

Каменева

На правах рукописи



Рис. Р. Dean (1989).

КАМЕНЕВА Любовь Анатольевна

**БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MAGNOLIA* L. (*MAGNOLIACEAE* JUSS.)
В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ НА ЮГЕ
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения российской академии наук.

Научный руководитель: член-корреспондент РАН,
доктор биологических наук
Крестов Павел Витальевич

Официальные оппоненты: Ткаченко Кирилл Гавриилович
доктор биологических наук
ФГБУН Ботанический институт
им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург,
старший научный сотрудник

Буглова Любовь Викторовна
кандидат биологических наук
ФГБУН Центральный сибирский ботанический
сад СО РАН, г. Новосибирск,
старший научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН Главный Ботанический сад им. Н.В. Цицина
РАН, г. Москва

Защита состоится «16» октября 2018 г. в 13⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090 Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.
Факс: (383) 330-19-86
E-mail: botgard@ngs.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН. Сайт в Интернете: www.csbg.nsc.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Елена Петровна Храмова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Род *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) включает древнейших представителей покрытосеменных растений, имеющих существенное значение для понимания эволюции цветковых растений (Красилов, 1989; Krassilov, Barinova, 2014). Род насчитывает около 240 видов (Figlar, Nooteboom, 2004) вечнозеленых и листопадных деревьев, кустовидных деревьев и кустарников, произрастающих в Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америке (Azuma et al., 2001; Nie et al., 2008 и др.). На территории России род представлен одним видом – *M. obovata* Thunb., произрастающим на острове Кунашир (Курильские острова) (Харкевич, Качура, 1981; Баркалов, 2009 и др.). Находки ископаемых остатков магнолий (отпечатки листьев, плодов, пыльцы и др.) в Северной Америке, Европе и России (Сибирь и Дальний Восток), возраст которых составляет 25–45 млн. лет (середина-конец эоцена), свидетельствуют о том, что ареал рода был более обширным (Козо-Полянский, 1928; Палибин, 1937; Криштофович, 1955; Azuma et al., 2001; Лопатина, 2004; Казановский и др., 2008 и др.).

Исследования, посвященные представителям рода *Magnolia*, многочисленны. Растения обладают высокими декоративными свойствами, поэтому являются ценным материалом для садово-паркового строительства (Гинкул, 1939; Gardiner, 1989; Coats, 1992; Shi et al., 2000; Петухова, 2003; 2006; Романов и соавт., 2005; Martinez et al., 2006; Lee, 2011; Rivers et al., 2016 и др.). В настоящее время наблюдается рост числа работ, рассматривающих представителей рода как источники лекарственного сырья (Shi et al., 2000; Sarker, Maruyama, 2002).

Известно использование *M. obovata*, *M. officinalis* Rehd. & Wilson, *M. sieboldii* K. Koch. и др. в восточной медицине и парфюмерии (Waizel, 2002; Lee, 2011 и др.). Представляет большой интерес древесина некоторых видов магнолий для изготовления мебели, музыкальных инструментов и других столярных изделий (Gardiner, 1989; Coats, 1992; Callaway, 1994; Петухова, 2003; Коршук, Палагеча, 2007 и др.).

Большой интерес к магнолиям как декоративным растениям возник в начале XVII века. В Европу одной из первых в 1688 г. была интродуцирована *M. virginiana* L. В Северной Америке с 1801 г. выращиваются *M. kobus* DC., *M. sieboldii* K. Koch. и *M. stellata* (Sieb. et Zucc.) Maxim. (Coats, 1992). В России магнолии культивируются с середины XIX века, где одной из первых была интродуцирована *M. grandiflora* L., привезенная из Европы в Никитский ботанический сад (г. Ялта) в 1817 г. (Гинкул, 1939).

Территория юга Приморского края относится к третьей зоне зимостойкости (USDA, 1995–2005), которая характеризуется самыми суровыми в мире климатическими условиями для выращивания магнолий. Несмотря на значительные суточные перепады температуры воздуха в зимний период, сильные ветра, отсутствие устойчивого снежного покрова и глубокое промерзание почвы зимой, возвратные заморозки в весенний период, дальневосточным интродукторам удалось культивировать многие виды и сорта магнолий на юге Приморского края. В Ботаническом саде-институте Дальневосточного отделения российской академии наук (БСИ ДВО РАН) и в Горнотаежной станции ДВО РАН им. В.Л. Комарова (ГТС ДВО РАН) представители рода выращиваются с 1972 г. (Петухова, 2003; Коляда,

2001, 2011 и др.). В настоящее время в БСИ ДВО РАН создана коллекция магнолий, состоящая из 22 видов (Петухова, 2003; Kameneva, Koksheeva, 2013; Kameneva, 2014; Kameneva, 2016). Одной из главных задач интродукционных исследований является сохранение и пополнение данной коллекции.

Степень адаптации вида к новым условиям произрастания определяется тем, насколько успешно и полно растения проходят генетически заложенные фазы своего развития. Анализ закономерностей фенологической динамики развития растений представляет значительный интерес. Фенологические данные потенциально могут содержать информацию как о механизмах влияния на растения климатических факторов, так и о регуляторных процессах в самом растении (Серебряков, 1966; Шульц, 1981; Battey, 2000; Жмылев и соавт., 2005 и др.). Фенологию растений также рассматривают, как самый надежный биоиндикатор изменений климата (Семенов и др., 2004, 2006; Парилова и соавт., 2006; Menzel et al., 2006; Karolewski et al., 2007; Krajmerova et al., 2009; Gordo, Sanz, 2010; Gaira al., 2014; Garamszegi, Kern, 2014; Chen et al., 2015 и др.).

Успешность адаптации магнолий к новым условиям произрастания определяется возрастом генеративных растений и формированием нового генеративного поколения. Изучение биологии цветения, исследование качества пыльцы, решение вопросов опыления и оплодотворения и получение качественного семенного материала представляют не только теоретический интерес, но также актуальны и для работ по интродукции и селекции растений (Левина, 1974, 1981, 1987; Некрасов, 1973, 1980; Пономарев, Демьянова, 2000; Шамров, 2005).

В соответствии с вышеизложенным поставлена **цель работы:** изучить биологию цветения и плодоношения представителей рода *Magnolia* в условиях культуры на юге российского Дальнего Востока.

Определены следующие задачи:

1. Изучить морфологию и органогенез генеративных органов;
2. Проанализировать ритм сезонного развития;
3. Исследовать жизнеспособность пыльцы и выявить оптимальные условия хранения для дальнейшего использования при получении гибридов;
4. Выявить систематический состав насекомых-опылителей;
5. Изучить семенную продуктивность и особенности семенного размножения;
6. Дать оценку перспективности использования представителей рода *Magnolia* в декоративном садоводстве в условиях юга российского Дальнего Востока.

Научная новизна. Исследованы механизмы мобилизации генофонда магнолий при адаптации к неблагоприятным эколого-климатическим условиям вне естественного ареала рода. Впервые показано удлинение вегетационного периода для магнолий за двадцатипятилетний период культуры на юге Дальнего Востока России, что открывает возможность внедрения ряда видов в естественные растительные сообщества. Впервые проведены комплексные исследования биологии цветения и плодоношения девяти видов и двух гибридов рода *Magnolia*. Изучены этапы органогенеза и особенности строения органов цветка. Выявлен систематический состав локальных насекомых-опылителей цветков магнолий. Обобщены

исследования семенной продуктивности и всхожести семян. Выявлены причины низкой семенной продуктивности магнолий.

Теоретическая и практическая значимость работы. На основе проведенных исследований разработаны рекомендации по сбору, проращиванию и хранению пыльцы для дальнейшего использования при получении гибридов. Отмечено, что на увеличение количества более устойчивых генеративных почек и повышение общей декоративности растений благоприятно сказывается стимулирующая обрезка в весенний период. Полученные данные о семенной продуктивности, условиях хранения и сроках посева семян могут использоваться для размножения. Результаты исследования являются основой для внедрения наиболее перспективных видов рода *Magnolia* в практику декоративного садоводства и расширения ассортимента растений, для промышленного озеленения региона. Материалы исследования могут быть использованы в учебном процессе и мероприятиях эколого-ботанической направленности.

Методология и методы исследования. Методология работы основана на современных мировых исследованиях в областях фенологии, репродуктивной биологии, семенного размножения и математического статистического анализа. Для исследования представителей рода *Magnolia* был применен комплекс общепринятых методик сбора и анализа данных.

Положения, выносимые на защиту:

1. Низкая семенная продуктивность ряда видов рода *Magnolia* является следствием низкой жизнеспособности пыльцы, отсутствия в необходимом количестве специализированных опылителей цветка, дегенерации одного из двух семязачатков в листовке плода, а также влияния неблагоприятных климатических факторов, успешно компенсируется применением метода искусственного опыления.

2. Климатические условия для культивирования магнолий на юге Дальнего Востока России, за многолетний период исследований (25 лет), существенно улучшились, что выражается в увеличении продолжительности вегетационного периода в среднем на 14 дней, и открывает возможность внедрения ряда видов в естественные растительные сообщества.

Степень достоверности результатов. Достоверность полученных результатов подтверждаются большим объемом фактического материала, собранного и проанализированного автором самостоятельно в ходе исследований на коллекционных участках БСИ ДВО РАН. Положения, выносимые на защиту, доказаны. Результаты работы представлены в шести главах и выводах, соотносятся с поставленными целью и задачами.

Апробация результатов диссертации. Материалы, содержащиеся в диссертационной работе, были представлены на: Городской научно-практической конференции «Проблемы озеленения населенных пунктов» (Владивосток, 2011); Ежегодной конференции научных сотрудников БСИ ДВО РАН и ГТС ДВО РАН им. В.Л. Комарова (Владивосток, 2012); XI Региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организаций Дальнего Востока России «Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии» (Владивосток, 2012); II

(X) Международной Ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2012); III (XI) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2015); Международной научно-практической конференции «Проблемы лесоводства и озеленения» (Луганск, 2016); Международной конференции «Растения в муссонном климате – VII: Острова и растения» (Южно-Сахалинск, 2016); региональной молодежной конференции «Царства Plantae и Fungi: дальневосточный аспект (Владивосток, 2017); VI Международной научно-практической конференции «Проблемы современной биологии» (Луганск 2017); Magnolia Society International 2017 Annual Meeting (Malmo, Sweden, 2017); на заседаниях лаборатории интродукции древесных растений и на ученом совете ФГБУН Ботанического сада-института ДВО РАН.

Личный вклад соискателя. Анализ литературных данных по тематике исследования, постановка экспериментов, получение результатов их анализ и обсуждение, формулировка выводов осуществлялись автором лично. На защиту вынесены только те положения и результаты, в получении которых автор принимал непосредственное участие.

Публикации. Материалы исследования представлены в девяти опубликованных статьях, из них шесть – в изданиях, рекомендуемых ВАК для защиты степени кандидата биологических наук; одна статья, входящая в систему Scopus и WoS и две статьи в журнале Magnolia Society International.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка опубликованных работ, списка литературы и приложений. Работа изложена на 140 страницах и включает 20 таблиц, 24 рисунка, 6 приложений. Список литературы содержит 303 источника, из них 137 на русском и 166 на иностранном языке.

Благодарности. Я признательна своему научному руководителю д.б.н. П.В. Крестову за ценные советы и рекомендации по улучшению работы. Искренне благодарна к.б.н. И.М. Кокшеевой за ценные рекомендации по работе и организацию совместных публикаций. За всестороннюю помощь в улучшении работы, комментарии, рекомендации и поддержку благодарна к.б.н. С.В. Нестеровой, к.б.н. М.Н. Колдаевой, к.б.н. И.Н. Крестовой, к.б.н. В.Е. Харченко, И.Г. Богачёву, Е.А. Петруненко, Д.В. Нехайченко. За помощь при проведении математических расчетов и статистической оценки результатов благодарна С.П. Творогову и к.ф.-м.н. Д.Е. Кислову. За моральную поддержку и помощь благодарю коллектив лаборатории интродукции древесных растений и лаборатории интродукции и селекции цветочно-декоративных растений БСИ ДВО РАН.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Глава состоит из шести разделов, в которых рассматривается обзор истории изучения рода *Magnolia*, дана характеристика хозяйственно-ценных качеств, представлено описание различных взглядов на систематическое положение рода, описан естественный и культурный ареал, приведены сведения о биологии цветения и плодоношения.

Глава 2. Материалы и методы

Объектом исследования послужили 9 видов и 2 гибрида из рода *Magnolia*: *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salisifolia* (секция *Yulania*); *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* (секция *Rhytidospermum*) и *M. × kewensis*, *M. × soulangeana*. Исследования биологии цветения и плодоношения магнолий проводились с 2011 по 2016 гг. на территории БСИ ДВО РАН г. Владивостока. Для *M. sieboldii* также были использованы данные И.П. Петуховой (2006) за период с 1982 по 2001 г. Фенологические наблюдения проводились по методике П.И. Лапина (1967). Фиксировались даты наступления и продолжительность каждой фенологической фазы: набухание почек, разворачивание листьев, бутонизация, цветение, повторное цветение, созревание плодов, листопад.

Для выяснения закономерностей формирования и дифференциации генеративных органов исследовались анатомо-морфологические изменения в конусах нарастания. Генеративные почки отбирали раз в месяц, а в начале дифференциации генеративных органов – каждые 10–15 дней. Этапы развития почек изучались по методике Ф.М. Куперман (1973) и F.-X. Xu, B.K. Rudal (2008). Исследование срезов проводились с помощью микроскопа AxioPlan-2 и бинокюляра Stemi-2000 C.

Антэкологические наблюдения проводились по методике А.Н. Пономарева (1969, 1970). Были изучены особенности строения органов цветка: размер, цвет, число частей околоцветника, андроцея и гинецея. Наблюдения проводились на 3–30 модельных цветках в зависимости от вида. Наблюдения за продолжительностью цветения проводились в солнечные и пасмурные дни каждые полчаса. Способность к восприятию пыльцы определялась по наличию стигматической жидкости на рыльце пестика, окончание восприимчивости определялось по засыханию рылец. При исследовании процесса опыления отмечали день начала раскрытия пыльников, полное раскрытие пыльников, и их засыхание.

Для определения наличия спонтанного опыления, проводилась изоляция от 1 до 10 цветков у разных магнолий, с использованием марлевого изолятора (Слипушенко, 1971; Термена, 1972; Некрасов, 1973). Также проводили дополнительное искусственное опыления цветков (от 3 до 30 цветков в зависимости от вида) с последующим сравнением количества завязавшихся семян в плоде (многолисточке) (Слипушенко, 1971; Термена, 1972; Некрасов, 1973). В эксперименте использовали кисть.

Изменчивость морфологических признаков оценивали по величине коэффициента вариации (Мамаев, 1973). При коэффициенте вариации (C_v) менее 7 % – уровень изменчивости считался очень низким, при 8–12 % – низким, при 13–20 % – средним, при 21–30 % – повышенным, при 31–40 % – высоким, и при значениях коэффициента вариации более 40 % – очень высоким.

Поскольку насекомые играют важную роль в опылении магнолий, был определен видовой состав насекомых-опылителей. Сбор насекомых проводили вручную, а также с использованием сачка в утренние, дневные и вечерние часы в период массового цветения. Число модельных цветков в зависимости от вида составляло от 3 до 30. Наблюдения проводили в течение 7–15 дней. Для идентифи-

кации использовался определитель насекомых Дальнего Востока России (Лелей, 2011).

Жизнеспособность пыльцы определяли по методике И.Н. Голубинского (1974) и З.П. Паушевой (1988). Пыльцу собирали в солнечную (для раннецветущих магнолий при средней температуре дня 10–19 °С, для позднецветущих - 16–24 °С, при относительной влажности воздуха 60–70 %) и пасмурную (для раннецветущих магнолий: при средней температуре дня 8,3–14,1 °С; для позднецветущих: 14,1–22 °С, при относительной влажности воздуха 85–100 %) погоду в период массового цветения. Для изучения жизнеспособности пыльцы использовали различные варианты питательных сред: 5-, 10- и 15 % водные растворы глюкозы, 5 % водный раствор глюкозы с добавлением 0,01 % лимонной кислоты; 5-, 10- и 15 % водные растворы сахарозы. В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Пыльцу проращивали в каплях среды на предметном стекле, которое помещалось в стеклянную чашку Петри с водой. Проращивание пыльцы проводилось при 18 и 24 °С. После 24 часов подсчитывали число проросших пыльцевых зерен в 5 случайных полях зрения для каждой концентрации. За проросшие зерна принимали те, у которых длина пыльцевой трубки превышала диаметр пыльцы. За оптимальную питательную среду принималась та, в которой процент проросшей пыльцы оказался наивысшим и соответствовал максимальной длине пыльцевых трубок. Для подсчета пользовались микроскопом AxioPlan-2.

Для определения оптимальных условий хранения пыльцы магнолий использовались температурные режимы 4, 18 и –18 °С. Пыльца хранилась в бумажных пакетах при разных температурных условиях в течение одной недели.

Семенная продуктивность (потенциальная и реальная), а также коэффициент продуктивности определяли по методике И.В. Вайнагий (1974) и Т.А. Работнова (1960). Морфометрические показатели семян и многолистовок (длина, ширина, вес), а также масса 1000 семян (с саркотестой и без) определяли по ГОСТ 13056.4-67.

Посев семян проводился в осенний период (октябрь) в условиях открытого грунта без предварительной стратификации, в условиях закрытого грунта после стратификации в течение одного месяца (при 4–5 °С) (ноябрь) и в условиях закрытого грунта в весенний период после стратификации в течение четырех месяцев (при 4–5 °С) (февраль). В качестве субстрата для посева использовали дерновую землю, вермикулит и песок (2:1:0,5). Для определения влияния семенной кожуры (саркотесты) на всхожесть семян, в каждом варианте высевали семена с саркотестой и без саркотесты.

Для оценки декоративных качеств магнолий использовалась методика П.И. Лапина и С.В. Сидневой (1973), по которой выделяются группы перспективности: I (91–100 баллов) – высоко перспективные, II (76–90) – перспективные, III (61–75) – менее перспективные. В качестве критериев использовались следующие показатели: 1) степень ежегодного вызревания побегов: 100 % длины – 20 баллов, 75 % – 15 баллов, 50 % – 10 баллов, 25 % – 5 баллов. 2) зимостойкость: повреждений нет – 25 баллов, обмерзает 50 % длины однолетних побегов – 20 баллов, обмерзает 50–100 % длины однолетних побегов – 15 баллов, обмерзают двулетние и более старые части растений – 10 баллов, обмерзает крона до уровня снегового

покрова – 5 баллов, обмерзает вся надземная часть – 3 балла, растения вымерзают целиком – 1 балл. 3) сохранение формы роста: сохраняется – 10 баллов, восстанавливается – 5 баллов, не восстанавливается – 1 балл. 4) побегообразовательная способность: высокая – 5 баллов, средняя – 3 балла, низкая – 1 балл. 5) Прирост в высоту: ежегодный – 5 баллов, не ежегодный – 2 балла. 6) способность к генеративному размножению: семена созревают – 25 баллов, семена не созревают – 20 баллов, цветет, но не плодоносит – 15 баллов, не цветет – 1 балл. 7) способы размножения в культуре: самосев – 10 баллов, искусственный посев – 7 баллов, естественное вегетативное размножение – 5 баллов, искусственное вегетативное размножение – 3 балла.

В работе использованы климатические данные интернет ресурса <http://meteo.ru/it/178-aisori>. Анализировали суточные показатели средней, минимальной и максимальной температуры воздуха, относительной влажности воздуха и атмосферного давления за период прохождения каждой фенологической фазы.

Статистический анализ выполнен в программе Statistica 6.0. С помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена ($p < 0,05$) была определена зависимость между наступлением и продолжительностью фенологических фаз от климатических показателей. Температурные показатели всего зимнего периода, а также декабря, января и февраля использовали в статистическом анализе только для фазы набухания почек. Кроме того, было исследовано влияние климатических показателей предшествующего периода на начало каждой анализируемой фенологической фазы. С целью выявления фенологических сдвигов проведено сравнение дат наступления фенологических фаз за два временных периода (1982–2001 гг. и 2011–2015 гг.) с помощью U - тест Манна-Уитни.

Название растений представлены в соответствии с базой данных The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>, данные от 5.12.2017). В работе принимали трактовку рода *Magnolia*, предложенную R.B. Figlar и H.P. Nootboom (2004).

Данные о регионах успешной интродукции видов рода *Magnolia* в мире получены с сайтов <http://www.bgci.org/policy/ipen/?sec=resources&id=ipen> и <http://www.magnoliasociety.org/>, по данным списков семян Index seminum, полученных за последние 5 лет, а также из базы данных Magnolia Society International.

Фотографии получены с помощью камеры микроскопа AxioPlan-2 и бинокля Stemii-2000 C, а также цифровой камеры Nikon Coolpix L 330.

Глава 3. Характеристика района исследования

В главе приводится характеристика физико-географических условий района исследования: географическое положение, рельеф, тип почв, климат, зона зимостойкости.

Глава 4. Биология цветения представителей рода *Magnolia*

4.1. Морфологические особенности строения генеративных органов

Исследование позволило установить, что у видов секции *Yulania* наиболее вариабельны по числу элементов околоцветника цветки *M. kobus* – от 9 до 16 шт. ($Cv=15\%$). Для *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis* и *M. salicifolia* отмечена наибольшая вариабельность по длине и ширине частей околоцветника ($Cv=37-56\%$). Сре-

ди видов секции *Rhytidospermum* наиболее вариабельны по числу элементов околоцветника *M. obovata* от 9 до 15 шт. ($Cv=13\%$), и *M. officinalis* от 9 до 15 шт. ($Cv=20\%$). Для *M. obovata* и *M. tripetala* отмечена наибольшая вариабельность по длине и ширине частей околоцветника ($Cv=24-39\%$) (рис. 1: А). Наибольшее число аномалий в строении органов цветка (два цветка под одной почечной чешуей, увеличенные в размере тычинки, тычинки со сросшимися пыльниками, цветки без андроеца, отсутствие прицветников, увеличенное число элементов околоцветника и др.) отмечено у *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii* и *M. tripetala*. Данные виды являются наиболее перспективными для дальнейших селекционных работ в условиях юга российского Дальнего Востока.

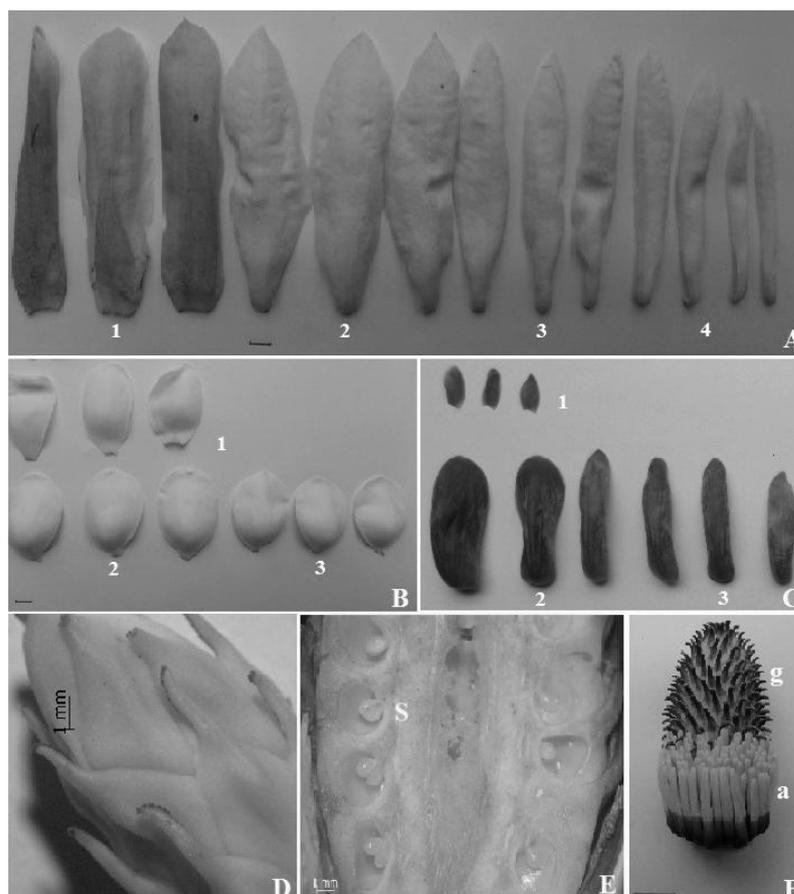


Рис. 1. Строение частей цветка: А – *M. tripetala*, В – *M. sieboldii*, С – *M. acuminata*, D – гинецей *M. sieboldii*, Е – срез гинецея *M. sieboldii*, F – гинецей (g) и андроецей (a) *M. obovata*, S – два семязачатка в одной завязи, 1-4 – витки спирали по которым располагаются элементы околоцветника

4.2. Органогенез генеративных органов

В результате исследования установлено, что этапы развития генеративных почек магнолий секции *Yulania* и гибридов в среднем на месяц опережают развитие генеративных почек магнолий секции *Rhytidospermum* (табл. 1). Для *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salisifolia* и *M. x kewensis* и *M. x soulangeana* отмечено последовательное и одновременное развитие генеративных почек в год цветения, впоследствии растения имеют практически одновременный и короткий период цветения. *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* характеризуются растянутым периодом развития генератив-

ных почек, во время которого одновременно можно наблюдать цветение, образование плодов и заложение генеративных почек будущего года (рис. 2). Для большинства генеративных почек изучаемых магнолий микро- и макроспорогенез начинается в осенний период и заканчивается весной следующего года. В условиях БСИ ДВО РАН генеративные почки, не имеющие периода покоя, отмечены у *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia*. На увеличение количества более устойчивых генеративных почек и повышение общей декоративности растений благоприятно сказывается стимулирующая обрезка в весенний период (апрель).

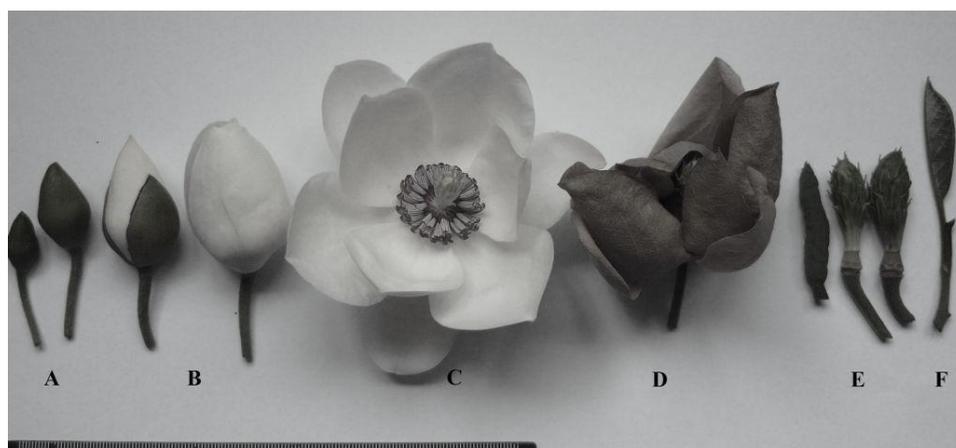


Рис. 2. Стадии развития генеративной почки *M. sieboldii*: А – набухание, В – бутонизация, С – цветение, D – увядание, E – созревание плодов, F – начало формирования генеративной почки будущего года

Таблица 1

Этапы органообразовательных процессов

Секция	Начало формирования генеративной части конуса нарастания	Дифференциация органов цветка		
		Околоцветник	Тычинки	Плодолистики
<i>Yulania</i> и гибриды	июнь (3)*	июль (2-3)	июль (3) – август (1)	август (1-3) – сентябрь (1)
<i>Rhytidospermum</i>	июль (3)	август (2-3)	август (3) – сентябрь (1-2)	август (3) – сентябрь (1-2)

Примечание: * - месяц и декада месяца

4.3. Фенологические фазы развития

Установлено, что набухание почек у видов секции *Yulania* и гибридов в среднем начинается 10–19 апреля. Полное разворачивание листьев наступает 15–29 мая. В фазу бутонизации растения вступают 3–25 мая. Цветение начинается в среднем 1–18 мая и продолжается от 10 до 24 дней. Плоды созревают в конце сентября – начале октября (с третьей декады сентября по 1–2 декаду октября). Вегетационный период завершается листопадом (октябрь). У *M. × soulangeana* и *M. × kewensis* отсутствует плодоношение. Набухание почек видов секции *Rhytidospermum* начинается в среднем с 22 апреля по 14 мая. Разворачивание листьев наступает в среднем 17–29 мая. В фазу бутонизации растения вступают с 26 мая по 13 июня. Цветение начинается в среднем 5–16 июня и продолжается от 16 до 65 дней (и более). Плоды магнолий созревают в конце сентября – начале октября

(с третьей декады сентября по 1–2 декаду октября). Вегетационный период заканчивается листопадом (октябрь). Плодоношение у *M. acuminata* отсутствует. Для *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* и *M. × soulangeana* отмечено повторное цветение в осенний период (третья декада сентября). В этот период генеративные почки будущего года на большинстве побегов полностью сформированы, и благоприятные сочетания теплой и влажной осени юга Приморского края, где средняя температура сентября составляет 16,3–23,6°С при влажности воздуха 79,4 %, способствуют данному явлению. Средняя продолжительность повторного цветения составляет 7–10 дней. Повторное цветение наблюдается с 2011 г.

4.4. Влияние климатических факторов на ход сезонного развития

Многолетний опыт интродукции *M. sieboldii* на юге российского Дальнего Востока в БСИ ДВО РАН позволил накопить массив фенологических данных, начиная с 1982 г., анализ которых дает возможность проследить закономерности фенологических событий (Петухова, 2003; Петухова, 2006; Kameneva, Koksheeva, 2013; Каменева, 2015; Каменева, 2017). При исследовании *M. sieboldii* в условиях культурного ареала отмечено наличие временной фенологической изменчивости с 1982 по 2015 гг. Корреляционный анализ с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена ($p < 0,05$) выявил зависимости между началом и продолжительностью фенологических фаз и климатическими показателями (средняя, минимальная и максимальная температуры воздуха, относительная влажность воздуха и атмосферное давление) только для генеративных фаз.

За исследуемый период наблюдались сдвиги начала и окончания вегетационного периода как на более ранние сроки, так и на более поздние. Анализ фенологических фаз показал, что, начиная с 1982 г., начало цветения сместилось к 2015 г. на более ранние сроки в среднем на 6 дней, при этом среднесуточная температура также увеличилась на 2°С, что обусловило сдвиг фенологических дат. Продолжительность вегетационного периода *M. sieboldii* составляет 163–193 дня, с 1982 по 2015 гг. наблюдается его увеличение в среднем на 14 дней за счет сдвига фенологических фаз на более ранний срок (рис. 3).

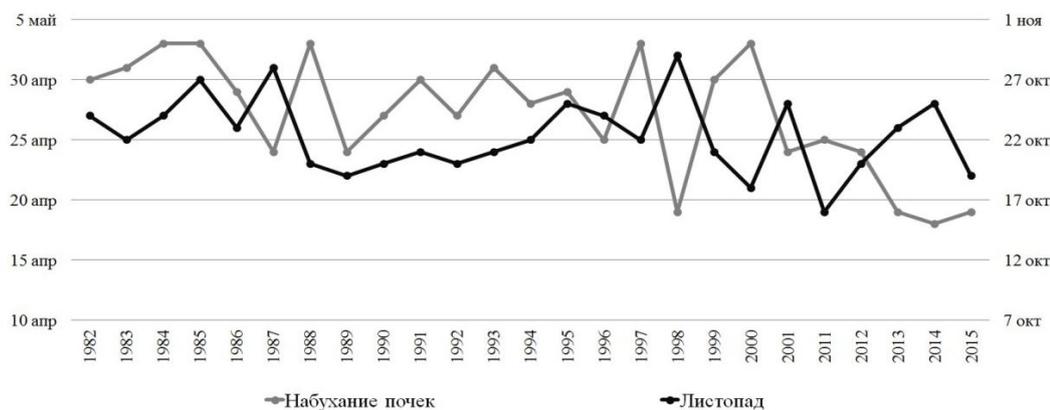


Рис. 3. Продолжительность вегетационного периода за 1982–2015 гг.

U – тест Манна-Уитни демонстрирует достоверные отличия между периодами 1982–2001 и 2011–2015 гг. в сроках начала набухания почек и окончания цветения. Изменение температурного режима в культурном ареале приближает

M. sieboldii к естественным условиям произрастания вида, открывая новые возможности для дальнейших интродукционных исследований.

4.5. Суточная ритмика распускания цветков

Изученные магнолии вступают в период цветения в среднем на 7–16 год своего развития (после посева семян). Более ранними сроками характеризуются *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica*, более поздними – *M. obovata*, *M. officinalis*. Отмечено, что продолжительность жизни одного цветка зависит от погодных условий. При средней температуре воздуха 10–24°С и относительной влажности 60–70 % продолжительность жизни цветка в среднем составляет 5–10 дней, а при средней температуре дня 8,3–22°С и относительной влажности воздуха 85–100 % – 9–13 дней. Минимальной продолжительностью жизни одного цветка характеризуется *M. salicifolia* и *M. × kewensis* (5–6 дней); для *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* характерна наибольшая продолжительность жизни одного цветка до 13 дней.

Выявлено, что у всех изученных магнолий многочисленные рыльца гинецея готовы к восприятию пыльцы в стадии бутона или полураспустившегося цветка. Появление стигматической жидкости на рыльце отмечено через 1–3 ч, общая продолжительность восприимчивости рыльца составляет от 1 до 2 суток. Растрескивание пыльников происходит при полном (или практически полном) раскрытии цветка, через 0,5–3 ч. Полное растрескивание пыльников и высыпание пыльцы наблюдается в среднем через одни сутки. Результат изоляции отдельных цветков магнолий в условиях БСИ ДВО РАН показал, что случаи самоопыления не наблюдались.

4.6. Систематический состав насекомых, посетителей цветка магнолий

Результаты определения насекомых-опылителей цветка магнолий в условиях БСИ ДВО РАН показали, что цветки посещают представители отрядов *Hymenoptera* (сем. *Apidae*: *Apis mellifera*; сем. *Fornicidae*: *Bombus* sp.), *Coleoptera* (сем. *Scarabaeidae*: *Lasiopsis golovjankoi*, *Trichius fasciatus*, *Cetonia magnifica*, *Cetonia pilifera*; сем. *Coccinellidae*: *Coccinella* sp.; сем. *Curculionidae*: *Anthomomus* sp., сем. *Cerambycidae*: *Anoncodes coarctata*), *Odonata* (сем. *Aeshnidae*: *Aeshna* sp.), *Diptera* (сем. *Syrphyidae*), *Lepidoptera* (сем. *Pieridae*; сем. *Lycaenidae*: *Pieris* sp.). В полуоткрытых цветках *M. × soulangeana* и *M. sieboldii* отмечены представители отряда *Araneae*.

4.7. Жизнеспособность пыльцы и способы ее хранения

Для выявления возможности расширения периода использования пыльцы магнолий при гибридизации была определена жизнеспособность пыльцы при разных условиях ее сбора и хранения. При проращивании свежесобранной пыльцы в лабораторных условиях при температуре 18–20°С отмечено, что ее жизнеспособность не превышает 4 %. В связи с этим, дальнейшее проращивание пыльцы проводили в термостате при 24°С, где с повышением температурных условий повысился процент жизнеспособной пыльцы и увеличилась длина пылевых трубок. Эксперименты по проращиванию пыльцы на различных питательных средах показали, что оптимальной средой является 5 % раствор глюкозы, где процент про-

росшей пыльцы оказался наивысшим при максимальной длине пыльцевых трубок.

Жизнеспособность пыльцы, собранной в солнечную погоду (для раннецветущих магнолий при средней температуре дня 10–19 °С, для поздноцветущих 16–24 °С, влажность воздуха 60–70 %) составляет 10,4–39,4 %, для *M. kobus* отмечен высокий показатель 39,4 %, наименьший для *M. salicifolia* – 10,4 %. Для остальных видов жизнеспособность не превышала 19,6 %. Жизнеспособность пыльцы, собранной в пасмурную погоду (для раннецветущих магнолий при средней температуре дня 8,3–14,1 °С и поздноцветущих видов 14,1–22 °С, влажность воздуха 85–100 %) составила – 2,8–5,7 %. Пыльца *M. sieboldii*, *M. obovata*, *M. officinalis* не прорастала.

Для увеличения периода использования пыльцы при гибридизации определена жизнеспособность пыльцы при разных условиях хранения (4°; 18°; –18°С). Показано, что пыльца изученных магнолий теряет жизнеспособность уже на 5–7 день хранения, при этом оптимальными условиями хранения пыльцы являются температурные режимы 4°С и –18°С, при которых процент жизнеспособной пыльцы составляет от 5,3 до 8,4 %, максимальный показатель отмечен для *M. officinalis* (рис. 4). На основе проведенных исследований разработаны рекомендации по сбору, определению жизнеспособности и хранению пыльцы.

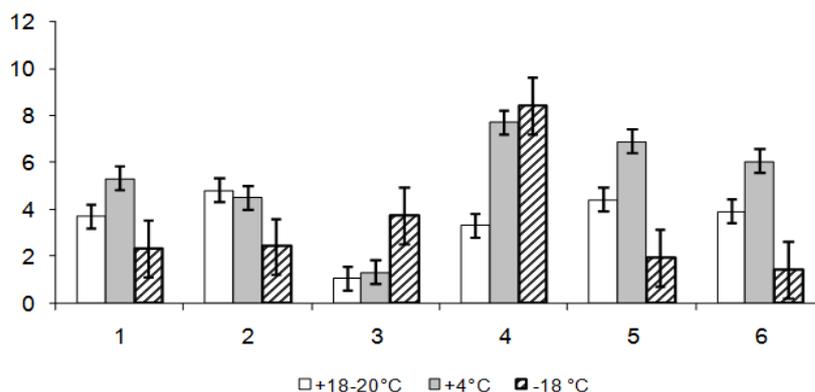


Рис. 4. Жизнеспособность пыльцы при разных способах хранения: 1. *M. kobus*, 2. *M. salicifolia*, 3. *M. sieboldii*, 4. *M. officinalis*, 5. *M. obovata*, 6. *M. kobus var. borealis*.

Глава 5. Биология плодоношения представителей рода *Magnolia*

5.1. Особенности плодоношения и семенная продуктивность

Изученные магнолии вступают в период плодоношения в возрасте от 9 до 21 года (после посева семян). Ранними сроками характеризуются *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, поздними – *M. officinalis* и *M. salicifolia*. Ежегодным стабильным плодоношением в условиях БСИ ДВО РАН характеризуются *M. kobus*, *M. obovata*, *M. officinalis* и *M. sieboldii*.

Поскольку в каждой листовке находится по два семязачатка, расчет семенной продуктивности производился на плод с учетом потенциальной двусемянности. Потенциальная семенная продуктивность изученных магнолий составляет от 39 до 210 семязачатков на одну многолисточку, реальная семенная продуктивность – от 11 до 55 семян на одну многолисточку; максимальной семенной продуктивностью характеризуется *M. tripetala*. Коэффициент продуктивности состав-

ляет от 14,7 до 58,2 %, наибольшим показателем характеризуется *M. sieboldii*. В целом семенную продуктивность *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. officinalis*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. obovata* можно охарактеризовать как низкую (табл. 2). Отмечено, что у всех плодоносящих магнолий в условиях БСИ ДВО РАН в большинстве листовок образуется по одному семени. Для *M. salicifolia* характерно образование по одному семени на весь плод. При исследовании плодов *M. officinalis* отмечены единичные листовки, содержащие по три семени.

На основании литературных данных (Erdelska, 1999; Анисимова, 2000; Шамров, 2005 и др.) и полученных оригинальных результатов отмечено, что низкая семенная продуктивность изученных видов рода *Magnolia*, является следствием низкой жизнеспособности пыльцы, отсутствия в необходимом количестве специализированных опылителей цветка, дегенерации одного из двух семязачатков в листовке плода, а также влияния неблагоприятных климатических факторов. При проведении дополнительного опыления цветков магнолий в условиях БСИ ДВО РАН показано, что семенная продуктивность на плод увеличилась по сравнению с семенной продуктивностью, полученной при свободном опылении, при этом наибольшим коэффициентом продуктивности характеризуется *M. sieboldii* и *M. tripetala* – 77,3 % и 76,9 % соответственно. Данный результат свидетельствует о недостаточном числе опылителей цветка. Необходимо отметить, что в условиях БСИ ДВО РАН наибольший урон недоразвитым и зрелым плодам, а также семенам (иногда и цветкам) наносят птицы (*Corvus* sp., *Passer* sp. и др.) и мелкие грызуны (*Sciurus* sp. и др.), которые поедают сочную часть листовок и семян. Животные также способствуют распространению небольшой части семян по коллекционным участкам, и лесной территории БСИ ДВО РАН, где обнаружены сеянцы *M. kobus*, *M. tripetala* и *M. sieboldii*.

Таблица 2

Потенциальная и реальная семенная продуктивность изученных магнолий

Вид	Потенциальная семенная продуктивность (шт.)		Реальная семенная продуктивность (шт.)		Коэффициент продуктивности (%)	
	Ср.	Мин. – Макс.	Ср.	Мин. – Макс.	Ср.	Мин. – Макс.
<i>M. acuminata</i>	–	–	–	–	–	–
<i>M. kobus</i>	74	26–66	11	9–31	14,8	15,4–61,3
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	62	50–78	15	2–32	24,2	10–55,1
<i>M. x kewensis</i>	–	–	–	–	–	–
<i>M. obovata</i>	120	36–158	47	9–69	39,1	11,2–47,8
<i>M. officinalis</i>	210	166–240	31	6–65	14,7	8,4–25,3
<i>M. salicifolia</i>	60	40–55	–	1	–	1,7
<i>M. sieboldii</i>	48	26–52	28	6–39	58,2	13,4–64,2
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	39	30–56	10	1–26	26,3	2,8–68,4
<i>M. x soulangeana</i>	–	–	–	–	–	–
<i>M. tripetala</i>	96	74–112	55	4–86	57,5	4,1–86,8

5.2. Семенное размножение

При исследовании семенного размножения отмечено, что наибольший процент всхожести получен при осеннем посеве семян после стратификации в течение одного месяца. Наличие саркотесты при посеве семян оказывает благоприятный эффект на грунтовую всхожесть семян *M. obovata*, грунтовая всхожесть без саркотесты составляет 57,3 %, с саркотестой – 94,3 % и *M. officinalis* – 47,3 % и 70,1 %, соответственно (рис. 5). Для семян *M. obovata* и *M. officinalis* характерна мясистая саркотеста. Масса 1000 семян с саркотестой на 104–154 г больше, чем 1000 семян без саркотесты, что способствует меньшей потере влаги и, соответственно, сохранению высокой всхожести. Семена *M. kobus* и *M. kobus* var. *borealis* всходят только при наличии саркотесты; для этих магнолий необходима более длительная стратификация в течение четырех месяцев и более. На основе проведенных исследований разработаны рекомендации по хранению и посеву семян.

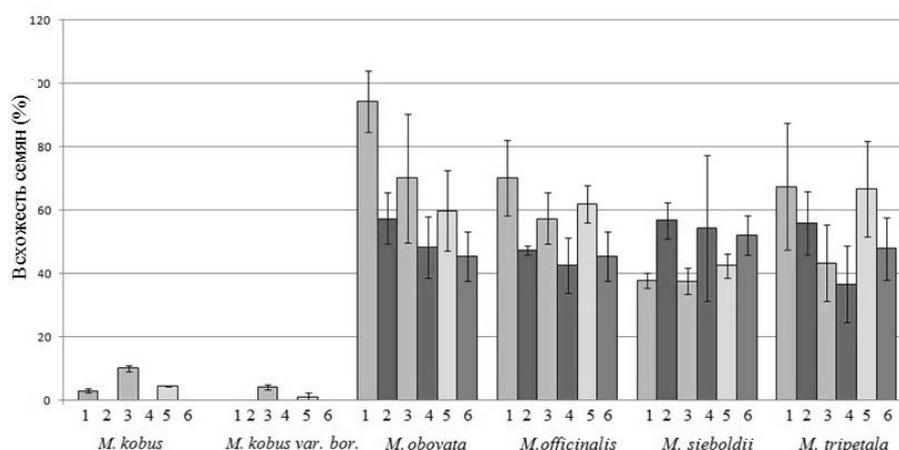


Рис. 5. Всхожесть семян при разных условиях: в закрытом грунте (1 мес. стратиф.): 1. с саркотестой, 2. без саркотесты; в закрытом грунте (4 мес. стратиф.): 3. с саркотестой, 4. без саркотесты; в открытом грунте (без предварительной стратификации): 5. с саркотестой, 6. без саркотесты

Глава 6. Оценка перспективности интродукции магнолий в условиях культурного ареала

В результате проведенной оценки установлено, что большинство изученных магнолий являются высоко перспективными для интродукции в условиях юга Приморского края. Наибольшее число баллов – у восточноазиатских магнолий *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* (92–95 баллов). К менее перспективной группе относятся гибриды *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* (62–87 балла). На основе проведенных исследований разработаны рекомендации по агротехническим приемам выращивания магнолий в условиях юга Дальнего Востока России.

В результате интродукционных работ представители рода *Magnolia*полнили ассортимент растений, используемых в озеленении г. Владивостока. В настоящий момент посажено более 100 экземпляров *M. sieboldii* и *M. kobus* в парках и скверах г. Владивостока. Большинство растений в настоящий момент цветут и плодоносят.

Выводы

1. Большинство изученных магнолий в условиях культуры БСИ ДВО РАН проходит все фазы фенологического развития. Общая продолжительность вегетационного периода составляет 163–193 дня. Ранними сроками вегетации (апрель–май) характеризуются *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* (секция *Yulania*) и *M. × kewensis*, *M. × soulangeana*. Для *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* и *M. × soulangeana* отмечено повторное цветение в осенний период.

2. Анализ фенологических фаз показал, что начало цветения *M. sieboldii* за 25 лет наблюдений сместилось на более ранние сроки в среднем на 6 дней, что явилось следствием увеличения средней температуры воздуха на 2°С. Продолжительность вегетационного периода с 2011–2015 гг. по сравнению с периодом 1982–2001 гг. увеличилась на 14 дней за счет сдвига фенологических фаз на более ранний срок.

3. Общая продолжительность цветения изученных магнолий составляет 10–65 дней; максимальное значение показателя отмечено для *M. sieboldii* и *M. sieboldii* var. *japonica*. Продолжительность жизни одного цветка составляет 6–13 дней. Общая продолжительность восприимчивости рылец к пыльце составляет от 1 до 2 суток. Полное растрескивание пыльников и высыпание пыльцы происходит в среднем через одни сутки после распускания цветка.

4. В строении цветка изученных магнолий прослеживается полиморфизм, который проявляется в варьировании числа и размеров, формы и окраски элементов околоцветника, андроцея и гинецея. Сроки заложения и развития генеративных почек видов из секции *Yulania* и гибридов, проходят быстрее, чем у видов из секции *Rhytidospermum*.

5. Оптимальными условиями для сбора пыльцы магнолий для дальнейшего использования при получении гибридов является солнечная погода при средней температуре воздуха 10–24°С и относительной влажности воздуха ниже 70%. Сбор пыльцы следует осуществлять с полураспустившегося цветка. Для проверки жизнеспособности пыльцы на искусственных средах оптимальной питательной средой является 5% водный раствор глюкозы. Для поддержания жизнеспособности пыльцы в процессе ее хранения необходимо использовать пониженную температуру (4°С и –18°С).

6. В условиях БСИ ДВО РАН цветки магнолий посещаются насекомыми из отрядов *Hymenoptera*, *Coleoptera*, *Odonata*, *Diptera*, *Lepidoptera*. Активный лет насекомых наблюдается в 10–11 часов и в 16–15 часов, в количественном отношении преобладают представители отряда *Hymenoptera*.

7. Низкая семенная продуктивность (14,7–39,1%) в условиях культуры обусловлена остановкой в развитии некоторых цветочных почек, недостаточным числом насекомых опылителей, низкой жизнеспособностью пыльцы (2,8–19,6%), дегенерацией одного из двух семязачатков листовке, а также влиянием погодных факторов в период заложения и развития органов цветка. Дополнительное искусственное опыление способствовало увеличению семенной продуктивности плодов в несколько раз.

8. Наибольший процент грунтовой всхожести семян получен при осеннем посеве в закрытом грунте после стратификации в течение одного месяца (47,3–94,3 %). Наличие саркотесты при посеве семян оказывает благоприятный эффект только на грунтовую всхожесть семян *M. obovata* и *M. officinalis*. Для семян *M. kobus* и *M. kobus* var. *borealis* необходима длительная стратификация в течение 4 месяцев и более.

9. Наиболее устойчивыми и перспективными для культивирования в условиях юга российского Дальнего Востока являются *M. officinalis*, *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica*. Для *M. kobus*, *M. tripetala* и *M. sieboldii* на экспозиционных участках отмечен самосев, что говорит о начале натурализации данных видов. Эксперимент по интродукции представителей рода *Magnolia* на юг российского Дальнего Востока можно считать успешным, поскольку магнолии дополнили ассортимент растений, используемых в озеленении г. Владивостока.

Список работ опубликованных по теме диссертации

Публикации в журналах, входящие в систему Wos и Scopus:

1. Kameneva L.A., Koksheeva I.M. Reproductive biology of the seven species of the genus *Magnolia* L. in conditions of culture in the Russian Far East // Bang. J. of Plant Taxonomy. 2013. Vol. 20, № 2. P. 163–170.

Публикации в журналах, рекомендованных ВАК:

2. Петухова И.П., Каменева Л.А. Перспективы интродукции рода *Magnolia* L. на юге Приморского края // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. 2011. №1. С. 153–154.

3. Петухова И.П., Каменева Л.А. Биологические особенности *Magnolia sieboldii* K. Koch. при интродукции на юге Приморского края // Научные Ведомости БелГУ, Серия: Естественные науки. 2011. № 9 (104), Вып. 15/1. С. 277–280.

4. Петухова И.П., Каменева Л.А., Урусов В.М. Современное состояние и пути оптимизации озеленения Владивостока и других населенных пунктов Приморского края // Вестник ИргСХА. 2011. Вып. 44. С. 85–91.

5. Каменева Л.А. Репродуктивный потенциал представителей рода *Magnolia* L. в условиях культуры на юге Приморского края // Бюл. МОИП. 2013. Т. 118, Вып. 2. С. 77–83.

6. Каменева Л.А. Представители рода *Magnolia* L. подсекции *Oyama* в условиях культуры // Бюллетень МОИП. 2017. Т. 122, Вып. 3. С. 53–57.

Статьи в прочих изданиях:

7. Kameneva L.A. Magnolias in the south of the Russian Far East // Journal of Magnolia Society International. 2014. Vol. 21. № 2. P. 5–7.

8. Каменева Л.А. Биологические особенности цветения и плодоношения интродуцированных представителей рода *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) в условиях Российского Дальнего Востока // Комаровские чтения. 2015. Вып. LXIII. С. 199–213.

9. Kameneva L.A. New species of *Magnolia* in the collection of the Botanical Garden-Institute in Vladivostok // Journal of Magnolia Society International. 2016. Vol. 23, № 1. P. 12.

**Работы, опубликованные в сборниках материалов региональных, все-
российских и международных научных конференций:**

10. Каменева Л.А. Представители рода *Magnolia* L. в озеленении города Владивостока // Проблемы озеленения населенных пунктов: материалы городской научно-практической конференции. Владивосток, 2011. С. 76–84.

11. Каменева Л.А. Магнолии на юге Приморского края // Материалы II (X) международной ботанической конференции молодых ученых. Санкт-Петербург, 2012. С. 111.

12. Каменева Л.А. Вопросы репродуктивной биологии представителей рода *Magnolia* L. в условиях культуры на юге Приморского края // Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии: материалы XI региональной конференция студентов, аспирантов вузов и научных организаций Дальнего Востока России. Владивосток, 2012. С. 102–107.

13. Каменева Л.А. Особенности антропоэкологии представителей рода *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) в условиях культуры на юге российского Дальнего Востока // Материалы II (XI) международной ботанической конференции молодых ученых. Санкт-Петербург, 2015. С. 159.

14. Kharchenko V.E., Barinova S.S., Kameneva L.A., Cherskaya N.A. Does *Magnolia* L. Have flowers or inflorescences? // Международная научно-практическая конференция «Проблемы лесоводства и озеленения. Луганск (Украина), 2016. С. 58–59.

15. Каменева Л.А. Островные популяции представителей рода *Magnolia* L. // VII конференция «Растения в муссонном климате: острова и растения». Южно-Сахалинск, 2016. С. 29–31.

16. Каменева Л.А., Кокшеева И.М., Творогов С.П., Богачёв И.Г. Зависимость фенологических фаз *Magnolia sieboldii* K. Koch. от климатических условий // Региональная конференция «Царство Plantae и Fungi: дальневосточный аспект». Владивосток, 2017. С. 47–48.

17. Харченко В.Е., Красилов В.А., Барина С.С., Каменева Л.А. Морфология цветков и их расположения у *Magnolia* L. // VI Международная научно-практическая конференция «Проблемы современной биологии», посвящённая 130-летию со дня рождения Н.И. Вавилова. Луганск (Украина), 2017. С. 25–34.

КАМЕНЕВА
Любовь Анатольевна

**БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MAGNOLIA* L. (*MAGNOLIACEAE* JUSS.)
В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ НА ЮГЕ
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук