

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ  
И ПЛОДОНОШЕНИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MAGNOLIA* L.  
(MAGNOLIACEAE) В УСЛОВИЯХ  
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

**Л.А. Каменева**

*ФГБУН Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток*

В данной статье представлены результаты исследования фенологии одиннадцати представителей рода *Magnolia* в условиях российского Дальнего Востока. Изучена жизнеспособность пыльцы и условия ее хранения, семенная продуктивность, этапы органогенеза генеративных почек и видовой состав насекомых-опылителей.

Ключевые слова: *Magnolia*, фенология, жизнеспособность пыльцы, семенная продуктивность, органогенез.

**BIOLOGICAL FEATURES OF FLOWERING AND FRUITING OF INTRODUCED  
SPECIES OF THE GENUS *MAGNOLIA* L. (MAGNOLIACEAE)  
IN THE RUSSIAN FAR EAST**

**L.A. Kameneva**

*Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia*

This paper presents the results of studies on phenology (biological rhythms) of eleven taxa of the genus *Magnolia* in the conditions of the Russian Far East, including pollen viability and pollen storage conditions, seed productivity, stages of organogenesis of generative buds and the species composition of insect pollinators.

Keywords: *Magnolia*, Magnoliaceae, introduction, phenology, pollen viability, seed productivity, organogenesis, Russian Far East.

Одним из ценных представителей семейства Magnoliaceae, которые всесторонне изучаются в настоящее время как лекарственные и декоративные растения, является род *Magnolia* L. (Coats, 1992; Shi et al., 2000; Петухова, 2003; Lee, 2011).

Представители рода – вечнозеленые и листопадные деревья, кустовидные деревья и кустарники. Род включает 230 видов (Nooteboom, 2000; Figlar, Nooteboom, 2004). Большая часть видов занимает очень ограниченные ареалы, сосредоточенные в Юго-Восточной Азии, Се-

верной Америке, в Вест-Индии. Самая большая концентрация видов магнолиевых наблюдается в Восточных Гималаях, Юго-Западном Китае, в Индокитае. На территории России род представлен одним видом – *M. obovata* Thunb., произрастающим на о-ве Кунашир (Южные Курилы) (Харкевич, Качура, 1981; Баркалов, 2009).

Целенаправленная и планомерная интродукция магнолий началась с середины XVIII в. – сначала в Англии, несколько позже – в других европейских странах и Северной Америке. В России одно из первых мест по культивированию магнолий принадлежит Никитскому ботаническому саду (г. Ялта) и Сочинскому дендрарию, где магнолии выращивают с начала XIX века. На территории России наиболее крупные коллекции магнолий собраны в Москве, Санкт-Петербурге, Сочи и Воронеже, включающие более 70 таксонов (Романов и др., 2005).

Интродукция магнолий на юг Приморского края началась в 1970 г., когда Т.В. Самойловой на Горнотаежной станции ДВО АН СССР была посажена *M. obovata*, привезенная с Курильских островов (о-в Кунашир). В Ботаническом саду-институте ДВО РАН (БСИ ДВО РАН) изучением магнолий занимаются с 1986 г., основателем коллекции была И.П. Петухова, изучением магнолий она занималась более 30 лет. В настоящее время коллекция магнолий БСИ ДВО РАН включает 19 таксонов.

При исследовании магнолий в условиях интродукции важнейшим показателем успешности является их адаптация к новым условиям произрастания, которая проявляется при прохождении сезонного цикла развития и определяется степенью соответствия ритма развития растений климатическим условиям района интродукции (Кузнецова, 1979, 1983; Postek, Tucker, 1982; Михалевская, Овчинникова, 1989; Григоренко, Бессонова, 1999; Xu, 2006; Wang, 2010).

Наступление той или иной фазы в экспериментальных условиях интродукции определяет сумма тепла, причем установлено, что каждой фазе развития свойственен свой уровень тепла и эта величина довольно постоянная (Минченко, Коршук, 1987; Наумов, 2006). Получение качественного семенного материала – показатель репродуктивной возможности растений, который зависит от ряда факторов: морфогенетических, генетических, физиологических, антропоэкологических, экологических (Hodgson 1989; Erdelska, 1999; Navarro, 1998). Под влиянием новых условий произрастания у некоторых видов происходит нарушение процессов микроспорогенеза, что влечет за собой низкую фертильность пыльцы и соответственно низкую семенную продуктив-

ность (Михалевская и др., 1991; Hiroyama, Ishida, 2005; Коршук, Палагеча, 2007; Kameneva, Koksheeva, 2013).

При исследовании магнолий в районе интродукции важным вопросом является изучение дифференциации генеративных структур и влияния климатических факторов на процессы органобразования. Изучение данных процессов имеет важное значение для прогнозирования семенной продуктивности и обеспечения декоративности.

Целью нашего исследования является изучение биологии цветения и плодоношения представителей рода *Magnolia* в условиях культуры БСИ ДВО РАН.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом данного исследования послужили 11 представителей рода *Magnolia*, произрастающие на территории БСИ ДВО РАН: *M. kobus* DC., *M. kobus* var. *borealis* Sarg., *M. x kewensis* Pearce, *M. obovata* Thunb., *M. officinalis* Rehd. et Wils., *M. salicifolia* (Sieb. et Zucc.) Maxim., *M. sieboldii* K.Koch., *M. sieboldii* subsp. *japonica* K. Ueda, *M. x soulangiana* «Lennei», *M. stellata* (Sieb. et Zucc.) Maxim., *M. tripetala* L. Большая часть изученных видов получена из Киевского Ботанического сада–института им. О.В. Фомина (Украина).

Наблюдения за ритмами сезонного развития магнолий проводили в период с 2011 по 2014 гг., по методике П.И. Лапина и С.И.Сидневой (1973). Также были исследованы этапы развития генеративных почек *M. kobus* и *M. sieboldii* по методике Ф.М. Купермана (1973). Для изучения процессов дифференциации цветочных элементов проводили сбор почек один раз в месяц, а в период активного роста – каждые 10 дней. Анатомо–морфологические описания генеративных почек были сделаны с помощью микроскопа Stemi–2000 С и Аxioplan–2.

При расчете сумм эффективных температур воздуха ( $\sum t^{\circ}\text{effective}$ ) использовались показатели среднесуточной температуры, и если температура превышала 5 °С температурные показатели суммировались.  $\sum t^{\circ}\text{effective}$  – это показатель, характеризующий количество тепла и выражающийся суммой средних суточных температур воздуха, превышающий определенный порог: 0, 5, 10 градусов или биологический минимум температуры, необходимой для развития определенного растения (Минченко, Коршук, 1987; Наумов, 2006).

Жизнеспособность пыльцы определялась по методике И.Н. Голубинского (1974). Семенную продуктивность и коэффициент продуктивности определяли по методике Т.А. Работнова (1960) и И.В. Вай-

нагий (1974). Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) – это число семяпочек на генеративный побег, реальная семенная продуктивность (РСП) – число зрелых семян, неповрежденных насекомыми и грибами, на генеративный побег. Коэффициент продуктивности – процентное соотношение ПСП и РСП.

Все фазы развития растений рассматривали в связи с температурными показателями и с измерениями влажности воздуха, полученными по данным метеостанции БСИ ДВО РАН.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Ритмы сезонного развития

Результаты исследования ритмов сезонного развития в условиях юга Приморского края показали, что начало активного периода жизнедеятельности магнолий зависит от погодных условий весеннего периода, где определяющим фактором является сумма эффективных температур воздуха ( $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$ ). Подготовка к началу вегетации магнолий может проходить успешно, если среднесуточная температура превышает 5 °С. С переходом данной температурной отметки идет накопление тепла, и чем оно интенсивнее, тем меньше времени требуется для начала вегетации.

Установлено, что начало вегетационного периода для раннецветущих видов: *Magnolia kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. x kewensis*, *M. salicifolia*, *M. stellata*, *M. x soulangiana* «Lennei» начинается при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 30 °С. Период бутонизации наступает при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 85,3 °С и продолжается от 2 до 10 дней. В фазу цветения растения вступают при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 118 °С, массовое цветение наступает через 7–14 дней при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 160 °С (третья декада апреля–май).

Вегетация поздноцветущих видов (*M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala*) начинается при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  свыше 25 °С, бутонизация наступает при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 306 °С, продолжительность данного периода составляет в среднем две недели. В фазу цветения растения вступают при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  свыше 500 °С, а массовое цветение наступает через 4–10 дней при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 578 °С (третья декада июня–третья декада августа).

Развитие плодов у изученных таксонов начинается в третьей декаде июня (в среднем при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 700 °С), и третьей декада июля (в среднем при  $\Sigma t^{\circ}\text{effect.}$  от 1250 °С). Плоды созревают в третьей декаде

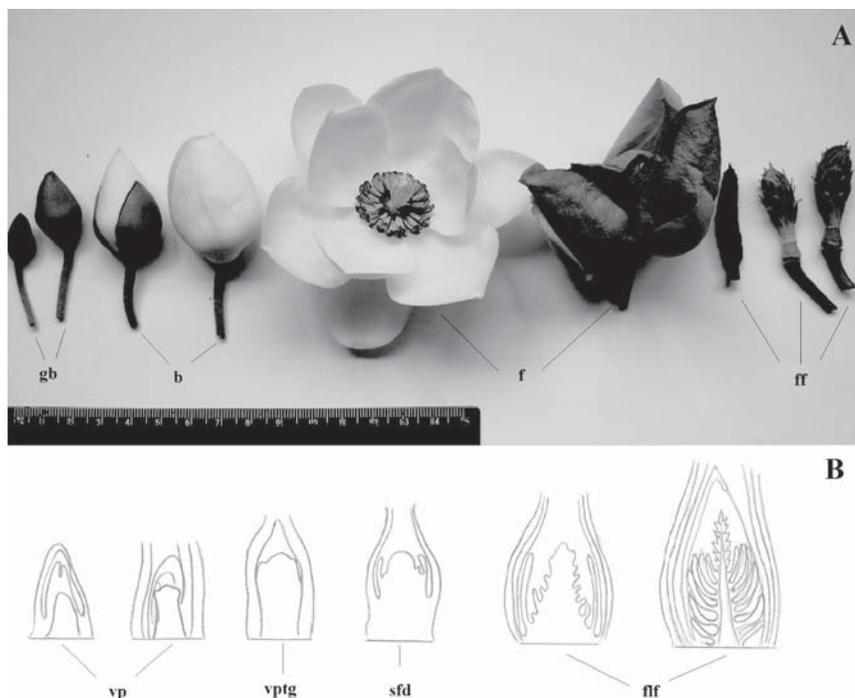


Рис. 1. Развитие генеративной почки *M. sieboldii*.

Fig. 1. Development of generative buds *M. sieboldii*.

A – стадии развития / stages of development: gb – генеративные почки / generative buds; b- бутон / budding; f – цветок / flower; ff – развитие плода / fruit formation.

B – общая схема развития / common scheme of development: vp – вегетативная фаза / vegetative phase; vptg – переход из вегетативной в генеративную фазу / transition from vegetative to generative phase; sfd- начало дифференциации цветка / the start of flower differentiation; flf - формирование цветка / flower formation.

сентября и первой декаде октября при  $\Sigma t^{\circ}\text{эфф.}$  свыше 2300 °С. Завершается вегетационный период активным листопадом (сентябрь–октябрь).

При исследовании *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica* было отмечено, что они характеризуются довольно длинным периодом цветения (июнь–август). В период массового цветения (июль) на одном дереве одновременно могут находиться цветки и плоды на разных стадиях формирования, а также происходит заложение новых генеративных почек будущего года (рис. 1А). В осенний период (третья декада

сентября) у *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica* наблюдается вторичное цветение. В.Н. Голубев (1968) под вторичным цветением понимает развитие второй генерации цветоносных побегов, следующей за первой с некоторым перерывом во времени. Причинами вторичного цветения некоторые авторы считают особо благоприятные сочетания тепла и влажности (Голубев, 1968; Филипов, Скиткина, 1969; Кузнецова, 1979). Для региона исследования характерна очень теплая и влажная осень, средняя температура сентября составляет 16.2 °С при влажности воздуха 79.3% и  $\sum t^{\circ}\text{effect.} = 2711.3$  °С, сочетание данных показателей оказывается благоприятным для вторичного цветения. В.М. Кузнецова (1979) отмечает, что некоторые особенности органогенеза генеративных почек *M. kobus* - вторичное цветение в некоторых регионах (Батуми, Грузия; Душанбе, Таджикистан) и наличие осенне-зимнего роста говорит о том, что в недавнем прошлом данный вид имел неоднократное цветение. Вторичное цветение у других таксонов *Magnolia*, входящих в коллекцию БСИ ДВО РАН, не наблюдалось.

### Опыление

Для большинства таксонов Magnoliaceae характерна протогония, при этом рыльца плодolistиков созревают значительно раньше пыльников и воспринимают пыльцу до начала раскрытия бутонов, в связи с чем в естественных условиях произрастания опыление осуществляется весьма специализированными жуками, протискивающимися в бутон при незначительном расхождении лепестков накануне раскрытия бутона (Романов и др., 2005). По данным М.А. Барановой (1980), у некоторых видов *Magnolia* (*M. tripetalla*, *M. virginiana*) наблюдались случаи самоопыления. Н.Ф. Минченко и Т.П. Коршук (1987), проводя исследование магнолий в условиях Украины, отмечают, что в период цветения раннецветущих видов не исключено участие в опылении ветра, характерного для ранней весны.

В исследованиях по изоляции отдельных цветков в условиях БСИ ДВО РАН случаев самоопыления не наблюдалось. Участие ветра в опылении раннецветущих видов не отрицается, так как район исследования также характеризуется сильными ветрами. Предварительные результаты показали, что роль опылителей на юге Приморского края выполняют представители сем. Alleculidae (*Apis*, *Bombus*), сем. Scarabaeidae (*Lasiopsis*). В табл. 1 представлены обобщенные литературные данные по видовому составу опылителей в разных районах, в том числе и в пределах естественного ареала. Преобладающими семействами являются сем. Alleculidae, Scarabaeidae, Staphylinidae.

Таблица 1- Table 1  
 Видовой состав насекомых–опылителей представителей рода *Magnolia*  
 в различных районах исследования

The species composition of insect pollinators of the genus *Magnolia*  
 in different study areas

Таксон	Место описания	Литературный источник	Видовой состав насекомых–опылителей
<i>M. kobus</i> , <i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i> , <i>M. obovata</i> , <i>M. officinalis</i> , <i>M. salicifolia</i> , <i>M. sieboldii</i> , <i>M. sieboldii</i> var. <i>japonica</i> , <i>M. x soulangiana</i> , <i>M. stellata</i> , <i>M. tripetala</i>	Сочи (Россия)	Романов М.С. и др. (2005)	сем. Thysanoptera: <i>Thrips fuscipennis</i> Hal.
<i>M. kobus</i> , <i>M. x soulangiana</i> , <i>M. obovata</i>	юго-восток Украины (Запорожская обл.)	Григоренко И.В. (2001)	сем. Alleculidae: <i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus</i> sp., <i>Odynerus parietum</i> . сем. Scarabaeidae.
<i>M. kobus</i> , <i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i> , <i>M. x kewensis</i> , <i>M. obovata</i> , <i>M. officinalis</i> , <i>M. salicifolia</i> , <i>M. sieboldii</i> , <i>M. x soulangiana</i> , <i>M. stellata</i> , <i>M. tripetala</i>	Киев (Украина)	Минченко Н.Ф., Коршук Т.П. (1987); Коршук Т.П., Палачега Р.М. (2007).	<i>Cestonia</i> sp. (Tachinidae), <i>Contelus obscurus</i> , <i>Strangalina luteicornis</i> (Cerambycidae)
<i>M. kobus</i> , <i>M. acuminata</i> , <i>M. salicifolia</i> , <i>M. x soulangiana</i> “ <i>Lennei alba</i> ”, <i>M. x soulangiana</i> “ <i>Alexandrina</i> ”, <i>M. x loebneri</i>	Северная Буковина (Украина)	Термена Б.К., Турлай О.И. (1992).	<i>Corizus hyosciami</i> (Rhopalidae), <i>Chrysopa vulgaris</i> (Chrysopidae), сем. Alleculidae
<i>M. kobus</i> , <i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i> , <i>M. x kewensis</i> , <i>M. obovata</i> , <i>M. officinalis</i> , <i>M. salicifolia</i> , <i>M. sieboldii</i> , <i>M. x soulangiana</i> , <i>M. stellata</i> , <i>M. tripetala</i>	Сев. Америка	Peigler (1989), Gardiner J. (1989), Callaway (1994).	сем. Mordellidae Nitidulidae, Scarabaeidae
<i>M. stellata</i>	Tokai, central Japan (узкий эндемик)	Hirayama K., Ishida K. (2005)	сем. Staphylinidae
<i>M. schiedeana</i>	Халара, Veracruz, Mexico (эндемик)	Dieringer G., Espinosa J.E. (1994).	<i>Stenagria</i> sp. (Staphylinidae), <i>Cyclocephala jalapensis</i> (Scarabaeidae)

Результаты проращивания пыльцы магнолий на различных питательных средах (5, 10, 15 %-й растворы глюкозы и сахарозы) показали, что оптимальной средой является 5 %-й раствор глюкозы, где процент проросшей пыльцы оказался наивысшим и соответствовал максимальной длине пыльцевых трубок. Проращивание пыльцы *Magnolia* в лабораторных условиях при температуре 18–20 °С показало, что ее жизнеспособность не превышает  $4.8 \pm 0,5$  %. Поэтому дальнейшее проращивание пыльцы проводилось в термостате при 24 °С, где с повышением температурных условий увеличиваются процент жизнеспособности пыльцы и длина пыльцевых трубок. L. Ji и W.-B. Sun (2001) отмечают, что оптимальная температура для прорастания составляет 25 °С, более высокая температура может вызывать разрыв пыльцевой трубки.

У *M. kobus* var. *borealis* отмечен наиболее высокий процент жизнеспособности пыльцы –  $31.7 \pm 2.8$  %, с длиной пыльцевой трубки  $34.3 \pm 2.6$  мкм, а у *M. salicifolia* - наименьший  $10.4 \pm 1.42$  %, с длиной пыльцевой трубки  $6.2 \pm 1.2$  мкм. Для остальных изученных видов процент жизнеспособности пыльцы не превышал 19.6 %. Полученные нами данные подтверждают результаты Н.Ф. Минченко, Т.П. Коршук (1987) и И.В. Григоренко (2001), которые указывают, что основной причиной слабой жизнеспособности пыльцы, по-видимому, является низкая температура во время цветения, препятствующая ее созреванию.

Возможность хранения пыльцы в течение длительного времени является важным условием при проведении работ по гибридизации. Результаты хранения пыльцы *Magnolia* в разных лабораторных условиях (18 °С; 4 °С; -18 °С) в течение недели показали, что пыльца всех изучаемых образцов быстро теряет жизнеспособность. Наиболее оптимальными условиями для хранения является температура 4 °С, при которой проросшая пыльца составляет  $1.06 \pm 0,3$  –  $7.4 \pm 0,5$  %. Наши результаты по хранению пыльцы подтверждаются данными Н.Ф. Минченко, Т.П. Коршук (1987), которые указывали, что хранение пыльцы магнолий даже в течение пяти дней вдвое и более снижает ее жизнеспособность. R. Wang (2010) при исследовании жизнеспособности пыльцы *M. denudata* отмечает, что высокая жизнеспособность сохраняется в течение 36 час.

### Семенная продуктивность

Плод магнолий – это шишковидная или колосовидная многолисточка, состоящая из множества вскрывающихся на дорсальной стороне листовок, каждая из которых содержит по два семязачатка. Семена

магнолий плоские, черные или коричневатые, в мясистой оранжевой, красной или розовой семенной коже – саркотесте (Бобров и др., 2009).

Изучавшиеся нами виды различаются по размерам и массе семян и многолистовок, по количеству листовок в многолистовке. Наиболее крупными многолистовками и семенами отличается *M. officinalis*, мелкими многолистовками – *M. salicifolia* (табл. 2). Подсчет ПСП проводился по количеству листовок (24–105 листовок на одну многолистовку), РСП подсчитывалась по количеству завязавшихся семян.

Результаты определения семенной продуктивности показали, что реальное количество семян в многолистовке может изменяться по годам. Поскольку в каждой листовке находится по два семязачатка, расчет семенной продуктивности производился с учетом потенциальной двусемянности. ПСП является базовой величиной для оценки семенной репродукции, эта величина мало зависит от внешних условий среды, она является верхним пределом семенной продуктивности вида и характеризует его потенциальные возможности. Потенциальная семенная продуктивность изучаемых магнолий составляет 48–210 семязачатков на одну многолистовку, РСП – 11–55 семян на одну многолистовку, где максимальным количеством семян характеризуются *M. tripetala*. Коэффициент продуктивности магнолий составляет – 14.7–58.2 %.

В исследованиях Б.К. Терменой и О.И. Турлай (1992) отмечено, что низкая семенная продуктивность объясняется еще и отсутствием традиционных опылителей (*Conotelus obscures*, *Strangalina luteicornus* и др.). В качестве одного из способов увеличения семенной продуктивности некоторые авторы рекомендуют применение дополнительного опыления цветков (Слипушенко, 1971; Термена, 1972; Некрасов, 1973; Минченко, Коршук, 1987; Григоренко, 2001), при котором в несколько раз увеличивается количество качественных семян.

### **Органогенез генеративных почек *M. kobus* и *M. sieboldii***

Результаты исследования генеративных почек *M. kobus* и *M. sieboldii* показали, что почки изучаемых видов занимают верхушечное положение на укороченных и удлинённых побегах и несут зачаточные генеративные органы, в которых формируется по одному цветку. Генеративные почки *M. kobus* овальные, 1.8 см дл. и 1.1 см шир., поверхность их с густым белым опушением. У *M. sieboldii* генеративные почки ланцетные, 1.5 см дл. и 0.5 см шир., коричневого цвета, с редким опушением. Функцию почечных чешуй у магнолий выполняют два сросшихся прилистника (Баранова, 1980; Михалевская, Овчинникова, 1989).

Таблица 2 - Table 2

Морфометрические характеристики плодов и семян *Magnolia*  
 Morphometric characteristics of the fruits and seeds *Magnolia*

Таксон	Плод			Семя		
	Длина (см)	Ширина (см)	Вес (г)	Длина (см)	Ширина (см)	Вес (1000 шт.) с сарко- тестой без саркотесты
<i>M. kobus</i>	7.2±0.8	2.1±0.06	9.5±0.7	0.9±0.01	0.8±0.02	323 169
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	4.5±0.1	2±0.1	8.9±0.9	0.8±0.02	0.7±0.02	226.9 122
<i>M. obovata</i>	8.7±0.3	4.6±0.12	43.3±3.3	1.1±0.02	0.9±0.01	262.5 152.6
<i>M. officinalis</i>	15±0.5	4.9±0.07	108.8±8.5	1.3±0.01	1.1±0.02	528.2 399.3
<i>M. salicifolia</i>	3.2±0.7	1.2±0.6	2.2±0.4	0.8±0.01	0.7±0.01	- -
<i>M. sieboldii</i>	5.3±0.9	2.07±0.02	3.4±0.1	0.5±0.02	0.48±0	52.7 39.5
<i>M. tripetala</i>	7.2±0.2	3.9±0.09	40.3±2.2	0.8±0.02	0.7±0	151.98 99.5

Таблица 3 - Table 3

Этапы органообразовательных процессов в генеративных почках  
Stages of organogenesis generative buds

Вид		<i>M. kobus</i>	<i>M. sieboldii</i>
Начало формирования генеративной сферы конуса нарастания		июнь3*	июль3
Дифференциация органов цветка	Чашелистики и лепестки	июль2-3	август2-3
	Тычинки	июль3–август1	август3–сентябрь1-2
	Плодолистики	август1-3–сентябрь1	август3–сентябрь1-2

Результаты исследования этапов органогенеза *M. kobus* и *M. sieboldii* показали, что в условиях юга Приморского края развитие зачатков цветков у обоих видов существенно различаются. Для наступления определенного этапа органогенеза необходимо определенное количество тепла, так для генеративных почек *M. kobus* требуется меньшая сумма эффективных температур, чем для *M. sieboldii*. Этапы развития генеративных почек у *M. kobus* в среднем на месяц опережают развитие генеративных почек *M. sieboldii*. На рис. 1 В показана общая схема развития генеративной почки исследуемых видов. Дифференциация конусов нарастания у *M. kobus* начинается в конце июня при  $\sum t^{\circ}\text{effect.}$  выше 550 °С, а у *M. sieboldii* – в конце июля при  $\sum t^{\circ}\text{effect.}$  от 1300 °С. Закладка генеративных органов у *M. kobus* происходит с 2–3-ей декады июля по 1-ю декаду сентября, а у *M. sieboldii* – со 2–3-ей декады августа по 1–2-ю декаду сентября (табл. 3). Для большинства генеративных почек изучаемых магнолий микро- и макроспорогенез начинается в осенний период и заканчивается весной следующего года. Большинство генеративных почек выпадают в покой с недоразвитыми плодолистиками.

Изученные листопадные магнолии отличаются еще и тем, что часть их генеративных почек не имеет перерыва в развитии (Кузнецова, 1979, 1983; Минченко, Коршук, 1987). Наиболее четко это отмечается у видов, входящих в секцию *Yulania*: *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. stellata* (Figlar, Nooteboom, 2004). Эти почки расположены на концах укороченных побегов,



Рис. 2. Укороченные побеги *M. kobus* после обрезки

Fig. 2. *M. kobus* generative buds on short shoots obtained after cutting

закладываются раньше и оказываются более продвинутыми в развитии и более устойчивыми к низким зимним температурам по сравнению с почками, расположенными на удлиненных побегах. В этом случае на увеличение числа более устойчивых генеративных почек благоприятно сказывается стимулирующая обрезка (рис. 2).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных по изучению ритмов сезонного развития *Magnolia* в условиях БСИ ДВО РАН показал, что, несмотря на обильное цветение и плодоношение большинства изученных таксонов, семенная продуктивность магнолий низкая (14.7–58.2 %). Основными причинами низкой продуктивности магнолий в условиях юга Приморского края являются формирование пыльцы с низкой жизнеспособностью (10.4–31.7 %) и специфические условия окружающей среды (10.9–12.09 °С) во время цветения и заложения генеративных органов.

В условиях муссонного климата Дальнего Востока при интродукции магнолий большое значение имеет устойчивость генеративных почек к низким температурам. Вынужденный покой магнолий приходится на январь–март (от -16 °С до -24 °С). Именно в это время цветочные почки подвержены негативным влияниям перепадов температур. Особенно губительны даже незначительные понижения температуры, следующие за длительными оттепелями. Пагубно влияют на растения и иссушающие зимние ветры.

В весенний период, когда  $\sum t^{\circ}\text{effect}$  превышает 5 °С (конец апреля), у большинства генеративных почек изучаемых видов проходят этапы микро- и макроспорогенеза, в этот период генеративные почки

подвергаются влиянию перепадов температур, так как вплоть до начала мая отмечаются кратковременные заморозки. Период цветения и начала закладки генеративных органов у изученных видов характеризуется довольно высокой влажностью воздуха (70–100 %), также для этого периода характерны затяжные дожди и высокие дневные (до 30 °С) температуры. Все эти показатели оказывают влияние на жизнеспособность пыльцы и, следовательно, на продуктивность магнолий.

## ЛИТЕРАТУРА

- Баранова М.А. *Magnoliaceae* Juss. // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5. С. 127–132.
- Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 54.
- Бобров А.В., Мекилян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М.: Книжный дом «ЛИБРИКОМ», 2009. 400 с.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Голубев В.Н. О вторичном цветении растений Крымской яйлы // Научн. докл. высш. шк. биол. наук. № 1. 1968. С. 67–70.
- Голубинский И.Н. Биология прорастивания пыльцы. Киев: Наукова думка, 1974. 368 с.
- Григоренко И.В. Эколого-биологические исследования некоторых представителей семейства Magnoliaceae в условиях Юго-Востока Украины (на примере Запорожской области): Дис... канд. биол. наук / Запорожский гос. ун-т. Запорожье, 2001. 260 с.
- Григоренко И.В., Бессонова В.П. Устойчивость некоторых представителей семейства магнолиевые к заморозкам в условиях юго-востока Украины // Бюл. Никит. бот. сада. 1999. Вып. 81. С. 31–35.
- Коршук Т. П., Палагеча Р. М. Магнолії (*Magnolia* L.). Київ: ВПЦ «Київський університет», 2007. 208 с.
- Кузнецова В.М. Вторичное цветение интродуцентов в Никитском ботаническом саду // Бот. журнал. 1979. Т. 64. С.72–75.
- Кузнецова В.М. Органогенез вегетативных и репродуктивных почек в роде *Magnolia* L. // Бюл. Гос. Никит. бот. сада. 1983. Вып. 52. С. 15–19.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. шк., 1973. С. 32–53.
- Лалин П.И., Сиднева С.И. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений. М.: Наука, 1973. С. 7–67.
- Минченко Н.Ф. Коршук Т.П. Магнолии на Украине. Киев: Наукова думка, 1987. 184 с.
- Михалевская О.Б., Овчинникова М.С. Развитие почек и побегов у магнолии крупноцветковой в Аджарии // Бюл. ГБС АН СССР. 1989. Вып. 154. С. 61–68.

- Михалевская О.Б., Шарешидзе Н.М., Брегведзе М.А., Джибуги Д.Т. Структура побегов и сезонная динамика развития *Micheria compressa*, *M. figo* (Magnoliaceae) // Бот. журн. 1991. № 3. С. 32–37.
- Наумов М.М. Рост растений и биологическое время. Результаты расчетов // Вісник ОДЕКУ. 2006. Вип. 2. С. 101–107.
- Некрасов В.И. Основы семеноведения деревянистых растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 279 с.
- Петухова И.П. Магнолии в условиях юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2003. 100 с.
- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 20–40.
- Романов М.С., Карпун Ю.Н., Бобров А.В. Итоги и перспективы интродукции представителей *Magnolia* L. (Magnoliaceae Juss.) в России // Общие вопросы ботаники: Сб. статей молодых ученых, посв. 60–летию Главного бот. сада им. Н.В. Цицина РАН. М., 2005. С. 29–52.
- Слипушенко Е.П. Опыт интродукции магнолий на Львовщине. Опыт изучения интродуцированных растений в юго-западной зоне СССР. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 24–26.
- Термена Б.К. О Цветении и плодоношении магнолии Суланжа на Буковине // Бюл. ГБС АН СССР. 1972. Вып. 84. С. 82–86.
- Термена Б.К., Турлай О.И. Некоторые биоэкологические особенности листопадных магнолий, интродуцированных в Северную Буковину // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 164. 1992. С. 13–17.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. С. 137.
- Callaway D.J. The world of Magnolias. Portland: Timber Press, 1994. p. 260.
- Coats A. Garden Shrubs and Their Histories. Simon and Schuster. N.Y., 1992. 127–129.
- Dieringer G., Espinosa S. E. Reproductive ecology of *Magnolia schiedeana* (Magnoliaceae), a threatened cloud forest tree species in Veracruz, Mexico // Bul. Torrey Botanical Club. 1994. Vol. 121(2). P. 154–159.
- Erdelska O. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphne arbuscula* // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1999. Vol. 41. P. 163–167.
- Figlar R.B., Nootboom H.P. Notes on Magnoliaceae VI. // Blumea. 2004. Vol. 49(1). P. 87–100.
- Hirayama K., Ishida K. Effect of pollen shortage and self-pollination on seed production of an endangered tree *Magnolia stellata* // Ann. Bot. 2005. Vol. 95(6). P. 1009–1015.
- Hodgson J. G. Are families of flowering plant ecologically specialized? // Plant Today. 1989. Vol. 2(4). P. 132–138.

- Ji L., Sun W.-B. Study on pollen germination of *Micheria crassipes*, *M. calcicola* and their F<sub>1</sub> Hybrids // Plant Science Journal. 2001. Vol. 29(6). P. 691–695.
- Kameneva L.A., Koksheeva I.M. Reproductive biology of seven species of the genus *Magnolia* L. in conditions of culture in the Russian Far East // Bangladesh J. Plant Taxon. 2013. Vol. 20(2). P. 163–170.
- Lee Y.-J., Lee Y. M., Lee C.-K., Jung J. K., Hana S. B. & Hong J. T. Therapeutic applications of compounds in the *Magnolia* family // Pharmacology & Therapeutics. 2011. Vol. 130. P. 157–176.
- Nooteboom, H.P. Different looks at the classification of the Magnoliaceae // Proc. Internat. Symp. Fam. Magnoliaceae. Beijing, 2000. P. 26–37.
- Navarro L. Effect of pollen limitation, additional nutrients, flower position and flowering phenology on fruit and seed production in *Salvia verbenica* (Lamiaceae) // Nordic J. Bot. 1998. Vol. 18(4). P. 441–446.
- Postek M.T., Tucker S.C. Floral ontogeny and histogenesis in *Magnolia grandiflora* L. I. Apical organization and early development // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69(4). P. 556–569.
- Shi S., Jin H., Zhong Y., He X., Huang Y. & Tan F. Phylogenetic relationships of the Magnoliaceae inferred from cpDNA matK sequences // Theoretical and Applied Genetics. 2000. Vol. 101. P. 925–930.
- Wang R. Flowering and pollination patterns of *Magnolia denudata* with emphasis on anatomical changes in ovule and seed development // Flora. 2010. Vol. 205. P. 269–265.
- Xu F.-X. Floral ontogeny of two species in *Magnolia* L. // Journal of Integrative Plant Biology. 2006. Vol. 48(10). P. 1197–1203.