

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Ботанический сад-институт ДВО РАН
Дальневосточное отделение Российской академии наук

Каменова

На правах рукописи

Каменова Любовь Анатольевна

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

03.02.01 – «Ботаника»

диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:
член-корреспондент РАН
доктор биологических наук
П.В. Крестов

Владивосток – 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1. Общая характеристика рода <i>Magnolia</i>	10
1.2. Систематическое положение рода <i>Magnolia</i>	13
1.3. Естественный ареал рода <i>Magnolia</i>	15
1.4. Культурный ареал рода <i>Magnolia</i>	18
1.5. Интродукция представителей рода <i>Magnolia</i> на юг российского Дальнего Востока	21
1.6. Сведения о биологии цветения и плодоношения представителей рода <i>Magnolia</i>	24
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	34
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	41
ГЛАВА 4. БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>MAGNOLIA</i>	46
4.1. Морфологические особенности строения генеративных органов	46
4.2. Органогенез генеративных органов	59
4.3. Фенологические фазы развития	63
4.4. Влияние климатических факторов на ход сезонного развития	66
4.5. Суточная ритмика распускания цветков	72
4.6. Систематический состав насекомых-опылителей цветка магнолий	76
4.7. Жизнеспособность пыльцы и способы ее хранения	80
ГЛАВА 5. БИОЛОГИЯ ПЛОДОНОШЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>MAGNOLIA</i>	85
5.1. Особенности плодоношения и семенная продуктивность	85
5.2. Семенное размножение	90
ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ МАГНОЛИЙ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРНОГО АРЕАЛА	94
ВЫВОДЫ	98

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ	100
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	103
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Общая характеристика представителей рода <i>Magnolia</i> ..	129
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Внешний вид прилистников и прицветников у изученных представителей рода <i>Magnolia</i>	136
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Схематичное строение генеративных почек	137
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Части околоцветника <i>Magnolia kobus</i>	138
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Расположение семязачатков в завязи и семян в листочке плода	139
ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Расположение трех семян в листочке <i>Magnolia officinalis</i>	140

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Род *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) включает древнейших представителей покрытосеменных растений, имеющих существенное значение для понимания эволюции цветковых растений (Красилов, 1989; Krassilov, Varinova, 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 в и промерзание почвы зимой, возвратные заморозки в весенний период, дальневосточным интродукторам удалось культивировать многие виды и сорта магнолий на юге Приморского края. Представители рода выращиваются с 1972 г. в Ботаническом саде-институте Дальневосточного отделения российской академии наук (БСИ ДВО РАН) и Горнотаежной станции ДВО РАН им. В.Л. Комарова (ГТС ДВО РАН) (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 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 методов 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. Это открывает возможность внедрения ряда видов магнолий 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 Ботанического сада-института ДВО РАН и Горнотаежной станции 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.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Общая характеристика рода *Magnolia*

Род *Magnolia* был назван Шарлем Плюмье в честь французского ботаника и натуралиста Пьера Маньола 1703 году (P. Magnol, 1638–1715). Позже, данное название было использовано Карлом Линнеем (C. Linnaeus) в его работе *Species Plantarum* (1753) и *Genera Plantarum* (1754). На русском языке данное название рода произносилось как «Маньолия», а затем трансформировалось в «Магнолия» (Брокгауз, Ефрон, 1896).

Магнолии относятся к наиболее древним цветковым растениям. Современные представители рода – это вечнозеленые и листопадные деревья, кустовидные деревья и кустарники высотой от 2 до 40 м. Кора – пепельно-серая или коричневая, гладкая, чешуйчатая или бороздчатая. Для древесины магнолий на поперечном срезе характерно желтоватое (зеленоватое) ядро и беловатая заболонь с тонкими радиальными лучами. Годичные кольца видны отчетливо, реже – выражены слабо. Сосуды с лестничными и простыми перфорациями. Волокна с отчетливо окаймленными порами. Древесина рассеянно-сосудистая, древесная паренхима скудная, терминальная, лучи гетерогенные, реже гомогенные, одно-, пятиядерные. Молодые побеги голые или опушенные, серовато-коричневатые. Вегетативные и генеративные почки крупные; особенно больших размеров достигают генеративные почки. Для некоторых видов, например *M. kobus*, *M. salicifolia* (Sieb. et Zucc.) Maxim. и *M. denudata* Desr. (Рисунок 1), характерно густое опушение почечных чешуй (Dandy, 1974; Callawey, 1994; Тахтаджян, 1964, 1980; Gardiner, 1989; Романов и соавт., 2005 и др.). Для видов рода характерны простые цельнокрайные эллиптические или обратнойцевидные листья, достигающие у некоторых видов 50–100 см длины, вечнозеленые или опадающие. Листовая пластинка у большинства видов цельная, жилкование перистонервное. Верхушка листа *M. officinalis* subsp. *biloba* Rehder & E.H. Wilson может быть выемчатой или лопастной. Некоторые виды, например *M. obovata*, *M. officinalis* и *M. tripetala* (L.) L., отличаются очень крупными листьями до 40 см длиной и до 20 см шириной.

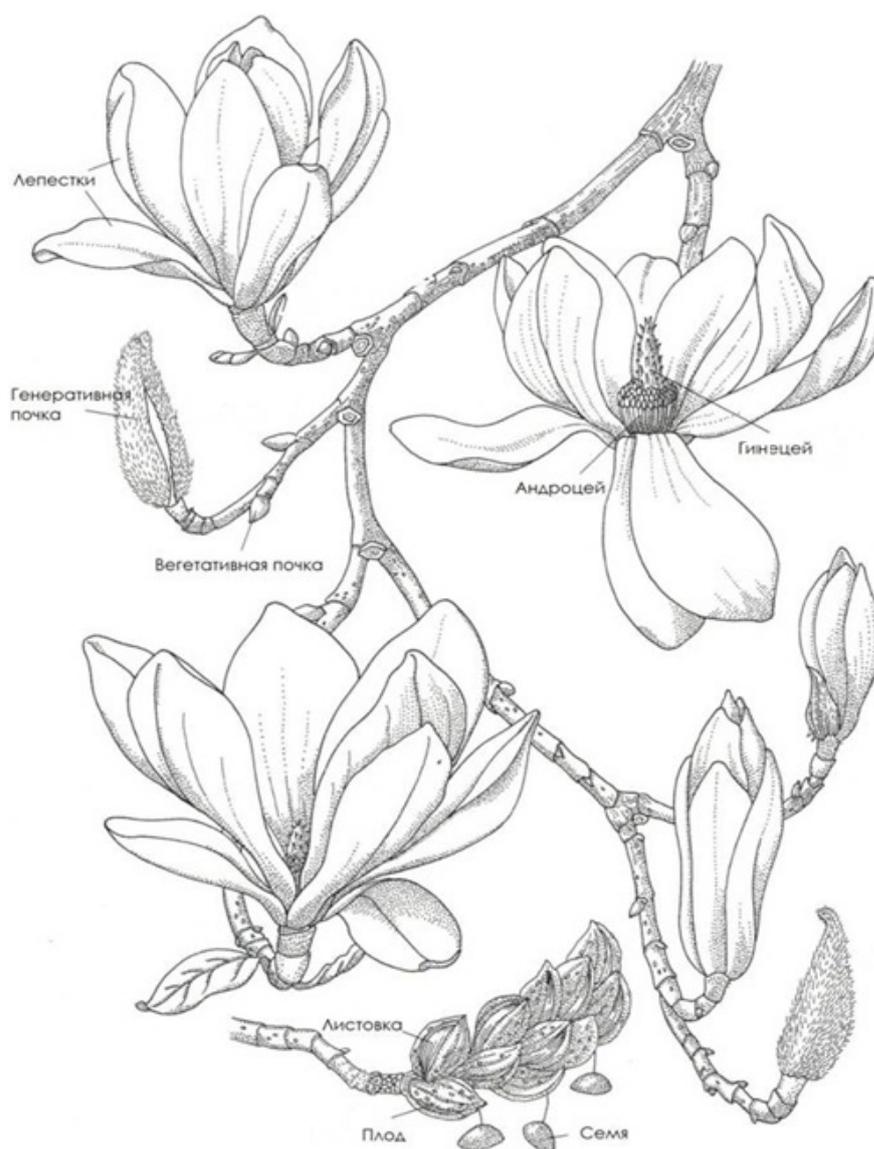


Рисунок 1. *Magnolia denudata* (рисунок Р. Dean из книги J. Gardiner (1989))

Листья *M. macrophylla* Michx. достигают в длину одного метра. Устьица представителей рода *Magnolia* аномоцитные или парацитные (Баранова, 1962; Родионенко, 1954; Baranova, Jeffrey, 2000 и др.).

Для магнолий характерно наличие прилистников. Прилистники обычно крупные, окружающие стебель и защищающие почки, рано опадают и оставляют кольцеобразный рубец вокруг узла (Тахтаджян, 1980; Михалевская, Овчинникова, 1989). Цветки обоеполые, крупные, одиночные, до 46 см в диаметре, радиально-симметричные, расположены на концах побегов, реже – в пазухах листьев (*M. figo* (Lour.) DC., *M. champaca* (L.) Baill. ex Pierre и др.). Число частей

околоцветника у разных видов обычно составляет от 9 до 18 шт. Окраска околоцветника варьирует от белой, бледно-кремовой и розовой до зеленоватой, желтой, розовой, малиновой и пурпурной. Тычинки магнолий многочисленные, свободные, до 2–3 см длиной (и более), с вытянутыми пыльниками. Гинецей апокарпный, состоящий из множества плодолистиков – до 250 шт., у некоторых видов наблюдается редукция до 2–5 шт. (Lubbock, 1898; Dandy, 1928; Романов и соавт., 2005; Xu, Rudall, 2006; Lu et al., 2014 и др.).

Для большинства магнолий характерна протогиния (при этом рыльца плодолистиков воспринимают пыльцу до начала раскрытия бутонов). Однако, например у *M. delaveyi* Franch., отмечена протандрия (созревание пыльников в цветке ранее созревания рылец). Из цветка большинства видов развивается очень декоративный крупный многосемянной плод. Плод магнолий – апокарпная спиральная многолистовка, состоящая из вскрывающихся плодиков-листочков (Рисунок 1). Типичным способом вскрывания является растрескивание плодика по вентральному шву (Bobrov, Romanov, 2006 a, b; Романов и соавт., 2007 и др.).

Цветки опыляются насекомыми (Thien, 1974; Тахтаджян, 1980; Gardiner, 1989; Минченко, Коршук, 1987; Peigler, 1989; Термена, Турлай, 1992; Dieringer, Espinosa, 1994; Callaway, 1994; Григоренко, 2001; Hirayama, Ishida, 2005; Коршук, Палагеча, 2007 и др.).

Семена магнолий относительно плоские, черные или коричневатые, в мясистой оранжевой, красной или розовой семенной коже – саркотесте (Грушвицкий, 1961; Романов и соавт., 2005; Bobrov, Romanov, 2006 a, b; Бобров и соавт., 2009 и др.).

Представители рода *Magnolia* пользуются большой популярностью в мире как декоративные и лекарственные растения и являются достопримечательностью ботанических садов и парков мира. Благодаря многим полезным качествам магнолии давно заслужили признание садоводов, ландшафтных дизайнеров, интродукторов и исследователей (Coats, 1992, Callaway, 1994; Романов и др.).

соавт., 2005; Коршук, Палагеча, 2007; Бобров и соавт., 2009; Rivers et al., 2016 и др.).

Представители рода *Magnolia* широко применяются в медицине при лечении сердечно-сосудистых заболеваний, пищеварительного тракта, опорно-двигательного аппарата, и для улучшения общего состояния организма (укрепление иммунитета) и др. (Френкина, 2009). При заготовке сырья используют листья, кору, корни, цветки и плоды. Из листьев выделяют алкалоиды магноламин и магнолин. Также листья содержат эфирные масла, соли магния и железа, калий, рутин, флавоноиды, гликозиды. Кора магнолий содержит магнофлорин, а в корнях содержится салицифоллин и кандицин. В цветках магнолий содержатся эфирные масла, которые широко используются в парфюмерной и косметической промышленности. Части цветка также используются в чайной промышленности и при ароматизации напитков. Масло плодов содержит линолевую, стеариновую, олеиновую, миристиновую, пальмитиновую кислоты (Barros et al., 2009; Farag, Almahdy, 2012; Scharf et al., 2016 и др.).

В США для изготовления музыкальных инструментов, мебели и других столярных изделий широко используется древесина *M. grandiflora* L. и *M. virginiana* L. и др. В Японии древесина магнолий используется для изготовления ножен и рукоятей мечей (Watanabe et al., 2002; He et al., 2009 и др.).

1.2. Систематическое положение рода *Magnolia*

Род *Magnolia* относится к подсемейству *Magnolioideae*, семейству *Magnoliaceae*, порядку *Magnoliales*, подклассу *Magnoliidae*, классу *Magnoliopsida* (Тахтаджян, 1987; Nootboom, 2000; Figlar, Nootboom, 2004 и др.). Подсемейство *Magnolioideae* включает 240 видов, относящихся, по разным данным, к 1–16 родам (Баранова, 1962; Dandy, 1928, 1974; Nootboom, 1985, 1993, 1998, 2000; Law, 1984, 1997, 2000; Романов и соавт., 2004; Figlar, Nootboom, 2004 и др.). Существующие различия в числе признаваемых родов в подсемействе *Magnoliidae* обусловлены тем, анализу каких признаков авторы отдают предпочтение в ходе проведения исследований (Романов и соавт., 2005).

C. Linnaeus (1753, 1754), A.P. Candolle (1817), E. Spach (1839), P.F. Siebold и J.G. Zuccarini (1846), A. Rehder (1949) классифицировали магнолии на основе морфологических признаков. Согласно их классификациям, род *Magnolia* был подразделен на два подрода. Подрод *Magnoliastrum* включает магнолии, цветущие после развития листьев, почки покрыты одной чешуйкой, плоды удлиненные, цилиндрические. Подрод *Gwillimia* включает магнолии, цветущие до распускания листьев, почки покрыты двумя чешуйками, плоды согнутые, скрученные.

При исследовании семейства *Magnoliaceae* J.E. Dandy (1927, 1928, 1950, 1971) выделил в семействе рода: *Magnolia*, *Manglietia*, *Michelia*, *Talauma*, *Aromadendron*, *Kmeria*, *Pachylarnax*, *Alcimandra* и *Elmerrillia*. Род *Magnolia* был разделен им на два подрода на основе морфологических признаков. У растений подрода *Magnolia* пыльники раскрываются внутрь, цветение после распускания листьев (секции: *Gwillimia*, *Liriantes*, *Rytidospermum*, *Magnolia*, *Oyama*, *Theorhodon*, *Gynopodium*, *Maingola*). У растений подрода *Yulania* пыльники раскрываются латерально или сублатерально, цветение до распускания листьев (секции: *Yulania*, *Buergeria*, *Tulipastrum*). В течение 50 лет система J.E. Dandy широко использовалась исследователями семейства *Magnoliaceae*.

В 1985 г. Н.Р. Nooteboom предложил новую систематику *Magnoliaceae*, согласно которой семейство включало 6 родов: *Magnolia*, *Manglietia*, *Michelia*, *Elmerrillia*, *Kmeria* и *Pachylarnax*.

В 2002 г. М.С. Романов и соавторы (2002) предложили оригинальную таксономическую систему рода *Magnolia*, согласно которой род делится на 2 подрода, включающих 10 секций. Подрод *Magnolia* включает секции *Magnolia*, *Gwillimia*, *Liriantes*, *Oyama*, *Rytidospermum*, *Theorhodon*, *Splendentes*, *Tulipastrum*. Подрод *Yulania* включает секции *Yulania*, *Buergeria*.

Развитие метода секвенирования ДНК в начале 1990-х годов обусловило появление нового инструмента систематики растений. Некоторые авторы, основываясь на результатах исследования последовательностей ДНК семейства *Magnoliaceae* (Qiu et al, 1995 a, 1995 b; Azuma et al., 1999, 2001; Kim et al., 2001,

Nie et al., 2008 и др.), а также на морфолого-анатомических исследованиях (Figlar, 2000, 2002 a, 2002 b, 2009, 2012; Sima et al., 2001, Baranova, Jeffrey, 2000; Nooteboom, 1985, 1998, 2000; Li, Conran, 2003; Figlar, Nooteboom, 2004 и др.), пришли к заключению, что все (или почти все) виды типового подсемейства *Magnolioideae* следует относить к роду *Magnolia*. Подобного рода предположения встречались и ранее, в работе Н. Baillon (1869).

В 2004 г. R.V. Figlar и Н.Р. Nooteboom предложили разделить род *Magnolia* на три подрода. Подрод *Magnolia* включает 8 секций и 7 подсекций. Подрод *Yulania* включает 2 секции и 6 подсекций. Подрод *Gynopodium* включает 2 секции. Данная система в настоящее время является наиболее популярной.

Таксономическая структура семейства *Magnoliaceae* остается предметом дискуссий и в настоящее время.

1.3. Естественный ареал рода *Magnolia*

Представители семейства *Magnoliaceae* произрастают в Азии и Океании (около 160 видов): от Новой Гвинеи и Малых Зондских островов до Индокитая, Гималаев, Центрального Китая, Японии, Курильских островов, и в Северной Америке (около 80 видов): в юго-восточной и южной частях США, Центральной Америке, Вест-Индии и северной части Южной Америки – до Колумбии и северо-востока Бразилии (Azuma et al., 2001; Xia et al., 2008; Yan et al., 2008; Palmarola et al., 2016 и др.) (Рисунок 2). На территории России произрастает один вид магнолий – *M. obovata* только на острове Кунашир, Курильские острова (Харкевич, Качура, 1981; Баркалов, 2009).

Находки ископаемых остатков *Magnoliaceae* в Северной Америке, Европе, России (Сибирь и Дальний Восток) позволяют предположить, что ареал семейства в доплейстоценовое время был более обширным и включал территории к северу от современного ареала, современные границы которого формировались в результате активных миграционных процессов в течение последних 100 млн. лет.

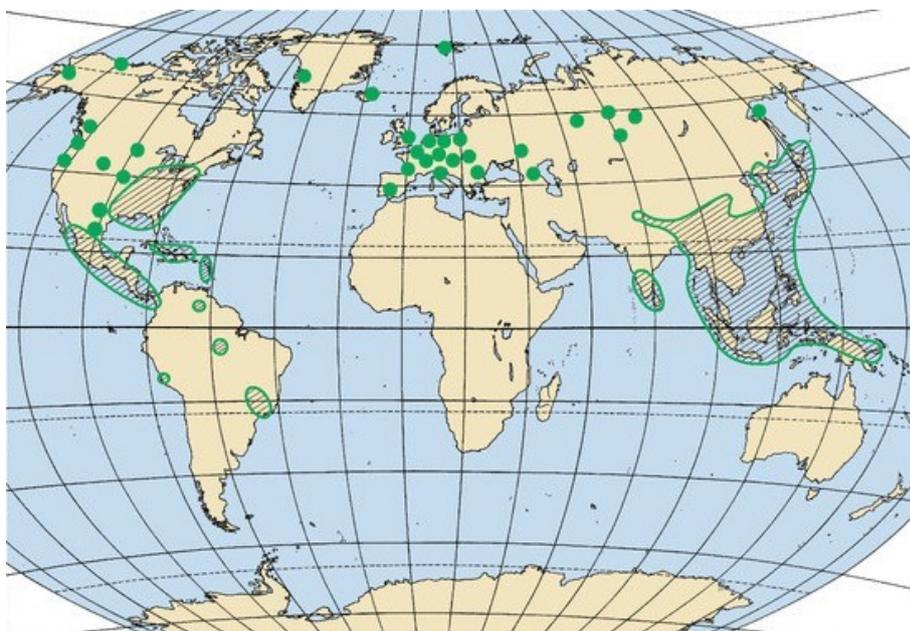


Рисунок 2. Естественный современный (штриховка) и ископаемый (точки) ареал семейства *Magnoliaceae* (Bresinsky et al., 2013)

Основные пути миграций пролегали через регионы Берингии и Северной Атлантики во второй половине эоцена, однако они не были постоянными вследствие периодически наблюдавшихся изменений климата (Azuma et al., 2001). Авторы также указывают, что у семейства *Magnoliaceae* происходило чередование «миграционных потоков умеренных и тропических элементов».

Древние тропические дизъюнкции между Азией и Америкой являются результатом расширения циркумбореальной тропической флоры от середины до конца эоцена. Впоследствии умеренные виды расходились к более высоким широтам и мигрировали на другие континенты. Авторы также указывают, что миграционные процессы коррелируют с похолоданиями в середине и конце эоцена (25–42 млн. лет назад), что вероятно и вызвало тропические дизъюнкции (Azuma et al., 2001).

Не вызывает сомнений, что периодические смены климата стали причиной того, что многие представители *Magnoliaceae* обладают существенным запасом морозостойкости (Романов и соавт., 2005). В условиях интродукции у многих видов морозостойкость намного превышает, теоретически необходимую для выживания в условиях их современных естественных местообитаний (Treseder,

1978; Тахтаджян, 1980; Azuma et al., 2001; Петухова, 2003; Петухова, Каменева, 2011 а; Романов и соавт., 2005; Cicuzza et al., 2007; Каменева 2015, 2017 и др.).

Несмотря на пристальное внимание ботаников к представителям рода *Magnolia*, исследование систематики рода далеко от завершения. В последнее десятилетие появились описания новых видов магнолий с территории Китая (провинции Гуандун, Хэнань, Юньнань, остров Хайнань), Республики Кубы и Республики Перу (Nee, 1994; Zhao et al., 1999; Романов, Бобров, 2003; Yan et al., 2004; Zeng, Law, 2004; Chen et al. 2005; Almarola-Bejerano et al., 2008; Liu et al., 2009; Hu et al., 2011; Arroyo, Perez, 2013; Molinari-Novoa, 2016; Palmarola et al., 2016 и др.).

Многие представители рода *Magnolia* относятся к категории редких и исчезающих видов (Таблица 1). На территории России вид *M. obovata* включен в Красную книгу Российской Федерации (Трутнев и соавт., 2008). Обобщены литературные данные по числу редких видов, имеющих ареалы, в том числе и на островных территориях (Cicuzza et al., 2007; Rivers et al., 2016).

Таблица 1

Естественный ареал представителей рода *Magnolia*, включающий островные территории

Ареал	Общее число видов	Редкие и исчезающие виды
Республика Малайзия (о-в Борнео, о-в Новая Гвинея)	20	нет данных
Республика Индонезия (о-в Ява, о-в Сулавеси, о-в Суматра)	18	<i>M. sulawesiana</i> Brambach, Noot. & Culmsee
Япония (о-ва Хонсю и Хоккайдо)	7	<i>M. stellata</i> (Sieb. & Zucc.) Maxim.
Республика Куба (о-в Куба)	5	<i>M. cristalensis</i> Bisse, <i>M. cubensis</i> Urb., <i>M. minor</i> (Urb.) Govaerts
Республика Филиппины	5	нет данных
Республика Гаити, Доминиканская Республика (о-в Гаити)	5	<i>M. ekmanii</i> Urb., <i>M. emarginata</i> Urb. & Echman, <i>M. hamorii</i> Howard, <i>M. pallescens</i> Urban & Ekman
КНР (о-в Тайвань, о-в Хайнань)	3	<i>M. kachirachirai</i> (Kanehira & Yamamoto) Dandy
Государство Пуэрто-Рико (о-в Пуэрто-Рико)	2	<i>M. portoricensis</i> , <i>M. splendens</i> Urb.
Россия (о-в Кунашир, Южные Курилы)	1	<i>M. obovata</i> Thunb.

1.4. Культурный ареал рода *Magnolia*

Одно из первых упоминаний об интродукции магнолий в Китае, в частности – *M. denudata*, датируется временем династии Тан (618–906 гг. н.э.) (Coats, 1992). Магнолии, как правило, высаживали перед входом в храм или на территории дворца императора, а также в закрытом грунте – в виде небольших экземпляров в горшках. В культуре Азии магнолии пользуются большой популярностью так же, как и лекарственные растения. Изображения магнолий часто встречаются в работах художников Китая и Японии (Рисунок 3).

Другой азиатский вид – *M. liliiflora* Desr., получил популярность в конце XVII века. Первые упоминания об интродукции этого вида в Европу встречаются в 1861 г. (Coats, 1992). История интродукции магнолий насчитывает более чем три века. Старейшими центрами культивирования магнолий являются Европа и Северная Америка. Целенаправленные и планомерные исследования магнолий началась с середины XVIII века, сначала в Великобритании, а затем в других странах Европы и Северной Америки. В Европу одной из первых была интродуцирована *M. virginiana*, отправленная из Америки с другими расте-



Рисунок 3. Изображение магнолии и вишни. Художник S.-P. Yun (1633-1690)
(фото с сайта <http://www.nigensha.co.jp/kokyu/top.html?lang=en>)

ниями Джоном Бенистером (John Benister) епископу Комптону (Compton) в Великобританию в 1688 г. Вид остается в культуре до настоящего времени (Treseder, 1978).

В 1724 г. в Европу была интродуцирована *M. grandiflora* L. Виды *M. acuminata* (L.) L. и *M. tripetala* культивируются в Великобритании с 1736 г. В 1780 г. (или 1789 г.) Йозеф Банкс (Joseph Banks) привез в Европу *M. denudata* Desr. (Coats, 1992). Большая часть восточноазиатских видов магнолий была интродуцирована в Великобританию с 1815 г. В 1862 г. в Европу была привезена *M. stellata*, а в 1878 г. – *M. kobus*. Об интродукции магнолий в Северную Америку встречаются упоминания, начиная с 1801 г. Этот этап совпадает с открытием первого ботанического сада в США (Wyman, 1960; Spongberg, 1976). В 1861 г. Дрейтон Холл (Drayton Hall) привез в Северную Америку японские виды растений, среди которых были *M. stellata* и *M. kobus*. В 1865 г. из восточного Китая была привезена *M. sieboldii*. С 1865 г. американским консулом в Японии Таунсендом Харрисом (Townsend Harris) были интродуцированы в США *M. fico* и *M. obovata*.

В 1862 году *M. kobus* впервые интродуцирована в США из Азии. Несколько позже, в 1879 году в Великобританию интродуцирована *M. sieboldii*.

Период интенсивной интродукции магнолий продолжался в XIX–XX вв. в Европе, США и на территории России. Большой вклад в интродукцию магнолий сделали Роберт Форчун (Robert Fortune), Эрнест Вильсон (Ernest Wilson), Альфред Редер (Alfred Rehder), Филипп Зибольд (Philipp Siebold), К.И. Максимович, С.Г. Гинкул, А.Б. Матинян и др. (Гинкул, 1939; Минченко, Коршук, 1987; Callaway, 1994).

В настоящее время обширное распространение магнолий в культуре свидетельствует о значительном географическом диапазоне их выращивания (Таблица 2). Наиболее крупные коллекции представлены в Alnarp Agricultural University (Sweden) – 1000 видов, гибридов, сортов и форм, Chollipo Arboretum (Korea) – 450, и Stitching Arboretum Wespelaar (Belgium) – 279, Royal Botanic Garden, Kew (UK) – 250, Scott Arboretum of Swarthmore College (USA) – 150, South China

Представители рода *Magnolia* в ботанических садах и парках мира

Место интродукции	Температура воздуха, °С		Среднегодовые осадки (мм)	Зона зимостой- кости	Число видов, соргов и гибридов, соргов и форм
	Средняя	Мин. / Макс.			
Agricultural University (SLU) at Alnarp, Swedish	9,8	-3 / 21	604	8	1000
Chollipo Arboretum, Korea	12,7	-11 / 34,5	1068	7	450
Stitching Arboretum Wespelaar, Belgium	10,2	-2,2 / 17,5	781	8	279
Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom	4,5	-18,9 / 35	1409,2	9	250
Scott Arboretum of Swarthmore College, United States	12,2	-5 / 30	1113	7	150
South China Botanical Garden, China	22,6	0 / 39,1	1736	10	130
Guilin Botanical Garden, China	15,3	4 / 33	1900	10	105
Washington Park Arboretum, United States	11,4	-17,8 / 39,4	953	8	102
San Francisco Botanical Garden Society, United States	14,5	-2,7 / 39,4	600	10	100
Kunming Botanical Garden, China	14,6	-7 / 32	1006,7	9	90
The Arnold Arboretum, United States	13,9	5 / 24	1213	5	67
Rogow Arboretum of Warsaw University, Poland	8,3	-3,4 / 25	549	7	62
Botanical Garden Fominianum, Ukraine	8,4	-32,2 / 39,9	619	6	55
Ботанический сад Московского дворца Пионеров	6,4	-28,3 / 33,4	707	4	70
Парк Дендрарий, Сочи	14,2	-13,4 / 39,4	1684	9	48
Ботанический сад-институт ДВО РАН	4,9	-26,2 / 30	808,3	3	22
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН	6,4	-28,3 / 33,4	707	4	6
Ботанический сад Балтийского федерального университета им. И. Канта	7,9	-24,3 / 34,8	818	4	5
Ботанический сад Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН	6,8	-25,3 / 32,7	662	5	3

Botanical Garden (China) – 130 (Cicuzza et al., 2007; Rivers et al., 2016). На рисунке 4 показаны места успешной интродукции магнолий. Наибольшее число видов интродуцировано в климатических зонах с 5 по 10. Лидирующие места по количеству ботанических садов, в коллекции которых произрастают представители рода *Magnolia*, занимают США и страны Европы.

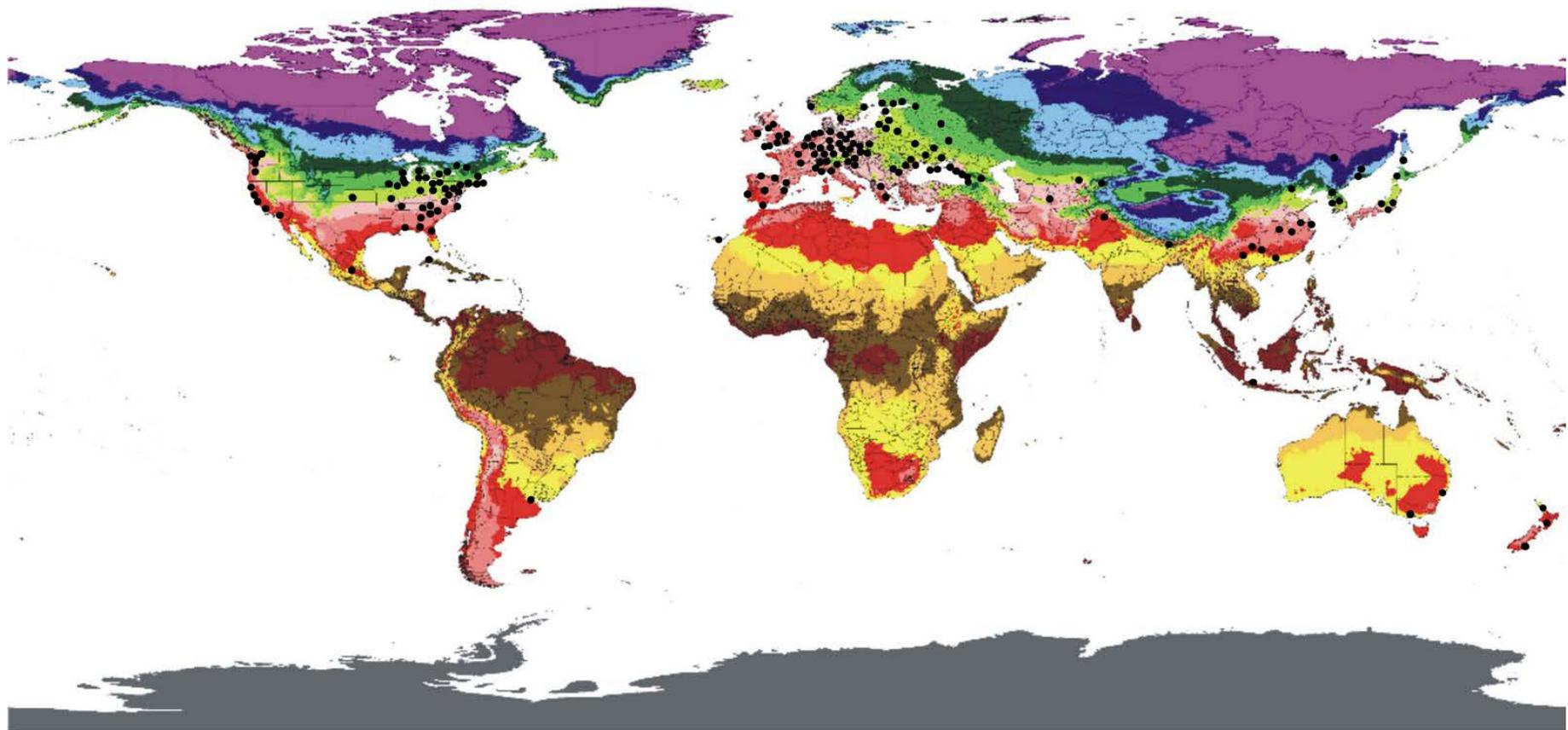
В России одно из первых мест по культивированию магнолий принадлежат Никитскому ботаническому саду г. Ялта, парку «Дендрарий» г. Сочи, Ботаническому саду г. Сухуми, и Главному Ботаническому саду им. Н.В. Цицина, где магнолии выращивают с начала XIX века (Гинкул, 1939; Романов и соавт., 2005). На территории России наиболее крупные коллекции магнолий, включающие более 70 видов, гибридов, сортов и форм, собраны в Москве, Санкт-Петербурге и Сочи (Петухова, 2003; Романов и соавт., 2005; Коршук, Палагеча, 2007 и др.).

1.5. Интродукция представителей рода *Magnolia* на юг российского Дальнего Востока

Территория Приморского края относится к третьей зоне зимостойкости, которая характеризуется одними из самых суровых климатических условий мира для произрастания магнолий (большие суточные перепады температур воздуха в зимний период, сильные ветра, отсутствие устойчивого снежного покрова в зимний период и промерзание почвы, возвратные заморозки в весенний период и др.).

Предпосылками для интродукции представителей рода *Magnolia* на юг российского Дальнего Востока (юг Приморского края, г. Владивосток) послужили:

- 1) географическая близость места интродукции магнолий с их естественным ареалом (территории Китая, Кореи и Японии) (Azuma et al., 2001; Figlar, Nooteboom, 2004 и др.);
- 2) присутствие *M. obovata* во флоре Дальнего Востока России – остров Кунашир, Южные Курилы (Харкевич, Качура, 1981, Баркалов, 2009).



Hardiness Zones - 10 years (to 2005).

Рисунок 4. Регионы успешной интродукции представителей рода *Magnolia* на карте зимостойкости (USDA 1995-2005;

<https://landofmaps.com/2017/02/01/plant-hardiness-regions-of-the-world/>)

Начальным этапом интродукции магнолий на юг российского Дальнего Востока можно считать 1970 г., когда сотрудником БСИ ДВО РАН к.б.н. И.П. Петуховой, был привезен один экземпляр сеянца *M. obovata* с Курильских островов (остров Кунашир).

В октябре 1972 г., И.П. Петуховой были привезены семена *M. sieboldii* из г. Пхеньян (КНДР) и интродукционный эксперимент был продолжен.

В 1973 г. Т.В. Самойловой на ГТС ДВО РАН им. В.Л. Комарова (г. Уссурийск) была посажена *M. obovata*, привезенная с острова Кунашир (Петухова, 2003).

В 1984 г. сотрудником Ботанического сада-института В.П. Ермоловым привезены три саженца *M. obovata* с острова Кунашир (ключ Валентин) (Петухова, 1981). Целенаправленно интродукцией магнолий в БСИ ДВО РАН занимаются с 1986 г.

Начиная с 1987 г., коллекция магнолий начала регулярно пополняться. Основу коллекции магнолий БСИ ДВО РАН составили растения, выращенные из семян, черенков и саженцев, полученных из Москвы, Санкт-Петербурга, Сочи, Воронежа, Киева (Украина), Рогов (Польша), Сеула (Республика Корея). Так, в 1987 г. из Ботанического сада им. А.В. Фомина (г. Киев, Украина) были получены семена и сеянцы *M. kobus*, *M. kobus var. borealis* Sarg., *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. × soulangeana* Soul.-Bod.

В 1988 г. получены сеянцы *M. × kewensis* Pearce. А в 1996 г. получены семена *M. salicifolia* из Чехии.

Расширению коллекции также способствовали регулярные командировки сотрудников БСИ ДВО РАН в Республику Корея, Китай, США и др. Так, в 2002 г. получены семена *M. sieboldii* subsp. *japonica* K. Ueda из Южной Кореи.

И.П. Петуховой внесен большой вклад в поддержание, пополнение и изучение видов магнолий, интродуцированных на юг Приморского края, исследованием которых она занималась более 30 лет (Петухова и соавт., 1980, 1987, 2011 с; Петухова, 1981, 1991, 1995, 2000 а, б, 2003; Петухова, Каменева, 2011 а, б).

Большую помощь в пополнении коллекции БСИ ДВО РАН в 2013–2016 гг. оказал Ботанический сад Московского дворца Пионеров и Ботанический сад Московского государственного университета. Благодаря данному сотрудничеству коллекция была пополнена *M. x brooklynensis* «Yellow Bird» Kalmb. и *M. campbellii* Hook.

Также семена магнолий были получены благодаря обмену (Index seminum) с ботаническими садами и парками Польши, Чехии, Голландии, Германии, Эстонии, США, Испании, Кореи, Украины и других стран. Обмен семенами магнолий ведется более чем со 100 ботаническими садами мира.

Благодаря семенному фонду Magnolia Society International (<http://www.magnoliasociety.org/SeedCounter>), также представляется возможность расширить видовой состав магнолий.

На настоящее время коллекция включает: *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. liliiflora*, *M. officinalis*, *M. obovata*, *M. salicifolia*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. sieboldii* «Collosum», *M. stellata*, *M. campbellii* Hook. f. et Thomson, *M. wilsonii* (Finet & Gagnep.) Rehder, *M. acuminata*, *M. virginiana*, *M. tripetala*, *M. grandiflora*, *M. x loebneri* Kache, *M. x soulangeana*, *M. x soulangeana* «Lennei», *M. x kewensis*, *M. cylindrica* Wilson и *M. x brooklynensis* «Yellow Bird».

Поскольку успешное введение в культуру хозяйственно ценных видов предполагает создание генетически разнородной интродукционной популяции, привлечение в коллекцию новых экземпляров магнолий из различных местобитаний в условия БСИ ДВО РАН будет продолжаться.

1.6. Сведения о биологии цветения и плодоношения представителей рода *Magnolia*

История изучения семейства *Magnoliaceae* насчитывает более 300 лет. Старейшими центрами исследований представителей рода *Magnolia* являются Великобритания и США (Гинкул, 1939; Treseder, 1978; Gardiner, 1989; Coats, 1992 и др.). Благодаря работам А. Coats (1992), D.J. Callawey (1994), R.B. Figlar

(2002, 2009, 2012), R.V. Figlar и Н.Р. Nooteboom (2004), М.С. Романова и соавтр. (2005), Т.П. Коршук и Р.М. Палагеча (2007), D. Cicuzaza et al., 2007; M. Rivers et al., 2016 и др. накоплены и обобщены обширные знания о произрастании магнолий в естественных и культурных условиях. По мнению большинства авторов, одним из важных направлений исследований в настоящее время являются вопросы биологии цветения и плодоношения, а также влияние на эти процессы климатических факторов.

На стыке ботаники, эмбриологии, антропоэкологии, карпологии, генетики, физиологии и селекции сформировалась одно из важных направлений – репродуктивная биология. Репродуктивная биология включает широкий диапазон комплексных исследований с целью выявления закономерностей зарождения, развития и существования организмов в различных условиях, а также их способность к размножению (Пономарев, 1969; Некрасов, 1973; Терехин, 1993; Левина, 1981; Батыгина, 1999; Батыгина, Васильева, 2000; Шамров, 2005; Ramawat et al., 2016 и др.).

При изучении биологии роста и развития магнолий особое значение приобретает выяснение закономерностей формирования и дифференциации вегетативных и генеративных органов. Для покрытосеменных растений характерна определенная последовательность органообразовательных процессов, состоящих из 12 этапов органогенеза (Каблуков, 1961; Куперман, 1973; Xu, Rudall, 2006 и др.):

I этап – формирование недифференцированного конуса нарастания (апекса, меристематической верхушки побега);

II этап – заложение листовых зачатков и образование узлов (II а – внутрипочечное формирование элементов побега); последующий рост междуузлий и листьев (II б – внепочечный рост побега);

III этап – формирование оси соцветия (III а – скрытая фаза формирования оси соцветия; III б – вытягивание на конусе нарастания бугорка, представляющего собой зачаточную ось соцветия);

IV этап – образование на оси соцветия бугорков – зачатков будущих цветков;

V этап – формирование органов цветка (Va – заложение чашелистиков; Vб – образование лепестковых и тычиночных бугорков; Vв – заложение пестичных бугорков; Vг – образование археспориальной ткани»); VI этап – микро- и макроспорогенез;

VII этап – формирование мужского и женского гаметофитов, усиленный рост органов цветка и соцветия в целом;

VIII–IX этапы – завершение гаметогенеза, цветение и оплодотворение;

X–XII этапы – рост и созревание плодов и семян.

Описание этапов органогенеза вегетативных почек родов *Magnolia* и *Liriodendron* приведено в работах W. Hageman (1960), S.C. Tucker (1962, 1964), M.T. Postek, S.C. Tucker (1982), Н.Ф. Минченко, Т.П. Коршук (1987), А.В. Келиной (2012) и др.

Исследованию этапов органогенеза генеративных почек также посвящен ряд работ (Kapil, Bhandari, 1964; Кузнецова, 1979, 1983; Postek, Tucker, 1982; Минченко, Коршук, 1987; Михалевская, Либацкая, 1991; Григоренко, 2001 и др.). Авторы указывают, что у интродуцированных растений в различных климатических зонах могут наблюдаться нарушения при формировании генеративных органов, что влияет на качество пыльцы и прохождение процессов оплодотворения. В связи с этим, изучение характера формирования генеративных органов позволяет определить степень приспособленности вида к конкретным экологическим условиям. Морфолого-анатомические исследования генеративных органов магнолий являются очень важными. Закладка генеративных органов происходит в летне-осенний период, и от того, как они перезимуют, зависит цветение и плодоношение, а значит и декоративность растения.

С помощью сканирующего электронного микроскопа F.-X. Xu и P.J. Rudall (2006) исследовали органогенез генеративных органов *M. albosericca* Chun & C.H. Tsoong, *M. amoena* W.C. Cheng, *M. championii* Benth., *M. delavayi*,

M. grandiflora *M. paenetaula* Dandy. Авторы описывали все стадии, указав при этом, что закладка органов цветка у магнолий происходит по спирали.

Сезонную динамику развития побегов и почек вечнозеленых видов *M. compressa* Maxim. и *M. figo* в условиях Батумского ботанического сада, исследовали О.Б. Михалевская и соавт. (1991). Авторы отмечали, что для видов характерны разные сроки заложения и развития генеративных органов, а также разные сроки цветения. Причинами таких различий в сезонной ритмике, вероятно, являются различия в климатических условиях их естественного ареала.

Изучая цветок, исследователи придерживаются классического описания цветка, включающего чашелистики, лепестки, андроцей и гинецей (Lubbock, 1898, Gregoire, 1931, Тахтаджян, 1948, 1980, Ozenda, 1949, Canright, 1952, 1960, Xu, Rudall, 2006, Barbour, 2008, Lu et al., 2014 и др.). Однако, Н.Т. Скворцова (1958), изучив анатомию и морфологию цветка *M. acuminata*, отмечает, что чашелистики и лепестки имеют схожее строение листового характера. Автор также отмечает уменьшение частей околоцветника от периферии цветка к его центру. При изучении строения генеративных органов и плодов *M. obovata*, *M. stellata*, *M. liliiflora*, В. Zagorska-Marek (2014) и М. Wroblewska et al. (2015), сделали вывод, что не все виды имеют чашелистики.

Исследовав цветок представителей рода *Magnolia*, М.С. Романов и соавт. (2005) указывают на наличие нескольких лепестковидных прицветников и истинных лепестков. Ранее в ключе составленного для определения секций рода *Magnolia*, как диагностический признак вида используются такие формулировки как: "члены околоцветника развиты в одинаковой степени или члены околоцветника дифференцированы на зеленовато-белые чашелистики и лепестки" (Romanov et al., 2002). Для разделения рода *Magnolia* на два подрода (*Magnolia*, *Yulania*) J.E. Dandy (1927, 1928, 1950, 1971) как один из признаков цветка использовал, в частности, раскрытие пыльников: латерально или сублатерально.

В настоящее время одним из ключевых обобщений по эволюции семейства *Magnoliaceae* стала работа V. Krassilov и S. Varinova (2014). Авторы, на основе морфологических и анатомических исследований генеративных органов и

плодов *M. grandiflora*, пришли к выводу, что у магнолии на вершине побега образуется не цветок, а соцветие.

В решении вопросов цветения и опыления большое внимание уделяется морфолого-анатомическим особенностям строения пыльцы, изучению ее жизнеспособности, а также выявлению видового состава опылителей цветка. Общие описания морфологии пыльцы семейства *Magnoliaceae* представлены в работах G. Erdtman (1952, 1969), J.E. Canright (1953), V.S. Agababian (1972), J. Praglowski (1974), Т.Г. Суворова (1975), J.W. Walker (1976), Н. Long (1982), В.Г. Galati et al. (2012).

С помощью сканирующей электронной микроскопии F.-X. Xu и В.К. Kirchoff (2008) описали морфологию и ультраструктуру пыльцы 20 видов из 8 родов *Magnoliaceae*. По данным авторов симметрия пыльцевых зерен, форма, тип диафрагмы и ультраструктура интины свидетельствуют о единообразии семейства *Magnoliaceae* и служат характерными признаками представителей семейства.

Исследования пыльцы магнолий, а также влияние различных факторов на ее жизнеспособность описаны в работах Б.К. Терменой (1972), J.G. Hodgson (1989), К. Ishida (1996), К. Ishida, Yoshimaru (2003), L. Navarro (1998), G. Hun et al. (1998), О. Erdelska (1999), И.В. Григоренко (2001), К. Hirayama и К. Ishida (2005) и др.

Изучению насекомых опылителей представителей *Magnoliaceae* уделяет внимание ряд авторов. Согласно К. Фегри и Л. Пэйл (1982), магнолии относят к кантарофильным растениям – опыляемых насекомыми отряда *Coleoptera* (Жесткокрылые), для которых характерны следующие морфологические особенности репродуктивной сферы: 1) относительно крупные цветки, служащие посадочной площадкой для опылителей; 2) высокая прочность элементов цветка; 3) легкая доступность первичных аттрактантов (пыльцы, пищевых нектара); 4) отсутствие указателей нектара и 5) дневное опыление.

И.В. Григоренко (2001) при изучении энтомофауны опылителей представителей рода *Magnolia* в условиях юго-востока Украины отмечает, что у раннецветущих видов – *M. kobus* и *M. x soulangeana*, во время массового цветения отсутствуют традиционные опылители, их роль выполняют представители семейства *Alleculidae*: *Apis mellifera*, *Bombus* sp., *Odynerus parietum*. Цветение *M. obovata* совпадает по времени с вылетом жуков семейства *Scarabaeidae*, которые являются основными опылителями семейства *Magnoliaceae*.

При исследовании магнолий в условиях культуры в Северной Америке L.D. Thien (1974), R.S. Peigler (1989), J. Gardiner (1989) и D.J. Callaway (1994) отмечают, что в опылении участвуют представители сем. *Mordellidae*, *Nitidulidae*, *Scarabaeidae*.

Изучением процессов опыления эндемичного вида *M. stellata* в естественных условиях Центральной Японии занимались К. Hirayama и К. Ishida (2005). Авторы отмечают, что в опылении данного вида участвуют представители сем. *Staphylinidae*.

При исследовании *M. sinica* (Y.W. Law) Noot. в естественных условиях (Yunnan, China), Y. Chen et al. (2016) отмечают, что эффективными опылителями являются представители семейства *Pleocomidae* и *Curculionidae*. Авторы также отмечают, что число опылителей является недостаточным, в связи с чем в условиях исследования у магнолий отмечена низкая семенная продуктивность.

Исследованием биологии цветения и плодоношения в естественных условиях обитания занимались G. Dieringer и J.E. Espinosa (1994). Авторы изучали репродуктивную экологию *M. schiedeana* Schltdl., отмечая при этом, что различие во времени цветения и несоответствие цветения с периодом появления опылителей приводит к низкой семенной продуктивности.

В условиях Украины исследования особенностей цветения и плодоношения проводили Н.Ф. Минченко (1970, 1974, 1982), В.М. Кузнецова (1979), Н.Ф. Минченко и Т.П. Коршук (1987), И.В. Григоренко (2001), Т.П. Коршук и Р.М. Палагеча (2007), С.В. Шевченко (2009) и др.

Некоторые авторы описывают такое явление, как вторичное цветение в условиях культуры. Под вторичным цветением В.Н. Голубев (1965, 1968) понимает развитие второй генерации цветоносных побегов, следующей за первой с некоторым перерывом во времени, и различает следующие биоморфологические типы повторного цветения: продленное – за счет развития новых побегов с цветками или отдельных цветков на побегах первой генерации текущего года; настоящее – цветение побегов, которые при нормальном цикле развития зацветают лишь в будущем году. В работе Н.Е. Булыгина (1967) отмечено, что термину «продленное» цветение соответствует термин «повторное», а термину «настоящее вторичное» – «вторичное» цветение.

Причинами вторичного цветения считают особо благоприятные сочетания тепла и влажности (Голубев, 1965, 1968; Галахов, 1961; Филипова, Скиткина, 1969 и др.). В.З. Гусинашвили (1967) и В.М. Кузнецова (1979) отмечают, что данное явление происходит при нарушении ритма цветения и сопровождается зачастую проявлением особенностей, свойственных им в далеком прошлом (многократное или непрерывное цветение).

Исследованию плодов рода *Magnolia* посвящены работы А.Л. Тахтаджяна (1948, 1980), А.В. Bobrov, M.S. Romanov (2006 a, b), М.С. Романова и А.В. Боброва (2005), А.В. Боброва и соавт. (2007) и др. В своих работах авторы приводят результаты исследования анатоμο-морфологического строения плода некоторых видов магнолий. М.С. Романов разработал классификацию плодов семейства магнолий, основанную на морфологических и анатомических признаках. Автор указывает на два типа многолисточков: шишковидные и колосовидные (Romanov et al., 2002).

При изучении магнолий В. Zagorska-Marek (2014), M. Wroblewska et al. (2015) разработали виртуальную модель строения всех частей генеративных органов. Также, по мнению авторов, расположение плодиков в многолисточке магнолий схоже по строению с кристаллической решеткой.

При исследовании плодов подсемейства *Magnolioideae* и *Liriodendroideae*

(семейство *Magnoliaceae*) было показано, что у предковых видов данных подсемейств была выработана специализация к упрощению структуры плода (Romanov, Dilcher, 2013). Упрощения проявлялись в уменьшении числа семязачатков для разных способов распространения плодов семян и плодов. Для плодов подсемейства *Magnolioideae* характерно распространение плодов с помощью птиц и животных (зоохория), а для подсемейства *Liriodendroideae* – распространение с помощью ветра (анемохория). Способы распространения семян легли в основу дифференциации двух эволюционных линий – *Magnolioideae* и *Liriodendroideae*, расхождение которых произошло более 100 миллионов лет назад (Romanov, Dilcher, 2013).

Одним из важных этапов репродуктивного цикла цветковых растений является период цветения, эффективный результат которого обеспечивает в последующем формирование плодов и семян, в конечном итоге – семенное размножение вида (Пономарев, 1960; Пономарев и Демьянова, 2000; Терехин, 2000; Шевченко, 2009 и др.). Изучение особенностей цветения и плодоношения в динамике привело некоторых авторов (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974; Левина, 1981) к необходимости рассмотрения семенной продуктивности как потенциальной (количество семяпочек, образующихся на особь или генеративный побег) и реальной (количество зрелых семян, образующихся на особь или генеративный побег). Полноценность семян включает их жизнеспособность (способность прорасти и давать всходы), массу семян, лабораторную и полевую всхожести, число здоровых семян. На семенную продуктивность влияют различные факторы: генетические (наличие мутаций); физиологические (возрастное и жизненное состояние особей); экологические (ресурсы и среда обитания); ценогенетические (среда сообитания с другими организмами) (Овчаров, Кизилова, 1966; Левина, 1981; Анисимова, 2000; Злобин, 2000).

При исследовании причин образования абортивных (недоразвитых) семязачатков И.И. Шамров (2005) указывает, что аномалии в ходе развития семязачатка могут быть вызваны причинами: морфогенетическими (положение в завя-

зи), генетическими (наличие летальных мутаций в мейозе, апоптоз), физиологическими (недостаток ресурсов для развития всех сложившихся семязачатков, блокирование транспорта веществ в семязачаток) антропоэкологическими (низкое качество пыльцы, недостаточное количество пыльцы, конкурентное развитие пыльцевых трубок, отсутствие опылителей, отсутствие условий для опыления, низкий уровень соотношения числа пыльцевых зерен и семязачатков) и экологическими (неподходящие условия произрастания, экологические стрессы, специфика отдельных периодов цветения). Недостаточное количество пыльцы во время цветения приводит к тому, что в плодах образуется значительное число абортивных семязачатков и семян. При дополнительном опылении число оплодотворяющихся семязачатков увеличивается, однако при этом происходит абортивное оплодотворение плодов, развивающихся вслед за первым. Поэтому для получения большого числа плодов рекомендовано использовать для опыления меньшее количество пыльцы, чем это требуется для завязывания имеющихся семязачатков (Marcelis, Hofman-Eijer, 1995).

Проанализировав типы органического покоя семян различных представителей четырех подклассов двудольных растений М.Г. Николаева (1967, 1988) отмечает, что семена представителей рода *Magnolia* характеризуются морфобиологическим глубоким покоем. Для данных семян необходима холодная стратификация не только для появления способности к прорастанию, но и для развития зародыша.

При исследовании семян *M. wilsonii*, С.-У. Нам и С.-Л. Лонг (2010) отмечают, что недоразвитый эмбрион семян нуждается в холодной стратификации для достижения физиологического дозревания. Благоприятная температура для прорастания семян составляла 20–25 °С. Холодная стратификация и применение GA₃ (гиббереллиновая кислота) способствует преодолению покоя семян. Благодаря хранению семян при 4 °С в течение 100 дней, всхожесть семян магнолии составила 76 %. Положительное действие GA₃ на лабораторную всхожесть семян также отмечают Н.Ф. Минченко и Т.П. Коршук (1987) и И.П. Петухова (2003).

Исследовав всхожесть семян *M. kobus* в условиях Запорожской области (Украина), И.В. Григоренко (2001) отмечает, что процент нормально развитых семян при весеннем посеве после стратификации в условиях теплицы выше, чем при подзимнем посеве в открытом грунте. Семена *M. × soulangeana* имеют невысокую полевую всхожесть (33,4 %), но выживаемость проростков составляет 84,3 %.

С.В. Кучерова и Л.С. Никитина (2007) исследовали начальные этапы онтогенеза *M. acuminata* в условиях Ботанического сада г. Уфы. Авторы отмечают, что пересушенные семена оказались на 100 % невсхожими, а семена, хранившиеся в сфагновом мху, имели 39 % всхожести.

В распространении семян важную роль играют птицы и грызуны (Simpson et al., 1989; Corral-Aguirre, Sanchez-Velesquez, 2006; Verquez-Morales et al., 2010 и др.). В распространение семян *M. obovata* в естественных условиях обитания (о-в Кунашир) участвуют поползны, большие синицы, гаечки, белоспинный и черный дятел, кедровки (Нечаев, 1969; Нечаев, Нечаева, 2007). Часть сочной семенной кожуры (саркотесты) является кормом для птиц. Семенная кожура полностью переваривается при прохождении через пищеварительную систему птиц. Так как семена защищены внутренним слоем склеротесты, состоящей из каменистых клеток, они остаются неповрежденными (Тахтаджян, 1964).

Согласно классификации К.К. Зажурило (1931), дятлы, кедровки и сойки относятся к группе птиц, представители которой при проглатывании семян с сочной семенной кожурой не повреждают их семядолей и зародыша. Следовательно, эти птицы относятся к истинным агентам эндоорнитохории *M. obovata*.

Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению репродуктивной биологии представителей семейства *Magnoliaceae* и в частности рода *Magnolia*, многие разделы и в настоящее время привлекают внимание исследователей. Вопросы, связанные с систематическим положением магнолий, анатомией и морфологией генеративных структур, цветением и опылением, влиянием климатических факторов на процессы роста и развития магнолий, и в настоящее время являются актуальными.

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* (Таблица 3, Приложение 1).

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 гг.

Фенологические наблюдения проводились по методике П.И. Лапина (1967). Фиксировались даты наступления и продолжительность каждой фенологической фазы: набухание почек, развертывание 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 Ф.-Х. Ху, В.К. Rudal (2008). Исследование срезов проводились с помощью микроскопа AxioPlan-2 и бинокля 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. Наблюдение 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.

Представители рода *Magnolia* в коллекции БСИ ДВО РАН

Вид / гибрид	Естественный ареал	Поступление в коллекцию	Число экземпляров
<i>M. acuminata</i> (L.) L.	Северная Америка, от южного Онтарио и Нью-Йорка до Алабамы, Миссисипи, Луизианы, на запад до Арканзаса и восточной Оклахомы, где произрастает в лесах на высоте до 1200 м над уровнем моря	Сеянцы получены в 1987 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	2
<i>M. kobus</i> DC. (= <i>M. kobushii</i> Mayr)	О-в Хоккайдо (Япония), острова архипелага Лиу-Киу (южная часть Корейского полуострова). Растет по склонам гор, вдоль горных ручьев	Сеянцы получены в 1987 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	5
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i> Sarg.	О-в Хоккайдо (Япония). Произрастает по склонам гор, вдоль горных ручьев	Сеянцы получены в 1987 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	2
<i>M. obovata</i> Trunb. (= <i>M. hypoleuca</i> Siebold & Zucc.)	О-ва архипелага Лиу-Киу (южная часть Корейского полуострова), о-в Хоккайдо. (Япония), о-в Кунашир (Южные Курилы). Произрастает в широколиственных лесах, на средней части склонов южной экспозиции	Сеянцы получены в 1987 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	3
<i>M. officinalis</i> Rehd. & Wilson	Эндемик Китая. Произрастает в провинциях Аньхой, Фуцзянь, Гуандун, Гуйчжоу, Хубэй, Хунань, Цзянси, Шэньси, Сычуань, Чжецзян, Гуанси-Чжуанского и Тибетского автономных районов. Произрастает в основном в широколиственных листопадных лесах на высоте до 2000 м	Сеянцы получены в 1987 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	3
<i>M. salicifolia</i> (Sieb. & Zucc.) Maxim. (= <i>Buergeria salicifolia</i> Siebold & Zucc.)	Центральная и Северная Япония. Произрастает в горных лесах вдоль рек	Семена получены в 1996 г. из Чехии	3
<i>M. sieboldii</i> K. Koch. (= <i>M. oyuama</i> Kort)	Китай, провинции Аньхой, Гуанси, Сычуань, Маньчжурия, Корея и южная часть Японии. Произрастает на лесных территориях на высоте 1600–2000 м над уровнем моря	Семена получены в 1974 г. из г. Пхеньян (КНДР)	5

Вид / гибрид	Естественный ареал	Поступление в коллекцию	Число экземпляров
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i> K.Ueda	Южный Китай и Япония. Лесные массивы, 1600–2000 м над уровнем моря	Семена получены из Южной Кореи в 2002 г.	2
<i>M. tripetala</i> (L.) L. (= <i>M. umbrella</i> Steud.)	Юго-восточная часть Северной Америки – от юга Пенсильвании и Западной Виргинии до Флориды и западнее – до Огайо, Кентукки, Арканзаса и Миссури, произрастает на мощных влажных почвах вдоль горных потоков или по краям заболоченных местностей	Семена получены в 1988 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	3
<i>M. × kewensis</i> Pearce	Данный гибрид получен при скрещивании <i>M. kobus</i> и <i>M. salicifolia</i> в Королевском ботаническом саду Кью (Великобритания) в 1938 г.	Сеянцы данного гибридного вида получены в 1988 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	3
<i>M. × soulangeana</i> Soul.-Bod.	Данный гибрид получен при скрещивании <i>M. denudata</i> и <i>M. liliiflora</i> . Введен в культуру в 1820 г.	Сеянцы получены в 1987 г. из г. Киев (Украина), Ботанического сада им. А.В. Фомина	3

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.

Изменчивости морфологических признаков оценивали по величине коэффициента вариации (Мамаев, 1973). При коэффициенте вариации 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 цветков. Наблюдения проводили в течение 7–15 дней. Для идентификации 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°C, для позднецветущих 16–24°C, при относительной влажности воздуха 60–70 %) и пасмурную (для раннецветущих магнолий: при средней температуре дня 8,3°–14,1°C; для позднецветущих: 14,1°–22°C, 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°C. 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 использовали температурные режимы 4, 18 и -18°C . 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 многолисточков (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 $4-5^{\circ}\text{C}$) (ноябрь) и в условиях закрытого грунта в весенний период после стратификации в течение четырех месяцев (при $4-5^{\circ}\text{C}$) (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-aisogi>. 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 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. Nooteboom (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 Ахиорпан-2 и бинокля Stemii-2000 С, а также цифровой камеры Nikon Coolpix L 330.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Приморский край расположен на юго-восточной окраине России, на берегу Японского моря. Большую часть территории края занимает протянувшаяся с северо-востока на юго-запад, параллельно берегу моря горная система Сихотэ-Алинь. Межгорные понижения отделяют хребты, слагающие горную систему, друг от друга. Среди хребтов Сихотэ-Алиня выделяется почти широтным направлением хребет Пржевальского, протянувшийся параллельно береговой линии залива Петра Великого. К югу от хребта Пржевальского простираются прибрежные хребты Партизанский и Ливадийский. Восточные склоны Сихотэ-Алиня, образуют обрывистые скалистые побережья. Западные склоны имеют плавные очертания: широкие и пологие, они постепенно переходят в равнину. Самая большая равнина – Приханкайская. К юго-западу от равнины располагаются отроги Восточно-Маньчжурских гор – хребет Пограничный и Черные горы. Разнообразие рельефа в Приморском крае, а также наличие горной системы Сихотэ-Алинь, разделяют территорию края на западные и восточные районы, существенно отличающиеся по климатическим условиям. В западных районах климат более континентален, с холодной зимой и жарким летом. В восточных районах зима теплее, а лето пасмурное и прохладное. В горах климат более влажный и прохладный, чем на равнине. Значительная протяженность края с северо-запада на юго-восток обуславливает различие районов по количеству приходящей солнечной энергии, а, следовательно, температуре, испаряемости и другим параметрам климата (Туркения, 1991; Христофорова, 2005).

БСИ ДВО РАН (г. Владивосток) расположен на полуострове Муравьева-Амурского (Рисунок 5), на пологом северном склоне горного хребта Центральный и занимает территорию площадью 169 га. Большая часть территории БСИ (90 %) покрыта смешанным хвойно-широколиственным лесом, остальную часть составляют коллекционные участки. Коллекция представителей рода *Magnolia* расположена на экспозиции древесных декоративных растений.

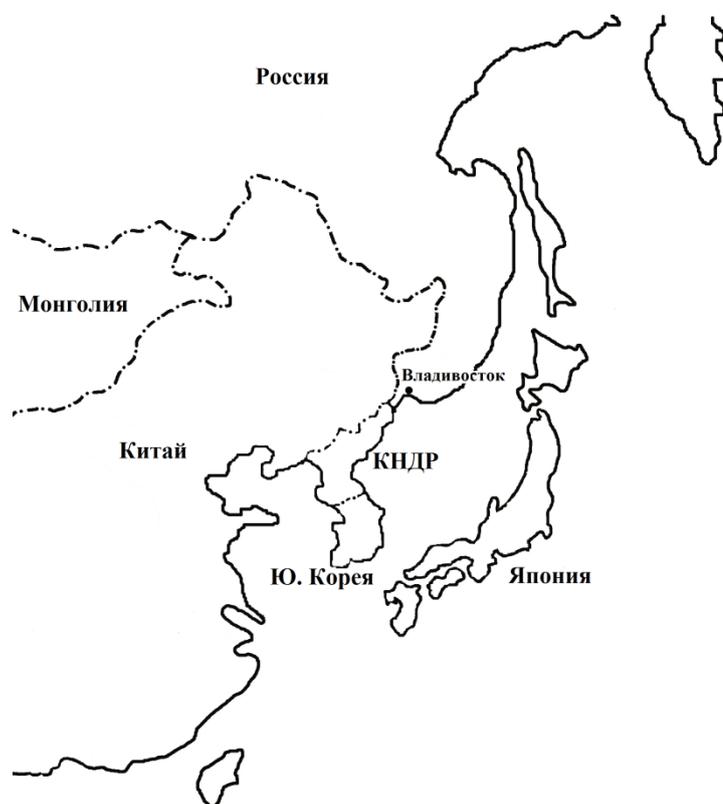


Рисунок 5. Географическое положение г. Владивостока ($43^{\circ}13'27,48''$ N, $131^{\circ}59'36,32''$ E)

Преобладающий тип почв на данной территории – это горно-лесные бурые с элементами оглеения, также встречаются горно-лесные и желто-бурые почвы (Иванов, 1964).

Территория юга Приморского края относится к третьей зоне зимостойкости, которая характеризуется одними из самых суровых климатических условий мира для произрастания магнолий (USDA, 1995-2005). Часть полуострова Муравьева-Амурского относится к теплому избыточно-увлажненному, с очень холодной зимой, агроклиматическому району. Климат в данном районе формируется под влиянием холодного арктического воздуха в зимнее время, и теплого влажного морского воздуха в летний период. Массы воздуха перемещаются зимой из глубин охлажденного азиатского материка в сторону океана, а летом, наоборот, с океана на материк, поэтому зимние ветра холодные и сухие, летние – теплые и влажные. Другой особенностью климата является крайне нестабильный режим выпадения атмосферных осадков в многолетнем, годовом, сезонном

и даже месячном диапазонах. Засушливые годы чередуются с избыточно-влажными, а малоснежная зима (менее 10 % годовой суммы осадков) сменяется влажным летом, весенне-летняя засуха часто обрывается продолжительными летне-осенними дождями (50–60 % годовой суммы осадков и др.). Жаркие, сухие дни нередко сменяются холодными и дождливыми днями, причем, иногда за сутки может выпасть 130–150 мм осадков. В начале лета чаще всего отмечаются затяжные морозящие дожди, а во второй половине лета они имеют ливневый характер и связаны с прохождением тайфунов.

Осень здесь обычно сухая, теплая и продолжительная, с ясными и солнечными днями (Алисов, Полтараус, 1974; Петухова и соавт., 1980, Петухова и соавт., 1987; Туркения, 2010 и др.).

Среднегодовая температура в районе исследования составляет 4,9°C. Самый холодный месяц – январь (–13,3°C / –22,08°C), самый теплый – август (20,4°C / 28,8°C). Средний из абсолютных минимумов –30,5°C, абсолютный максимум в отдельные годы достигает 40°C. В летнее время отмечается наиболее высокая влажность воздуха до 90–100 %. Минимальное количество осадков выпадает в январе (4,3 мм), максимальное в июле (184,6 мм) (Таблица 4).

Следует отметить, что климат Владивостока отличается своеобразными сложными условиями, оказывающими негативное влияние на рост и развитие изученных представителей рода *Magnolia*. Поскольку генеративные почки магнолий закладываются в год, предшествующий цветению, и растения вступают в период глубокого покоя с развитыми элементами цветка – они наиболее подвержены негативному влиянию факторов зимне-весеннего периода (высокая солнечная радиация, при значительных минимальных температурах воздуха, сильных ветрах и отсутствии устойчивого снежного покрова и др.). Большое количество возвратных заморозков в весенний период и резкие суточные колебания температуры в начале лета также негативно сказывается на состоянии растений (Алисов, Полтараус, 1974; Петухова и соавт., 1980, Петухова и соавт., 1987; Туркения, 2010 и др.).

Среди изученных магнолий наибольшие повреждения как всей генератив-

Таблица 4

Климатические условия района исследования (БСИ ДВО РАН; средние данные за 2011–2016 гг.)

Климатические показатели	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средняя температура воздуха, °С	-13,3	-8,9	-1,7	4,9	9,5	13,8	18,8	20,4	16,3	9,3	-0,06	-10,04
Минимальная температура воздуха, °С	-22,08	-19,8	-12,2	-3,4	2,8	8,5	13,7	13,3	6,5	-1,7	-11,4	-19,6
Максимальная температура воздуха, °С	-2,3	2,2	10,3	18,5	22,5	24,5	28,4	28,8	23,6	18,3	12,5	2,8
Влажность воздуха, %	62,2	59,4	60,2	65	81	90,8	91,6	90	79,4	67,7	67	62,2
Сумма осадков, мм	4,3	17,5	14,9	44,2	86,2	88,8	184,6	130,4	99,2	68,2	50,8	19,2
Солнечная радиация, кВт ч/м ²	177,0	166,0	139,2	90,2	74,9	64,4	66,9	79,0	105,2	126,8	127,7	147,1

ной почки, так и отдельных ее частей отмечены у *M. × kewensis*, *M. salicifolia* и *M. × soulangeana*, что сказывается на их продуктивности. В период бутонизации и начала цветения (вторая-третья декада апреля – третья декада мая) раннецветущих магнолий (*M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. × kewensis*, *M. salicifolia*, *M. × soulangeana*) в районе исследования характерны перепады суточной температуры воздуха от 0,8°C до 19,4°C (и более), а также возвратные заморозки (до –1°C и более).

В период созревания плодов (июль-август) у раннецветущих магнолий и цветения поздноцветущих магнолий (*M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala*), в районе исследования характерно выпадение большого количества осадков (130,4–184,6 мм), сопровождающихся высокими суточными показателями температуры воздуха 24,5–28,8°C (и более) и влажностью до 80–100 %.

Резкое потепление в отдельные летние дни приводит к быстрому увяданию цветка, находящегося в стадии бутона или полуоткрытого цветка, а большое количество осадков – к заломам бутонов и быстрому опадению частей цветка. Все вышеперечисленные факторы в целом негативно сказывается на продуктивности изученных магнолий.

Отсутствие осадков в начальный период вегетации магнолий вызывает засуху, а проходящие тайфуны с ливнями (до 130,4–184,6 мм осадков) во второй половине лета приводят к чрезмерному переувлажнению почвы и ветровалам. При высокой влажности воздуха в вегетационный период (90–100 %) корнеобразовательный слой почвы часто подвергается сильному обезвоживанию.

Несмотря на наличие вышеизложенных лимитирующих факторов, климат района исследования позволяет успешно культивировать многие виды и сорта магнолий (Петухова, 1991; 2003, 2006; Петухова, Каменева, 2011 а, b; Каменева, Koksheeva, 2013; Kameneva, 2014; Kameneva, 2015; Kameneva, 2016; Каменева, 2017).

ГЛАВА 4. БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MAGNOLIA*

4.1. Морфологические особенности строения генеративных органов

Генеративная почка

Результаты исследования показали, что на верхушке удлиненных и укороченных побегов изученных магнолий формируется по две почки, одна из которых крупнее другой. Из более крупной почки развивается цветок (Рисунок 6: А, В). Форма почек варьирует от округлой до конической. Причиной недоразвития одной из почек некоторые авторы считают неравномерное распределение гормонов (Thimann, Skoog, 1934; Штернберг, 1963; Franklin, 1979; Cline, Harrington, 2007; Zale et al., 2011). В редких случаях цветки развиваются из двух почек на верхушке побега. Размеры доминирующих почек составляют 2–10,5 см длиной, 0,9–6,4 см шириной, где минимальными размерами характеризуются *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. × kewensis*, *M. salicifolia*, максимальными – *M. obovata*, *M. officinalis* и *M. tripetala* (Таблица 5). Почки, находящиеся в угнетенном состоянии, в среднем имеют размеры 0,3–1 см длиной, 0,3–0,7 см шириной (Рисунок 2: А, В).

Прилистники

Функцию почечных чешуй у магнолий выполняют два сросшихся прилистника. Цвет прилистников варьирует от светло-коричневого, зеленовато-коричневого до зеленовато-красноватого или зеленого цвета (Lubbock, 1898; Ozenda, 1949; Тахтаджян, 1980; Михалевская и Овчинникова, 1989; Михалевская и др., 1991).

Для почечных чешуй *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* (секция *Yulania*) и *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* характерно густое опушение в виде белых многоклеточных волосков. Прилистники 1,4–3,5 см длиной, 0,8–2,2 см шириной, где максимальные размеры отмечены для *M. × soulangeana*, минимальные – для *M. × kewensis* (Рисунок 6: А; 7: А).

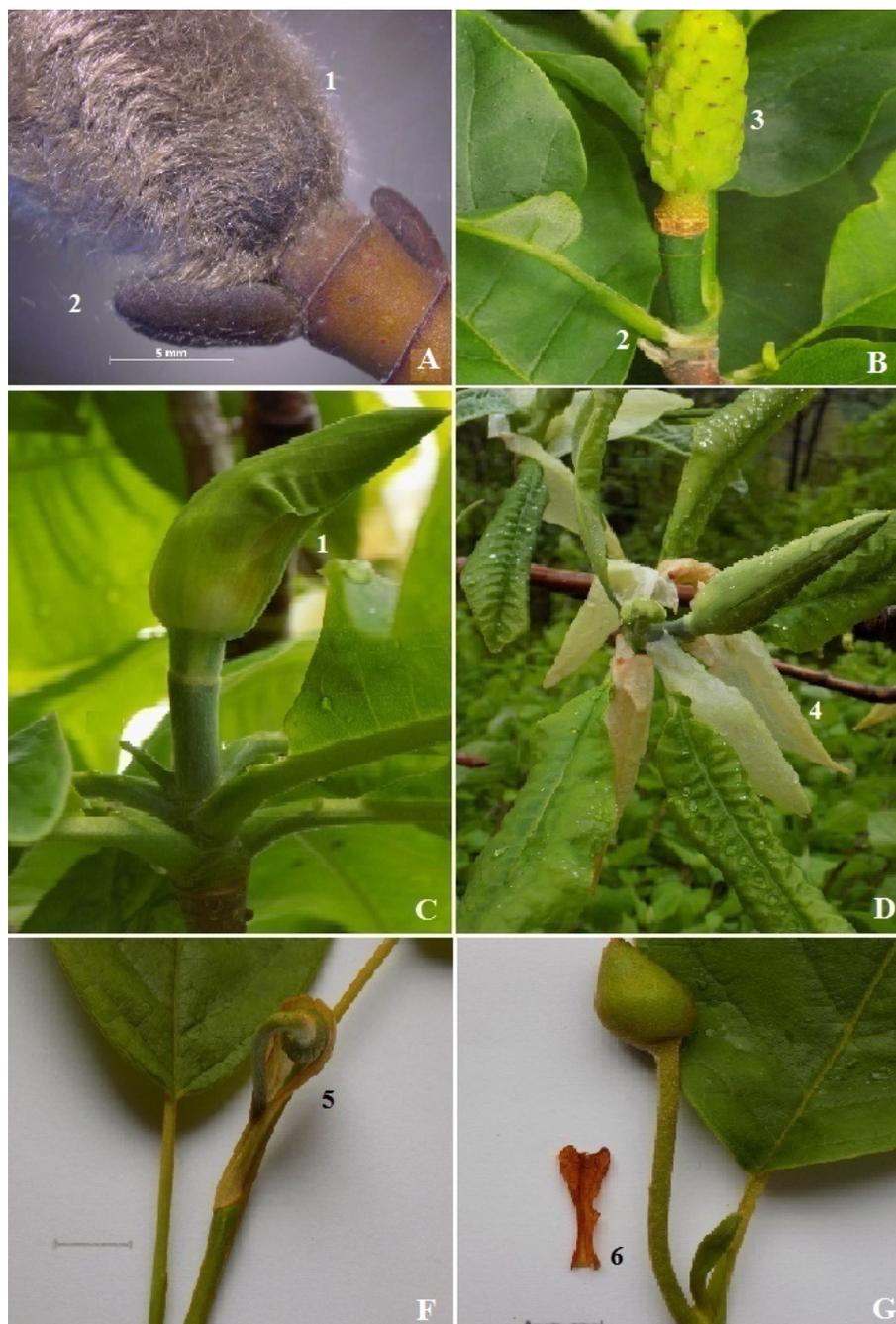


Рисунок 6. Строение генеративных органов магнолий: А – *M. kobus*; В – *M. acuminata*; С, D – бутон *M. tripetala*; Е, G – бутон *M. sieboldii*; 1 – генеративная почка; 2 – недоразвитая почка; 3 – начало формирования плода (многолистовки); 4, 5, 6 – прилистники

На поверхности прилистников *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* и *M. tripetala* (секции *Rhytidospermum*) практически у нет опушения (Рисунок 7: В). Прилистники 2–10 см длиной и 1–6 см шириной, где максимальные размеры отмечены для *M. officinalis*, минимальные – для *M. sie-*

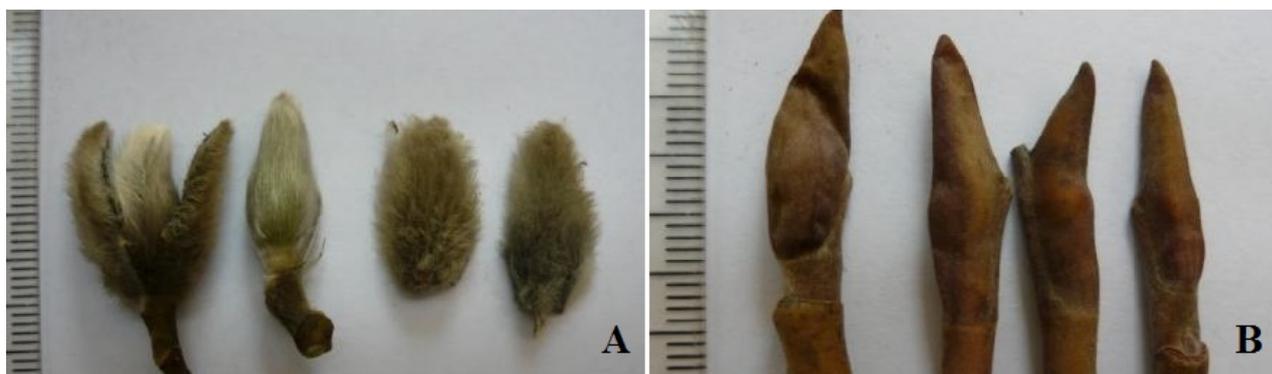


Рисунок 7. Строение генеративной почки: А – *M. kobus*, В – *M. sieboldii boldii* subsp. *japonica* (Таблица 5)

По мере увеличения в размере бутона прилистники, выполняющие функцию почечных чешуй, опадают. Одновременно с развитием цветка начинается развитие листьев, каждый из которых имеет прилистник, приросший к черешку листа (Рисунок 6: D, F, G; Таблица 5). Прилистники быстро опадают еще на стадии развития бутона. Окраска прилистников варьирует от коричневого, зеленого до светло-зеленого цвета. Для *M. sieboldii* показано опадение прилистников, которые расположены у основания цветоножки (Рисунок 6).

На верхушке побегов *M. obovata*, *M. officinalis* и *M. tripetala* характерно образование от 7 до 8 листьев, и при этом каждый лист имеет прилистник, приросший к черенку листа (Рисунок 6: D; Приложение 2: А, В, С; 3: А).

Прицветники

Бутоны магнолий окружены двумя сросшимися прицветниками коричневого, светло-коричневого, зеленовато-красновато, зеленого или светло-зеленого цвета (Приложение 3). Для *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* и *M. x kewensis* и *M. x soulangeana* прицветники 1,2–2 см длиной, 0,5–1,3 см шириной, с густым опушением всей поверхности (Рисунок 7). Прицветники у магнолий из секции *Rhytidospermum* 0,9–9 см длины и 0,7–6 см ширины, поверхность которых практически не имеет опушения (Таблица 5). Прицветники также быстро опадают на стадии развития бутонов.

Таблица 5

Морфологические характеристики элементов цветка изученных магнолий

Морфологические характеристики		<i>M. acuminata</i>	<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. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	<i>M. x soulangeana</i>	<i>M. tripetala</i>
Генеративная почка	Длина, см.	2,4-2,5	2,1±0,1* (1,7-2,8)	1,9±0,3 (1,5-2,6)	2-2,2	9,5±0,5 (9-10)	9,6±0,5 (9-10,5)	2,2±0,3 (2-2,7)	2,74±0,3 (2-3,3)	2,69±0,28 (2,2-3,2)	3,9-4,3	8±0,6 (7-9)
	Cv, %	-**	4	1,5	-	5,2	5,2	13	10	10	-	7,5
	Ширина, см.	1,4-1,7	1,2±0,1 (1,1-2)	1,2±0,2 (1-1,9)	1,5-1,7	5,9±0,1 (5,8-6,3)	5,9±0,2 (5,2-6,4)	1,5±0,04 (1,5-1,8)	1,09±0,1 (0,9-1,3)	1,06±0,1 (0,9-1,3)	2,2-2,5	4,48±0,7 (3-5)
	Cv, %	-	8	16	-	1,7	3,4	2	9	9	-	1,5
Прилистник	Длина, см.	2-2,2	2,08±0,05 (1,5-1,8)	1,5±0,08 (1,5-1,8)	1,4-1,9	8,4±0,4 (8-9)	8,5±0,7 (8-10)	2,09±0,06 (1,7-2,4)	2,05±0,3 (2-2,4)	2±0,03 (1,8-2,3)	3,5-4	7,7±0,9 (5,8-9)
	Cv, %	-	2	5	-	4,7	8,2	2	14	1,5	-	
	Ширина, см.	1-1,5	1,04±0,03 (0,8-1,1)	0,9±0,07 (0,8-1,1)	0,9-1,7	5,6±0,1 (5,5-6)	5,5±0,1 (5-6)	1,1±0,1 (1-1,4)	1,1±0,08 (0,8-1,1)	1,1±0,08 (0,8-1,1)	2-2,2	4,3±0,7 (4-5)
	Cv, %	-	2	7	-	1,7	1,8	9	7	7	-	11
Прицветник	Длина, см.	1,2-1,5	1,7±0,06 (1,5-2)	1,4±0,1 (1,4-1,8)	1,1-1,7	7,5±0,3 (7,3-9)	7,5±0,4 (7,1-9)	1±0,07 (1-1,6)	1,1±0,1 (0,9-2)	1,07±0,08 (0,9-2)	1,5-2	5,9±0,3 (5-7)
	Cv, %	-	8	7	-	4	5,3	7	9	7,4	-	5
	Ширина, см.	0,7-0,9	0,8±0,05 (0,6-1)	0,7±0,1 (0,6-1)	0,6-0,9	4,8±0,2 (4,7-6)	4,8±0,2 (4,9-6)	0,7±0,05 (0,5-1)	0,85±0,1 (0,7-1)	0,83±0,1 (0,7-1)	1-1,3	3,3±0,4 (3-4,2)
	Cv, %	-	6,3	1,4	-	4,2	4,2	7	11	12	-	12
Элементы околоцветника	Число, шт.	9	9±1,4 (9-16)	9	9	9±1,2 (9-13)	9±1,8 (9-15)	9±0	9±0,7 (9-12)	9±0,7 (9-12)	9	9±0,7 (9-12)
	Cv, %	-	15	0	-	13	20	0	7	7	0	7
	Длина, см.	0,9-4,3	3,9±2,2 (0,9-5,7)	3,35±1,2 (0,7-6)	1,2-5	8,25±2,5 (4,5-12)	9,5±2,9 (6-13)	3,4±1,9 (0,7-4,9)	6,2±0,4 (5,8-6,8)	5,1±0,6 (4,8-5,5)	1,9-8	7,3±2,4 (4,3-11)
	Cv, %	-	56	5	-	31	30	55	7	11	-	33
	Ширина, см.	0,6-1,3	1,3±0,7 (0,4-1,9)	0,95±0,4 (0,4-1,5)	0,51-1,9	2,5±0,6 (1,5-3,5)	3,3±1,05 (2-4,6)	0,8±0,3 (0,3-1,07)	3,8±0,2 (3,37-4,1)	2,9±0,6 (2,2-4)	0,9-4,6	2,6±1,04 (1,1-4)
	Cv, %	-	53	42	-	24	32	37	8	20	-	39

Таблица 5. Продолжение

Морфологические характеристики		<i>M. acuminata</i>	<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. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	<i>M. x soulangeana</i>	<i>M. tripetala</i>
Тычинки	Число, шт.	42-45	46±6* (36-55)	46±5 (35-54)	0	217±10 (210-227)	224±4,5 (219-230)	44±7,03 (32-59)	98±7,2 (87-115)	50±1,8 (47-55)	55-58	73±9,5 (70-80)
	Cv, %	-**	13	10		4	2	15	7	3	-	13
	Длина, см.	0,8-1	1±0,2 (0,7-1,4)	0,9±0,2 (0,7-1)	0	1,93±0,3 (1,8-2,06)	2±0,24 (1,8-2,2)	0,8±0,2 (0,6-1)	1,1±0,2 (0,9-1,5)	1,4±0,1 (0,9-1,5)	1,2-1,8	1,1±0,14 (1-1,6)
	Cv, %	-	20	19		13	12	25	18	7	-	13
	Ширина, см.	0,2-0,22	0,2±0,1 (0,2-1,7)	0,19±0,01 (0,17-0,2)	0	0,31±0,02 (0,28-0,35)	0,29±0,02 (0,23-0,35)	0,2±0,01 (0,15-0,2)	0,2±0,04 (0,2-0,3)	0,2±0,04 (0,2-0,3)	0,2-0,4	0,19 (0,2-0,35)
	Cv, %	-	11	6		7	6	5	20	20	-	5
Гинецей	Число, шт.	45-47	25±6 (16-35)	30±2,4 (32-37)	30-35	86±15 (62-110)	84±14 (58-109)	28±5,6 (18-38)	25±3 (20-30)	21±2 (19-25)	43-48	44±9,2 (24-56)
	Cv, %	-	24	8	-	17	16	20	12	9	-	21
	Длина, см.	2-2,2	1,7±0,3 (1,2-2,2)	1,9±0,3 (1,8-2)	1-1,2	3,8±0,6 (2,9-4,7)	4,2±0,4 (3,5-4,8)	1,3±0,2 (1-1,9)	1,2±0,2 (1,5-2,5)	1,35±0,1 (0,9-2,5)	2-2,5	3,07±0,3 (2,5-3,2)
	Cv, %	-	17	15	-	16	10	26	16	7	-	10
	Ширина, см.	0,9-1	0,7±0,8 (0,4-0,5)	0,6±0,07 (0,5-0,7)	0,5-0,7	2,4±0,2 (2,2-2,6)	2,3±0,1 (2,1-2,5)	0,5±0,07 (0,4-0,7)	0,95±0,07 (0,8-1,1)	1±0,2 (1,2-1,5)	0,9-1,1	1,5±0,2 (1,2-2)
	Cv, %	-	12	13	-	8	4	14	7	7	-	15
Диаметр венчика, см		6	10,3±1,6	7,8±0,8	5-7	16±0,4	24±0,9	6,6±0,8	7,1±0,8	6,9±0,8	15-16	20±0,5

Примечание: *среднее значение со стандартным отклонением (минимальное и максимальное значение), **– число измерений менее 30, Cv – коэффициент вариации

Цветок

Изученные магнолии образуют одиночные, крупные, актиноморфные, обоеполые цветки (Рисунок 8, 9; Таблица 5). Наиболее крупные цветки до 20 см диаметром (и более) отмечены у *M. officinalis* и *M. tripetala*, мелкие, до 5–7 см диаметром – у *M. acuminata*, *M. salicifolia*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* supsp. *japonica* (Таблица 4). Цветок располагается на цветоножке. Отличительной особенностью цветков *M. sieboldii* и *M. sieboldii* supsp. *japonica* является горизонтальная или поникающая форма, за счет удлиненной цветоножки – 4–5 см, тогда как, для остальных изученных видов длина цветоножки составляет 0,5–2,5 см (Рисунок 6: F, G; 8: C).

Для *M. acuminata*, *M. salicifolia* и *M. x soulangeana* характерны цветки, которые долго находятся в полураскрытом состоянии, при этом бутон приобретает бокаловидную форму.

Окраска околоцветника варьирует от зеленой, белой и кремовой до розовой (Рисунок 8). Форма элементов околоцветника варьирует от обратнойцевидной до удлиненно-обратнойцевидной. Форма верхушки элементов околоцветника варьирует от заостренной, тупой до округлой. Элементы околоцветника располагаются спирально на цветоложе. Общее число витков спирали составляет 3–4 (и более), и, как правило, каждый виток состоит из 3–4 (реже 5) свободных элементов (Рисунок 9). Общее число элементов околоцветника изученных видов составляет от 9 до 16 шт.

При описании строения цветка магнолий встречаются упоминания о числе чашелистиков и лепестков, однако многие авторы говорят лишь об общем числе элементов околоцветника, поскольку для большинства магнолий чашелистики и лепестки морфологически неотличимы, что рассматривается как свидетельство примитивности магнолий (Dandy, 1928; Скворцова, 1958; Тахтаджян, 1980; Zagorska-Marek, 2014 др.). При описании частей цветка магнолии М.С. Романов и соавт. (2005) указывают на наличие нескольких лепестковидных прицветников и истинных лепестков. На основании литературных данных и полученных



Рисунок 8. Магнолии в стадии цветения: А – *M. tripetala*, В – *M. kobus*, С – *M. sieboldii*, D – *M. x soulangeana*, Е – *M. acuminata*

оригинальных результатов далее в описании будет упоминаться общее число элементов околоцветника.

Элементы околоцветника *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* и *M. x kewensis* и *M. x soulangeana*, расположенные в первом внешнем витке спирали, значительно меньше по размеру, чем элементы последующих витков. Их размеры варьируют в пределах вида, и число составляет в среднем три (Рисунок 9: С1; 10: С, D). Элементы первого внешнего витка спирали околоцветника *M. kobus* составляют от 3 до 5, в единичных случаях элементы отсутствуют. Для *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* – элементы, расположенные в первом витке спирали околоцветника по размерам практически неотличимы от элементов околоцветника расположенных во втором витке.

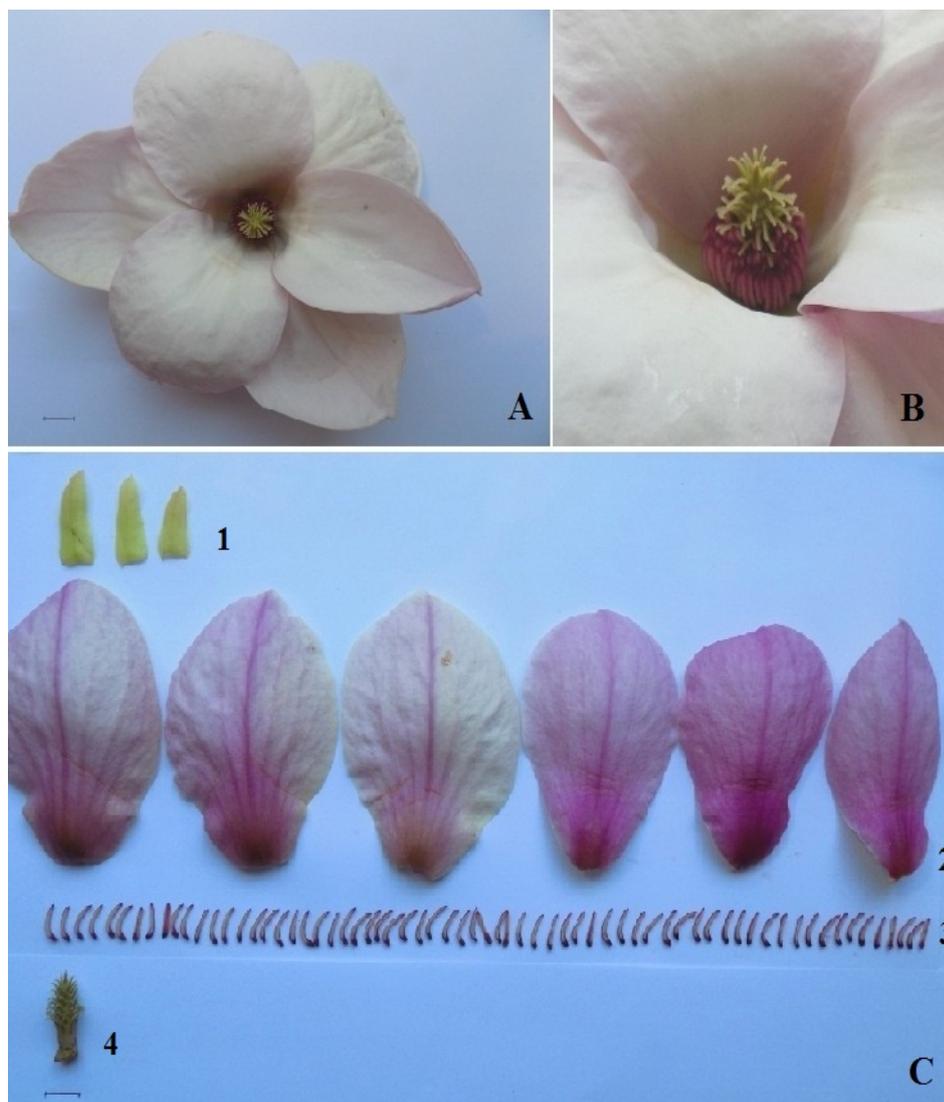


Рисунок 9. Строение генеративных органов *M. × soulangeana*: А – общий вид цветка, В – андроцей и гинецей, С – части цветка: 1, 2 – околоцветник, 3 – тычинки, 4 – гинецей

При исследовании анатомии и морфологии чашелистиков и лепестков *M. acuminata*, Н.Т. Скворцова (1958) отмечает уменьшение размера частей околоцветника к внутреннему кругу.

Результаты наших исследований показали, что для изученных магнолий также характерно уменьшение размеров частей околоцветника в витках спирали от периферии цветка к его центру. Для *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* и *M. × kewensis* и *M. × soulangeana*, первый внешний виток спирали, по которому располагаются части околоцветника, состоит из 3–5 частей, 0,7–1,9 см длиной, 0,3–0,9 см шириной (Рисунок 9: С2.). Вторым витком

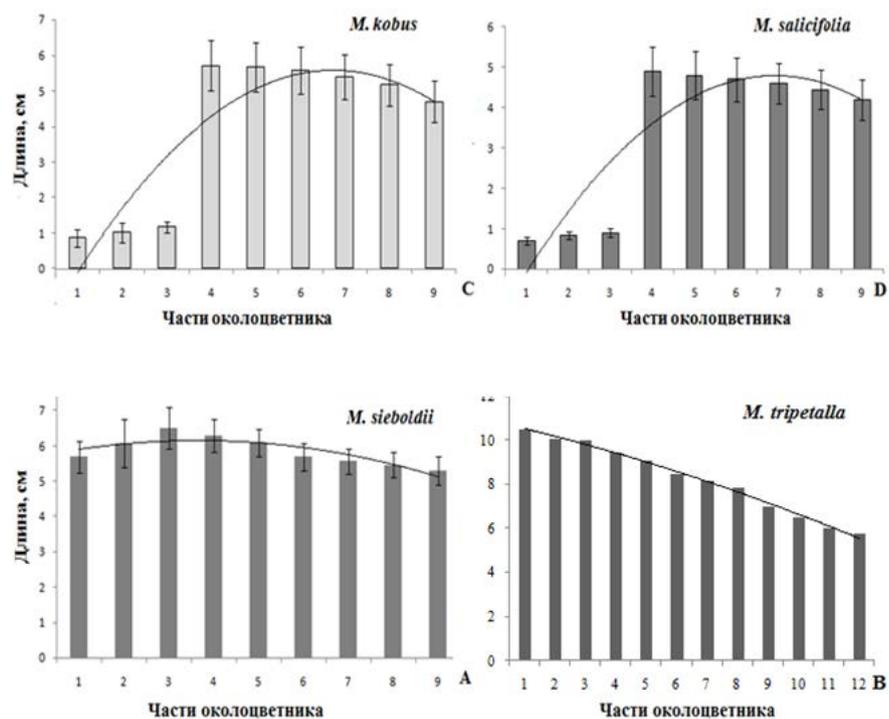


Рисунок 10. Длина и число элементов околоцветника

спирали состоит из 3–4 частей и характеризуется более крупными размерами частей околоцветника: 4,9–8 см длиной, 0,5–1,9 см шириной. Третий виток спирали также состоит из 3–4 частей: 3,4–4,3 см длиной, 0,4–1,9 см шириной (Рисунок 10: C, D; 11: C; Приложение 4). Среди видов секции *Yulania* наиболее вариabельным числом элементов околоцветника характеризуются *M. kobus* – от 9 до 16 шт. (коэффициент вариации $C_v=15\%$), (Таблица 5; Приложение 5). Причем на одном растении можно наблюдать как цветки с нормально развитым околоцветником (9 элементов), так и махровые цветки (10–16 элементов). Также наблюдается вариabельность по длине и ширине элементов цветка (Таблица 5).

Для *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala*, элементы околоцветника, располагающиеся в первом витке спирали, в числе трех, имеют размеры: 6,2–13 см длиной, 2,9–4,6 см шириной; элементы второго витка спирали в числе трех имеют размеры: 5,1–9,5 см длиной, 2–4,1 см шириной; элементы третьего и четвертого витков спирали в числе 3–

5 шт. имеют размеры: 4,8–8 см длиной, 1,1–3,4 см шириной соответственно (Рисунок 10: А, В; 11: А, В). Среди 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. ($Cv=20\%$).

Андроцей

Тычинки – свободные, многочисленные, с вытянутыми пыльниками, располагаются спирально на удлинённой оси цветка (Таблица 5). Цвет тычинок варьирует от молочного, розового до цвета фуксии. Как правило, основание тычинок окрашено в более яркий цвет: лимонный, розовый или цвет фуксии. При исследовании андроцея отмечено уменьшение размеров тычинок от периферии цветка к его центру (Рисунок 9: 3; 11: F.a.).

Для *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* (секция *Yulania*) и *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* число тычинок составляет 42–58 шт., 0,7–1,8 см длиной, 0,17–0,4 см шириной. Для *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* (секция *Rhytidospermum*) число тычинок составляет 44–230 шт., 1,1–2 см длиной и 0,19–0,35 см шириной. Также наблюдается вариабельность по длине и ширине элементов цветка (Таблица 5).

Гинецей

Гинецей апокарпный, состоит из спирально расположенных плодолистиков (Рисунок 9: В, С4; 11: D, F; Таблица 5). Цвет гинецея варьирует от молочного, светло-зеленого до темно-зеленого. Каждый пестик имеет верхнюю завязь. Изученные магнолии имеют по два семязачатка в плодолистике (Рисунок 11: E), однако, как правило, развивается только одно семя.

Для *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* (секция *Yulania*) и *M. × kewensis* и *M. × soulangeana*, число плодолистиков составляет 25–48 шт., размеры: 1–2,5 см длиной, 0,5–1,1 см шириной. Для *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* (секция *Rhytidospermum*), число плодолистиков составляет 24–109 шт., размеры: 1,2–4,8 см длиной



Рисунок 11. Строение околоцветника, гинецея и андроцея: А – *M. tripetala*, В – *M. sieboldii*, С – *M. acuminata*, D – гинецей *M. sieboldii*, Е – срез гинецея *M. sieboldii*, F – гинецей (g) и андроцея (a) *M. obovata*, S – два семязачатка в одной завязи, 1–4 – витки спирали по которым располагаются элементы околоцветника

и 0,9–2,6 см шириной.

На примитивное строение цветка и его схожесть в строении со стробилами *Bennettitales* указывают А. Arber (1946) и А.Л. Тахтаджян (1964), кроме того существует мнение, что у магнолий на верхушке побега формируется не цветок, а соцветие, окруженное многочисленными катафиллами (прилистниками и прицветниками) (Krassilov, Varinova, 2014). Данный вопрос остается предметом дискуссий и требует дальнейшего изучения.

Аномалии в строении генеративных органов магнолий

При исследовании магнолий были обнаружены аномалии в строении органов цветка. При этом на одном растении можно наблюдать как нормально развитые цветки, так и с аномальным развитием. Единичные генеративные почки, в которых под одной почечной чешуей находятся два цветка, обнаружены у *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis* и *M. salicifolia*. При этом один цветок значительно крупнее другого. Т.П. Коршук и Р.М. Палагеча (2007) в условиях Ботанического сада Киевского ГУ (Украина) описали подобные аномалии единичных генеративных почек *M. kobus* var. *borealis* и *M. tripetala*. В Субтропическом ботаническом саду г. Кубани также обнаружены двуцветковые почки *M. kobus*. М.С. Романов и соавт. (2005) описали эту форму как *M. kobus* «*Biflora*». Для *M. acuminata* «*Moegi Dori*» также отмечены генеративные почки с двумя цветками (Gardiner, 1994).

В некоторых цветках *M. kobus* отмечены недоразвитые части околоцветника и увеличенные в размерах тычинки, напоминающие по форме переходную форму между тычинкой и лепестком (Рисунок 12: С). Также у некоторых генеративных почек *M. kobus* наблюдали отсутствие прицветников. На единичных побегах *M. kobus* var. *borealis* обнаружены пазушные цветки, что характерно для представителей секции *Michelia*, например *M. figo*.

Отдельные цветки *M. sieboldii* характеризуются отсутствием гинецея, и часть тычинок у этого вида характеризуется более крупными размерами, также отмечены тычинки сросшиеся тычиночной нитью (Рисунок 12: D). Подобное срастание тычинок тычиночными нитями обнаружено у *M. obovata* (Рисунок 12: E). Цветки, имеющие желто-зеленоватую окраску тычинок отмечены у *M. sieboldii*, тогда как у этого вида тычинки обычно цвета фуксии. Для *M. × kewensis* отмечены цветки без андроцея.

Махровые цветки с увеличенным числом элементов околоцветника (10–16) обнаружены у *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* и *M. tripetala* (Рисунок 12: G). Махровость цветка связана с увеличенным числом витков спирали с трех до четырех (реже пяти), по которым располагают-



Рисунок 12. Аномалии генеративных органов: А, В – цветок *M. kobus* var. *borealis*; С – цветок *M. kobus*; D – тычинка *M. sieboldii*; Е – тычинка *M. obovata*; F – цветок *M. sieboldii*; G – цветок *M. obovata*; с – тычинки, d – гинецей; 1 – переходная форма между тычинкой и лепестком

ся части околоцветника; а также с увеличенным числом элементов околоцветника в витке спирали с трех до 4–5 шт. (Таблица 5). При исследовании строения цветка В.А. Поддубная-Арнольди (1964), П.Д. Требушенко (1968) и Л.И. Лотова (2007) пришли к выводу, что махровость связана либо с увеличением числа кругов околоцветника, либо с расщеплением лепестков в процессе онтогенеза. Для *M. kobus* и *M. kobus* var. *borealis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* отмечается переходная форма между тычинкой и лепестком (Рисунок 12: С, F).

По мнению В.А. Поддубной-Арнольди (1964), при частичной махровости наблюдается снижение семенной продуктивности цветков по сравнению с немахровыми цветками. В результате исследования аномалий репродуктивных структур В.И. Некрасов (1973) делает заключение, что наличие аномалий может быть причиной частичной или полной потери урожайности.

Полагают, что возникновение аномалий в развитии цвета магнолий могут быть вызваны различными причинами: морфогенетическими, физиологическими, антропоэкологическими и экологическими (Некрасов, 1973; Navarro, 1998; Erdelska, 1999, Шамров, 2005 и др.). По мнению D. Charlesworth (1989) E.M. Meyerowitz et al. (1998), S. Collaudin (2012), P. Srivastava et al. (2016) в качестве причин возникновения аномалий указывают влияние генетических факторов.

В коллекции БСИ ДВО РАН наиболее вариабельным числом элементов околоцветника, а также наличием аномалий в развитие генеративных структур характеризуются виды *M kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii* и *M. tripetalla*. Данные виды являются наиболее перспективными для дальнейших селекционных работ в условиях юга российского Дальнего Востока.

Оригинальные результаты исследования показали, что аномалии в развитии цветка магнолий в коллекции БСИ ДВО РАН являются единичными, и на семенную продуктивность не оказывают значительного влияния.

4.2. Органогенез генеративных органов

При изучении биологии роста и развития магнолий особое значение приобретает выяснение закономерностей формирования и дифференциации генеративных органов. Информация о начале дифференциации конуса нарастания и последующего развития элементов цветка имеет большое значение при работе с интродуцированными видами. Для покрытосеменных растений характерна определенная последовательность органообразовательных процессов, разными авторами выделяется до 12 этапов (Каблуков, 1961; Куперман, 1973, Xu, Rudal, 2006 и др.).

Как уже упоминалось выше, на верхушке побега у магнолий располагаются две генеративные почки, одна из которых останавливается в развитии на I–II этапе органогенеза. Результаты исследования показали, что *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia* (секция *Yulania*) и *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* (секция *Rhytidospermum*), а также *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* в развитии второй генеративной верхушечной почки имеются существенные различия. Для магнолий секции *Yulania* и гибридов характерно последовательное и одновременное развитие генеративных почек в год цветения. Впоследствии *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia*, *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* имеют практически одновременный и короткий период цветения (около одной недели).

Магнолии, секции *Rhytidospermum*, характеризуются растянутым периодом развития генеративных почек, во время которого одномоментно можно наблюдать цветение, образование плодов и заложение генеративных почек следующего года. Этапы развития генеративных почек магнолий секции *Yulania* и гибридов в среднем на месяц опережают развитие генеративных почек магнолий секции *Rhytidospermum* (Таблица 6; Рисунок 13).

Первыми в генеративной почке закладываются меристематические бугорки прилистников и листьев. Закладка происходит по спирали, с одновременным ростом конуса нарастания. Первым признаком перехода вегетативного конуса нарастания в генеративный конус является его увеличение в размерах, сначала в длину, позднее – в ширину; при этом конус приобретает куполообразную форму (I–IV этап) (Рисунок 13: 4; 14: b). Далее, по бокам куполообразного конуса нарастания появляются зачатки прицветников и лепестков, позднее – тычинок и плодолистиков (V этап органогенеза). Дифференциация конуса нарастания *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia*, *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* начинается в конце июня, образование околоцветника, андрогцея и гинецея происходит с 2–3 декады июля по 1 декаду сентября. Дифференциация конуса нарастания *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* начинается в конце июля, а с 2–3 декады августа по

1–2 декаду сентября происходит образование генеративных органов (Таблица 6). Микро- и макроспорогенез начинается в осенний период и заканчивается весной следующего. Большая часть генеративных почек впадают в период покоя с недоразвитыми плодолистиками. На VI этапе органогенеза генеративные почки впадают в период глубокого покоя.

В зимний период, органы цветка заметно не изменяются. Весной при наступлении среднесуточных температур выше 5°C, органы цветка начинают увеличиваться в размере, проходят VII–VIII этапы органогенеза, при которых завершается процесс формирования генеративных почек. Данные этапы совпадают со стадией бутонизации. На IX–XII этапах происходит цветение, рост и созревание плодов и семян.

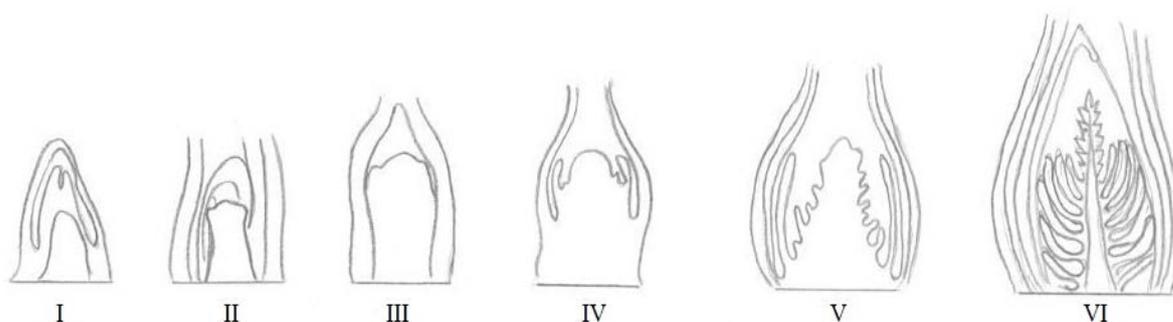


Рисунок 13. Дифференциация органов цветка в процессе органогенеза: I–II этап – формирование недифференцированного конуса нарастания; III этап – формирование оси; IV этап – образование на оси цветка бугорков; V этап – формирование органов цветка; VI этап – микро – и макроспорогенез

Таблица 6

Этапы органообразовательных процессов

Секция	Начало формирования генеративной части конуса нарастания	Дифференциация органов цветка		
		околоцветник	андроцей	гинецей
<i>Yulania</i> и гибридные виды	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 (1-3)	август (3) – сентябрь (1-2)

Примечание: * – месяц и декада месяца

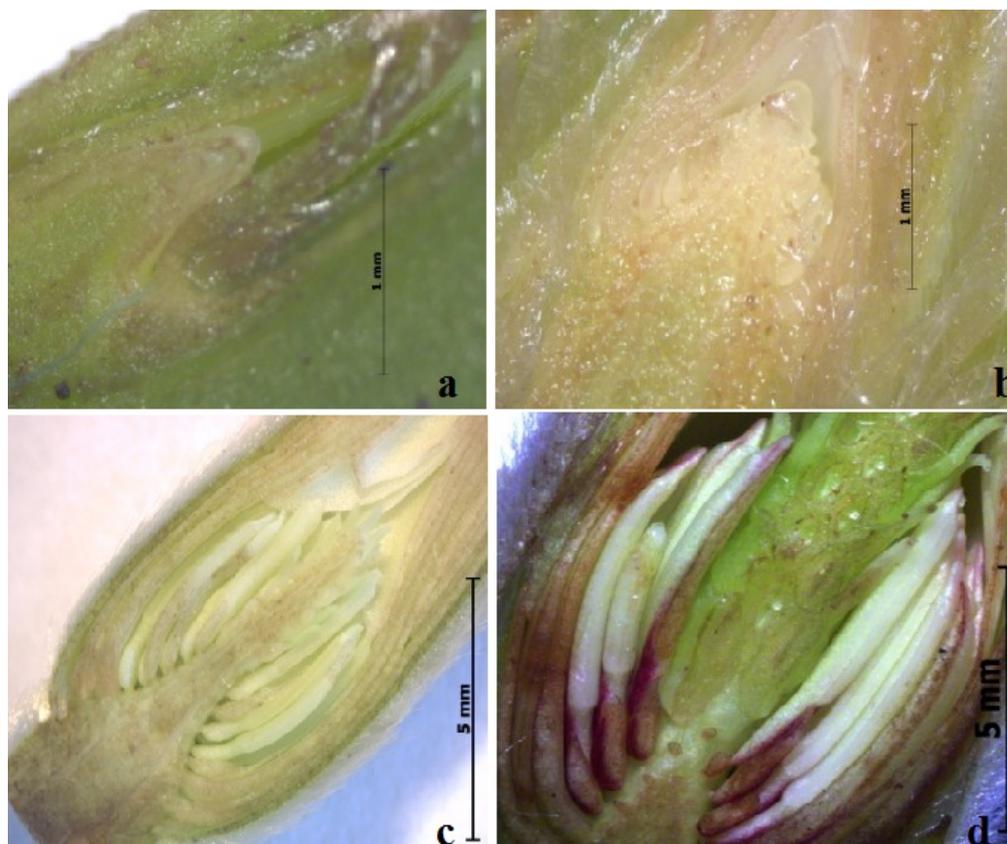


Рисунок 14. Срезы генеративных почек *M. kobus*: а – недеференцированный конус нарастания, б – образование на оси цветка бугорков, с, d – сформированный околоцветник, андроцей и гинецей

Некоторые авторы при исследовании этапов органогенеза генеративных и вегетативных почек листопадных и вечнозеленых видов магнолий отмечают, что заложение и дифференциация почек на одном и том же растении происходит не одновременно: на укороченных побегах, где рост заканчивается раньше – процессы дифференциации идут быстрее (Кузнецова 1975, 1979, 1983; Минченко, Коршук, 1987; Термена, Тургай, 1992; Григоренко, 2001, Ху, Rudal, 2006 и др.). Также авторы указывают, что часть генеративных почек не имеют периода покоя, эти почки расположены на концах укороченных побегов, закладываются раньше и оказываются в большинстве своем более развитыми по сравнению с почками, расположенными на удлиненных побегах. Внешне эти почки отличаются более крупными размерами и густым опушением почечных чешуй.

Результаты исследования показали, что в условиях БСИ ДВО РАН генеративные почки, не имеющие периода покоя, отмечены у *M. kobus*, *M. kobus* var.

borealis, *M. salicifolia* (Рисунок 15). В результате проведенных наблюдений отмечено, что на увеличение количества более устойчивых генеративных почек и повышение общей декоративности растений благоприятно сказывается стимулирующая обрезка в весенний период (апрель). Результаты проведения обрезки верхушечных почек у *M. kobus*, после которой образуется большое количество укороченных побегов с цветочными почками показаны на рисунке 15.

4.3. Фенологические фазы развития

Особенности сезонного ритма развития растений обусловлены комплексом причин: географическим происхождением, систематическим положением вида, возрастом растения. Однако, потенциальные возможности вида для произрастания в новых эколого-географических условиях определяются влиянием комплекса климатических факторов. Ритм сезонного развития растений достаточно полно и наглядно отражает ход развития магнолий в течение всего вегетационного периода, который включает: рост побегов, дифференциацию органов цветка, глубокий покой, вынужденный покой (Лапин, 1967; Лапин, Сиднева, 1973; Бейдеман, 1974 и др.).

Результаты исследования показали, что набухание почек у *M. acuminata*, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis* и *M. salicifolia* (секция *Yulania*) и *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* в среднем начинается 10–19 апреля. Полное разворачивание листьев наступает 15–29 мая. В фазу бутонизации растения вступают 3–25 мая (Таблица 7). Цветение начинается в среднем 1–18 мая и продолжается от 10 до 24 дней. Наиболее продолжительным цветением характеризуется *M. × soulangeana*. Плоды созревают в конце сентября – начале октября (с третьей декады сентября по 1–2 декаду октября). Вегетационный период завершается листопадом (октябрь). В условиях БСИ ДВО РАН у *M. × soulangeana* и *M. × kewensis* отсутствует плодоношение.

Набухание почек у *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* (секция *Rhytidospermum*) начинается в среднем с 22 апреля



Рисунок 15. Укороченные побеги *M. kobus* после обрезки

по 14 мая. Развертывание 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). На одном растении *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica* одновременно можно наблюдать все стадии развития (Рисунок 16), начиная с набухания генеративных почек, заканчивая образованием плодов и формирования новых генеративных почек. 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 (Таблица 7).

Повторное цветение

По мнению В.М. Кузнецовой (1979), повторное цветение *M. kobus* в некоторых регионах (г. Батуми, Грузия) и наличие осенне-зимнего роста, говорят о том, что в недавнем прошлом вид имел неоднократное цветение, по-видимому, процесс перехода к однократному цветению еще не завершен и находится у видов магнолий на разных ступенях развития. При исследовании представителей родов *Rhododendron* и *Camelia* в условиях Кавказа, В.З. Гусинашвили (1967) утверждает, что повторное цветение это пример остаточного сезонного развития, сохранившегося с палеоцена, когда отсутствовали температуры ниже 0° С, препятствующие цветению.

Таблица 7

Фенологические фазы развития представителей рода *Magnolia* в коллекции БСИ ДВО РАН (2011–2016 гг.)

Вид	Набухание почек	Развертывание листьев	Бутонизация	Цветение			Повторное цветение		Созревание плодов	Листопад	Вегетационный период, дни
				Начало	Массовое	Конец	Начало	Конец			
<i>M. acuminata</i>	23.04	15.05	22.05	1.06	9.06	15.06	–	–	–	2.11	163
<i>M. kobus</i>	20.04±7*	23.05±4	3.05±2	7.05±4	14.05±4	20.05±10	–	–	27.09±3	30.10±6	178±8
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	19.04±7	25.05±3	10.05±3	12.05±4	20.05±5	23.05±11	–	–	21.09±3	3.11±2	179±8
<i>M. × kewensis</i>	18.04±6	25.05±5	7.05±6	18.05±8	22.05±8	28.05±2	–	–	–	11.10±11	185±6
<i>M. obovata</i>	8.05±2	26.05±5	4.06±2	17.06±2	21.06±3	3.07±5	–	–	28.09±2	23.10±4	177±5
<i>M. officinalis</i>	14.05±7	27.05±3	8.06±4	14.06±5	17.06±6	10.07±5	–	–	15.10±10	26.10±5	170±6
<i>M. salicifolia</i>	18.04±8	21.05±8	27.05±6	5.05±3	13.05±4	16.05±3	–	–	15.09±4	27.10±3	184±4
<i>M. sieboldii</i>	22.04±3	17.05±5	26.05±4	10.06±6	14.06±5	15.08±8	18.09	27.09	27.09±2	23.10±5	180±4
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	24.04±3	23.05±4	28.05±2	12.06±3	18.06±3	17.07±6	15.09	25.09	24.09±3	18.10±3	174±9
<i>M. × soulangeana</i>	19.04±6	14.05±9	11.05±9	18.05±6	27.05±3	12.06±7	15.08	22.08	–	20.10±6	188±5
<i>M. tripetala</i>	10.05±3	29.05±1	13.06±6	16.06±6	20.06±7	10.07±4	–	–	26.09±4	28.10±4	177±5

Примечание: * средние значения со стандартным отклонением

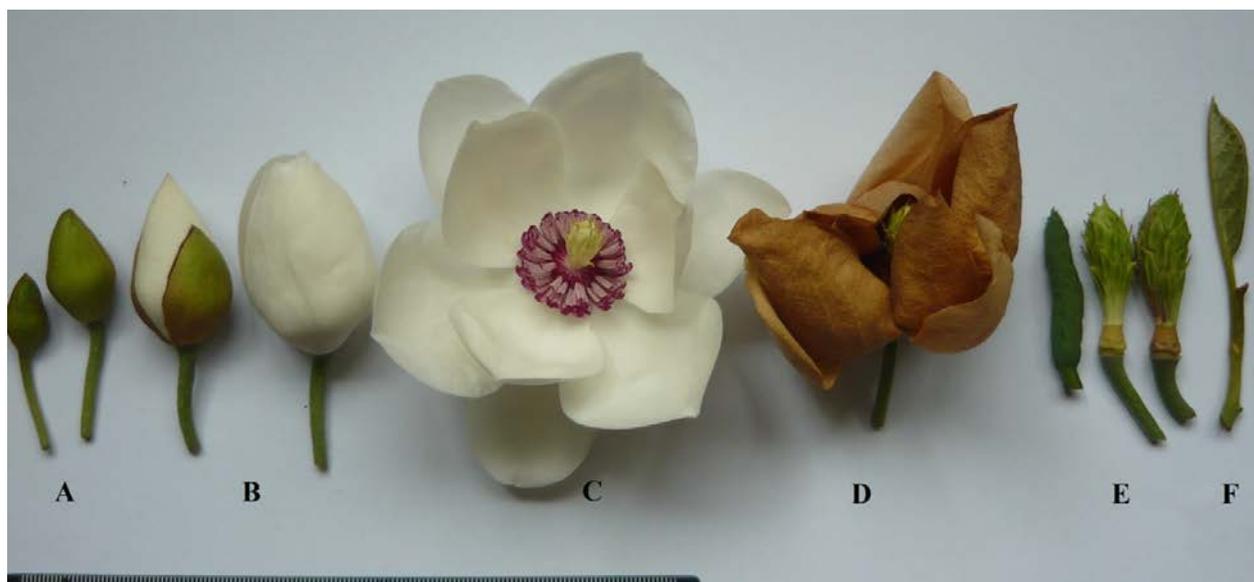


Рисунок 16. Стадии развития генеративной почки *M. sieboldii*: А – набухание, В – бутонизация, С – цветение, D – увядание, Е – созревание плодов, F – начало формирования генеративных почек будущего года

Для *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* и *M. x soulangeana* в условиях интродукции БСИ ДВО РАН отмечено повторное цветение в осенний период (третья декада сентября) (Таблица 6). 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 $16,3^{\circ}\text{C}$ (максимальное значение $23,6^{\circ}\text{C}$) при влажности воздуха 79,4 %, способствуют данному явлению. Средняя продолжительность повторного цветения составляет 7–10 дней. Повторное цветение наблюдается с 2011 г. Для других магнолий в коллекции БСИ ДВО РАН, повторное цветение до настоящего времени не наблюдалось.

Поскольку повторное цветение изученных магнолий можно охарактеризовать как единичный случай, на цветении будущего года данное явление не отражается.

4.4. Влияние климатических факторов на ход сезонного развития

В связи с возросшим интересом к проблеме глобального изменения климата работы в области фенологии получили новый импульс к развитию (Семенов

и соавт., 2004, 2006; Парилова и соавт., 2006; Menzel et al., 2006; Karolewski et al., 2007; Krajmerova et al., 2009; Gaira et al., 2014; Garamszegi, Kern, 2014; Chen et al., 2015 и др.). Фенологию растений рассматривают как один из самых надежных биоиндикаторов изменения климата (Gordo et al., 2010). По мнению некоторых авторов (Menzel, Fabian 1999; Gordo et al., 2010; Ellwood et al., 2013), продолжительность фенологических фаз, проходящих в весенний период, претерпевает наибольшие изменения по сравнению с фазами, проходящими в летний и осенний период. Существующие исследования демонстрируют различную роль температуры в фенологических ритмах (Cook et al., 2012; Fyfe et al., 2013; Luedeling et al., 2013). В последние годы продолжительность вегетационного периода многих растений увеличилась за счет сдвига фенологических фаз на более ранние сроки (Post, Stenseth, 1999; Menzel, Fabian, 1999; Menzel et al., 2001; Scheifinger et al., 2002; Parmesan, Yohe, 2003; Gaira et al., 2014). В то же время, очень теплые зимние месяцы могут привести к сдвигу фенологических дат на более поздний срок независимо от увеличения температуры весной (Heide, 2003; Dentec et al., 2014; Luedeling et al., 2013).

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).

Известно, что на дату начала фенологических событий могут повлиять климатические факторы предшествующего периода (Chmielewski, Rotzer, 2001; Menzel et al., 2006). Так же существуют исследования, в которых отмечается зависимость начала вегетационного периода от зимних температур (Jochner, Menzel, 2015). В связи с этим, были проанализированы температурные показатели до наступления фенологических фаз с 1982–2015 гг.

Исследование зависимости начала вегетационного периода *M. sieboldii* от средней температуры зимнего периода ($-9,96 \pm 2,3^\circ\text{C}$) в целом, а также средней

температуры за декабрь ($-13 \pm 2,3^{\circ}\text{C}$), январь ($-8,61 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$) и февраль ($-9,68 \pm 1,9^{\circ}\text{C}$) показывает отсутствие значимых корреляций (Таблица 8).

Результаты анализа влияния климатических данных периода, предшествующего началу анализируемой фазы на дату ее наступления, показали значимые зависимости от среднесуточной температуры, атмосферного давления и влажности (Таблица 8). Также отмечено, что от температурных показателей зависят только фазы цветения и созревания плодов.

При этом более высокие температуры во время начала цветения будут влиять на смещение даты сроков наступления последующих периодов (массового цветения и конца цветения) на более поздние сроки. В случае с наступлением фазы созревания плодов повышение температурных показателей предшествующей фазы (конец цветения) сдвигает начало плодоношения, на более ранние сроки. Фаза созревания плодов также находится в зависимости от атмосферного давления (Таблица 8). Данный факт подтверждается в работе Е.А. Нефедьевой (2015), автор отмечает, что давление, оказывает существенное влияние на регуляторные системы растений.

Результаты анализа влияния климатических параметров дня наступления фенологических фаз на её начало показали единственную зависимость для фазы бутонизации – от атмосферного давления (Таблица 8).

Для фаз начало цветения и конец цветения значимыми оказались температурные показатели. В частности, увеличение средней и максимальной температуры дня сдвигает начало цветения на более ранние даты, что так же отмечается некоторыми исследователями (Гордиенко, Леванова, 2001; Овчинникова и соавт., 2011 и др.).

Учитывая зависимость фазы цветения от температур, а также наличие временных сдвигов в наступлении этой фазы, мы провели анализ временной изменчивости с 1982 по 2015 гг., чтобы проследить реакцию *M. sieboldii* на климатические изменения. 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 средняя температура воздуха тоже повысилась на 2°C , что обусловило сдвиг фенологических дат (Рисунок 17).

Таблица 8

Зависимость наступления начала фенологических фаз *M. sieboldii* от климатических факторов (1982–2015 гг.)

Фенологические фазы	Анализируемый период	Климатические характеристики анализируемого периода на начало фенологической фазы				
		Ср. t, °C	Мин. t, °C	Макс. t, °C	Влаж., %	Давл., мбар
Набухание почек	декабрь	0,198	0,248	0,356	–	–
	январь	0,031	0,095	0,011	–	–
	февраль	–0,238	–0,213	–0,240	–	–
	декабрь–февраль	–0,161	–0,180	–0,119	–	–
	день наступления фазы	0,271	0,304	0,184	0,025	0,093
Развёртывание листьев	продолжительность предшествующей фазы (18.04–3.05)	0,271	0,304	0,184	0,093	0,032
	день наступления фазы	–0,104	–0,008	–0,167	0,114	–0,171
Бутонизация	продолжительность предшествующей фазы (7.05–26.05)	0,040	0,038	–0,072	0,083	0,124
	день наступления фазы	0,160	0,258	–0,353	0,354	– 0,420*
Начало фазы цветения	продолжительность предшествующей фазы (22.05–13.06)	0,044	0,235	0,177	0,059	–0,003
	день наступления фазы	–0,492*	–0,333	–0,522*	0,534*	0,102
Массовое цветение	продолжительность предшествующей фазы (30.05–18.06)	0,446*	0,431*	0,344	0,027	–0,235
	день наступления фазы	0,059	0,090	–0,142	–0,031	–0,197
Конец цветения	продолжительность предшествующей фазы (09.06–30.06)	0,528*	0,539*	0,528*	–0,292	–0,060
	день наступления фазы	0,596*	0,642*	0,360	–0,004	–0,288
Созревание плодов	продолжительность предшествующей фазы (07.07–24.09)	–0,641*	–0,654*	–0,598*	–0,309	0,604*
	день наступления фазы	–0,300	–0,020	–0,228	–0,358	–0,022
Листопад	день наступления фазы	–0,126	–0,127	–0,122	0,252	0,121

Примечание: *данные значимы при $p < 0,05$

На сдвиг даты окончания цветения большее влияние оказывает минимальная температура дня, нежели средняя температура. Поэтому более высокие значения минимальных температур смещают наступление окончания цветения на более поздний срок (Таблица 8).

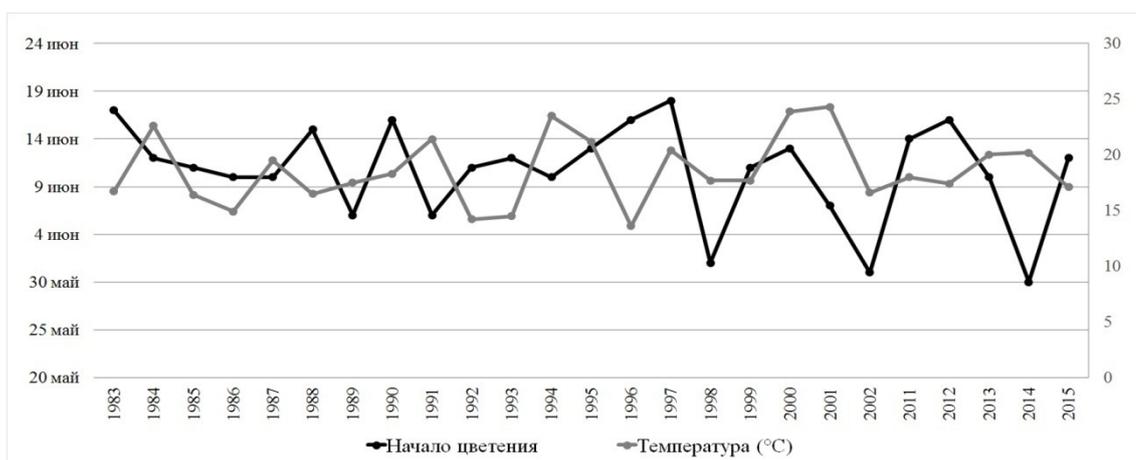


Рисунок 17. Зависимость фазы начало цветения от средней температуры дня (данные за 1982–2015 гг.)

Продолжительность фенологических фаз также имеет зависимость от температурных показателей. Для периода цветения в целом, и отдельно некоторых слагающих его фаз (периода массового цветения и конца цветения) наблюдается увеличение продолжительности за счёт повышения температур, причём минимальные температуры играют бóльшую роль, чем средние и максимальные. А вот фаза бутонизации находится как раз в противоположных условиях: её продолжительность будет короче, если минимальная температура будет достаточно высока и не опустится, ниже определённого предела (Таблица 9).

Некоторые авторы при исследовании продолжительности вегетационного периода показывают, что его увеличение происходит за счёт сдвига начала вегетации на более ранние даты (Парилова и соавт., 2006; Walther et al., 2002; Овчинникова и соавт., 2011 и др.). По нашим данным вегетационный период *M. sieboldii* составляет 181 ± 6 дней. Анализируя продолжительность вегетационного периода с 1982 по 2015 гг., мы обнаружили его увеличение в среднем на 14 дней. U – тест Манна-Уитни демонстрирует достоверные отличия между временными периодами 1982–2001 гг. и 2011–2015 гг. в сроках начала набухания почек и окончания цветения, существует наличие фенологического сдвига наступления данных фаз за счёт различий (Таблица 10).

Анализ линии тренда начала и окончания вегетации показал, что сдвиг обусловлен смещением этих фаз на более ранний период (Рисунок 18). При этом

Таблица 9

Зависимость продолжительности фенологических фаз *M. sieboldii* от климатических факторов данного периода (данные за 1982–2015 гг.)

Фенологические фазы	Климатические характеристики				
	Ср. t, °C	Мин. t, °C	Макс. t, °C	Влаж., %	Давл., мбар
Набухание почек	0,050	0,065	0,212	0,072	0,009
Развёртывание листьев	-0,064	-0,322	0,088	-0,234	-0,024
Бутонизация	-0,354	-0,476*	-0,250	-0,048	0,097
Начало фазы цветения	-0,043	-0,031	0,057	-0,055	0,125
Массовое цветение	0,479*	0,555*	0,505*	-0,209	-0,295
Конец цветения	0,674*	0,713*	0,497	0,442	-0,708
Полная фаза цветения	0,499*	0,563*	0,505*	-0,076	-0,347

Примечание: * значимы при $p < 0,05$

Таблица 10

Анализ временных сдвигов начала фенологических фаз (U – тест Манна-Уитни) (данные за 1982–2015 гг.)

Фенологические фазы	Rank Sum 1982–2001	Rank Sum 2011–2015	U	Z	p
набухание почек	326,0000	25,0000	10,00000	2,765*	0,0057*
развёртывание листьев	284,5000	66,5000	51,50000	0,065	0,948
бутонизация	280,5000	44,5000	29,50000	1,393	0,164
начало цветения	259,5000	65,5000	49,50000	-0,034	0,973
массовое цветение	283,5000	41,5000	26,50000	1,597	0,110
конец цветения	211,0000	114,0000	1,00000	-3,329*	0,0009*
созревание плодов	103,0000	33,0000	18,00000	1,076	0,282
листопад	254,0000	46,0000	31,00000	1,173	0,241

Примечание: * значимы при $p < 0,05$

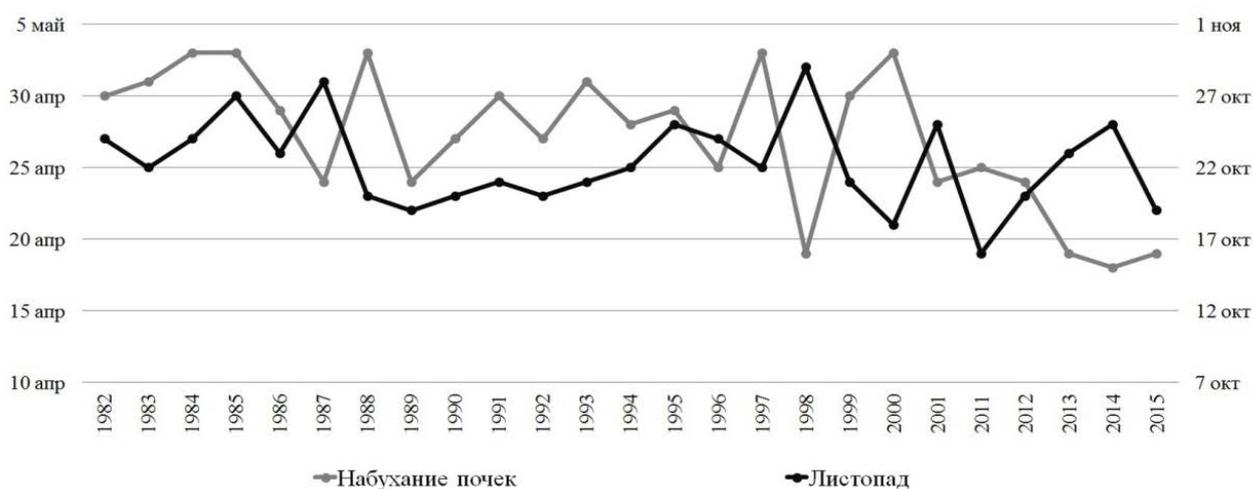


Рисунок 18. Продолжительность вегетационного периода за 1982–2015 гг.

сдвиг начала вегетации более сильный, чем окончания. Кроме того, в разные годы мы можем наблюдать и сокращение периода вегетации за счет смещения его начала на более поздний срок, а окончания – на более ранний, или наоборот.

Увеличение сроков вегетации происходит при смещении начала фаз на более ранние даты и окончания на более поздние (Рисунок 18).

4.5. Суточная ритмика распускания цветков

Одним из важных этапов репродуктивного цикла цветковых растений является период цветения и опыления, эффективный результат которого обеспечивает формирование плодов, и, как итог, семенное размножение вида (Пономарев, 1960; Некрасов, 1973, 1980; Голубев, Волокитин, 1986; Шевченко, 2009; Демьянова, 2012; и др.).

Результаты антэкологических исследований показали, что 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* (Таблица 11).

M. acuminata, *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia*, *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* являются раннецветущими, период их массового цветения наступает в апреле–мае. *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala* относятся к поздноцветущим, период массового цветения наступает в июне–июле. Магнолии также отличаются разной продолжительностью цветения: наименьшее число дней отмечено для *M. × kewensis* и *M. salicifolia* (6–13 дней), наибольшее – для *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica* (30–65 дней).

Для изученных магнолий характерны следующие фазы развития генеративных органов: увеличение в размерах частей околоцветника (бутонизация), полураспустившийся цветок, полное раскрытие цветка, цветение и увядание частей цветка (Рисунок 19).

Каждая фаза в среднем занимает от одного до четырех дней (и более). Многие исследователи отмечали, что на продолжительность жизни одного цветка и

Общая продолжительность цветения изученных магнолий
(по данным за 2011–2016 гг.)

Вид / гибрид	Возраст вступления в фазу цветения*	Продолжитель- ность цветения, дни	Температура воздуха, °С			Относительная влажность воздуха, %
			Средняя	Минималь- ная	Максималь- ная	
<i>M. acuminata</i>	7 год	15	10,6–12,2	7,2–9,7	16,3–19,6	68–100
<i>M. kobus</i>	9 год	22–25	3,4–9,2	2,1–4,8	16,8–24,7	40–100
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	14 год	13–20	3,4–9,9	2,1–5,5	17,4–24,7	40–100
<i>M. × kewensis</i>	15 год	6–13	3,4–13,1	2,1–4,3	15,4–26,4	37–99
<i>M. obovata</i>	13 год	11–33	10,5–13,8	8,4–9,3	19,9–25,1	79–99
<i>M. officinalis</i>	16 год	20–35	10,5–15,19	7,6–11,2	21,5–28,1	79–99
<i>M. salicifolia</i>	14 год	6–14	3,3–9,8	2,1–6,5	16,6–26,4	78–100
<i>M. sieboldii</i>	9 год	36–65	10,5–15,8	8,4–13,8	18,5–26,3	92,8–99
<i>M. sieboldii</i> ssp. <i>japonica</i>	7 год	30–64	13,3–18,6	10,3–14,7	23,8–29,8	90,5–99
<i>M. × soulangeana</i>	9 год	5–27	8–12,96	6,9–9,8	18,5–25,1	89,9–98
<i>M. tripetala</i>	9 год	11–22	10,5–14,5	8,4–10,2	20,5–25,9	91–100

Примечание: * год после посева семян

цветения в целом существенно влияют такие факторы, как среднесуточная температура, влажность воздуха, интенсивность инсоляции и др. (Термена, 1972; Минченко, Коршук, 1987; Григоренко, 2001; Wang et al., 2013 и др.).

Результаты исследования показали, что продолжительность жизни одного цветка зависит от погодных условий. При средней температуре воздуха 10–24°С и относительной влажности воздуха 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 (Таблица 12).

Минимальной продолжительностью жизни одного цветка характеризуется *M. salicifolia* и *M. × kewensis* (5–6 дней); цветение приходится на солнечные и теплые дни, и продолжительность каждой фазы составляет в среднем один день (иногда несколько часов) (Таблица 12). Для *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica* характерна наибольшая продолжительность жизни одного цветка до 13 дней, в солнечную погоду количество дней сокращается вдвое. Отмечено, что при низкой температуре воздуха и высокой влажности все стадии

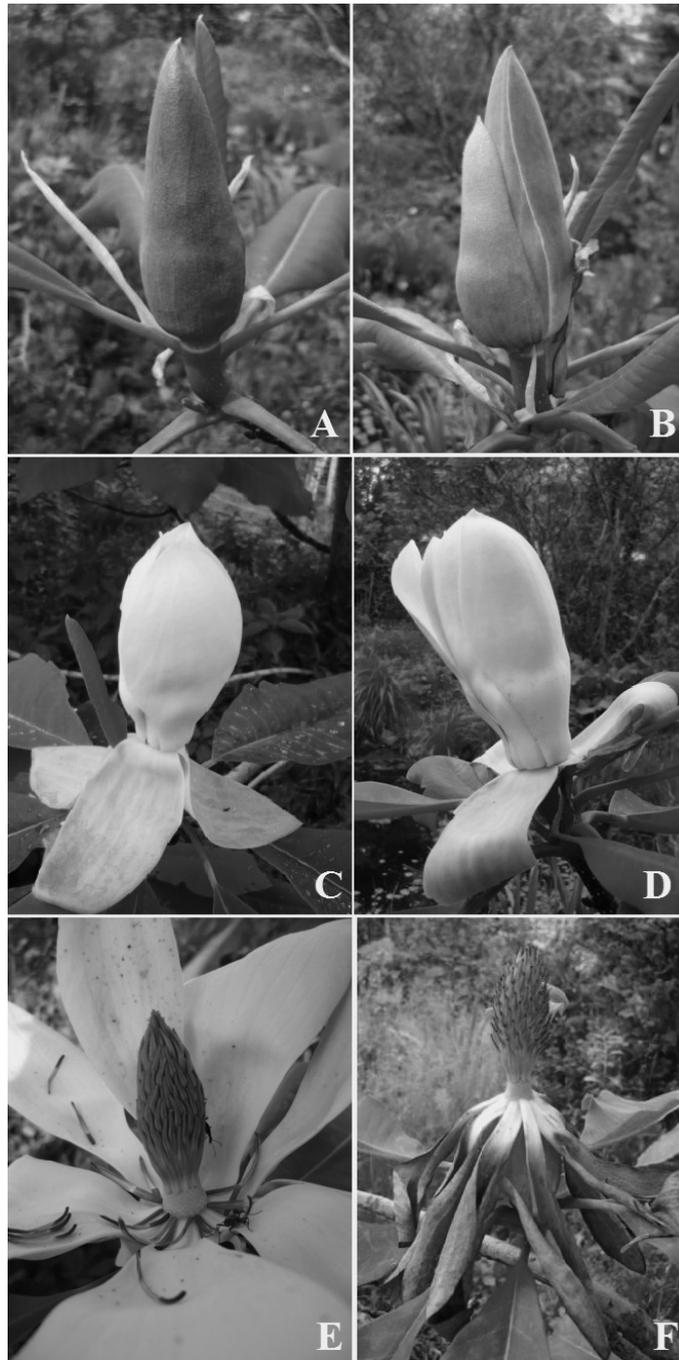


Рисунок 19. Стадии развития цветка *M. officinalis*: А, В – бутонизация, С-Д – полураспустившийся цветок, Е – цветение, F – увядание

развития цветка увеличивается на 1–2 дня. Длительным периодом жизни цветка отличаются *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetala*, имеющие широкие и мясистые части околоцветника.

Цветки *M. acuminata*, *M. x kewensis* и *M. x soulangeana* находятся в полураспустившемся состоянии вплоть до увядания, что увеличивает их декоративность (Таблица 12).

Таблица 12

Динамика цветения магнолий в условиях Ботанического сада-института ДВО РАН

Вид	Бутонизация, дни		Раскрытие бутонов, дни		Полураспустившийся цветок, дни		Полное раскрытие цветка, дни		Цветение – увядание, дни		Общая продолжительность цветения одного цветка, дни	
	s.	o.	s.	o.	s.	o.	s.	o.	s.	o.	s.	o.
<i>M. acuminata</i>	2	3	1	2	1	2	1**	2*	1	2	6	11
<i>M. kobus</i>	1	2	1	1	1	2	1	2	2	2	6	9
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	6	10
<i>M. × kewensis</i>	1	–*	1	–	1	–	1*	–	1	–	5	–
<i>M. obovata</i>	2	3	2	3	1	2	1	2	2	3	8	13
<i>M. officinalis</i>	2	3	2	3	1	2	1	2	2	3	10	13
<i>M. salicifolia</i>	1	–	1	–	1	–	1*	–	1	–	5	–
<i>M. sieboldii</i>	2	3	2	3	1	2	1	2	2	3	8	13
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	2	3	2	3	1	2	1	2	2	3	8	13
<i>M. × soulangeana</i>	2	3	2	3	1	2	1*	2*	2	3	8	13
<i>M. tripetala</i>	2	3	1	2	1	1	1	2	2	3	7	11

Примечание:

s. – солнечная погода: средняя температура дня для раннецветущих магнолий 10–19° С, влажность воздуха 60–70 %; для позднецветущих магнолий 16–24° С, влажность воздуха 60–70 %

o. – пасмурная погода (облачно): средняя температура дня для раннецветущих магнолий 8,3–14,1° С, влажность воздуха 85–100 %; для позднецветущих магнолий 14,1–22° С, влажность воздуха 85–100 %

* – отсутствие необходимых погодных условий для наблюдений

** – цветок находился в полураскрытом состоянии до периода увядания

При исследовании *M. × soulangeana* в условиях г. Киев (Украина), Н.Ф. Минченко и Т.П. Коршук (1987), отмечают, что продолжительности жизни цветка данного гибрида в пасмурную и холодную погоду составляет до 24 дней.

Результаты исследования показали, что у всех изученных магнолий многочисленные рыльца гинецея готовы к восприятию пыльцы в стадии бутона или полураспустившегося цветка. Появление стигматической жидкости на рыльце отмечено в солнечную погоду через 1–1,5 часа, в пасмурную и дождливую – через 2–3 часа. Общая продолжительность восприимчивости рыльца составляет от 1 до 2 суток. Растрескивание пыльников происходит при полном (или практически полном) раскрытии цветка, в солнечную погоду через 0,5–1 часа, в пасмурную и дождливую через 2–3 часа. Полное растрескивание пыльников и высыпание пыльцы наблюдается в среднем через одни сутки. Для *M. × kewensis* характерно отсутствие андроеца, который вместе с околоцветником повреждаются в зимне-весенний период. При этом рыльца пестиков способны к восприятию пыльцы. Результаты дополнительного искусственного опыления цветков *M. × kewensis* пыльцой одного из родителей гибрида (*M. salicifolia*), показали последующее образование семян в многолистровке. Однако семена оказались невсхожими.

4.6. Систематический состав насекомых-опылителей цветка магнолий

Так как для большинства видов семейства *Magnoliaceae* характерна протогиния, при этом рыльца пестиков созревают значительно раньше пыльников и воспринимают пыльцу до начала раскрытия бутонов. В естественных условиях произрастания опыление магнолий осуществляется весьма специализированными жуками, протискивающимися в бутон при незначительном расхождении лепестков накануне раскрытия бутона (Thein, 1974; Тахтаджян, 1980; Григоренко, 2001 и др.).

По данным А.Л. Тахтаджяна (1980) и И.В. Григоренко (2001) *M. tripetala*, *M. kobus* и *M. × soulangeana* наблюдались случаи самоопыления. Н.Ф. Минченко и Т.П. Коршук (1987), проводившие исследование магнолий в условиях Украины, отмечают, что в период цветения раннецветущих видов не исключено

участие в опылении ветра, характерного для ранней весны. Результат изоляции отдельных цветков магнолий (1–10 в зависимости от вида) в условиях БСИ ДВО РАН показал, что случаи самоопыления не наблюдались.

Многие авторы при исследовании магнолий уделяют большое внимание видовому составу насекомых-опылителей цветка. Обобщены литературные данные по разным районам интродукции, в том числе и из естественных мест обитания (Таблица 13).

Результаты определения насекомых-опылителей цветка магнолий в условиях БСИ ДВО РАН показали, что цветки посещают представители отрядов *Hymenoptera*, *Coleoptera*, *Odonata*, *Diptera*, *Lepidoptera* (Таблица 14; Рисунок 20). Отмечено, что пчелы (*Apis mellifera*) и шмели (*Bombus* sp.) семейства *Apidae* осуществляют сбор пыльцы, когда цветок находится в открытом состоянии, и пыльники практически пусты, а значит их роль в опылении несущественна. По мнению некоторых авторов (Poinar, Danforth, 2006; Cardinal, Danforth, 2011 и др.), эволюционные изменения, ведущие к появлению рода *Apis* (100 млн. лет назад), произошли позже появления рода *Magnolia*. Цветки магнолий приспособились к опылению жуками, и поэтому все части цветка очень жесткие.

Стоит отметить, что жуки, прежде всего, являются вредителями, поскольку они питаются мясистыми частями околоцветника, рыльцами и пыльцой магнолий.

Представители семейства *Scarabaeidae* (*Lasiopsis golovjankoi*, *Trichius fasciatus*, *Cetonia magnifica*, *Cetonia pilifera*) и *Cerambycidae* (*Anoncodes coarctata*) способны проникать как в закрытые, так и полуоткрытые цветки на разных стадиях развития и довольно долгое время проводят внутри цветка (иногда оставаясь в бутоне в течение ночи), вследствие чего их тело покрывается большим количеством пыльцы. Перелетая в полуоткрытый цветок, жук осуществляет опыление.

Также цветок магнолий посещают представители семейств: *Curculionidae* (*Anthomomus* sp.), *Coccinellidae* (*Coccinella* sp.), *Aeshnidae* (*Aeshna* sp.), *Syrphidae*, *Fomnicidae*, *Pieridae*, *Lycaenidae* (*Pieris*). В полуоткрытых цветках *M. × sou-*

Видовой состав насекомых-опылителей цветка представителей
рода *Magnolia* в различных районах исследования

Вид	Место описания	Автор	Насекомые-опылители
<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> subsp. <i>japonica</i> , <i>M. × soulangeana</i> , <i>M. stellata</i> , <i>M. tripetala</i>	Сочи	Романов и соавт., 2005	<i>Thrips fuscipennis</i> (Thysanoptera)
<i>M. kobus</i> , <i>M. × soulangeana</i> , <i>M. obovata</i>	Юго-восток Украины (Запорожская область)	Григоренко, 2001	<i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus</i> sp. (Apidae); <i>Odynerus parietum</i> (Vespidae)
<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> subsp. <i>japonica</i> , <i>M. × soulangeana</i> , <i>M. stellata</i> , <i>M. tripetala</i>	Киев, Украина	Минченко, Коршук, 1987; Коршук, Палачега, 2007	<i>Cestonia</i> sp. (Tachinidae), <i>Contelus obscures</i> , <i>Strangalina luteicornis</i> (Cerambycidae)
<i>M. kobus</i> , <i>M. acuminata</i> , <i>M. salicifolia</i> , <i>M. × soulangeana</i> “ <i>Lennei alba</i> ”, <i>M. × soulangeana</i> “ <i>Alexandrina</i> ”, <i>M. × loebnerii</i>	Северная Буковина, Украина	Термена, Турлай, 1992	<i>Corizus hyosciami</i> (Rhopalidae), <i>Chrysopa vulgaris</i> (Chrysopidae); Apidae
<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> subsp. <i>japonica</i> , <i>M. × soulangeana</i> , <i>M. stellata</i> , <i>M. tripetala</i> и др.	Северная Америка	Thien, 1974; Gardiner, 1989; Peigler, 1989; Callaway, 1994	Сем. Mordellidae, Nitidulida, Scarabaeidae
<i>M. stellata</i>	Токай, Япон (узкий эндемик данного региона)	Hirayama, Ishida, 2005	Сем. Staphylinidae
<i>M. schiedeana</i>	Халара, Veracruz, Mexico (эндемик).	Dieringer, Espinosa, 1994	<i>Stenagria</i> sp. (Staphylinidae), <i>Cyclocephala jalapensis</i> (Scarabaeidae)
<i>M. sinica</i>	Yunnan, China	Chen et al., 2016	Сем. Cetoniidae, Curculionidae, Geotrupidae, Carabidae, Elateridae, Scarabaeidae, Apidae

langeana и *M. sieboldii* отмечены представители отряда Araneae (Паукообразные) использующие бутоны как место для охоты.

В результате исследования отмечено, что в количественном соотношении представители отряда Hymenoptera являются доминирующими. Анализируя су-

Видовой состав насекомых-опылителей цветков магнолий
в условиях культуры БСИ ДВО РАН

Отряд	Семейство	Вид
<i>Hymenoptera</i>	<i>Apidae</i>	<i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus</i> sp.
	<i>Fornnicidae</i>	-
<i>Coleoptera</i>	<i>Scarabaeidae</i>	<i>Lasiopsis golovjankoi</i> , <i>Trichius fasciatus</i> , <i>Cetonia magnifica</i> , <i>Cetonia pilifera</i>
	<i>Cerambycidae</i>	<i>Anoncodes coarctata</i>
	<i>Curculionidae</i>	<i>Anthomomus</i> sp.
	<i>Coccinellidae</i>	<i>Coccinella</i> sp.
<i>Odonata</i>	<i>Aeshnidae</i>	<i>Aeshna</i> sp.
<i>Diptera</i>	<i>Syrphyidae</i>	-
<i>Lepidoptera</i>	<i>Pieridae</i>	-
	<i>Lycaenidae</i>	<i>Pieris</i> sp.



Рисунок 20. Насекомые-опылители цветка магнолий в условиях культуры БСИ ДВО РАН: А – *Cetonia magnifica* на цветке *M. officinalis*, В – *Apis mellifera* на цветке *M. kobus*

точную динамику посещения цветков магнолий, отмечено, что активный лет наблюдается с 10–11 часов и в 16–15 часов в отдельные дни отмечается активный лет и днем: в 12–13 часов. Подобная активность связана с изменением температуры и влажности в течение дня. Так в холодные и жаркие дни активность посещения снижается.

4.7. Жизнеспособность пыльцы и способы ее хранения

При оценке приспособленности интродуцированных видов растений к новым условиям произрастания важная роль принадлежит изучению морфо-физиологических признаков пыльцы, в частности, ее жизнеспособности. Изучение жизнеспособности пыльцы имеет большое практическое значение, поскольку полученные данные позволяют более широко использовать генетический потенциал магнолий для сохранения и обогащения генофонда ценных видов (Замятин, 1971; Лапин, 1972; Некрасов, 1973, 1980 и др.).

Изучению морфологических особенностей строения пыльцы магнолий посвящены работы Н.И. Габараевой (1986, 1987), N.I. Gabarayeva (1991, 1996), Z.X. Wei, Z.Y. Wu (1993), G. Chunlan и H. Leilei (1996), X. Zhang et al. (2014) и др.

Результаты нашего исследования показали, что пыльцевые зерна изученных магнолий характеризуются примитивным строением: овальная форма с гладкой, ямчатой или шероховатой поверхностью, с одной дистальной бороздой. Длина пыльцевых зерен составляет от 0,03 до 0,07 мм, ширина от 0,03 до 0,05 мм (Рисунок 21).

Так как уровень жизнеспособности пыльцы величина не постоянная, и она изменяется с возрастом и состоянием растения, для ее прорастания в искусственных условиях необходимы хорошо подобранные питательные среды.

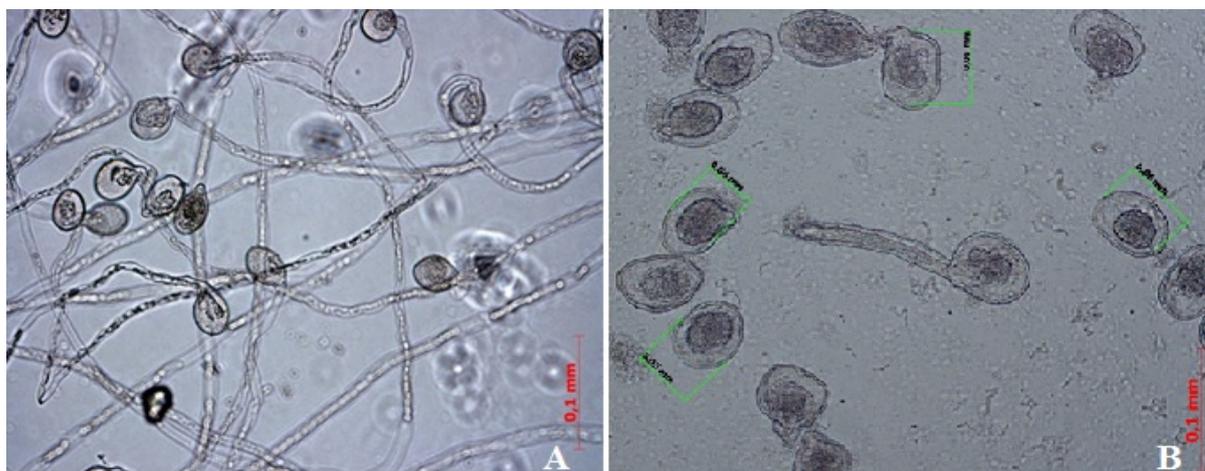


Рисунок 21. Проросшие пыльцевые зерна: А – *M. kobus*, В – *M. sieboldii*

Экспериментально установлено, что оптимальными средами для проращивания пыльцы магнолий являются: 10 и 15 % раствор сахарозы на агар-агаре (Минченко, Коршук, 1987), 5 % раствор сахарозы с добавлением 0,1 % H_3BO_3 (Wang et al., 2010), 10 и 15 % раствор сахарозы с добавлением H_3BO_3 и $CaCl_2$ (Ji, Sun, 2011; Lu et al., 2014) и др.

Температура для проращивания пыльцы также является очень важным условием, поскольку более высокие температурные показатели могут привести к прекращению роста пыльцевой трубки и вызвать ее повреждение. Результаты проведенных исследований по проращиванию свежесобранной пыльцы магнолий в лабораторных условиях при температуре 18–20°С показали, что ее жизнеспособность не превышает $4 \pm 0,5$ %. В связи с этим, дальнейшее проращивание пыльцы проводили в термостате при 24°С, где с повышением температуры повысился процент жизнеспособной пыльцы и увеличилась длина пыльцевых трубок (Таблица 15). Таким образом, основной причиной низкой жизнеспособности пыльцы магнолий, по-видимому, является низкая температура воздуха во время цветения.

Эксперименты по проращиванию пыльцы магнолий на различных питательных средах показали, что оптимальной средой является 5 % раствор глюкозы, где процент проросшей пыльцы оказался наивысшим при максимальной длине пыльцевых трубок (Таблица 15; 16)

Жизнеспособность пыльцы, собранной в солнечную погоду (для раннецветущих магнолий при средней температуре дня 10–19°С, для позднецветущих - 16–24°С, влажность воздуха 60–70 %), показал, что жизнеспособность составляет 10,4–39,4 % (Таблица 15).

На прорастание пыльцы негативно влияет лимонная кислота в концентрации 0,01 %; в такой среде для всех изученных видов процент проросшей пыльцы не превышал 1 %.

Наиболее высокий процент жизнеспособности пыльцы у *M. kobus* – $39,4 \pm 1,2$ %, при длине пыльцевой трубки $34,3 \pm 2,6$ мкм, наименьший у *M. salicifolia* – $10,4 \pm 1,42$ %, при длине пыльцевой трубки $6,2 \pm 1,2$ мкм. Для остальных изученных видов жизнеспособность не превышала 19,6 %.

Жизнеспособность пыльцы, собранной в солнечную погоду (%)

Вид	Варианты питательных сред							
	К, %	5 % р.-р. гл.	10 % р.-р. р. гл.	15 % р.-р. гл.	5 % р.-р. сах.	10 % р.-р. сах.	15 % р.-р. сах.	5 % Р.-Р. гл. и л.к. 0,01 %
<i>M. acuminata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. kobus</i>	0	39,4±1,2	9,4±1,2	6,1±0,8	3,8±0,4	Ед.	0	Ед.
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	0	31,7±2,8	10,2±2,6	5,2±0,6	1,4±0,3	Ед.	Ед.	Ед.
<i>M. × kewensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. obovata</i>	0	11,3±1,4	6,2±1,2	1,4±0,3	0,6±0,7	Ед.	Ед.	0,6
<i>M. officinalis</i>	0	13,8±1,7	11,2±1	5,6±0,8	2±0,4	0	0	0
<i>M. salicifolia</i>	0	10,4±1,2	4,3±0,6	0,8±0,3	0	0	0	0,6
<i>M. sieboldii</i>	0	19,6±1,4	5,9±0,9	2,3±0,8	3,38±2,7	1,6±0,8	Ед.	Ед.
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. × soulangeana</i>	0	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. tripetala</i>	0	12,1±1	10,5±0,9	5±0,5	3,8±0,4	Ед.	0	0

Примечание: К. – контроль, дистиллированная вода; Ед. – единично проросшие пыльцевые зерна; гл. – глюкоза, сах. – сахароза, л.к. – лимонная кислота (C₆H₈O₇); «–» эксперимент не проводился. Пыльца, собранная в солнечную погоду: для раннецветущих при средней температуре дня 10°–19° С, для поздноцветущих 16°–24° С, при относительной влажности воздуха 60–70 %.

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 %), снизилась в несколько раз – 2,8–5,7 %. Пыльца *M. sieboldii*, *M. obovata*, *M. officinalis* не прорастала (Таблица 16).

Для увеличения периода использования пыльцы при гибридизации определена жизнеспособность пыльцы при разных условиях хранения (4°; 18°; –18°С). Результаты показали, что пыльцы изученных магнолий теряет жизнеспособность уже на 5–7 день хранения, при этом оптимальными температурными условиями хранения пыльцы является 4°С и –18С, где процент жизнеспособной пыльцы составляет от 5,3 до 8,4 %, максимальный показатель отмечен для *M. officinalis* (Рисунок 22).

Жизнеспособность магнолий собранной в пасмурную погоду (%)

Вид	Варианты питательных сред							
	К, %	5 % р.-р. гл.	10 % р.-р. р. гл.	15 % р.-р. гл.	5 % р.-р. сах.	10 % р.-р. сах.	15 % р.-р. сах.	5 % р.-р. п.гл. и л.к. 0,01 %
<i>M. acuminata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. kobus</i>	0	5,7±0,6	3,9±0,6	Ед.	Ед.	0	0	0
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	0	4,09±0,7	4,4±1,02	Ед.	Ед.	0	0	0
<i>M. × kewensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. obovata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	Ед.	0,7
<i>M. salicifolia</i>	0	2,8±1,2	Ед.	0	0	0	0	0
<i>M. sieboldii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. × soulangeana</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. tripetala</i>	0	3,7±0,5	Ед.	Ед.	Ед.	0	0	0

Примечание: К. – контроль, дистиллированная вода; Ед. – единично проросшие пыльцевые зерна; гл. – глюкоза, сах. – сахароза, л.к. – лимонная кислота (C₆H₈O₇); «–» эксперимент не проводился. Пыльца, собранная в пасмурную погоду (облачно): для раннецветущих при средней температуре дня 8,3°–14,1° С; для поздноцветущих 14,1°–22° С, при относительной влажности воздуха 85–100 %.

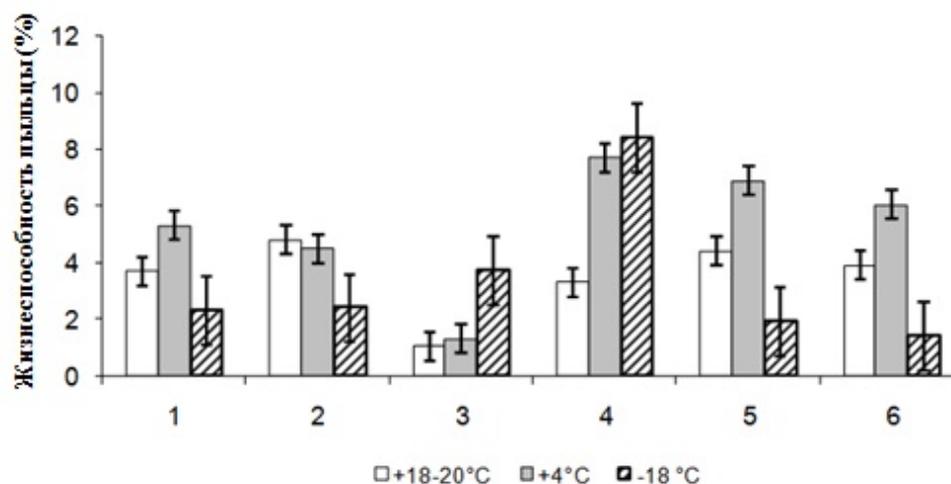


Рисунок 22. Жизнеспособность пыльцы при разных способах хранения:
1. *M. kobus*, 2. *M. salicifolia*, 3. *M. sieboldii*, 4. *M. officinalis*, 5. *M. obovata*,
6. *M. kobus* var. *borealis*

По литературным данным хранение пыльцы в течение пяти дней вдвое снижает ее жизнеспособность (Минченко, Коршук, 1987), высокая жизнеспособность пыльцы *M. denudata* сохраняется в течение 36 ч. (Wang et al., 2010), на хранении пыльцы *M. sinostellata* P.L. Chiu & Z.H. Chen положительно сказывается температура -80°C (Lu et al., 2014).

На основе проведенных исследований разработаны рекомендации по сбору, определению жизнеспособности и хранению пыльцы:

1. Сбор пыльцы необходимо осуществлять в солнечную погоду при $10-24^{\circ}\text{C}$, при влажности воздуха не выше 70 %.
2. Сбор пыльцы лучше осуществлять из полураспустившегося цветка.
3. Для определения жизнеспособности пыльцы необходимо использовать 5 % или 10 % водный раствор глюкозы.
4. Проращивание пыльцы необходимо проводить при температуре не превышающей 25°C .
5. Для поддержания жизнеспособности пыльцы в процессе ее хранения необходимо использовать пониженную температуру (4°C и -18°C).

ГЛАВА 5. БИОЛОГИЯ ПЛОДОНОШЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MAGNOLIA*

5.1. Особенности плодоношения и семенная продуктивность

Изучение особенностей семенного размножения магнолий в конкретных природно-климатических условиях имеет не только теоретическое, но и практическое значение при решении целого ряда задач по интродукции и селекции (Вайнагий, 1974; Некрасов, 1973, 1980; Левина, 1974 и др.).

Плод магнолий – апокарпная многолистовка, состоящая из многосемянных плодиков-листочков (Рисунок 23: А). Типичным способом вскрывания является растрескивание плодика по вентральному шву. Каждая листовка содержит по два семязачатка, из которых развиваются 1–2 семени, расположение которых в листовке варьирует (Рисунок 23: В; Приложение 5). Зрелые семена свисают из открытых листовок на нитях фуникулюса. Семена покрыты саркотестой, которая имеет яркую окраску, варьирующую от оранжевого до розового цвета (Рисунок 23).

Изученные магнолии вступают в период плодоношения в возрасте от 9 до 21 года. Наиболее ранними сроками характеризуются *M. sieboldii*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, поздними – *M. officinalis* и *M. salicifolia* (Таблица 17). Отмечено, что ежегодным стабильным плодоношением в условиях БСИ ДВО РАН характеризуются *M. kobus*, *M. obovata*, *M. officinalis* и *M. sieboldii*. Плоды изученных видов созревают в сентябре-октябре. Плоды различаются по размеру, массе и числу листовок (Таблица 17). Наиболее крупными многолистовками отличается *M. officinalis* – 15 см длины, 4,9 см ширины. Многолистовки *M. kobus* var. *borealis*, *M. × kewensis* и *M. salicifolia* мельче: 2,7–4,5 см длины, до 2 см ширины. Многолистовки у *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. tripetala* наиболее тяжелые, их вес 40,3–108,8 г. Самые легкие многолистовки у *M. × kewensis* и *M. sieboldii* и – 2–4,4 г. Самые мелкие семена у *M. × kewensis* и *M. sieboldii*: 0,5–0,7 см длиной, 0,48–0,6 см шириной, самые крупные – у *M. officinalis*: 1,3 см длиной, 1,1 см шириной (Таблица 17).

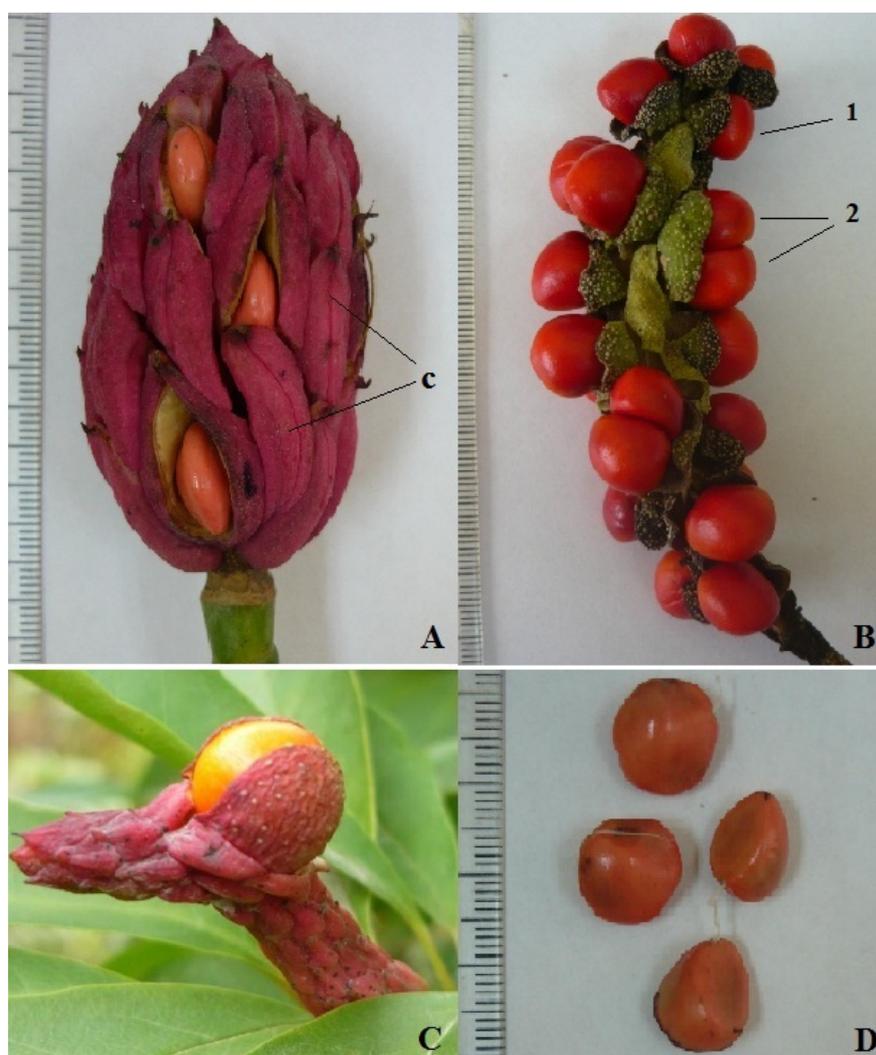


Рисунок 23. Строение плода и семени магнолий: А – плод (многолистовка) *M. tripetala*; В – многолистовка *M. kobus*; С – *M. salicifolia*; D – семена *M. tripetala*; с (carpel) – листовка

Результаты изучения семенной продуктивности показали, что магнолии характеризуются разными показателями. Поскольку в каждой листовке находится по два семязачатка, расчет семенной продуктивности производился на плод с учетом потенциальной двусемянности. Потенциальная семенная продуктивность изучаемых магнолий составляет 39–210 семязачатков на одну многолистовку, реальная семенная продуктивность – 11–55 семян на одну многолистовку; максимальным количеством характеризуются *M. tripetala*. Коэффициент продуктивности составляет 14,7–58,2 %, наибольшим показателем характеризуется *M. sieboldii* (Таблица 18). В целом семенную продуктивность

Морфометрические характеристики семян и плодов изученных магнолий

Вид	Год начала плодоношения	Плод			Семя			
		Длина, см	Ширина, см	Масса, г	Длина, см	Ширина, см	Масса 1000 семян с сарк., г.	Масса 1000 семян без сарк., г.
<i>M. acuminata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. kobus</i>	9	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>	14	4,5±0,1	2±0,1	8,9±0,9	0,8±0,02	0,7±0,02	226,9	122
<i>M. × kewensis</i>	–*	2,7**	1,2	2	0,7	0,6	–	–
<i>M. obovata</i>	13	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>	20	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>	21	3,2±0,7	1,2±0,6	2,2±0,4	0,8±0,01	0,7±0,01	Ед.	–
<i>M. sieboldii</i>	9	5,3±0,9	2,07±0,02	3,4±0,1	0,5±0,02	0,48±0,01	52,7	39,5
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	9	4,8±0,1	1,9±0,06	4,4±0,3	0,6±0,01	0,46±0,01	45,3	31,8
<i>M. × soulangeana</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. tripetala</i>	14	7,2±0,2	3,9±0,09	40,3±2,2	0,8±0,02	0,7±0	151,98	99,5

Примечание: год начала плодоношения подсчитывался с момента посева семян. Ед. – единичное образование семян, сарк. – семена с саркотестой, * – плодоношение отсутствует, ** – семена получены при дополнительном опылении пыльцой *M. salicifolia*

M. kobus, *M. kobus* var. *borealis*, *M. officinalis*, *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. obovata* можно охарактеризовать как низкую.

Ранее было показано, что невысокие показатели семенной продуктивности компенсируются за счет обилия общего числа семян на одном растении, даже при среднем коэффициенте продуктивности образуется достаточно полноценных семян для обеспечения процессов семенного возобновления (Федорова, 2012).

Отмечено, что у всех плодоносящих магнолий в условиях БСИ ДВО РАН в большинстве листовок образуется по одному семени (Рисунок 23: F1). Для *M. salicifolia* характерно образование по одному семени на весь плод (многолистовку) (Рисунок 23: С).

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. × 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. × soulangeana</i>	–	–	–	–	–	–
<i>M. tripetala</i>	96	74–112	55	4–86	57,5	4,1–86,8

Некоторые авторы отмечают, что наличие недоразвитых семязачатков у ряда растений связано с пере распределением питательных веществ из дегенерирующих семязачатков в развивающиеся.

Данное явление рассматривается как один из элементов жизненной стратегии растений (Erdelska, 1999; Анисимова, 2000; Шамров, 2005 и др.). При исследовании плодов *M. officinalis* отмечены единичные листовки, содержащие по три семени (Приложение 6 и 7). Подобное явление отмечено Х. Cong et al. (1999) для *M. delaveyi*, у которой развиваются от 3 до 7 семян в каждой листовке плода. У других магнолий подобное явление не наблюдается.

При исследовании причин образования абортивных семязачатков И.И. Шамров (2005) указывает, что аномалии в ходе развития семязачатка могут быть вызваны причинами: морфогенетическими, генетическими, антропоэкологическими, экологическими. Одна из них связана с положением семязачатка в завязи. В этом случае оплодотворение первого семязачатка и начало развития семени в плодах приводят, возможно, к перераспределению поступления питательных веществ.

При сравнении семенной продуктивности магнолий из коллекции БСИ ДВО РАН с другими регионами произрастания отмечено, что как в естественных, так и в интродукционных условиях магнолии характеризуются разными показателями. Так, например, в коллекции Ботанического сада Киевского ГУ стабильно плодоносят *M. kobus*, *M. obovata*, *M. officinalis* и *M. salicifolia* (коэффициент продуктивности 10–80%), максимальная семенная продуктивность отмечена у *M. tripetala*, остальные виды характеризуются отсутствием или единичным плодоношением (Коршук, Палагеча, 2007). По данным В.Ю. Баркалова (2009), *M. obovata* на о-ве. Кунашир характеризуется нестабильным плодоношением. В условиях Китая (Beijing Forestry University) низкую семенную продуктивность из-за недоразвитости семян имеет *M. denudata* (Wang et al., 2010, 2013). Для повышения семенной продуктивности некоторые авторы рекомендуют применение метода дополнительного искусственного опыления (Слипушенко, 1971; Термена, 1972; Некрасов, 1973; Термена, Турлай, 1992; Hirayama, Ishida, 2005).

Результаты проведения дополнительного опыления цветков магнолий в условиях БСИ ДВО РАН показали, что семенная продуктивность на плод увеличилась по сравнению с семенной продуктивностью, полученной при свободном опылении (Рисунок 24). Наибольшим коэффициентом продуктивности характеризуется *M. sieboldii* и *M. tripetala* – 77,3 % и 76,9 %, соответственно. Данный результат свидетельствует о недостаточном числе опылителей цветка. Ранее было отмечено, что низкая семенная продуктивность магнолий в условиях Украины объясняется отсутствием традиционных опылителей (Термена, Турлай, 1992).

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*.

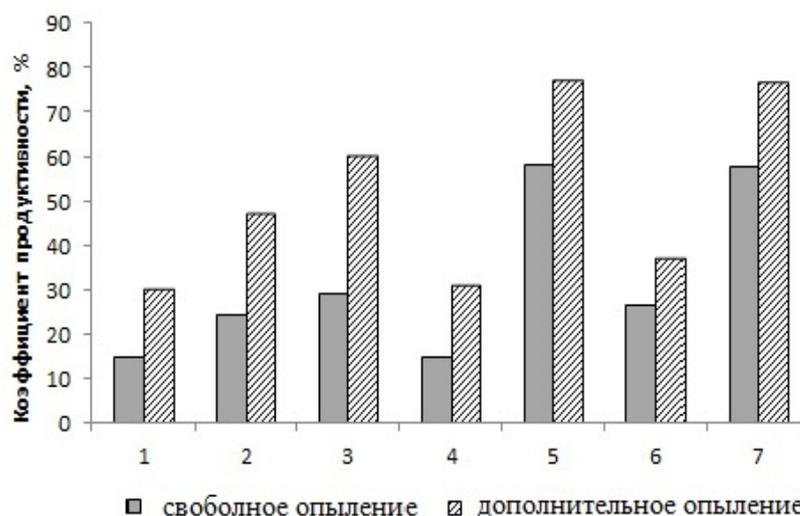


Рисунок 24. Коэффициент продуктивности магнолий в условиях БСИ ДВО РАН при свободном и дополнительном опылении: 1. – *M. kobus*, 2. – *M. kobus* var. *borealis*, 3. – *M. obovata*, 4. – *M. officinalis*, 5. – *M. sieboldii*, 6. – *M. sieboldii* subsp. *japonica*, 7. – *M. tripetala*

5.2. Семенное размножение

Успех выращивания магнолий из семян зависит от правильного выбора способа предпосевной подготовки, времени и места посева. Так как семена магнолий характеризуются морфофизиологическим глубоким покоем, для них необходима холодная стратификация не только для прорастания, но и для развития зародыша (Николаева, 1967, 1988). Ряд авторов рекомендуют стратификацию семян при 5–8° С в период от одного до шести месяцев, в качестве субстрата предлагается использовать сфагновый мох или смесь мха и песка (Гинкул, 1939; Матинян, 1956; Слипушенко, 1961; Жаренко, 1973; Olson et al., 1974; Минченко, Коршук, 1987; Мурзова, 1974; Ludwig, Wiss, 1980; Han et al., 2010 и др.).

Как показано выше, семена магнолий имеют саркотесту, которая защищает их от пересыхания и снижения всхожести. При посеве семян рекомендуется удалять саркотесту, так как это способствует сокращению времени до начала прорастания, лучшему развитию и хорошей перезимовке сеянцев в открытом и закрытом грунте (Afanasiev, 1937; Минченко, Коршук, 1987; Corral-Aguirre, Sanchez-Velasquez, 2006; Минченко, Палагеча, 2007; Jacobo-Pereira, 2016 и др.).

Семена, посеянные с саркотестой, чаще поражаются грибами и микроорганизмами (Ludwig, 1980).

На основе вышеизложенных рекомендаций посев семян магнолий проводили в осенний период в (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). В каждом варианте высевали семена с саркотестой и без саркотесты.

Магнолии характеризуются надземным типом прорастания, вначале появляется корешок, далее гипокотиль, который выносит на поверхность почвы семядоли. Результаты исследования показали, что семена, посаженные в закрытом грунте, начали прорастать в среднем через 20–45 дней после посева. При посеве в открытом грунте семена проросли в середине мая, через 6 месяцев. Появление семядолей отмечено через 5–10 дней после прорастания семян. В отдельные годы у *M. officinalis* при посеве в закрытом грунте отмечено образование трех семядольных листьев. Далее, при развитии сеянца, семядоли опадают через 40–70 дней. В фазу первого настоящего листа сеянцы вступают через 7–15 дней после появления семядолей, а в фазу второго настоящего листа – через 7–30 дней. Отмечено, что для большинства магнолий, семена, посеянные с саркотестой, проросли в среднем на две-три недели позже.

При посеве семян в закрытом грунте, после стратификации в течение одного месяца – высокая грунтовая всхожесть отмечена у семян *M. officinalis*, посеянных с саркотестой – 94,3 % (Таблица 19). Для *M. kobus* отмечена низкая всхожесть – 3,0 %; семена, посеянные без саркотесты, не взошли. Семена *M. kobus* var. *borealis* не взошли во всех вариантах посевов.

Для остальных магнолий грунтовая всхожесть семян составила от 37,7 до 70 %, причем существенной разницы между семенами, посеянными с саркотестой и без саркотесты, не выявлено.

Грунтовая всхожесть семян магнолий

Вид	Всхожесть семян в закрытом грунте (%), 1 месяца стратификации		Всхожих семян в закрытом грунте (%), 4 месяца стратификации		Всхожих семян в открытом грунте (%), при естественной стратификации	
	с сарк.	без сарк.	с сарк.	без сарк.	с сарк.	без сарк.
<i>M. acuminata</i>	—*	—	—	—	—	—
<i>M. kobus</i>	3,0±0,5	0	10±1	0	4,4±0,1	0
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	0	0	4,1±0,9	0	1,1±1,09	0
<i>M. × kewensis</i>	0	0	—	—	—	—
<i>M. obovata</i>	94,3±9,8	57,3±8,08	70±20,4	48,2±9,7	59,8±12,6	45,5±7,8
<i>M. officinalis</i>	70,1±11,8	47,3±1,3	57,3±8,08	42,6±8,7	61±5,9	45,5±6,1
<i>M. salicifolia</i>	—	—	—	—	—	—
<i>M. sieboldii</i>	37,7±2,3	56,7±5,7	37,6±4,04	54,3±23	42,4±3,9	52±6,1
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	—	—	—**	—	—	—
<i>M. × soulangeana</i>	—	—	—*	—	—	—
<i>M. tripetala</i>	67,3±20	56±10	43,3±12	36,6±12	66,6±15,04	47,8±9,4

Примечание: с сарк. — семена с саркотестой; * — отсутствие плодоношения, ** — эксперимент не проводился

В открытом грунте всхожесть семян после естественной стратификации составила от 42,4 до 66,6 %; существенной разницы между семенами, посеянными с саркотестой и без нее, не наблюдали. Всхожесть семян *M. kobus* и *M. kobus* var. *borealis* составила от 2 до 4,4 %; семена без саркотесты не взошли.

Семена *M. × kewensis*, полученные при дополнительном опылении пыльцой *M. salicifolia* оказались не всхожими при посеве в условиях теплицы (после 1 месяца стратификации). В связи с небольшим количеством семян посев в открытом грунте не осуществлялся.

Грунтовая схожесть семян после стратификации в течение четырех месяцев (весенний посев) составила от 37,6 до 70 %, существенной разницы между всхожестью семян, посаженных с саркотестой и без нее, не выявлено. Для *M. kobus* и *M. kobus* var. *borealis* грунтовая всхожесть составила от 4,1 до 10 %, семена без саркотесты не взошли.

Результаты показали, 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. Для семян *M. obovata* и *M. officinalis* характерна очень 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:

1. Свежесобранные семена необходимо хранить при температуре 4°C и -18°C во влажном и чистом субстрате (сфагновый мох, опилки, торф, песок и др.). Долговременное хранение семян (в течение 4 месяца и более) следует осуществлять без саркотесты.

2. Посев семян с саркотестой следует осуществлять только для *M. kobus* и *M. kobus* var. *borealis*. Семена *M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii*, *M. sieboldii* supsp. *japonica* и *M. tripetala* можно высаживать и с саркотестой, и без нее.

3. При посеве в отрытом грунте главным условием является укрытие субстрата на зимний период (листовой опад, опилки и др.).

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ МАГНОЛИЙ В УСЛОВИХ КУЛЬТУРНОГО АРЕАЛА

К настоящему времени разработан целый ряд шкал оценки декоративности растений (Колетова, Гречко, 1969; Лапин, Сиднева, 1973; Якушина, 1975; Мисник, 1976; Сухих, 1979; Немова, 2009; Коляда, 2011 и др.). Для оценки жизнеспособности и перспективности растений авторы уделяют внимание их годовому состоянию, отдельным фазам развития и декоративным признакам.

Результаты проведенной оценки показали, что изученные магнолии широко варьируют по разным показателям (Таблица 20). Отмечено что, наименьшей степенью вызревания побегов характеризуется *M. × soulangeana* (75 %), для остальных магнолий степень вызревания составляет 100 %. В большинстве своем магнолии различаются по зимостойкости: к менее зимостойким можно отнести *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. × kewensis*, *M. tripetala* и *M. salicifolia* для которых характерно единичное обмерзание однолетних побегов. Для *M. × soulangeana* отмечено обмерзание единичных двулетних (и более) побегов, требуется укрытия растений этого гибрида в течение нескольких лет после посадки в открытый грунт.

Изученные магнолии в культуре хорошо сохраняют присущую им в природе жизненную форму. Однако *M. × soulangeana* из-за частых зимних повреждений образует раскидистый (иногда полегающий) куст, хотя для растений данного гибрида в более мягком климате характерна форма невысокого дерева. Высокой побегообразовательной способностью характеризуется большинство изученных магнолий. У *M. × kewensis*, *M. obovata* и *M. salicifolia* отмечена средняя побегообразовательная способность. Для молодых растений *M. officinalis*, *M. kobus*, *M. sieboldii* в отдельные годы отмечен прирост побегов более чем на 1–1,3 м.

К цветущим, но не плодоносящим относятся *M. acuminata*, *M. × kewensis* и *M. × soulangeana*. В условиях культуры БСИ ДВО РАН все изученные магнолии размножаются семенами, черенками и отводками. Для *M. kobus*, *M. tripetala* и *M. sieboldii* отмечен самосев на экспозиционных участках.

Оценка перспективности интродукции магнолий в условиях БСИ ДВО РАН
(по методике П.И. Лапина и С.В. Сидневой, 1973)

Вид	Степень ежегодного вызревания побегов, балл	Зимостойкость, балл	Сохранение формы роста, балл	Побегообразовательная способность, балл	Прирост в высоту, балл	Способность к генеративному размножению, балл	Способы размножения в культуре, балл	Сумма баллов	Группа перспективности
<i>M. acuminata</i>	20	20	10	5	5	15	7	82	II
<i>M. kobus</i>	20	15	10	5	5	25	10	90	II
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	20	15	10	5	5	25	7	87	II
<i>M. x kewensis</i>	20	15	10	3	5	15	7	75	III
<i>M. obovata</i>	20	20	10	3	5	25	7	90	II
<i>M. officinalis</i>	20	20	10	5	5	25	7	92	I
<i>M. salicifolia</i>	20	15	10	3	5	25	7	85	II
<i>M. sieboldii</i>	20	20	10	5	5	25	10	95	I
<i>M. sieboldii</i> subsp. <i>japonica</i>	20	20	10	5	5	25	7	92	I
<i>M. x soulangeana</i>	15	10	5	5	5	15	7	62	III
<i>M. tripetala</i>	20	15	10	5	5	25	10	90	II

Примечание: группа перспективности: I (91–100 баллов) – высоко перспективные, II (76–90) – перспективные, III (61–75) – менее перспективные

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. x kewensis* и *M. x soulangeana* (62–87 баллов).

В связи с тем, что *M. officinalis*, *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica* являются наиболее устойчивыми к условиям юга Приморского края, перспективно дальнейшее испытание и введение в культуру сортов и форм данных видов.

В результате интродукционных работ представители рода *Magnolia*полнили ассортимент растений используемых в озеленении г. Владивостока. В настоящее время посажено более 100 экземпляров *M. sieboldii* и *M. kobus* в парках

и скверах г. Владивостока (сквер им. К.А. Суханова, сквер им. В.И. Ленина, Театральный сквер, парк Победы и др.). Большинство посаженных деревьев в настоящий момент цветут и плодоносят.

На основе проведенных исследований разработаны рекомендации по агротехническим приемам выращивания магнолий в условиях юга Дальнего Востока России:

1. При посадке магнолий необходимо выбирать защищенные от сильных ветров места. Магнолии хорошо растут на дренированных, рыхлых, влажных, богатых органическими веществами почвах, с высокой кислотностью (pH 5,5–6,5). При выборе места посадки стоит избегать места с застойной влагой, карбонатные и засоленные почвы.

2. Лучшим периодом для посадки магнолий является последняя декада апреля и первая декада мая. Хорошие результаты получены также при осенних посадках во второй половине сентября и первой половине октября. Молодые растения желательно притенить. После посадки необходим регулярный полив. Приствольный круг необходимо замульчировать опавшими листьями, опилом, опадом хвойных деревьев и др. Удобрения и подкормки рекомендуется вносить 2 раза в год.

3. Магнолии с высокой интенсивностью транспирации и с крупными листьями (*M. obovata*, *M. officinalis*, *M. sieboldii* и *M. sieboldii* subsp. *japonica*, *M. tripetalla* и *M. × soulangeana*) лучше высаживать на участках, защищенных от солнца. Для закладки цветочных почек и обильного цветения данным видам необходимо освещение во второй половине дня. Стоит учитывать, что при посадке под пологом леса магнолии вступают в период цветения позже на несколько лет.

4. При пересадке магнолий из закрытого грунта в открытый рекомендуется укрывать молодые растения в течение трех лет после пересадки. Исключением может быть только *M. sieboldii*: данный вид является наиболее устойчивым к неблагоприятным климатическим факторам зимнего и весеннего периода.

Наиболее повреждаемые в период покоя магнолии (*M. × kewensis*, *M. × soulangeana*) укрывать необходимо. В качестве укрывного материала рекомендуется использовать листовую опад, мешковину, нетканые материалы (агротекс, дорнит и др.), деревянные и картонные коробки и др.

5. Поскольку зимний период на юге Приморского края характеризуется высокой солнечной инсоляцией в зимний период (127,7–177,7 кВт ч/м²), участки стволов магнолий, находящихся с солнечной стороны, часто подвергаются ожогам. Для предотвращения ожогов на стволах необходимо наносить побелку или прикрывать участки ствола мешковиной и нетканым материалом.

6. В условиях культуры БСИ ДВО РАН у изученных магнолий формируется густая крона из-за повреждения генеративных и вегетативных почек и пробуждения спящих почек. Рекомендуется с трехлетнего возраста проводить формирующую обрезку. Лучшим периодом для проведения обрезки является апрель. Виды *M. kobus*, *M. kobus* var. *borealis*, *M. salicifolia*, *M. × kewensis* и *M. × soulangeana* лучше всех реагируют на стимулирующую обрезку, результатом которой является обильное цветение и плодоношение. Также данные виды являются перспективными для выращивания в горшечной и кадочной культуре для озеленения зимних садов и участков закрытого грунта.

7. Магнолии хорошо смотрятся при одиночном размещении или размещении небольшими группами до 3–5 экземпляров (при учете, что расстояние между растениями должно составлять от 3 до 6 м). Магнолии выигрышно выглядят по соседству с хвойными породами (*Thuja*, *Taxus*, *Juniperus* и др.), а также представителями семейства *Ericaceae*, *Oleaceae*, *Rosaceae*, *Sapindaceae*, *Hydrangeaceae* и др. При посадке стоит также учитывать скорость роста и форму габитуса магнолий. Желательно выбирать постоянное место роста, поскольку магнолии не очень хорошо переносят пересадку.

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°C. 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, андроеца 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°C 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°C и –18°C).

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 ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК, а также в рецензируемых научных журналах:

1. 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.

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

3. 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.

4. 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.

5. 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 // Bangladesh Journal of Plant Taxonomy. 2013. Vol. 20, № 2. P. 163–170.

6. 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.

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

Статьи, опубликованные в журнале *Magnolia Society International*:

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

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, всероссийских 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 конференции 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., Varinova 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., Баринова 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б.П., Полтараус Б.П. Климатология. М.: МГУ, 1974. 289 с.
- Анисимова Г.М. Гетероспермия. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 279–286.
- Баранова М.А. Строение устьиц и эпидермальных клеток листа у магнолий в связи с систематикой рода магнолия // Ботанический журнал. 1962. Т. 47, Вып. 8. С. 1108–1115.
- Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2009. 468 с.
- Батыгина Т.Б. Проблемы морфогенеза: полиморфизм зародышей и переходные формы // Физиология растений. 1999. Т. 46, Вып. 6. С. 774–788.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Половая репродукция цветковых растений: формирование зиготы и типы кариогамии // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, Вып. 6. С. 50–66.
- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 156 с.
- Бобров А.В., Мекилян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М.: ЛИБРИКОМ, 2009. 400 с.
- Булыгин Н.Е. К методике фенологических наблюдений за повторным цветением и плодоношением деревянистых растений // Докл. Совещ. Актива фенологов геогр. общ. СССР. 1967.
- Брокгауз Ф.А., Ефрон И.А. Энциклопедический словарь. СПб: Типография И.А. Ефрона, 1896. Т. 18 а. 494 с.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, Вып. 6. С. 826–831.
- Габараева Н.И. Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Ботанический журнал. 1986. Т. 71, Вып. 3. С. 311–322.

Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие ламелл эндэксины у *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, Вып. 10. С. 1310–1317.

Галахов Н.П. Необычное лето 1959 года и вторичное цветение растений в Тувинской автономной области // Ботанический журнал. 1961. Т. 46, Вып. 3. С. 29–35.

Гинкул С.Г. Магнолиевые в советских субтропиках. Батуми: Госиздат. Аджарии, 1939. 46 с.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с.

Голубев В.Н. О вторичном цветении растений Крымской яйлы // Научные доклады высшей школы биологических наук. 1968. Вып. 1. С. 67–70.

Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений: морфологическое описание репродуктивной структуры. Ялта: Никитский Ботанический сад, 1986. 44 с.

Голубинский И.Н. Биология проращивания пыльцы. Киев: Наукова думка, 1974. 368 с.

Гордиенко Н.С., Леванова Т.А. Анализ многолетних фено-климатических изменений природы Ильменского заповедника // Влияние изменения климата на экосистемы. Русский университет. 2001. Ч. II. С. 9–16.

Григоренко И.В. Эколого-биологические исследования некоторых представителей семейства *Magnoliaceae* Juss. в условиях Украины (на примере Запорожской области). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2001. 18 с.

Грушвицкий И.В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения. 1961. Вып. 14. 48 с.

Гусинашвили В.З. Происхождение древесных растительности субтропиков и умеренного климата и развитие ее наследственных особенностей. Тбилиси: Мецниерба, 1967. 217 с.

Демьянова Е.И. Особенности антропоэкологии и семенной продуктивности пустырника сизого и пустырника пятилопастного // Вестник Пермского университета. 2012. Вып. 1. С. 4–9.

Жаренко Н.З. Семенное размножение альбиции и магнолии на Одесском побережье Черного моря // Интродукция и акклиматизация растений на Украине. 1973. Вып. 6. С. 39–45.

Жмылев П.Ю., Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Прилепский Н.Г., Риббау А., Шоттл А. Фенологическая пластичность растений и возможные механизмы изменения фенотипа в связи с потеплением климата: обсуждение результатов многолетних и краткосрочных наблюдений // Труды Звенигородской биологической станции. 2005. Т. 4. С. 154–165.

Зажурило К.К. К классификации орнитоخورных плодов и семян // Журнал Русского ботанического общества. 1931. Т. 16, Вып. 2–3. С. 169–189.

Замятин Б.Н. О терминах и понятиях в работе по интродукции и акклиматизации растений // Ботанический журнал. 1971. Т. 56, Вып. 2. С. 1095–1103.

Злобин Ю.А. Реальная семенная продуктивность. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 260–262.

Иванов Г.И. Почвы Приморского края. Владивосток: Дальневосточное книж. изд-во, 1964. 106 с.

Каблуков А.Г. Биология развития цветочной почки // Морфология растений. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1961. Т. 2. С. 215–217.

Казановский С.Г., Моложников В.Н., Воронин В.И. Динамика растительности и флоры Прибайкалья в кайнозойе // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. 2008. Вып. 1. С. 383–400.

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

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.

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

Келина А.В. Экологические факторы, влияющие на рост и развитие листопадных кустовидных магнолий в субтропиках Черноморского побережья России // Юг России: экология, развитие. 2012. Т. 7, Вып. 4. С. 71–73.

Козо-Полянский Б.М. Предки цветковых растений. М.: Гос. Тимиряз. НИИ, 1928. 111 с.

Коляда Н.А. Краткие итоги интродукции *Magnolia obovata* Thunb. в дендрарии Горнотажной станции ДВО РАН // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. III Международная конференция, тезисы докладов Красноярск, 2001. С. 132–133.

Коляда Н.А. К методике оценки декоративности плодов древесных лиственных растений в дендрарии ГТС ДВО РАН // Вестник ИрГСХА. 2011. Вып. 44. С. 80–85.

Коршук Т.П., Палагеча Р.М. Магнолии (*Magnolia* L.). Киев: ВПЦ Киевский университет, 2007. 208 с.

Котелова Н.В., Гречко Н.С. Оценка декоративности // Цветоводство. 1969. Вып. 10. С. 11–12.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений М.: Наука, 1989. 264 с.

Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода // Вопросы Геологии Азии. 1955. Вып. 2. С. 824–844.

Кузнецова В.М. Рим роста и развития некоторых древесно-кустарниковых пород различного географического происхождения в условиях Южного берега Крыма. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 1975. 24 с.

Кузнецова В.М. Вторичное цветение интродуцентов в Никитском Ботаническом саду // Ботанический журнал. 1979. Т. 64. С. 72–75.

Кузнецова В.М. Органогенез вегетативных и репродуктивных почек в роде *Magnolia* L. // Бюллетень ГНБС. 1983. Вып. 52. С. 15–19.

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Из-во. Высш. шк., 1973. С. 32–53.

Кучерова С.В., Никитина Л.С. *Magnolia acuminata* L. на начальных стадиях онтогенеза // Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия. Воронеж: Из-во Воронежского ГУ, 2007. С. 254–258.

Лапин П.И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции // Бюллетень ГБС. 1967. Вып. 65. С. 13–18.

Лапин П.И. О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений // Бюллетень ГБС. 1972. Вып. 83. С. 10–18.

Лапин П.И., Сиднева С.И. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений. М.: Наука, 1973. С. 7–67.

Левина Р.Е. Полноценность семян интродукция // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 7–8.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.

Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.

Лелей А.С. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Дополнительный том. Анализ фауны и общий указатель названий. Владивосток: Дальнаука, 2011. 552 с.

Лопатина Д.А. Растительность и климат эоцена-миоцена восточного Сихотэ-Алиня по данным палеоботанического анализа // Тихоокеанская геология. 2004. Т. 23, Вып. 3. С. 98–112.

Лотова Л.И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений. М.: КомКнига, 2007. 512 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 283 с.

Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений. 1975. Вып. 94. С. 3-14.

Матинян А.Б. Магнолиевые в Батумском ботаническом саду // Бюллетень ГБС. 1956 б. Вып. 24. С. 3–11.

Минченко Н.Ф. Ритм цветения магнолии звездчатой в Киеве // Бюллетень ГБС. 1970. Вып. 6. С. 51–68.

Минченко Н.Ф. Род Магнолия // Деревья и кустарники: Покрытосемянные. Киев: Наук. думка, 1974. С. 171–178.

Минченко Н.Ф. Сезонное развитие магнолии обратнойцевидной в Киеве // VII съезд Украинского ботанического общества. Киев: Наук. думка. 1982 б. С. 150–151.

Минченко Н.Ф., Коршук Т.П. Магнолии на Украине. Киев: Наук. думка. 1987. 184 с.

Мисник Г.Е. Сроки и характер цветения деревьев и кустарников. Киев: Наук. думка, 1976. 390 с.

Михалевская О.Б., Овчинникова М.С. Развитие почек и побегов у магнолии крупноцветковой в Аджарии // Бюллетень ГБС. 1989. Вып. 154. С. 61–68.

Михалевская О.Б., Либацкая Т.Е. Сравнительная характеристика побегов и почек вечнозеленых и листопадных видов магнолий // Бюллетень ГБС. 1991. Вып. 161. С. 53–58.

Михалевская О.Б., Шарешидзе Н.М., Брегведзе М.А., Джибуги Д.Т. Структура побегов и сезонная динамика развития *Micheria compressa*, *Micheria figo* (*Magnoliaceae*) // Ботанический журнал. 1991. Вып. 3. С. 32–37.

Мурзова Р.М. Освоение трудно интродуцированных листопадных видов рода Магнолия (*Magnolia* L.) // Информационное сообщение. Вып. 113. 1974. 5 с.

Некрасов В.И. Основы семеноведения деревянистых растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 279 с.

Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 102 с.

Немова Е.М. Садовая классификация декоративных деревьев и кустарников // Материалы международной научной конференции «Проблемы современной дендрологии (посвященной 100-летию П.И. Лапина)». М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. С. 245–248.

Нефедьева Е.А. 2015. Давление как фактор регуляции у растений: сборник статей. М.-Берлин: Директ–Медиа, 2015. 301 с.

Нечаев В.А. Птицы Южных Курильских островов. Л.: Наука, 1969. 246 с.

Нечаев А.П., Нечаев В.А. Значение птиц в распространении семян магнолии обратнойцевидной *Magnolia obovata* // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16, Вып. 364. С. 828–830.

Николаева М.Г. Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 206 с.

Николаева М.Г. Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae* и *Hamamelididae* // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, Вып. 4. С. 508–521.

Овчаров К.Е., Кизилова Е.Г. Разнокачественность семян и продуктивность растений. М.: Колос, 1966. 160 с.

Овчинникова Т.М., Фомина В.А., Андреева Е.Б., Должковая Н.П., Суховольский В.Г. Анализ изменений сроков сезонных явлений у древесных растений заповедника столбы // Хвойные бореальной зоны. 2011. Вып. XXVIII, № 1–2. С. 54–59.

Палибин И.В. Сем. LXVI. Магнолиевые – *Magnoliaceae* // Флора СССР: в 30 т. / под ред. Б.К. Шишкина. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. VII. С. 564–792.

Парилова Т.А., Кастрикин В.А., Бондарь Е.А. Многолетние тенденции сроков наступления фенофаз растений в условиях потепления климата (Хинганский заповедник, Среднее Приамурье) // Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М.: WWF России, 2006. С. 47–51.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.

Петухова И.П., Туркенья В.Г., Антоненко Н.Г., Здоренко Г.А. Результаты перезимовки ряда интродуцированных древесных пород в неблагоприятных условиях юга Приморья // Эколого-физиологические особенности древесных пород на Дальнем Востоке в связи с перезимовкой. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 22–37.

Петухова И.П. Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. М.: Наука, 1981. 124 с.

Петухова И.П., Васьковская Н.Г., Туркенья В.Г., Стародубцев В.Н. Адаптации и методы культуры интродуцированных растений на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 136 с.

Петухова И.П. Магнолия обратнойцевидная – *Magnolia obovata* Thunb. // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1991. С. 95–99.

Петухова И.П. Интродукция рода Магнолия во Владивостоке // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Санкт-Петербург: Наука, 1995. С. 128.

Петухова И.П. Формирующее влияние муссонного климата на адаптивные возможности при интродукции // Тезисы докладов II Международной научной конференции «Растения в муссонном климате». Владивосток: Дальнаука, 2000 а. С. 160.

Петухова И.П. Интродукция магнолий на юг Приморья // Труды ботанических садов ДВО РАН. Растения в природе и культуре. Владивосток: Дальнаука, 2000 б. Том 2. С. 218–225.

Петухова И.П. Магнолии в условиях юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2003. 100 с.

Петухова И.П. Магнолии для Вашего сада. Владивосток, БСИ ДВО РАН, 2006. 102 с.

Петухова И.П., Каменева Л.А. Перспективы интродукции рода *Magnolia* L. на юге Приморского края // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. 2011 а. Вып. 1. С. 153–154.

Петухова И.П., Каменева Л.А. Биологические особенности *Magnolia sieboldii* К. Koch. при интродукции на юге Приморского края // Научные Ведомости БелГУ, Серия: Естественные науки. 2011 б. Вып. 9 (104), Вып. 15/1. С. 277–280.

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 с. Вып. 44. С. 85-91.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с.

Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.– Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 9–19.

Пономарев А.Н. Предмет и некоторые аспекты антэкологии // Вопросы антэкологии: материалы к симпозиуму по антэкологии. Пермь – Л.: Наука, 1969. С. 43–45.

Пономарев. А.Н. О постановке и направлениях антэкологических исследований // Учен. зап. Перм. ун–та. 1970. Вып. 206. С. 3–10.

Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Антэкология // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / под ред. Батыгина Т.Б. Санкт-Петербург: Мир и семья, 2000. С. 72–73.

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. – Л.: Из-во АН СССР, 1960. Т.2. С. 20–40.

Родионенко Г.Н. Магнолиевые – *Magnoliaceae* // Деревья и кустарники СССР. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 75–103.

Романов М.С., Сорокин А.Н., Никишина А.В. Systematic of the genus *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) on the base of carpological data // Материалы международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов». М.: Изд-во МГУ, 2002. С. 51–52.

Романов М.С., Бобров А.В. Новый вид магнолии (*Magnolia* L., *Magnoliaceae*) из Юго-Западного Китая // Новости систематики высших растений. 2003. Т. 35. С. 90–94.

Романов М.С. Сравнительная карпология рода *Liriodendron* L. (*Magnoliaceae*) в связи с его положением в физиологической системе // Бюллетень ГБС. 2004. Вып. 188. С. 147–155.

Романов М.С., Карпун Ю.Н., Бобров А.В. Итоги и перспективы интродукции представителей *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) в России // Общие вопросы ботаники. 2005. С. 29–51.

Романов М.С., Бобров А.В. Использование карпологических данных при построении системы семейства *Magnoliaceae* Juss // Материалы научной конференции молодых ученых и специалистов МСХА. Москва, 2005. С. 381–386.

Романов М.С., Карпун Ю.Н., Бобров А.В. Эволюция листовок и костянок в базальных группах *Magnoliophyta* // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М.: КМК, 2007. С. 205–207.

Семенов С.М., Кухта Б.А., Гельвер Е.С. О нелинейности климатогенных изменений сроков фенологических явлений у древесных растений // Доклады РАН. 2004. Т. 396, Вып. 3. С. 427–429.

Семенов С.М., Ясюкевич В.В., Гельвер Е.С. Выявление климатогенных изменений. М.: Метеорология и гидрология, 2006. 324 с.

Серебряков И.Г. Соотношение внешних и внутренних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса) // Ботанический журнал. 1966. Т. LI, Вып. 7. С. 923–938.

Скворцова Н.Т. К анатомии цветка *Magnolia grandiflora* L. // Ботанический журнал 1958. Т. 43, Вып. 3. С. 401–408.

Слипушенко К.П. К вопросу о семенном размножении магнолий // Вестник ЦРБС АН УРСР. 1961. Вып. 3. С. 28–33.

Слипушенко Е.П. Опыт интродукции магнолий на Львовщине. Опыт изучения интродуцированных растений в юго-западной зоне СССР. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 24–26.

Суворова Т.Г. Электронно-микроскопические исследования пыльцы и спор растений. М.: Наука, 1975. С. 17.

Сухих Б.Ф. Оценка декоративных качеств древесных пород, применяемых в озеленении Сибири // Современные приемы озеленения городских территорий. 1979. Вып. 171. С. 71–73.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосемянных. М.–Л.: Наука, 1964. 236 с.

Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосемянных. М.: Изд-во МОИП, 1948. 301 с.

Тахтаджян А.Л. Жизнь растений. М: Просвещение, 1980. Т. 5, Ч. 1. 430 с.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Терехин Э.С. Научный статус репродуктивной биологии растений. СПб.: Мир и семья, 1993. С. 3–7.

Терехин Э.С. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 21–24.

Термена Б.К. О цветении и плодоношении магнолии Суланжа на Буковине // Бюллетень ГБС. 1972. Вып. 84. С. 82–86.

Термена Б.К., Турлай О.И. Некоторые биоэкологические особенности листопадных магнолий, интродуцированных в Северную Буковину // Бюллетень ГБС. 1992. Вып. 164. С. 13–17.

Требушенко П.Д. Махровость цветков у плодовых растений // Ботанический журнал. 1968. Т. 53, Вып. 8. С. 1128–1137.

Туркения В.Г. Микроклимат муссонной зоны Дальнего Востока: учебное пособие. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2010. 96 с.

Трутнев Ю.П. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 885 с.

Федорова Л.Я. Репродуктивная биология и экология размножения представителей родов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (*Rosaceae*). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 2012. 27 с.

Фегри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления / под ред. А.П. Мекиляна. М.: Мир, 1982. 379 с.

Филипова Л.Н., Скиткина А.А. Вторичное цветение местных растений на Севере // Ботанические исследования за полярным кругом. Аппатиты, 1969. С. 32–40.

Френкина Т. Магнолия для разных климатических зон // Цветоводство. 2009. Вып. 3. С. 23–25.

Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений Советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. С. 137.

Христофорова Н.К. Экологические проблемы региона Дальний Восток-Приморье. Владивосток, Хабаровск: Хабаровск. Кн. изд-во, 2005. С. 15–18.

Шамров И.И. Транспорт метаболитов и возможные причины образования абберрантных семязачатков // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, Вып. 11. С. 1664–1667.

Шевченко С.В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма. К.: Аграрна наука, 2009. 336 с.

Штернберг М.Б. Коррелятивное торможение роста растений. Ботанический журнал. 1963. Т. 48, Вып. 2. С. 273–286.

Шульц Г.Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.

Якушина Э.И. Декоративные аспекты листопадных древесных растений в озеленении Москвы // Бюллетень ГБС. 1975. Вып. 98. С. 8–17.

Afanasiev M.A. Physiological study of dormancy seed of *Magnolia acuminata*. N.Y. (Cornell): Arg. Expt. Stan. Mem, 1937. Вып. 208. 37 p.

Agababian V.Sh. Pollen morphology of the family *Magnoliaceae* // Grana. 1972. Vol. 12. P. 166–176.

Arber A. Goethe's botany. The metamorphosis of plants (1790) and Tobler's Ode to nature (1782) with an introduction and translation by Agnes Arber // Chronica Botanica. 1946. Vol. 10. P. 66–124.

Arroyo F., Perez A.J. Three new species of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) from Ecuador // Phytoneuron. 2013. Vol. 55. P. 1–6.

Azuma H., Thien L.B., Kawano S. Molecular phylogeny of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) inferred from cpDNA sequences and evolutionary divergence of floral scents // *Journal of Plant Research*. 1999. Vol. 112. P. 291–306.

Azuma H., Garsia-Franco J.G., Rico-Gray V., Thien L.B. Molecular phylogeny of the *Magnoliaceae*: the biogeography of tropical and temperate disjunction // *American Journal of Botany*. 2001. Vol. 88, № 1. P. 2275–2285.

Baillon H. *Histoire des Plantes*. III. Monographie des *Magnoliaceae*. Paris, 1869. P. 133–192.

Baranova M.A., Jeffrey C. Stomatographical features in the systematic of the *Magnoliaceae* // *Botanical Journal*. 2000. Vol. 85. P. 35–49.

Barbour J.R. *The woody plant seed manual*. Magnolia. RNGR Publications. 2008. P. 700–706.

Barros L.F.L., Barison A., Salvador M.J., Mello-Silva R., Cabral E.C., Eberlin M.N., Stefanello M.E. Constituents of the leaves of *Magnolia obovata* // *Journal of Natural Products*. 2009. Vol. 72. P. 1529–1532.

Batley N.H. Aspects of seasonality // *Journal Experimental Bot*. 2000. Vol. 51. P. 1769–1780.

Bobrov A.V., Romanov M.S. Fruit structure in *Magnoliaceae* // 17 Intern. Symp. Biodiversity & Evolutionary Biology. Bonn: Universitat, 2006 a. P. 120.

Bobrov A.V., Romanov M.S. Fruit structure in *Magnoliaceae* // XVII International Botanical Congress. Vienna, 2006 b. P. 120.

Bresinsky A., Korner C., Neuhaus G., Sonnewald U. *Strasburger's Plant Sciences*. N.Y., Dordrecht, London: Springer. 2013. P. 1167–1215.

Callaway D.J. *The world of Magnolias*. Portland. OR: Timber Press, 1994. 260 p.

Candolle A. P. *Magnolia*. *Regni Vegetabilis Systema Naturale* // *Magnolia*. 1817. Vol. 1. P. 449–560.

Canright J.E. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. I Trend of specialization in stamens // *American Journal of Botany*. 1952. Vol. 39, № 7. P. 484–497.

Canright J.E. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae* II, significance of the pollen // *Phytomorphology*. 1953. Vol. 3. P. 355–365.

Canright J.E. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. III. Carpels // *American Journal of Botany*. 1960. Vol. 47. P. 145–155.

Cardinal S., Danforth B.N. The Antiquity and Evolutionary History of Social Behavior in Bees // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6, № 6. P. 21086.

Charlesworth D. Allocation to male female function in hermaphrodites in sexually polymorphic populations // *Journal of Theoretical Biology*. 1989. Vol. 139. P. 327–342.

Chen H.-F., Zhou R.-Z., Xing F.-W. *Magnolia shangsiensis* (*Magnoliaceae*), a new species from Guangxi, China // *Annales Botanici Fennici*. 2005. Vol. 42. P. 129–131.

Chen F., He Q., Yu S.L., Zhang R.B. Climatic signals in tree rings of *Juniperus turkestanica* in the Gulcha River Basin (Kyrgyzstan), reveals the recent wetting trend of high Asia // *Dendrobiology*. 2015. Vol. 74. P. 35–42.

Chen Y., Chen G., Yang J., Sun W. Reproductive biology of *Magnolia sinica* (*Magnoliaceae*), a threatened species with extremely small populations in Yunnan, China // *Plant Diversity*. 2016. Vol. 38, № 5. P. 253–258.

Chmielewski F.-M., Rotzer T. Response of tree phenology to climate change across Europe // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001. Vol. 108. P. 101–112.

Chunlan G., Leilei H. Sem studies on pollen grain and anther morphology of the genus *Magnolia* // *Plant Science Journal*. 1996. Vol. 14, № 3. P. 204–206.

Cicuzza D., Newton A., Oldfield S. The Red List of *Magnoliaceae*. UK: Cambridge, Fauna & Flora International, 2007. 54 p.

Cline M.G., Harrington C.A. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species // *Canadian Journal of Forest Research*. 2007. Vol. 37. P. 74–83.

Coats A. Garden Shrubs and Their Histories. N.Y.: Simon and Schuster, 1992. P. 127–129.

Collaudin S. Morphogenesis of the flower of Arabidopsis, genes networks and mathematical modeling // *Biosciences Master Reviews*. 2012. P. 1–10.

Cong X., Lu Y.-X., Zhang Y.-P., Wu Q.-A., Yue Z.-S. Discovery of 3–7 ovules in the one carpel of *Magnolia delaveyi* // Acta Botanica Yunnanica. 1999. Vol. 21, № 2. P. 173–176.

Cook B.I., Wolkovich E.M., Parmesan C. Divergent responses to spring and winter warming drive community level flowering trends // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109. P. 9000–9005.

Corral-Aguirre J., Sanchez-Velesquez L.R. Seed ecology and germination treatments in *Magnolia dealbata*: An endangered species // Flora. 2006. Vol. 201, № 3. P. 227–232.

Dandy J.E. The genera of *Magnoliaceae* // Kew Bulletin. 1927. P. 257–264.

Dandy J.E. Malayan *Magnoliaceae* // Kew Bulletin. 1928. P. 183–193.

Dandy J.E. A survey of the genus *Magnolia* together with *Manglietia* and *Miche-
lia* // Camellias and Magnolias Conf. Rep. (Roy. Hort. Soc.), 1950. P. 64–81.

Dandy J.E. The classification of the *Magnoliaceae* // Journal of Magnolia Society International. 1971. Vol. 8, № 1. P. 3–6.

Dandy J.E. *Magnoliaceae* taxonomy // World Pollen and Spore Flora. 1974. Vol. 3. P. 2–5.

Dentec C.F., Vitasse M., Bonhomme M., Louvet J.M., Kremer A., Delzon S. Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range // International Journal of Biometeorology. 2014. Vol. 58, № 9. P. 1853–64

Dieringer G., Espinosa S.E. Reproductive ecology of *Magnolia schiedeana* (*Magnoliaceae*), a threatened cloud forest tree species in Veracruz, Mexico // Bulletin in the Torrey Botanical Club. 1994. Vol. 121, № 2. P. 154–159.

Dillon M.O., Sanchez Vega I. A new species of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) from the Alto Mayo, San Martin, Peru // Arnaldoa. 2009. Vol. 16, № 1. P. 7–12.

Ellowood E.R., Temple S.A., Primack R.B., Bradley N.L., Davis C.C. Record-breaking early flowering in the Eastern United States // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 1.

Erdelska O. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphne ar-
buscula* // Acta Biologica Cracoviensia ser. Botanica. 1999. Vol. 41. P. 163–167.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy // Angiosperms. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1952. 537 p.

Erdtman G. Handbook of palynology: an introduction to the study of pollen grains and spores. Copenhagen: Munksgaard, 1969. 486 p.

Farag M.A., Almahdy D. Comparative study of the chemical composition and biological activities of *Magnolia grandiflora* and *Magnolia virginiana* flower essential oils // Natural product research. 2012. Vol. 27, № 12. P. 1091–1097.

Figlar R.B. Proleptic branch initiation in *Michelia* and *Magnolia* subgenus *Yulania* provides basis for combinations in subfamily *Magnolioideae* // Proceedings of the International Symposium on the Family *Magnoliaceae*. Beijing: Science Press, 2000. P. 14–25.

Figlar R.B. Those amazing *Magnolia* fruits // Journal of Magnolia Society International. 2002 a. Vol. 37. P. 7–15.

Figlar R.B. Phyllotaxis in *Magnolia* fruits // Journal of Magnolia Society International. 2002 b. Vol. 37. P. 26–28.

Figlar R.B., Nooteboom H.P. Notes on *Magnoliaceae* VI. // Blumea. 2004. Vol. 49, № 1. P. 87–100.

Figlar R.B. The sinking of *Michelia* and *Manglietia* into *Magnolia* // The Plantsman. 2009. Vol. 8, № 2. P. 118–123.

Figlar R.B. Turning Points in the Taxonomic History of *Magnolioideae* – from Baillon to Dandy to DNA // Proceedings of the Second International Symposium on the Family *Magnoliaceae*. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology Press, 2012. P. 47–54.

Franklin E.C. Model relating levels of genetic variance to stand development of four North American conifers // *Silvae Genetica*. 1979. Vol. 28. P. 207–212.

Fyfe J.C., Gillett N.P., Zwiers F.W. Overestimated global warming over the past 20 years // *Nature Climate Change*. 2013. Vol. 3. P. 767–769.

Gabarayeva N.I. Patterns of development in primitive angiosperm pollen // *Pollen and Spores*. Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 257–268.

Gabarayeva N.I., Sporoderm development in *Liriodendron chinense* (*Magnoliaceae*): a probable role of the endoplasmic reticulum // *Nordic Journal of Botany*. 1996. Vol. 16. P. 307–323.

Gardiner J.M. *Magnolias. A gardener's Guide* Gardiner. London: Cassel Illustrated Monographs, 1989. 143 p.

Gaira K.S., Rawal R.S., Rawat B., Bhatt I.D. Impact of climate change on the flowering of *Rhododendron arboretum* in central Himalaya, India // *Current Science*. 2014. Vol. 106. P. 1735–1738.

Galati B.G., Zarlavsky G., Rosenfeldt S., Gotelly M.M. Pollen ontogeny in *Magnolia liliiflora* Desf. // *Plant Systematics and Evolution*. 2012. Vol. 298. P. 527–534.

Garamszegi B., Kern Z. Climate influence on radial growth of *Fagus sylvatica* growing near the edge of its distribution in Bükk Mts., Hungary // *Dendrobiology*. 2014. Vol. 72. P. 93–102.

Gordo O., Sanz J. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems // *Global Change Biology*. 2010. Vol. 16. P. 1082–1106.

Gregoire V. The morphological value carpel in angiosperms // *Bulletin Academie Belgique*. 1931. Vol. 5, № 17. P. 1286–1302.

Hageman W. Critical studies of the organization of the shoot apex of dicotyledonous plants // *Osterr. Bot. Zeitschr*. 1960. Vol. 107. P. 366–40.

Ham C.-Y., Long C.-L. Seed dormancy, germination and storage behavior of *Magnolia wilsonii* (*Magnoliaceae*), an endangered plant in China // *Acta Botanica Yunnanica*. 2010. Vol. 32, № 2. P. 47–52.

Han C.Y., Weibnum G., Long C.L. Seed dormancy and germination of *Michelia yunnanensis* (*Magnoliaceae*) // *Horticultural Science*. 2010. Vol. 124. P. 83–87.

He J., Chen L., Si Y., Huang B., Ban X., Wang Y. Population structure and genetic diversity distribution in wild and cultivated populations of the traditional Chinese medicinal plant *Magnolia officinalis* subsp. *biloba* (*Magnoliaceae*) // *Genetica*. 2009. Vol. 135, № 2. P. 233.

Heide O.M. High autumn temperature delays spring bud burst in boreal trees, counterbalancing the effect of climatic warming // *Tree Physiology*. 2003. Vol. 23.

Hirayama K., Ishida K. Effect of pollen shortage and self-pollination on seed production of an endangered tree *Magnolia stellata* // *Annals of Botany*. 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.

Hu X.-M., Zeng Q.-W., Fu L., Xing F.-W. *Manglietia kaifui* (*Magnoliaceae*), a new species from Yunnan, China // *Pakistan Journal of Botany*. 2011. Vol. 43, № 5. P. 2269–2275.

Ishida K. Beetle pollination of *Magnolia praecocissima* var. *borealis* // *Plant Species Biology*. 1996. Vol. 11. P. 199–206.

Ishida K., Yoshimaru H. Effects of geitonogamy on the seed set of *Magnolia obovata* Thunb. (*Magnoliaceae*) // *International Journal of Plant Sciences*. 2003. Vol. 164. P. 729–735.

Jacobo-Pereira C., Romo-Campos R., Flores J. Seed germination of *Magnolia pugana* (*Magnoliaceae*), an endemic and endangered species from Western Mexico // *Botanico Sciences*. 2016. Vol. 94, № 3. P. 1–10.

Ji L., Sun W.-B. Study on pollen germination of *Micheria crassipes*, *Micheria calcicola* and their F₁ Hybrids // *Plant Science Journal*. 2001. Vol. 29, № 6. P. 691–695.

Jochner S., Menzel A. Urban phenological studies—past, present, future // *Environmental Pollution*. 2015. Vol. 203. P. 250–261.

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 // *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy* 2013. Vol. 20, № 2. P. 163–170.

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

Kameneva L.A. The Vladivostok *Magnolia* club // *Magnolia Society International*. 2015. Vol. 22, № 2. P. 5–6.

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.

Kapil R.N., Bhandari N.N. Morphology and embryology of *Magnolia* // Proc. nat. Inst. 1964. Vol. 30. P. 245–262.

Karolewski P., Grzebyta J., Oleksyn J., Giertych M.J. Temperature affects performance of *Lymantria dispar* larvae feeding on leaves of *Quercus robur* // Dendrobiology. 2007. Vol. 58. P. 43–49.

Kim S., Park C.-W., Kim Y.-D., Suh Y. Phylogenetic relationships in family *Magnoliaceae* inferred from *ndh F* sequences // American Journal of Botany. 2001. Vol. 88. P. 717–728.

Krajmerova D., Longauer R., Pacalaj M., Gomory D. Influence of provenance transfer on the growth and survival of *Picea abies* provenances // Dendrobiology. 2009. Vol. 61. P. 17–23.

Krassilov V., Barinova S. «Flower» of *Magnolia grandiflora* is not flower and what about «basal angiosperms» // Journal of Plant. Sciences. 2014. Vol. 2, № 6. P. 282–292.

Law Y.W. A preliminary study on the taxonomy of the family *Magnoliaceae* // Acta Phytotaxonomica Sinica. 1984. Vol. 22, № 2. P. 89–109.

Law Y.W. *Woonyoungia* Law – a new genus of *Magnoliaceae* from China // Bulletin of Botanical Research. 1997. Vol. 17, № 4. P. 353–356.

Law Y.W. Studies on the phylogeny of *Magnoliaceae* // Proc. International Symposium Family *Magnoliaceae*. Beijing, 2000. P. 3–13.

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.

Li J., Conran J.G. Phylogenetic relationships in *Magnoliaceae* subfam. *Magnolioideae*: a morphological cladistic analysis // Plant Systematics and Evolution. 2003. Vol. 242. P. 33–47.

Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae: Salvii, 1753. P. 535–536.

Linnaeus C. Genera Plantarum. Ed.5. Magnolia. Holmiae: Salvii, 1754. 240 p.

Liu D.-M., Zhou R.-Z., Zeng Q.-W., Xing F.-W. *Magnolia bawangensis* sp. nov. (*Magnoliaceae*) from Hainan, China // Nordic Journal of Botany. 2009. Vol. 27. P. 4–6.

Long H. *Magnoliaceae* // Angiosperm pollen flora of tropic and subtropic China. Beijing: Science Press, 1982. P. 199–202.

Lu L., Yu Z.-Z., Liu X.-Ya., Tong Z.-K., Shen Y.-M. Pollen germination and storage of *Magnolia sinostellata* // Bulletin of Botanical Research. 2014. Vol. 34, № 2. P. 182–187.

Lubbock J. On buds and stipules. London: Keegan Paul, Trench, Trubner, & Co. Ltd., 1898. 239 p.

Luedeling E., Guo L., Dai J., Leslie C., Blanke M.M. Differential responses of trees to temperature variation during the chilling and forcing phases // Agricultural and Forest Meteorology. 2013. Vol. 181. P. 33–42.

Ludwig H., Wiss Z. Opportunities and results of reproductive and vegetative propagation of *Magnolia* L. / Humboldt-Univ. Berlin. Math-naturwiss. Reite. 1980. Vol. 29, № 3. P. 287–289.

Marcelis L.F.M., Baan Hofman-Eijer L.R. Growth and maintenance respiratory coats of cucumber fruits as affected by temperature, and ontogeny and size of the fruits // Physoil. Plant. 1995. Vol. 93. P. 484–492.

Martinez A.L., Dominguez F., Orozco S., Chavez M., Salgado H., Gonzalez M. Neuropharmacological effects of an ethanol extract of the *Magnolia dealbata* Zucc. leaves in mice // Journal of Ethnopharmacol. 2006. Vol. 106. P. 250–255.

Menzel A., Fabian P. Growing season extended in Europe // Nature. 1999. Vol. 397. P. 659.

Menzel A., Estrella N., Fabian P. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996 // Global Change Biology. 2001. – Vol. 7. P. 657–666.

Menzel A., Sparks T.H., Estrella N. European phenological response to climate change matches the warming pattern // Global Change Biology. 2006. Vol. 12. P. 1969–1976.

Meyerowitz E.M., Running M.P., Sakaiand H., Williams R.W. Multiple modes of cell division control in Arabidopsis flower development // Symp. Soc. Exp. Biol., 1998. Vol. 51. P. 19–26.

Molinari-Novoa E. *Magnolia arroyoana*, a new name for *Magnolia crassifolia* (*Magnoliaceae*) // *Phytotaxa*. 2016. Vol. 257, Вып. 2. P. 200.

Navarro L. Effect of pollen limitation, additional nutrients, flower position and flowering phenology on fruit and seed production in *Salvia verbenica* (*Lamiaceae*) // *Nordic Journal of Botany*. 1998. Vol. 18, № 4. P. 441–446.

Nee M. A new species of *Talauma* (*Magnoliaceae*) from Bolivia // *Brittonia*. 1994. Vol. 46. P. 265–269.

Nie Z.L., Wen J., Azuma H., Qiu Y.L., Sun H., Meng Y., Sun W.B., Zimmer E.A. Phylogenetic and biogeographic complexity of *Magnoliaceae* in the Northern Hemisphere inferred from three nuclear data sets // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2008. Vol. 48. P. 1027–1040.

Nooteboom H.P. Notes on *Magnoliaceae* // *Blumea*. 1985. Vol. 31. P. 65–121.

Nooteboom H.P. *Magnoliaceae* // The families and genera of vascular plants // K. Kubitzky et al. Berlin: Springer, 1993. Vol. 2. 647 p.

Nooteboom H.P. The tropical *Magnoliaceae* and their classification // *Magnolias and their Allies*. London: International symposium, 1998. P. 71–80.

Nooteboom H.P. Different looks at the classification of the *Magnoliaceae* / *Proc. Internat. Symp. Fam. Magnoliaceae*. Beijing, 2000. P. 26–37.

Olson F.D., Barnes R.L., Jones L. *Magnolia* L. Seed of Woody Plants in the United States. Washington: Forest Service U.S. Department of Agriculture, 1974. 1223 p.

Ozenda P. On research apocarpous the dicotyledonous Contribution to the study of so-called primitive angiosperms. Paris: Pub. Lab.I Ecole. Normal supesieure Ser. Bio. Fase II, 1949. Vol. 2. P. 1–183.

Palmarola-Bejerano A., Romanov M.S., Bobrov A.V. A new subspecies of *Magnolia virginiana* (*Magnoliaceae*) from western Cuba // *Willdenowia*. 2008. Vol. 38, № 29. P. 545–549.

Palmarola A., Romanov M.S., Bobrov A.V., Gonzalez-Torres L.R. *Magnolias Cuba: Talauma – Cuban magnolia taxonomy and nomenclature* // *Journal of the National Botanical Garden*. 2016. Vol. 37. P. 1–10.

Parmesan C., Yohe G. A global coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 37–42.

Peigler R.S. Fossil *Magnoliaceae*: a review of literature // *Journal of Magnolia Society International*. 1989. Vol. 25. P. 1–11.

Poinar G.O., Danforth B.N. A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber // *Science*. 2006. Vol. 314, № 5799. P. 614.

Post E., Stenseth N.C. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates // *Ecology*. 1999. Vol. 80. P. 1322–339.

Postek M.T., Tucker S.C. Floral ontogeny and histogenesis in *Magnolia grandiflora* L. I. Apical organization and early development // *American Journal of Botany*. 1982. Vol. 69, № 4. P. 556–569.

Pragłowski J. *Magnoliaceae* Juss // *World Pollen Spore Flora*. 1974. № 3. P. 1–45.

Qiu Y.-L., Chase M.W., Parks C.R. A chloroplast DNA phylogenetic study of the eastern Asia – eastern North America disjoint section *Rytidospermum* of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) // *American Journal of Botany*. 1995 a. Vol. 82. P. 1582–1588.

Qiu Y.L., Parks C.R., Chase M.W. Molecular divergence in the eastern Asian – eastern North America disjunct section *Rytidospermum* of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) // *American Journal of Botany*. 1995 b. Vol. 82. P. 1589–1598.

Ramawat K.G., Merillon J.-M., Shivanna K.R. *Reproductive Biology of Plants*. CRC Press, 2016. 390 p.

Rehder A. *Manual of Cultivated Trees and Shrubs*. N.Y.: Macmillan, 1949. 966 p.

Rivers M., Beech E., Murphy L., Oldfield S. *The Red List of Magnoliaceae*. Surrey: Botanic Gardens Conservation International Descanso House, 2016. 61 p.

Romanov M.S., Sorokin A.N., Nikishina A.V. Systematic of the genus *Magnolia* L. (*Magnoliaceae* Juss.) on the base of carpological data // *Материалы международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов»*. М.: Изд-во МГУ, 2002. С. 51–52.

Romanov M.S., Dilcher D.L. Fruit structure in *Magnoliaceae* s.l. and *Archaeanthus* and their relationships // *American Journal of Botany*. 2013. Vol. 100, № 8. P. 1494–1508.

Sarker S.D., Maruyama Y. *The Genus of Magnolia*. N.Y.: Taylor & Fransis Inc., 2002. 187 p.

Scheifinger H., Menzel A., Koch E., Peter C., Ahas R. Atmospheric mechanisms governing the spatial and temporal variability of phenological phases in central Europe // *International Journal of Climatology*. 2002. Vol. 22. P. 1739–1755.

Scharf D.R., Simionatto E.L., Mello-Silva R., Carvalho J.E., Salvador M.J., Stefanello M.E.A. Cytotoxicity and chemical composition of the essential oils of *Magnolia obovata* // *Latin American Journal of Pharmacy*. 2016. Vol. 35, № 1. P. 206–209.

Siebold P.F., Zuccarini J.G. *Magnoliaceae* // *Abh. Math. Phys. Classes Kgl. Bayerisch. Akad. Wiss.* 1846. Vol. 4. № 2. P. 185–188.

Sima Y.K., Wang J., Cao L.M., Wang B.Y., Wang Y.H. Prefoliation Features of the *Magnoliaceae* and their Systematic Significance // *Journal of Yunnan University*. 2001. Vol. 23. P. 71–78.

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.

Simpson R.L., Leck M.A., Parker V.T. Seed banks: general concepts and methodological issues. *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego, CA: Academic Press, 1989. P. 3–9.

Spach E. *Natural History of Vegetable, Phanerogams // Magnoliaceae*. 1839. Vol. 7. 538 p.

Spongberg S.A. *Magnoliaceae* Hardy in Temperate North America // *Journal Arnold Arboretum Harvard University*. 1976. Vol. 57, № 3. P. 250–312.

Srivastava P., Tripathi V., Mishra D.K. Floral anomalies in *Calotropis procera* dryand – nature's bizarre play // *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*. 2016. Vol. 23, № 1. P. 79–81.

Thimann K.V., Skoog F. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba* // Proceedings of the Royal Society of London. Series Biological/ 1934. Vol. 114. P. 317–339.

Thein L.B. Floral biology of *Magnolia* // American Journal of Botany. 1974. Vol. 61. P. 1037–1045.

Treseder N.G. Magnolias. London, Boston: Faber et Faber, 1978. 225 p.

Tucker S.C. Ontogeny and phyllotaxis of the terminal vegetative shoots of *Mishelia fuscata* // American Journal of Botany. 1962. Vol. 49. P. 722–737.

Tucker S.C. Development and phyllotaxis of the vegetative axillary bud of *Mishelia fuscata* // American Journal of Botany. 1964. Vol. 50. P. 661–668.

Thein L.B. Floral biology of *Magnolia* // American Journal of Botany 1974. Vol. 61, № 10. P. 1037–1045.

Ueda K. Taxonomic study of *Magnolia sieboldii* // Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. 1980. Vol. 31, № 1. P. 117–124.

Waizel B.J. Traditional use and scientific research of Mexican Talauma (D.C.) Don., or Flower Heart // Revista Mexicana de Cardiologia. 2002. Vol. 13. P. 31–38.

Walker J.W. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms // The Evolutionary Significance of the Exine. /In: I.K. Ferguson, J. Muller London: Academic Press, 1976 a. P. 251–308.

Wang R., Jia H., Wang J., Zhang Z. Flowering and pollination patterns of *Magnolia denudata* with emphasis on anatomical changes in ovule end seed development // Flora. 2010. Vol. 205. P. 269–265.

Wang R., Liu X., Mou S., Xu S., Zhang Z. Temperature regulation of floral buds and floral their mogenicity in *Magnolia denudata* (*Magnoliaceae*) // Trees-Structure and Function. 2013. Vol. 27. P. 1755–1762.

Walker J.W. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms / In: I.K. Ferguson, J. Muller // The Evolutionary Significance of the Exine. London: Academic Press, 1976 a. P. 251–308.

Walker J.W. Comparative pollen morphology and phylogeny of the ranalean complex / C.B. Beck // *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. N.Y.: Columbia University Press, 1976 b. P. 241–299.

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. Ecological responses to recent climate change // *Nature*. 2002. Vol. 416. P. 389–395.

Watanabe K., Ikegami F., Horie S. Introduction the genus *Magnolia* / edited by S.D. Satyujit, M. Yuji // *The Genus Magnolia*. N.Y, US.: Taylor & Francis. 2002. P. 1–7.

Wei Z.X., Wu Z.Y. Pollen ultrastructure of *Liriodendron* and its systematic significance // *Acta Botanica Yunnanica*. 1993. Vol. 15. P. 163–166.

Wroblewska M., Dolzblasz A., Zagorska-Marek B. The role of ABC genes in shaping perianth phenotype in the basal angiosperm *Magnolia* // *Plant Biology*. 2015. Vol. 18, № 2. P. 230–238.

Wyman D. *Magnolias hardy in the Arnold Arboretum* // *Arnoldia*. 1960. Vol. 20, № 3/4. P. 13–18.

Xia N.H., Liu Y., Nooteboom H.P. *Magnoliaceae*. Flora of China. Beijing: Science Press. St. Louis: China & Missouri Botanical Garden Press, 2008. P. 48–91.

Xu F.X., Rudall P.J. Comparative floral anatomy and ontogeny in *Magnoliaceae* // *Plant Systematic and Evolution*. 2006. Vol. 258. P. 1–15.

Xu F.X., Kirchoff B.K. Pollen morphology and ultrastructure of selected species of *Magnoliaceae* // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2008. Vol. 150. P. 140–153.

Xun G., Quan-An W., Yuan-Xue L., Yan-Ping Z. Pollination Biology of Cultivated *Magnolia delaveyi* // *Acta Botanica Yunanica*. 1998. Vol. 20, № 1. P. 89–92.

Yan Y.-H., Zeng Q.-W., Xing F.-W. *Michelia guangdongensis* (*Magnoliaceae*), a new species China // *Annales Botanici Fennici*. 2004. Vol. 41. P. 491–493.

Yan S.-X., Li Y.-H., Wei F.-Y. Distribution of *Magnoliaceae* Plants in China // *Journal of Wuhan Botanical Research*. 2008. Vol. 26, № 4. P. 379–384.

Zagorska-Marek B. *Magnolia* flower – the living crystal // *Journal of Magnolia Society International*. 2014. Vol. 46, № 89. P. 11–21.

Zale P.J., Struve D.K., Jourdan P., Francis D.M. Assessment of Genetic Variation for Morphological Traits in Sweet bay *Magnolia* Using a Container Production System // Journal of the American Society for Horticultural Science. 2011. Vol. 136, № 2. P. 135–144.

Zeng Q.-W., Law Y.-W. *Manglietia longipedunculata* (*Magnoliaceae*), a new species from Guangdong, China // Annales Botanici Fennici. 2004. Vol. 41. P. 151–154.

Zhang X., Teixeira da Silva J.A., Duan J., Xia N. Pollen morphology of *Magnolioideae* in China and its taxonomic implications // Sciatica Horticulturae. 2014. Vol. 176. P. 170–179.

Zhao T.-B., Sun W.-B., Song L.-G., Chen Z.-X. A new species of *Magnolia* from Hean // Acta Bot. Yunnanica. 1999. Vol. 21, № 2. P. 170–172.

Общая характеристика представителей рода *Magnolia*

Magnolia acuminata – Магнолия заостренная (подрод *Yulania*, секция *Yulania*, подсекция *Tulipastrum*)

Дерево до 30 м высотой, диаметр ствола до 120 см, кора светло-коричневая или сероватая, продольно бороздчатая. Молодые ветви светло-коричневые или красновато-коричневые, голые, редко опушенные. Листья яйцевидные, 10–30 см длиной и 7–15 см шириной, сверху зеленые, иногда слегка опушенные, снизу сизо-зеленоватые, опушенные, на верхушке постепенно заостренные, в основании округлые. Цветки узкобокаловидные, долго находящиеся в полураскрытом состоянии, около 6 см диаметром, ароматные, зеленовато-желтые, с 9 элементами околоцветника. Тычинки желтого цвета в числе 42–45 шт., 0,8–1 см длиной и 0,2–0,22 см. шириной. Гинецей яйцевидный, состоит из 45–47 плодолистиков зеленоватого цвета, около 2–2,2 см длиной, 0,9–1 см шириной.

Вид интродуцирован в Европу в 1740 годах. В России вид введен в культуру в 1814 г. в Никитском ботаническом саду, в 1968 г. интродуцирован в Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина (ГБС, Москва) (Гинкул, 1939; Gardiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

M. kobus – М. кобус (подрод *Yulania*, секция *Yulania*, подсекция *Yulania*)

Дерево до 25 м высотой, диаметр ствола до 70 см. Кора шероховатая, коричневатая или серебристо-серая. Молодые ветви коричневатато-оливковые, покрыты желтоватыми или серебристыми волосками. Листья тонко-кожистые обратнояйцевидные 10–18 см длиной, 6–11 см шириной, сверху темно-зеленые и гладкие, снизу бледно-зеленые. Верхушка листа коротко-заостренная, основание оттянутое или клиновидное. Цветки блюдцевидные, с 9–16 элементами околоцветника, до 10 см диаметром. Элементы околоцветника окрашены в белый цвет, в основании имеют розовый мазок. Тычинки розовые со светлыми пыль-

никами в числе 36–55 шт., 0,7–1,4 см длиной, 0,2–1,7 см шириной. Гинецей колосовидный, зеленый, 1,2–2,2 см длиной, 0,4–0,5 см шириной, состоит из 16–35 плодолистиков, рыльца имеют розовый оттенок. Плод (многолистовка) по форме напоминает колос, 7,2 см длиной, 2,1 см шириной, при созревании приобретает желтовато-малиновую окраску. Семена линзовидные, 0,9 см длиной и 0,8 см шириной, с оранжево-красной саркотестой.

Вид впервые интродуцированы в США в 1862 г., в Великобританию - в 1879 г. В России введен в культуру в начале XX века в дендрарии г. Сочи. В ГБС РАН (Москва) интродуцирован в 1961 г. (Гинкул, 1939; Gardiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

M. kobus* var. *borealis – **М. кобус вариация северная** (подрод *Yulania*, секция *Yulania*, подсекция *Yulania*)

Дерево до 25 м высотой с пирамидальной кроной. Листья 15 см длиной, 6 см шириной, по краям волнистые, сверху голые, снизу по жилкам редко опушенные. Цветки 7–9 см диаметром, кремово-белые с нежным ароматом, состоят из 9 элементов околоцветника. Тычинки красно-пурпурного цвета со светлыми пыльниками в числе 43–45 шт., 0,7–1 см длиной, 0,17–0,2 см шириной. Гинецей колосовидный, зеленый, 1,8–2 см длиной, 0,5–0,7 см шириной, состоит из 32–37 плодолистиков, рыльца имеют розовый оттенок. Плод (многолистовка) по форме напоминает колос, 4,5 см длиной, 2 см шириной, при созревании приобретает желтовато-малиновую окраску. Семена – 0,8 см длиной, 0,7 см шириной.

Впервые вариация описана Чарльзом Сарджентом (Charles Sargent) в 1908 г. на о-ве Хоккайдо (Gardiner, 1989). В России культивируется с 1970 г. (Минченко, Коршук, 1972, Петрухова, 2003).

M. × kewensis – **М. × кьювенская**

Гибрид получен при опылении цветков *M. kobus* пыльцой *M. salicifolia*. Растения с промежуточными признаками листьев и цветков, более похожих на

M. kobus. Крона пирамидальная. Цветки чашевидные, белые, с приятным запахом, до 5–7 см диаметром, с 9 элементами околоцветника. Гинецей зеленого цвета, 1–1,2 см длиной, 0,5–0,7 см шириной, состоит из 30–35 плодолистиков.

Получен в Королевском ботаническом саду Кью (Великобритания) в 1938 г. В России культивируется с 1990 г. (Callaway, 1994, Петухова, 2003).

***M. obovata* – М. обратнойцевидная** (подрод *Magnolia*, секция *Rhytidospermum*, подсекция *Rhytidospermum*)

Дерево до 30 м высотой, крона 1,5 м диаметром. Кора светло-серая, гладкая, молодые ветки зеленоватые, голые. Листья тонкие, обратнойцевидные, 15–45 см длиной и 10–20 см шириной, сверху светло-зеленые, снизу голубовато-сизые, с редким белым опушением. Верхушка листа тупозаостренная, основание ширококлиновидное. Цветки широкочашевидные, до 16 см диаметром, с сильным приятным запахом, кремово-белые, с 9–13 элементами околоцветника. Тычинки кремового цвета, с красно-пурпурным основанием в числе 210–227 шт., 1,8–2,06 см длиной, 0,28–0,35 см шириной. Гинецей яйцевидной формы, светло-зеленого цвета, 2,9–4,7 см длиной, 2,2–2,6 см шириной, состоит из 62–110 плодолистиков. Плод (многолистовка) яйцевидно-цилиндрической формы, 8,7 см длиной, 4,6 см шириной, при созревании приобретает розовую, красно-пурпурную или оранжевую окраску. Семена линзовидные, 1,1 см длиной и 0,9 см шириной, с красно-оранжевой саркотестой.

В Европе и США введен в культуру с 1865 г. В Россию вид интродуцирован в начале XX века (Санкт-Петербург, Москва, Сочи) (Гинкул, 1939; Gerdiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

***M. officinalis* – М. лекарственная** (подрод *Magnolia*, секция *Rhytidospermum*, подсекция *Rhytidospermum*)

Дерево до 15 м высотой. Кора буровато-серая, гладкая, молодые ветви желтовато-серые или желтоватые. Вегетативные почки зеленые с пурпурным опушением, генеративные – зеленовато-коричневые. Листья обратнойцевидные,

15–40 см длиной и 10–18 см шириной, сверху зеленые, снизу сизоватые, с тупо-заостренной верхушкой и широко-клиновидным или округлым основанием. Цветки широкочашевидные, до 24 см диаметром, с сильным приятным запахом, кремово-белые, с 9–15 элементами околоцветника. Тычинки кремового цвета с розовым или красно-пурпурным основанием в числе 219–230 шт., тычинки 1,8–2,2 см длиной, 0,23–0,35 см шириной. Гинецей яйцевидной формы, светло-зеленого цвета, 3,5–4,8 см длиной, 2,1–2,5 см шириной, состоящий из 58–109 плодолистиков. Плод (многолистовка) цилиндрической формы, 15 см длиной, 4,9 см шириной, при созревании приобретает розоватую, красно-пурпурную или оранжевую окраску. Семена линзовидные с ярко-красной саркотестой, 1,3 см длиной и 1,1 см шириной.

В Европе и США введен в культуру с 1900 г. В Россию вид интродуцирован в начале XX века (Санкт-Петербург, Москва, Сочи) (Гинкул, 1939; Gerdiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

M. salicifolia – **М. иволистная** (подрод *Yulania*, секция *Yulania*, подсекция *Yulania*)

Дерево до 10 м высотой с пирамидальной кроной, кора ствола гладкая, серая, молодые побеги серовато-зеленые, взрослые серовато-коричневые. Листовые почки гладкие, цветочные густоопушенные. Листья узкоклиновидные или удлинненно-овальные, до 15 см длиной и 3 см шириной, заостренные, широко-клиновидные у основания, светло-зеленые сверху и сизые снизу, черешки тонкие, до 2 см длиной. Цветки колокольчатовидные, до 7 см диаметром, белые, ароматные, с 9 элементами околоцветника. Тычинки красновато-розовые, 0,6–1 см длиной, 0,15–0,22 см шириной. Гинецей зеленый, 1–1,9 см длины и 0,4–0,7 см ширины, состоит из 18–38 плодолистиков. Плод (многолистовка) 3,2 см длиной, 1,2 см шириной, при созревании розовеют. Семена линзовидной формы, 0,7 см длиной, 0,8 см шириной покрыты красной саркотестой.

M. salicifolia появилась в культуре Англии в 1906 г. На территории России культивируется со второй половины XX века (Гинкул, 1939; Gerdiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

***M. sieboldii* – М. Зибольда** (подрод *Magnolia*, секция *Rhytidospermum*, подсекция *Oyama*)

Кустарник до 5 м высотой. Кора светло-серая, продольно-ребристая, молодые ветви желтоватые или серебристо-желтоватые, незначительно опушенные. Листья тонкие обратнояйцевидные, 5–15 см длиной, 3,5–9 см шириной, сверху зеленые, снизу сизовато-зеленые, опушенные вдоль главной жилки, с округлой верхушкой и широко-клиновидным или округлым основанием. Цветки чашевидные, поникающие или ориентированы горизонтально, до 7 см диаметром, белые, с приятным ароматом, с 9–12 элементами околоцветника. Тычинки цвета фуксии в числе 87–115 шт., 0,9–1,5 см длиной, 0,2–0,3 см шириной. Гинецей яйцевидный, зеленоватый, 1,5–2,5 см длиной, 0,8–1,1 см шириной, состоит из 20–30 плодолистиков, рыльца имеют слаб розовый оттенок. Плод (многолисточка) продолговато-яйцевидный 5,3 см длиной, 2,07 шириной, при созревании приобретает розовую окраску. Семена многоугольно-линзовидные, 0,5 см длиной, 0,48 см шириной, с красной саркотестой.

Вид впервые интродуцирован в Европу в 1865 г. В Россию интродуцирован во второй половине XX века (Гинкул, 1939; Gerdiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

***M. sieboldii* subsp. *japonica* – М. Зибольда подвид японский** (подрод *Magnolia*, секция *Rhytidospermum*, подсекция *Oyama*)

Кустарник до 5 м высотой. Кора светло-серая, продольно-ребристая, молодые ветви желтоватые или серебристо-желтоватые, незначительно опушенные. Листья тонкие обратнояйцевидные, 5–15 см длиной, 3,5–9 см шириной, сверху зеленые, снизу сизовато-зеленые, опушенные вдоль главной жилки, с округлой

верхушкой и широко-клиновидным или округлым основанием. Цветки чашевидные, поникающие или ориентированы горизонтально, до 7 см диаметром, белые, с приятным ароматом, с 9–12 элементами околоцветника. Тычинки от розового, светло-розового до желтого цвета в числе 47–55 шт., 0,9–1,5 см длиной, 0,19–0,3 см шириной. Гинецей яйцевидный, зеленоватый, 0,9–2,5 см длиной и 1,2–1,5 см шириной, состоит из 19–25 плодолистиков, рыльца имеют светло-розовый оттенок. Плод (многолистовка) продолговато-яйцевидный 4,8 см длиной, 1,9 см шириной, при созревании приобретает розовую окраску. Семена многоугольно-линзовидные, 0,6 см длиной и 0,46 см шириной, с красной саркотестой.

M. sieboldii subsp. *japonica* отличается от *M. sieboldii* более крупными размерами цветков и плодов, светлой окраской тычинок (от розовой, светло-розовой до желтой) и более распростертой формой роста.

Подвид описан К. Ueda в 1980 г. В России культивируется с 2000 г.

M. × soulangeana – М. × Суланжа

Гибрид получен при скрещивании *M. denudata* и *M. liliiflora*. Представляет собой небольшое дерево до 10–12 м высотой, молодые побеги коричневато-оливковые, слегка опушенные. Листья жесткие, обратнояйцевидные, с заостренной верхушкой и клиновидным основанием, сверху зеленые и голые, снизу светлые, слегка опушенные. Цветки бокаловидной формы, до 16 см диаметром, от белого до пурпурно-малинового цвета, состоит из 9 элементов околоцветника. Тычинки розовые в числе 55–58 шт., 1,2–1,8 см длиной, 0,2–0,4 см шириной. Гинецей зеленый до 2–2,5 см длиной, 0,9–1,1 см шириной, состоит из 43–48 плодолистиков.

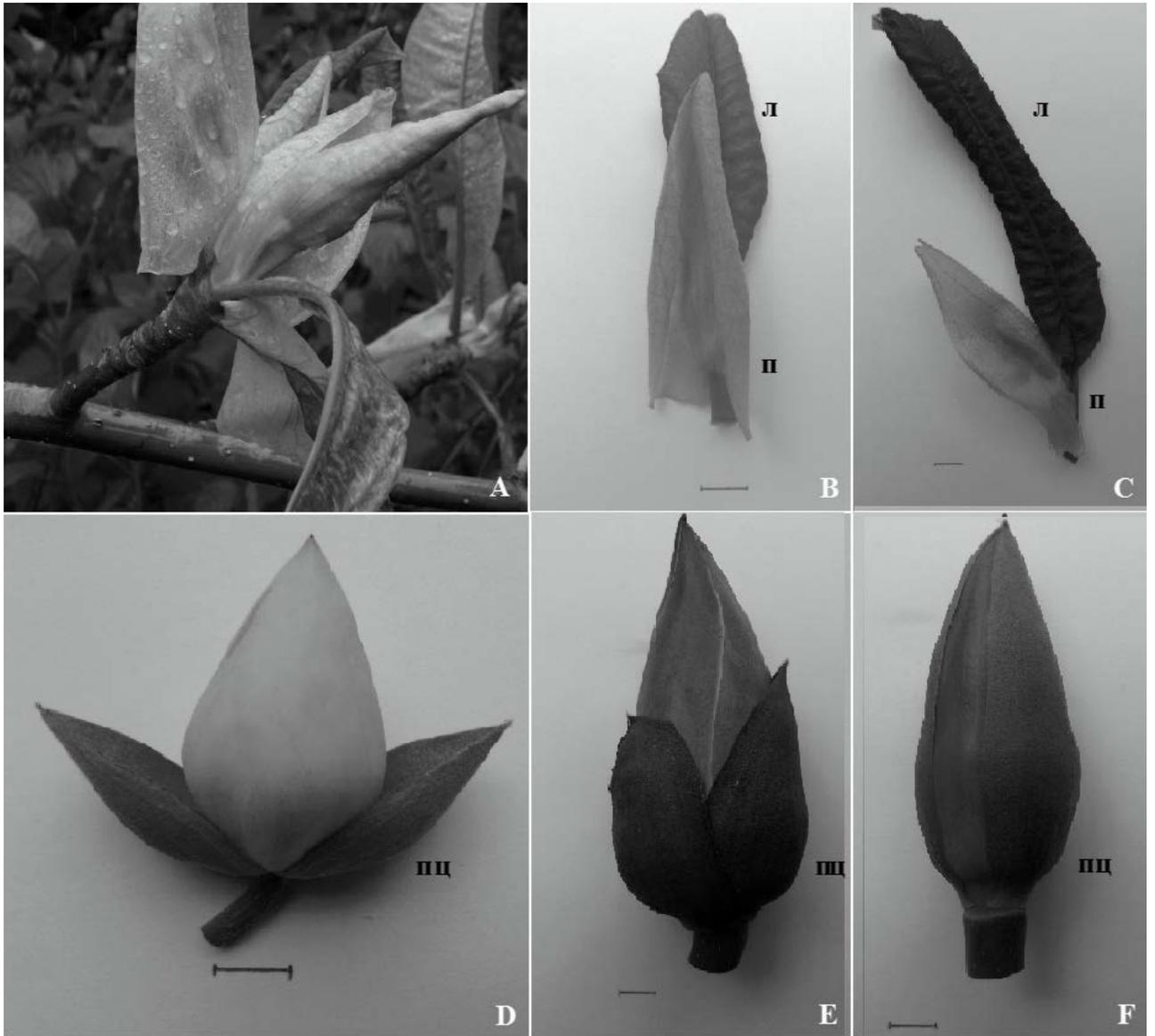
Гибрид введен в культуру в 1820 г. E. Soulangue-Bodin. В России выращивается с начала XIX века (Гинкул, 1939; Gerdiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

M. tripetala – М. трехлепестная (подрод *Magnolia*, секция *Rhytidospermum*, подсекция *Rhytidospermum*)

Дерево до 15 м высотой, в до 6 м культуре. Кора светло-серая, гладкая, молодые ветви буровато-оливковые, голые. Листья тонкие, удлинено-обратнояйцевидные, 30–80 см длиной и 15–27 см шириной, сверху светло-зеленые, снизу сизовато-зеленые и слегка опушенные, с заостренной верхушкой и клиновидным основанием. Цветки бокаловидные, до 20 см диаметром, с неприятным запахом, кремово-белые, с 9–12 элементами околоцветника. Тычинки бледно-кремовые в числе 70–80 шт., 1–1,2 см длиной, 0,18–0,35 см шириной. Гинецей вытянутойяйцевидной формы, 2,5–3,2 см длиной, 1,2–2 см шириной, состоит из 24–56 плодолистиков. Плод (многолистовка) цилиндрической формы, 7,2 см длиной, 3,9 см шириной. Семена линзовидные, 0,8 см длины и 0,7 см ширины, с розовой саркотестой.

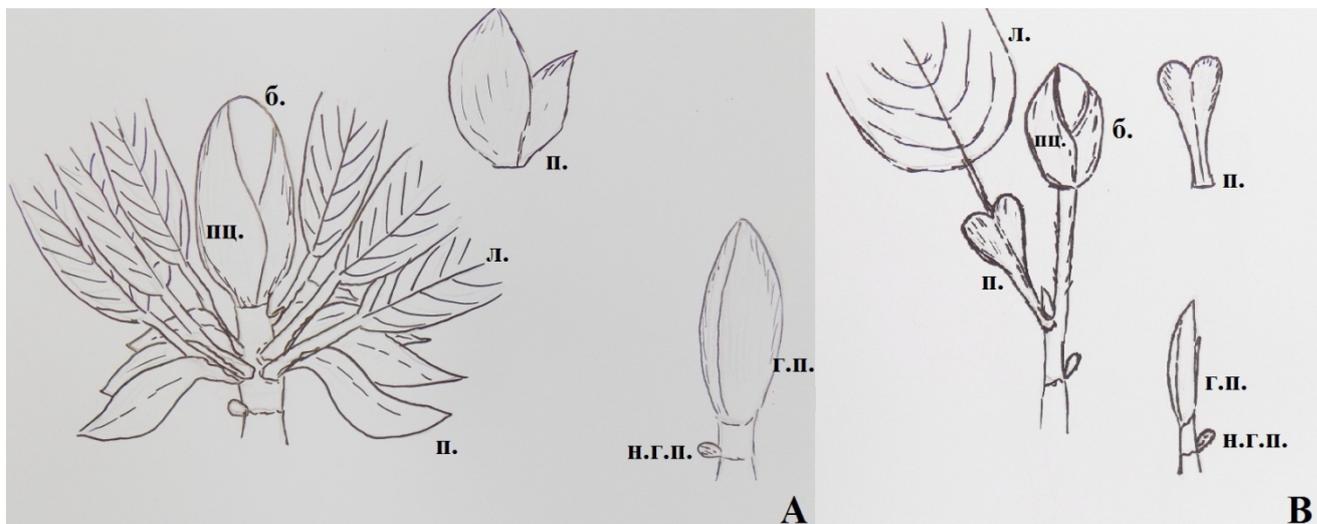
В Европу вид интродуцирован с 1752 г. В России выращивается с 1817 г. в Никитском ботаническом саду (г. Ялта) (Гинкул, 1939; Gerdiner, 1989; Callaway, 1994; Романов и др. 2005).

Внешний вид прилистников и прицветников у изученных представителей рода *Magnolia*

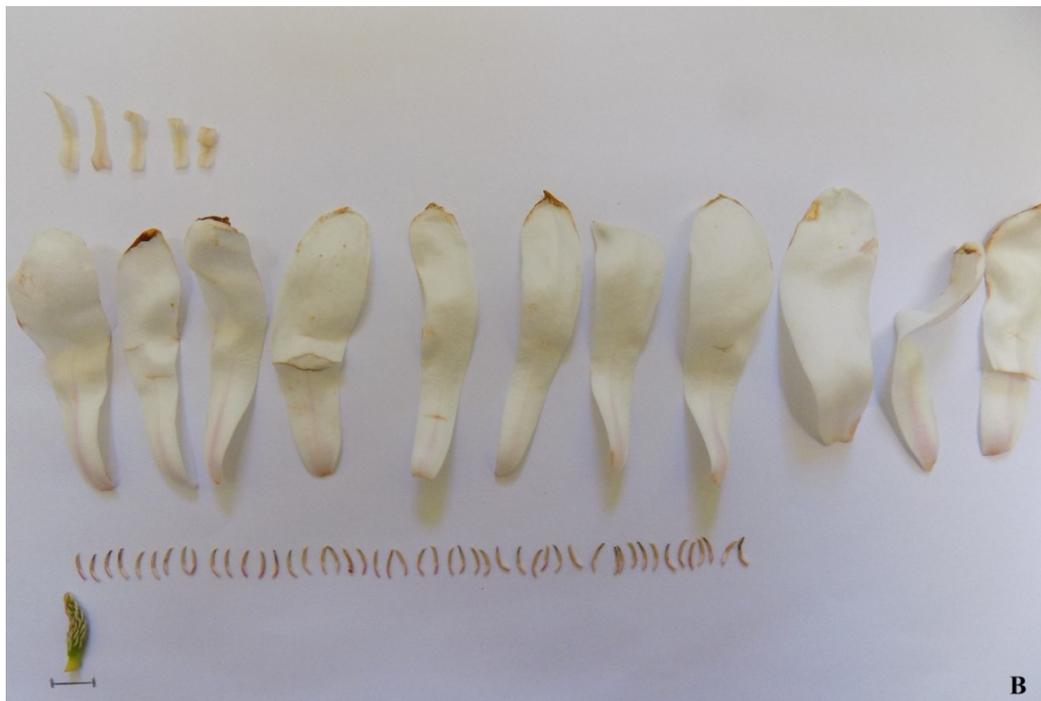
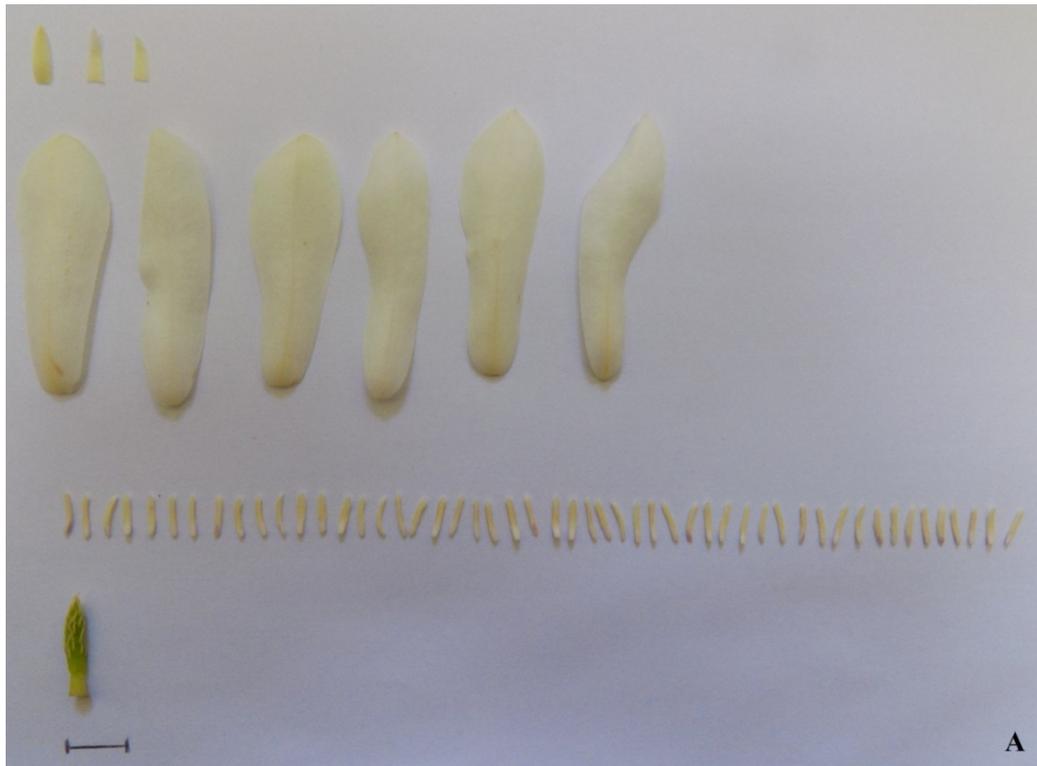


Примечание: А, В, С – лист *M. tripetala* с прилистником, D – бутон *M. sieboldii* с двумя прицветниками, E – бутон *M. obovata* с двумя прицветниками, F – бутон *M. tripetala* с двумя прицветниками

Схема строения генеративных почек

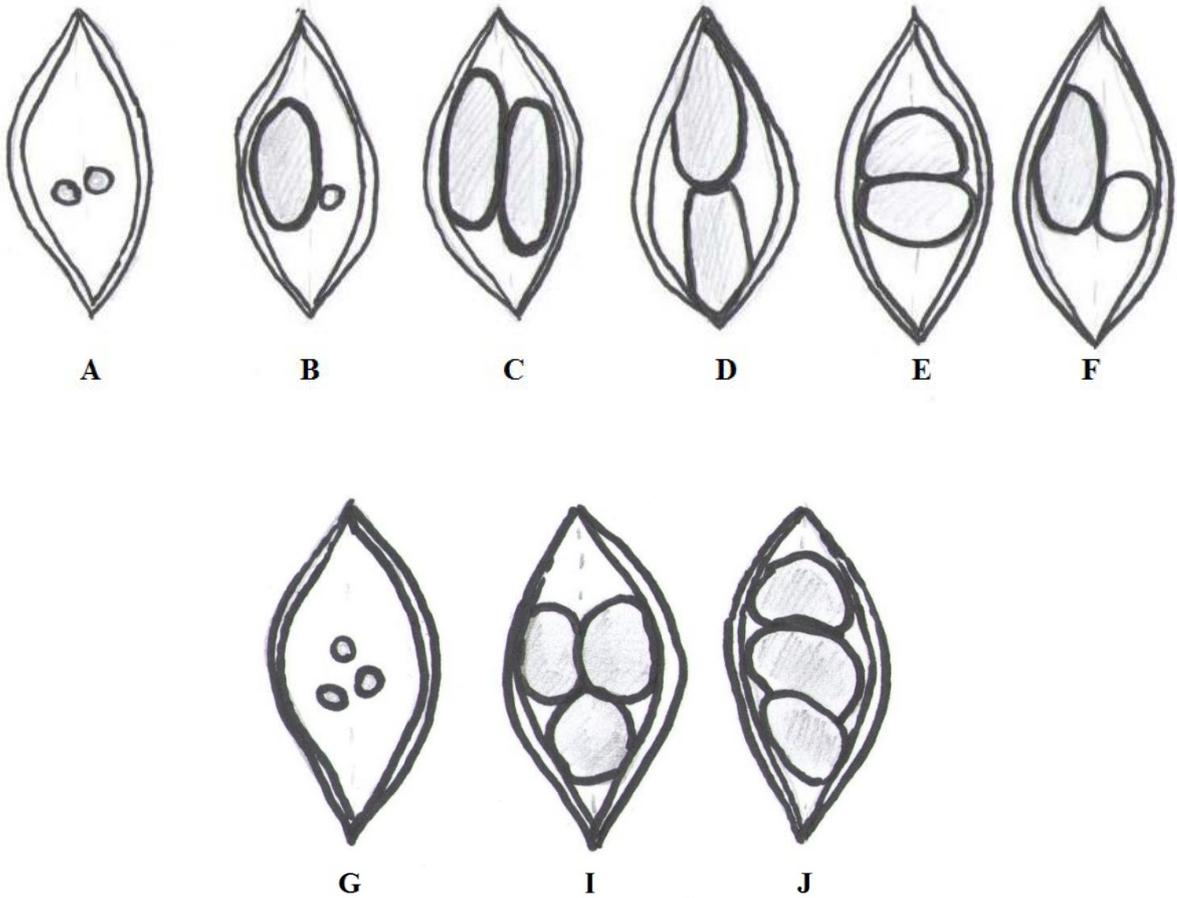


Примечание: А – генеративная почка *M. tripetala*, В – генеративная почка *M. sieboldii*; г.п. – генеративная почка, н.г.п. – недоразвитая генеративная почка; л. – лист; п. – прилистники; щ. – прицветники; б. – бутон

Части околоцветника *M. kobus*

Примечание: А – цветок с 9 элементами околоцветника; В – цветок с 16 элементами околоцветника

Расположение семязачатков в завязи и семян в листовке плода



Примечание: А – два семязачатка в завязи; В – развитие одного семязачатка в семя; С–F – развитие двух семян с разным расположением в листовке; G – три семязачатка в завязи; I, J – развитие трех семян в листовке

Расположение трех семян в листовке *Magnolia officinalis*

Примечание: л. – листовка, с. – семена