почек у исследуемых растений происходит в мае – июле, в этот период конус нарастания недифференцирован. При дальнейшем развитии отмечены значительные различия в зависимости от биоморфической принадлежности видов. Так, установлено, что у прямостоячих жимолостей секций *Lonicera* и *Isika* зачаточный побег полностью формируется в зимующей почке и имеет зачаточные листья и цветки, закладка же флоральной меристемы происходит в год, предшествующий цветению (рис. 1). При этом органогенез цветка, микро- и мегаспорогенез осуществляются в зимне-весеннее время после выхода из состояния покоя.

Почки жимолостей-лиан, к которым относятся виды секций *Caprifolium* и *Nintooa*, зимуют на этапе дифференциации конуса нарастания на зачаточные узлы и междоузлия стебля и зачаточные листья. Развитие генеративной сферы происходит после начала вегетации или во время продолжительных оттепелей зимой, флоральная меристема появляется в год цветения (рис. 2).

Вегетация изученных видов жимолостей начинается в разные сроки, в течение относительно короткого периода в 8–17 дней. Средние сроки ее начала совпадают с устойчивым переходом среднесуточных температур через +5 °С в сторону повышения. Однако наиболее раннее разворачивание первых листьев и начало роста побегов характерны для вьющихся жимолостей секции *Nintooa* в конце января – феврале. Общие сроки вегетации листопадных видов рода *Lonicera* (*L. tatarica*, *L. maackii*, *L. caprifolium* и *L. etrusca*) на ЮБК составляют 190–260 дней.

Развитие мужской и женской генеративных сфер происходит асинхронно. Как указывает Г.И. Музыка [12, с. 3–8] для цветов жимолости характерна дихогамия.

По фенофазе «начало цветения» можно выделить следующие группы.

- Зимнецветущие жимолости – *L. fragrantissima*, *L. standishii*. Средняя дата начала цветения – 28 января, в условиях теплой зимы начало цветения отмечалось в первой декаде января, наиболее позднее – в середине марта. Продолжительность цветения составляет 68–102 дня. Наличие видов с зимним ритмом цветения представляет большой интерес при расширении интродукции видов, цветущих на ЮБК в этот период.

- Жимолости весеннего цветения. К ним относятся как вечнозеленые стелющиеся мелколиственные виды *L. nitida*, *L. pileata*, так и листопадные кустарники *L. tatarica* и *L. maackii*. Их цветение длится 8–38 дней и начинается в конце апреля – начале мая.

- Весенне-летние *L. caprifolium* и *L. etrusca* зацветают в мае – июне, цветки крупные (до 4.5 см), обладают яркой окраской, тип соцветия – трехцветниковые дихазии. Продолжительность цветения 15–28 дней. В некоторые годы наблюдений, когда погодные условия складываются наиболее благоприятно и отсутствует

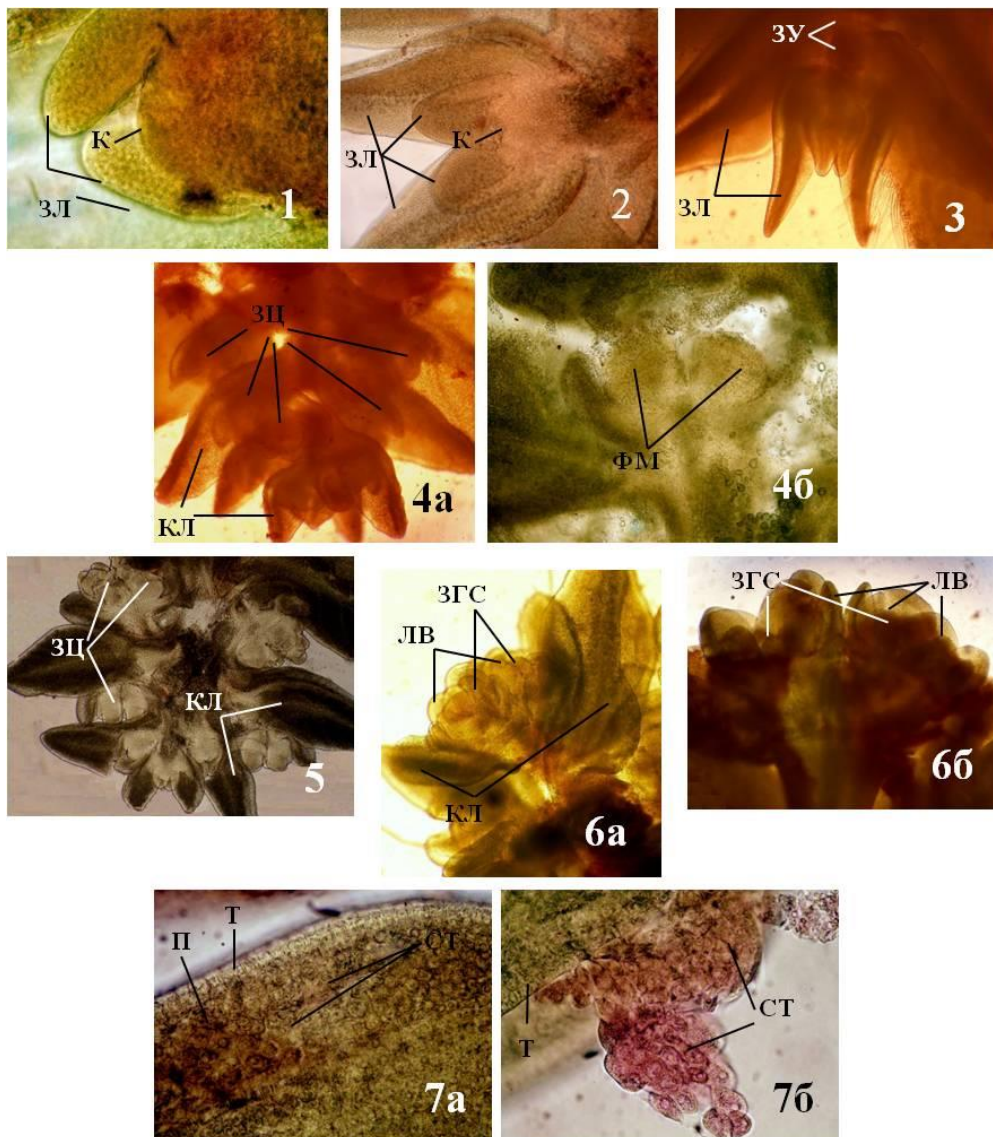


Рис. 1. Основные этапы внутрипочечного развития прямостоячих жимолостей на примере *L. tatarica*: 1 – конус нарастания (К), расположенный под покровом сближенных зародышевых листьев (ЗЛ) (июнь – июль); 2 – терминальная почка (всегда остается вегетативной); 3 – дифференциация конуса нарастания на зачаточные узлы (ЗУ) и междоузлья стебля, образование зачаточных стеблевых листьев (СЛ) (август); 4 а, б – развитие флоральной меристемы (ФМ), закладка парных зачаточных цветков (ЗЦ) и зачаточных кроющих листьев (КЛ) (сентябрь); 5 – закладка и дифференциация лопастей цветка (октябрь); 6 – органогенез цветка: ЛВ – лепестки венчика, ЗГС – зачатки генеративной сферы (тычинок и пестика) (январь – февраль); 7 а, б – пыльники со сформированной спорогенной тканью (П – пыльник Т – тапетум, СТ – спорогенная ткань) (февраль – март)

период с напряжением гидротермического стресса, который в условиях ЮБК характеризуется летней почвенной и воздушной засухой, у видов данной группы было отмечено повторное цветение в конце августа.

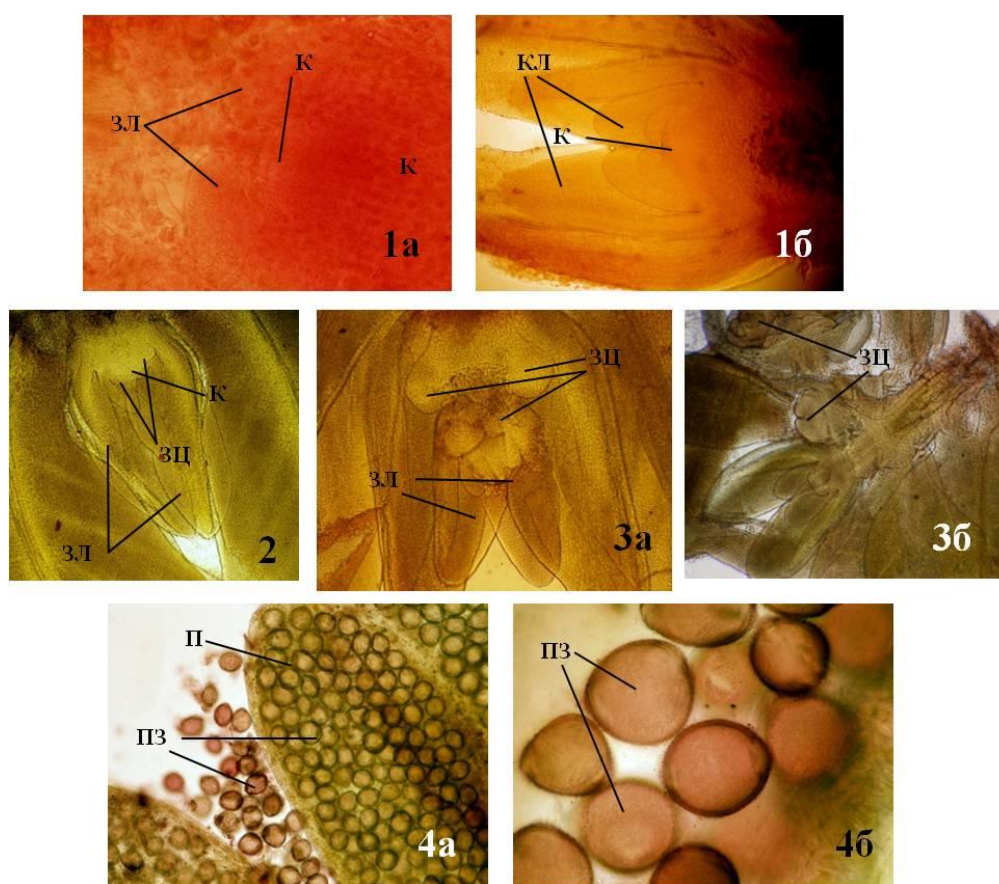


Рис. 2. Этапы внутрипочечного развития вьющихся жимолостей на примере *L. japonica*: 1 – конус нарастания (К), расположенный под покровом сближенных зародышевых листьев (ЗЛ) (апрель – июль, по мере роста побега закладываются новые почки); 2 – вегетативные почки или зачатки соцветий (ЗЦ), дифференциация конуса нарастания на узлы и междоузлья стебля, закладка стеблевых листьев (ЗЛ) (май – октябрь); 3 – закладка цветков (ЗЦ), начальные стадии органогенеза цветка (после выхода из состояния покоя в январе – феврале); 4 – формирование пыльцевых зерен (ПЗ) (май – июнь)

• К летнецветущим жимолостям отнесены зимнезеленая *L. henryi* и вечнозеленая *L. japonica*. Это вьющиеся виды из секции *Nintooa*. Для жимолости японской (*L. japonica*) отмечалось повторное и более длительное цветение в августе – сентябре. Большая растянутость этой фенофазы у жимолостей указанной секции связана с постоянным нарастанием побегов и формированием на них бутонов. Период цветения у видов данной группы составляет 23–96 дней.

Интересной особенностью многих жимолостей является тональный переход окраски цветков во время цветения без утраты ими декоративности. Цветки изменяют окраску от бело-кремовых и розовых оттенков в начале цветения до желто-оранжевых. Так, *L. tatarica* в ходе цветения сменяет розовую окраску цветков до оранжевой (рис. 3, а), у *L. maackii* наблюдается переход окраски от белого до ярко-желтого цвета (рис. 3, б), для видов *L. etrusca* и *L. japonica* характерен переход от белого до желто-горячего цветов (рис. 3, в, г). Наибольший набор цветов и оттенков отмечен у *L. caprifolium*: от бело-розового до желто-оранжевого,

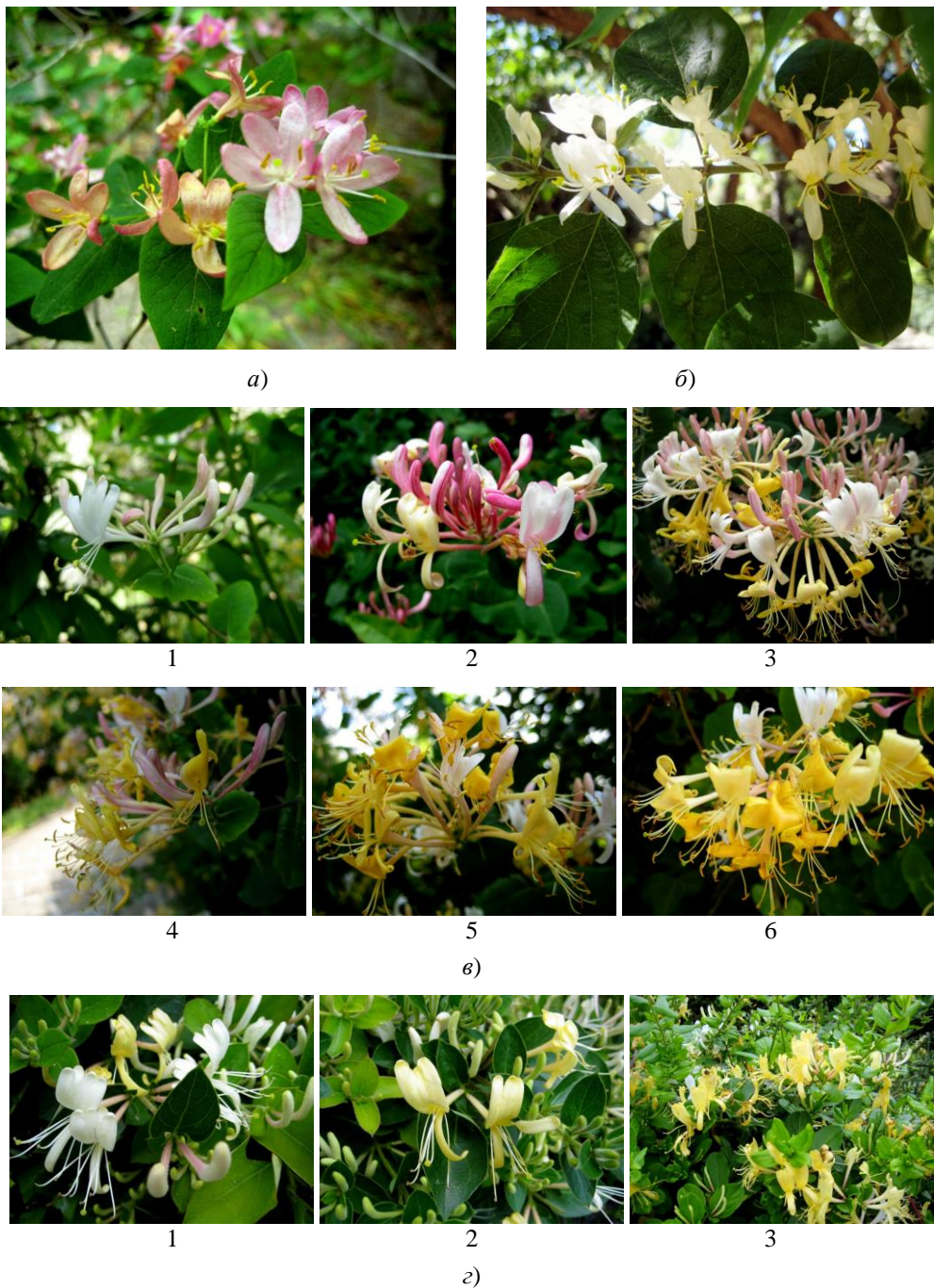


Рис. 3. Изменение окраски цветков декоративных жимолостей в период цветения: а) *L. tatarica*, б) *L. maackii*, в) *L. caprifolium*, г) *L. japonica*

при этом в одном соцветии сосредоточены цветки с разной окраской, которая изменяется в акропитальном направлении при последовательном раскрытии цветков. Продолжительность цветения одного цветка жимолости составляет 4–9 дней, за этот период можно наблюдать 3–6 вариантов окраски цветка (рис. 3, в, г).

Табл. 1

Степень стабильности сроков начала цветения видов рода *Lonicera* в условиях Южного берега Крыма

| Вид | Крайние даты цветения | | Средняя дата начала цветения | Среднее квадратическое отклонение, σ | Продолжительность цветения, дней |
|------------------------------------|-----------------------|-----------|------------------------------|---|----------------------------------|
| | Начало | Окончание | | | |
| Зимнецветущие жимолости | | | | | |
| <i>L. fragrantissima</i> | 05/ I | 30/ IV | 28/ I | 37.27 | 68–102 |
| Жимолости весеннего цветения | | | | | |
| <i>L. pileata</i> | 07/ IV | 12/ V | 16/ IV | 12.10 | 19–34 |
| <i>L. nitida</i> | 09/ IV | 30/ V | 15/ IV | 9.07 | 20–30 |
| <i>L. tatarica</i> | 24/ IV | 20/ V | 27/ IV | 3.21 | 8–21 |
| <i>L. maackii</i> | 28/ IV | 23/ V | 01/ V | 3.51 | 15–38 |
| Жимолости весенне-летнего цветения | | | | | |
| <i>L. caprifolium</i> | 02/ V | 10/ VI | 07/ V | 5.57 | 20–28 |
| <i>L. etrusca</i> | 24/ V | 29/ VI | 30/ V | 7.02 | 15–22 |
| Летнецветущие жимолости | | | | | |
| <i>L. henryi</i> | 19/ V | 21/ VII | 04/ VI | 8.74 | 23–31 |
| <i>L. japonica</i> | 15/ V | 09/ VII | 17/ V | 8.21 | 72–96 |

Так как процесс цветения является наиболее чувствительным периодом к абиотическим факторам зоны интродукции и отражает жизнедеятельность экзота в новых условиях [11], был определен показатель среднего квадратического отклонения (σ) для фазы начала цветения жимолостей на ЮБК по алгоритмам, традиционно используемым для биометрических расчетов. Установлено, что наибольшим консерватизмом ритмики цветения обладают кустарники секции *Lonicera*: *L. tatarica* ($\sigma = 3.21$) и *L. maackii* ($\sigma = 3.51$) (табл. 1). У этих растений отмечен короткий префлоральный период, то есть период между средними сроками начала вегетации и начала цветения. Более высокая пластичность по значениям $\sigma = 5.57$ – 8.74 отмечена для вьющихся жимолостей секций *Caprifolium* (*L. caprifolium*, *L. etrusca*) и *Nintooa* (*L. henryi*, *L. japonica*). Максимальными значениями среднеквадратического отклонения фенофазы начала цветения характеризуются виды секции *Isika*, в частности *L. fragrantissima* ($\sigma = 37.27$).

Таким образом, пролонгированное развитие генеративной сферы в меняющихся условиях интродукции позволяет оценить исследованные растения как виды с достаточно высоким адаптационным потенциалом. Лидирующие позиции по данному признаку характерны для видов секций *Isika* и *Caprifolium*.

Жимолости декоративны также в период плодоношения благодаря кораллово-красной, темно-синей, оранжевой, черно-пурпурной или желтой окраске попарно сросшихся ягод (рис. 4). Наблюдения показали, что у видов *L. fragrantissima*, *L. tatarica* и *L. caprifolium* фаза окраски плодов длится около месяца (с мая по июнь). Плодоношение более 60 дней отмечено у *L. maackii*, *L. japonica* и *L. pileata* (с сентября по декабрь). Наибольшей декоративностью во время плодоношения и одновременно «рекордсменом» по длительности этой фенофазы на ЮБК отличается вид *L. maackii*: осенью обилие плодоношения сочетается с выразительной желто-зеленой окраской листвы, ярко-красные ягоды долго сохраняются на кусте и после дефолиации.

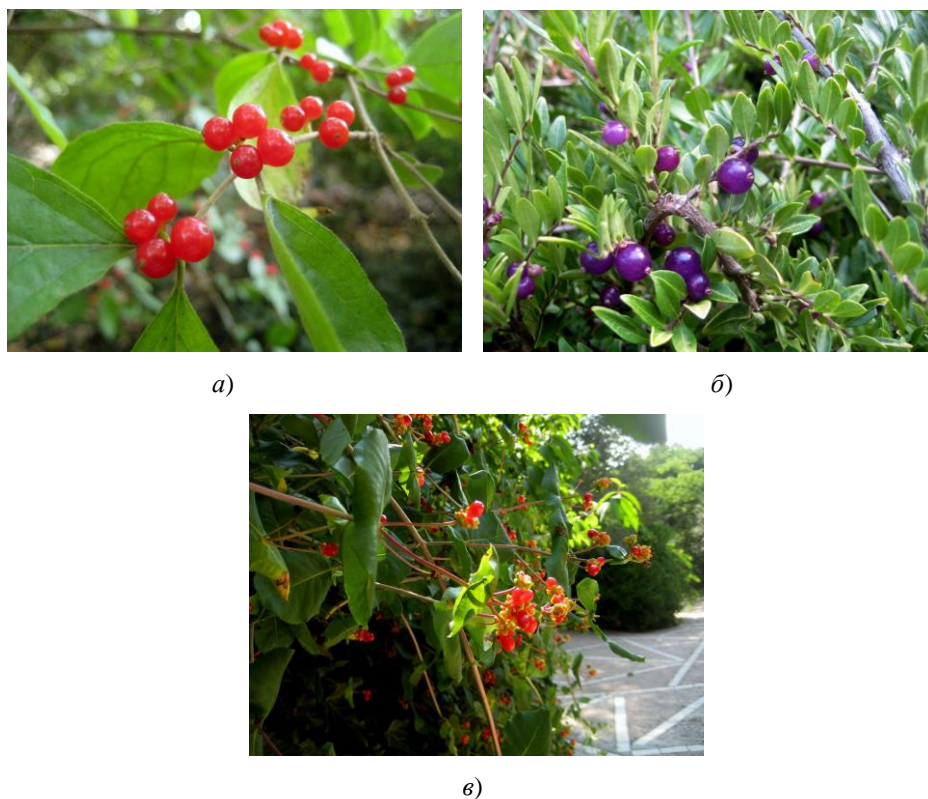


Рис. 4. Плодоношение жимолостей: а) *L.maackii*, б) *L. pileata*, в) *L.caprifolium*

Заключение

Таким образом, в ходе исследований были выявлены особенности внутрипочечного развития, цветения и плодоношения в сезонном развитии жимолостей, свидетельствующие о сохранении нормального функционального состояния представителей изучаемого рода в природно-климатических условиях культурфитоценозов ЮБК.

Установлено различие в периодичности закладки и развития вегетативной и флоральной меристем у жимолостей различных жизненных форм: у прямостоячих видов указанные процессы происходят в год, предшествующий вегетации, почки жимолостей-лиан развиваются в текущем вегетационном периоде.

Оптимальной температурой начала вегетации для видов секций *Lonicera*, *Caprifolium* и *Isika* является устойчивый переход через +5 °С в сторону повышения. Для видов секции *Nintooa* характерна ранняя вегетация в январе – феврале.

По срокам цветения выделены следующие группы жимолостей: зимнецветущие (*L. fragrantissima* и *L. standishii*), жимолости весеннего цветения (*L. nitida*, *L. pileata*, *L. tatarica* и *L.maackii*), весенне-летние (*L. caprifolium* и *L. etrusca*) и летнецветущие (*L. henryi*, *L. japonica*). Максимальное по длительности цветение характерно для зимнецветущей *L. fragrantissima* (102 дня) и вида с ремонтантным цветением – *L. japonica* (89 дня). Характерной особенностью жимолостей в период цветения является изменение окраски цветков без утраты их декоративности.

Изменения ритмов развития могут рассматриваться как важный механизм устойчивости жимолостей к неблагоприятным факторам. Адаптивное смещение фенофаз наиболее явно выражено у видов секции *Isika*: *L. fragrantissima* и *L. pileata*, среднее квадратическое отклонение фенофазы начала их цветения составляет 12–38 дней.

Высокая декоративность жимолостей, обильное цветение и плодоношение, несложный уход, высокая способность как к семенному, так и вегетативному размножению – хорошая аргументация для более широкого распространения этих растений на ЮБК.

В заключение отметим, что полученные данные могут быть использованы при подборе ассортимента для озеленения городов и других населенных пунктов.

Литература

1. Рябова Н.В. Жимолость. Итоги интродукции в Москве – М.: Наука, 1980. – 160 с.
2. Анисимова. А.И. Итоги интродукции древесных растений в Никитском ботаническом саду за 30 лет (1926–1955) // Труды Гос. Никитского ботан. сада. – Ялта, 1957. – Т. XXVII. – С. 201–203.
3. Глухов А.З., Костырко Д.Р., Осавлюк С.Н. Виды рода жимолость на Юго-востоке Украины. – Донецк, 2002. – 120 с.
4. Методические указания по фенологическим наблюдениям над деревьями и кустарниками при их интродукции на Юге СССР. – Ялта, 1977. – 25 с.
5. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
6. Куперман Ф.М. Морфофизиологическая изменчивость растений в онтогенезе. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963. – 365 с.
7. Аврорин Н.А. Эколого-статистические методы в интродукции растений (по опыту Полярно-альпийского ботанического сада) // Усп. интродукции растений. – М.: Наука, 1973. – С. 102–113.
8. Зайцев Г.Н. Оптимум и норма интродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 269 с.
9. Зайцев Г.Н. Определение параметров вегетационного периода // Бюл. Главного ботан. сада АН СССР. – 1979. – Вып. 3. – С. 24–26.
10. Головкин Б.Н. Зависимость сроков фенофаз интродуцированных растений от метеорологических условий вегетационного периода // Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1972. – С. 73–89.
11. Булах П.Е., Шумик Н.И. Теория устойчивости в интродукции растений. – Киев: Наукова думка, 2013. – 151 с.
12. Музика Г.І. Особливості цвітіння і запилення витких жимолостей в умовах інтродукції // Інтродукція рослин. – 2010. – № 4. – С. 3–8.

Поступила в редакцию
03.06.15

Браилко Валентина Анатольевна – младший научный сотрудник лаборатории репродуктивной биологии и физиологии растений, Государственное бюджетное учреждение Республики Крым «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр», Республика Крым, г. Ялта, Россия.

E-mail: valentina.brailko@yandex.ru

Кузьмина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории репродуктивной биологии и физиологии растений, Государственное бюджетное учреждение Республики Крым «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр», Республика Крым, г. Ялта, Россия.

E-mail: *tnkuzmina@rambler.ru*

* * *

ORNAMENTAL *LONICERA* SPECIES ON THE SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA: FEATURES OF INTRABUD DEVELOPMENT AND FLOWERING

V.A. Brailko, T.N. Kuzmina

Abstract

The features of intrabud development and flowering in ten ornamental *Lonicera* species have been described in the paper. The morphology of winter buds has been considered. Differences in the periodicity of floral meristem formation and development have been found between *Lonicera* species belonging to various life forms. The species have been divided into groups according to their flowering terms. The duration of this phenological phase under the conditions of the southern coast of the Crimea has been determined. Based on the phenological indices of variations in the flowering terms, the adaptive potential has been estimated. It has been demonstrated that the studied exotic species from the Southeast Asian and Mediterranean regions could be successfully used for mass landscaping of gardens and parks on the southern coast of the Crimea.

Keywords: *Lonicera*, organogenesis, phenological phases, acclimatization, flowering, landscaping.

References

1. Ryabova N.V. Honeysuckle. The Results of Introduction in Moscow. Moscow, Nauka, 1980. 160 p. (In Russian)
2. Anisimova. A.I. The results of introduction of woody plants in the Nikitsky Botanical Garden over 30 years (1926–1955). *Tr. Gos. Nikitsk. Bot. Sada*. Yalta, 1957, vol. XXVII, pp. 201–203. (In Russian)
3. Glukhov A.Z., Kostyrko D.R., Osavlyuk S.N. Species of the Genus of Honeysuckle in the Southeast of Ukraine. Donetsk, 2002. 120 p. (In Russian)
4. Methodical Guidelines Based on the Phenological Observations of Trees and Shrubs during Their Introduction in the South of the USSR. Yalta, 1977. 25 p. (In Russian)
5. Pausheva Z.P. Manual on Plant Cytology. Moscow, Agropromizdat, 1988. 271 p. (In Russian)
6. Kuperman F.M. Morphophysiological variability of plants in ontogenesis. Moscow, Izd. Mosk. Gos. Univ., 1963. 365 p. (In Russian)
7. Avrorin N.A. Ecological and statistical methods in plant introduction (based on the experience of the Polar-Alpine Botanical Garden). *Usp. Introd. Rast.* Moscow, Nauka, 1973, pp. 102–113. (In Russian)
8. Zaitsev G.N. The optimum and norms in plant introduction. Moscow, Nauka, 1983. 269 p. (In Russian)
9. Zaitsev G.N. Identification of the parameters of vegetation period. *Byull. Gl. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR*, 1979, no. 3, pp. 24–26. (In Russian)
10. Golovkin B.N. Dependence of the phenophase dates in introduced plants on the meteorological conditions of vegetation period. *Metodika fenologicheskikh nablyudenii v botanicheskikh sadakh SSSR* [Methodology of Phenological Observations in Botanical Gardens of the USSR]. Moscow, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1972, pp. 73–89. (In Russian)
11. Bulakh P.E., Shumik N.I. The theory of stability in plant introduction. Kiev, Naukova Dumka, 2013. 151 p. (In Russian)

-
12. Muzyka H.I. Flowering and pollination characteristics of common honeysuckles under the conditions of introduction. *Introd. Rosl.*, 2010, no. 4, pp. 3–8. (In Ukrainian)

Received
June 3, 2015

Brailko Valentina Anatol'evna – Junior Research Fellow, Laboratory of Plant Reproductive Biology and Physiology, Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Centre, Republic of Crimea, Yalta, Russia.

E-mail: valentina.brailko@yandex.ru

Kuzmina Tat'yana Nikolaevna – PhD in Biology, Senior Research Fellow, Laboratory of Plant Reproductive Biology and Physiology, Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Centre, Republic of Crimea, Yalta, Russia.

E-mail: tnkuzmina@rambler.ru