

Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Пермский государственный аграрно-технологический университет  
имени академика Д.Н. Прянишникова»

С.Н. Жакова, Л.В. Новоселова

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ  
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И КУЛЬТИВАРОВ  
РОДА СИРЕНЬ (*SYRINGA* L.)**

*Монография*

Пермь  
ИИЦ «Прокрость»  
2020

УДК 58  
ББК 28.5  
Ж 231

*Рецензенты:*

Н.Л. Колясникова, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры ботаники и физиологии растений, ФГБОУ ВО Пермский ГАТУ;

И.И. Шамров, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории анатомии и морфологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

**Ж 231 Жакова, С.Н.**

Репродуктивная биология некоторых видов и культиваров рода Сирень (*Syringa* L.) : монография / С.Н. Жакова, Л.В. Новоселова; Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Пермский государственный аграрно-технологический университет имени академика Д.Н. Прянишникова». – Пермь : ИПЦ «Прокрость», 2020 – 193 с; 21 см – Библиогр.: с.180-184. – 50 экз. – ISBN 978-5-94279-478-1 – Текст : непосредственный.

В монографии изложены результаты исследований авторов по цветению, опылению, эмбриологии видов и культиваров *Syringa*. Данные могут быть использованы для решения спорных вопросов систематики и филогении рода *Syringa*. Работа представляет интерес для ботаников, систематиков, селекционеров, обучающихся и преподавателей вузов сельскохозяйственного и биологического профиля.

**УДК 58  
ББК 28.5**

Печатается по решению научно-технического совета Пермского государственного аграрно-технологического университета имени академика Д.Н. Прянишникова (протокол № 4 от 16 мая 2019 г.)

**Научное издание**

**Жакова** Светлана Николаевна, **Новоселова** Лариса Викторовна

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И КУЛЬТИВАРОВ  
РОДА СИРЕНЬ (*SYRINGA* L.)**

Монография

Подписано в печать. 21.12.20. Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.

Усл. печ. л. 12,06. Тираж 50 экз. Заказ № 18

*ИПЦ «Прокрость»*

Пермского государственного аграрно-технологического университета  
имени академика Д.Н. Прянишникова,

614990, Россия, Пермь, ул. Петропавловская, 23

Тел. (342) 217-95-42

**ISBN 978-5-94279-478-1**

© Жакова С.Н., 2020

© Новоселова Л.В., 2020

© ИПЦ «Прокрость», 2020

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ВИДОВ, ГИБРИДОВ И СОРТОВ РОДА <i>SYRINGA</i> L. (обзор литературы) .....	8
1.1. Биология цветения и опыления.....	8
1.1.1. Строение и развитие цветочных почек.....	8
1.1.2. Особенности строения соцветий и цветков.....	10
1.1.3. Цветение.....	18
1.1.4. Опыление.....	23
1.2. Эмбриология.....	27
1.2.1. Дифференциация структур цветка.....	28
1.2.2. Андроцей. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита..	29
1.2.3. Гинецей. Мегоспорогенез и развитие женского гаметофита...	32
1.2.4. Оплодотворение, эмбриогенез и эндоспермогенез.....	34
1.3. Плодообразование.....	36
2. ОБЪЕКТЫ, МЕСТО И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	41
2.1. Объекты исследований.....	41
2.1.1. Систематическое положение.....	41
2.1.2. Ботаническая характеристика.....	42
2.2. Природно-климатические условия и характеристика сирингария учебного ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля.....	50
2.3. Методы исследований.....	53
2.3.1. Исследования биологии цветения и опыления.....	53
2.3.2. Цитоэмбриологические исследования.....	55
2.3.3. Исследования показателей семенной продуктивности.....	57
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	58
3.1. Цветение и опыление видов, гибридов и сортов <i>Syringa</i> .....	58
3.1.1. Сроки цветения.....	58
3.1.2. Биология цветения видов и гибридов <i>Syringa</i> .....	62
3.1.3. Биология цветения сортов <i>S. Vulgaris</i> .....	78
3.1.4. Посещаемость насекомыми.....	96
3.1.5. Особенности цветения видов, гибридов и сортов <i>Syringa</i> .....	97
3.2. Развитие и строение репродуктивных структур.....	100
3.2.1. Формирование цветочных почек, развитие соцветий и цветков...	100
3.2.2. Строение и развитие мужских репродуктивных структур.....	101
3.2.3. Строение и развитие женских репродуктивных структур.....	126
3.2.4. Соотношение развития мужских и женских репродуктивных структур.....	158
3.2.5. Плодоцветение.....	162
3.2.6. Особенности развития и строения репродуктивных структур видов и гибридов <i>Syringa</i> .....	166
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	169
ВЫВОДЫ.....	177
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	179
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	180
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	185

## ВВЕДЕНИЕ

Сирень – одно из самых популярных декоративных древесных растений. В европейском садоводстве упоминается с 1563 г. Среди декоративных кустарников сирень наиболее часто используемая культура. Ее отличают высокая декоративность и многолетняя устойчивость [1].

Род *Syringa* L. включает 30 видов. Наиболее декоративны многочисленные сорта *S. vulgaris*. Они различаются по типу цветка (цветки простые и махровые) и окраске цветка. Мировой ассортимент насчитывает 1701 культивар, все они занесены в Международный регистр рода Сирень [2].

Представители рода *Syringa* изучены в различных направлениях. Морфология и онтогенез описаны А. Н. Громовым [3], В.К. Горб [4], З.С. Луневой и др.[5], И.Ф. Стрекаловым и Н.И. Потаповой [6], И.Б. Окуновой и др.[7]. Сезонный ритм развития и цветения, биологические особенности интродуцированных видов, сортооценка изучались на базе коллекций крупных ботанических садов: в России (г. Москва), Украине (г. Киев), Белоруссии (г. Минск), Узбекистане (г. Ташкент). В последних работах эти вопросы освещены И.В. Окуновой и др. [7], Н.В. Поляковой [8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15]. Р.И. Лоскутовым [16], Г.А. Синогейкиной [17]. Исследования по вегетативному размножению сирени выполняются в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН [7], в Ботаническом саду г. Уфы [18], в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН [19]; исследования по микроклональному размножению ведутся в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН [20, 21], в Ботаническом саду Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова [22], на Плодовой опытной станции Московской сельскохозяйственной академии им. К.А.Тимирязева [23, 24].



Малоизученными остаются вопросы биологии цветения и опыления, а также эмбриология представителей рода *Syringa*, что и определяет актуальность и новизну наших исследований. Так, не изучен суточный ход и характер раскрытия цветков в соцветии, влияние условий микроклимата на процесс цветения, посещаемость растений насекомыми. Имеющиеся в литературе работы единичны, представленные в них сведения носят неполный или отрывочный характер, касаются изучения лишь некоторых представителей *Syringa*.

Эмбриологические данные по роду *Syringa* приводятся в характеристике семейства *Oleaceae* [25, 26]. Они представляют собой фрагменты эмбриологического изучения 5 видов и 2 гибридов – *S. amurensis* Rupr. из подрода *Ligustrina* (Rupr.) K. Koch.; *S. vulgaris* L., *S. × chinensis* Schmidt ex Willd. (*S. protolaciniata* × *S. vulgaris*), *S. × persica* L. (происхождение точно неизвестно) из подрода *Syringa*, секции *Syringa*; *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *S. villosa* Vahl, *S. reflexa* C.K. Schneid. из подрода *Syringa*, секции *Villosae* C.K. Schneid. Более полно формирование и развитие репродуктивных структур рассмотрены лишь у четырех видов – *S. amurensis* Rupr., *S. vulgaris* L., *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. и *S. villosa* Vahl в цикле работ М.А. Иванова и Е.А. Шаренковой в 1969–1970 гг. [27, 28, 29, 30] в условиях г. Иркутска. За последние годы исследования проводились в Польше – изучено формирование и развитие репродуктивных структур *S. vulgaris* L. [31,32]. В России цитоэмбриологические исследования *Syringa* нам неизвестны.

**Цель работы** – изучить цветение и опыление, морфологические и эмбриологические особенности строения и развития репродуктивных структур представителей рода *Syringa* L. в связи с селекцией.

**Объекты исследований** – виды и межвидовые гибриды рода *Syringa* L. из секции *Villosae* C.K. Schneid.: *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *S. emodi* Wall. ex Royle, *S. wolfii* C.K. Schneid., *S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh., *S. villosa* Vahl, *S.* × *prestoniae* McKelvey (*S. komarowii* subsp. *reflexa* × *S. villosa*), *S.* × *henryi* C.K. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa*); и из секции *Syringa*: *S. vulgaris* L. и 11 сортов *S. vulgaris*: с простой формой цветка – 'Ludwig Spath', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Marie Legraye', 'Индия'; махровой формой цветка – 'Katherine Havemeyer', 'President Grevy', 'Mme Lemoine', 'Jules Simon', 'Mme Jules Finger', 'Paul Deschanel', 'Mme Abel Chatenay'.

**Научная новизна.** Впервые изучено цветение видов и культиваров рода *Syringa* в условиях г. Перми. На основе этих данных разработано обладающее широкими функциональными возможностями приложение в среде программирования *Visual Basic for Excel* «Сирень. Соцветия» и «Сирень. Цветки», позволяющее анализировать и преобразовывать исходные данные по изучению процесса цветения. Впервые проведена кластеризация парциальных соцветий и составлены схемы строения сложных соцветий 6 видов, 2 межвидовых гибридов и 11 сортов *Syringa*. Получены новые данные, касающиеся последовательности раскрытия цветков в сложном соцветии.

Впервые проведено цитоэмбриологическое исследование процессов формирования и развития мужских и женских репродуктивных структур у *S. emodi* Wall. ex Royle, *S. wolfii* C.K. Schneid., *S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh., *S.* × *prestoniae* McKelvey, *S.* × *henryi* C.K. Schneid. Также получены новые сведения о развитии репродуктивных структур *S. vulgaris* L., *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. и *S. villosa* Vahl. Определена фертильность пыльцевых зерен, установлены значения плодоцветения в условиях естественного и изолированного опыления.

## **Теоретическое и практическое значение работы**

Данные по цветению и опылению дополняют сведения по репродуктивной биологии видов и культиваров *Syringa*. Разработанное программное приложение может быть использовано для анализа процесса цветения и оценки декоративных показателей других культур. Схемы строения соцветий могут служить диагностическими признаками при характеристике видов и культиваров *Syringa*.

Материалы эмбриологических исследований рода *Syringa* дополняют характеристику семейства *Oleaceae*, которая важна как для систематиков, так и для селекционеров.

Материалы работы используются для получения исходного селекционного материала рода *Syringa* L. в учебном ботаническом саду имени профессора А.Г. Генкеля и в учебном процессе на кафедре ботаники и физиологии растений ФГБОУ ВО Пермский ГАТУ.

Работа выполнена в рамках гранта «Ведущие научные школы» НШ-5282.2014.4, «Разработка теории репродукции растений с позиций проблемы целостности и надежности биосистем. Поливариантность морфогенетических программ развития, естественные и искусственные модели их реализации».

За период работы выполнено более 19 000 фиксаций генеративных почек, бутонов разных стадий развития, пыльников и завязей, изготовлено более 1500 постоянных препаратов. Цитоэмбриологический анализ материала полностью осуществлен автором. Анализ полученных результатов проведен автором самостоятельно. Текст монографии иллюстрирован фотографиями и рисунками автора.

# 1. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ВИДОВ, ГИБРИДОВ И СОРТОВ РОДА *SYRINGA* L. (обзор литературы)

## *1.1. Биология цветения и опыления*

### **1.1.1. Строение и развитие цветочных почек**

Виды сирени – листопадные кустарники от 1,5 до 6 м, реже – небольшие деревья от 12 до 25 м высоты. Побеги имеют дихотомическое ветвление. Почки, открытые в пазухах листьев, одиночные [4, 6, 33].

На однолетнем побеге супротивно располагаются пазушные почки; зачастую их строго супротивное расположение нарушается, приближаясь к очередному. В пределах узла на побеге формируются две почки, иногда три; изредка в кусте встречаются побеги только с тройными почками.

Самые большие почки на конце побега обычно бывают генеративными, все нижерасположенные почки – вегетативные. Из генеративных почек развиваются соцветия. Иногда в паре почек одна генеративная – дает соцветие, другая вегетативная – ростовой побег. Вегетативные почки образуют парные побеги продолжения, за счет которых происходит рост куста в высоту. Сила роста этих побегов зависит от размера почек, так что самые длинные побеги вырастают из верхней пары вегетативных почек.

На однолетнем побеге в следующем году прорастают не все почки. Всегда считаются спящими маленькие сближенные почки в его основании. Если конечные почки побега вегетативные, то пробуждается большое число почек: кроме сильных ростовых побегов, из верхних одной-двух пар почек образуется еще две-четыре пары укороченных и более слабых из почек в средней части побега. Если же на однолетнем

побеге были соцветия, то побеги-продолжения развиваются только из одной-двух пар нижележащих вегетативных почек; остальные почки не пробуждаются.

Генеративные почки крупные, длиной до 8 мм, заостренно-яйцевидные, снаружи защищены двумя-тремя парами кроющих чешуй. Окраска чешуй связана с окраской цветков: у светлоокрашенных сортов она желтовато-зеленая, у темноокрашенных – вишнево-бурая. Эти почки зимуют с уже заложеным соцветием.

Вегетативные почки мельче, более удлинённые. От основания к вершине однолетнего побега их длина увеличивается от 1 мм до 1,2 см. Крупная вегетативная почка состоит из трех пар кроющих чешуй, двух-трех пар зачатков низовых листьев и трех-четырех пар зачатков зеленых (срединных) листьев.

Возле сильных почек, как генеративных, так и вегетативных, видны две дочерние почки, расположенные в пазухах нижних супротивных чешуй. В дальнейшем дочерние почки у генеративных участвуют в образовании соцветия, а у вегетативных они иногда развиваются в слабые побеги, но чаще остаются в покое. Нереализованные ростовые почки средней части побега отмирают и опадают, но их дочерние почки сохраняются и переходят в спящие.

Куст сирени обладает огромным резервом спящих почек. Это пазушные почки в нижней части побега, особенно на границе годичных приростов, и дочерние почки. Спящие почки расположены глубоко в коре и не видны. Они сохраняют способность к прорастанию в течение всей жизни куста.

В генеративной почке закладываются листья третьей формации – верховые. Это чешуевидные или недоразвитые зеленые листья, расположенные в основании соцветия. Они отмирают вскоре после окончания цветения [5].

### 1.1.2. Особенности строения соцветий и цветков

Соцветия *Syringa* – парные метёлки [6].

У *S. vulgaris* соцветия представляют собой пазушные метелки, сформировавшиеся из верхней пары боковых почек, реже – еще из одной-двух нижележащих пар; у *S. josikaea*, *S. sweginzowii* и *S. villosa* – из верхушечных почек и одной-пяти боковых. В основании метёлки имеются верховые листья, но иногда они отсутствуют. Внутри соцветий некоторых видов развиваются настоящие зеленые листья (Лунева З.С. и др., 1989). Форма соцветий сильно варьирует, она широко- или узкопирамидная, округло-овальная, яйцевидная и др. Длина метёлки у дикорастущих форм от 10 до 25 см, у сортов она остается в тех же пределах или незначительно усиливается [6].

Цветок *Syringa* соответствует общим характеристикам цветков в семействе *Oleaceae* – гвоздевидный, состоит из чашечки и венчика. Чашечка цветка маленькая, колокольчатая, с четырьмя зубцами, непадающая. Венчик воронковидный, с узкой трубкой, с четырьмя отгибами лепестков. Цветки обоеполые. Тычинок две; они прирастают к трубке венчика ниже зева, реже выступают над венчиком. Столбик нитевидный, заключен в трубку венчика, с двураздельным рыльцем [5]. У разных сортов венчики расположены неодинаково, что и определяет разнообразие сортов. Цветки бывают простые и махровые. Махровые сорта имеют 3–5 венчиков, вставленных друг в друга. У густомахровых сортов в середине цветка развиваются отдельные лепестки без трубочки, тычинки в цветке отсутствуют, столбик и рыльца деформированы. Окраска цветков у видовых сиреней белая, лилово-сиреневая или голубовато-меловая, у садовых форм – самой различной окраски [6].

Строение соцветий и цветков является характеристикой декоративности, а также имеет важное значение в изучении разнообразия и идентификации видов и сортов [5].

Кроме того, проводится изучение строения соцветий с применением трехмерных микроскопических методов на ранних этапах развития, которое может быть использовано в филогенетическом анализе рода как средство оценки и проверки других характеристик, для оценки гомологии различных групп признаков. Также изучение развития соцветий позволит оценить возможности генетического манипулирования строением соцветий для улучшения урожайности и повышения декоративности видов, используемых в садоводстве [34].

В коллекциях обычно содержится по одному экземпляру сорта, поэтому данные о строении соцветия фактически являются морфологическим описанием сорта, важной частью паспорта сорта. Особенно это значимо для сортов, не завязывающих плоды [35].

Изучению этого вопроса в литературе уделяется недостаточно внимания. При изучении и описании соцветий видов и сортов *Syringa* как правило используются следующие характеристики, которые не отражают в полной мере особенности строения и недостаточны для идентификации видов и сортов: форма соцветия, размеры (длина и ширина), плотность; размер и окраска цветков [11, 15, 17, 36, 37].

Впервые достаточно детальное исследование соцветий было проведено в 1950 г. G. Mandy на коллекции *Syringa* в Будапеште [38]. На наш взгляд, работа имеет большую ценность и может быть использована как практическое руководство для описания соцветий и цветков видов и сортов сирени. В своей работе автор также ссылается на немногочисленные

данные, относящиеся к соцветиям *Syringa* и критически относятся к утверждению многих ученых, а именно Hartwig, Dippe, Schneider, Hegi, Boerner, Krussmann, Parev, о том, что для *Syringa* характерно соцветие метёлка, считая это неверным. Для сравнения: А.А. Федоров и З.Т. Артюшенко [39] в работе «Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие» соцветие *Syringa* на примере некоторых видов (*S. vulgaris*, *S. josikaea*, *S. reflexa*) рассматривают как метёлку. Авторы работ о *Syringa* последних лет [2, 7, 11, 17, 36] при описании исследованных видов и сортов *Syringa* также называют соцветие метёлкой.

G. Mandy [39] рассматривает соцветие *Syringa* как тирс и приводит следующие семь типов соцветий, характерных для сортов *S. vulgaris*:

1. *Простой тирс*. Его характерной чертой является то, что боковых осях первого порядка главной оси соцветия находятся цветки на цветоножках. Такой тип соцветия у сортов 'Lucie Baltet', 'Miss Ellen Willimott', 'Hippolyte Maringer', 'Godron', 'Jeanne d'Arc', 'Reine Elisabeth'.

2. *Слегка разветвленный тирс*. Особенностью данного типа соцветий является то, что на боковых осях первого порядка также появляются боковые оси второго порядка, но в незначительном количестве. Здесь существует три варианта расположения цветков: одиночные пары цветков, первичные боковые кисти, вторичные боковые кисти, которые являются разветвлениями от первичных боковых кистей. Такой тип соцветий характерен для сортов: 'Mme Antoine Buchner', 'Mons. Maxime Cornu', 'Van Houtte'.

3. *Разветвленный в нижней части тирс*. Число вторичных боковых осей на первичных боковых в отдельных узлах возрастает, но такие кисти обычно собираются в нижней ча-



сти соцветия. Такой тип соцветия встречается у сортов: 'Guizot', 'Colbert', 'Cavour', 'De Mmiribel', 'Mme Casimir Perier', 'George Bellair', 'Leon Simon', 'Charles Joly', 'Doyen Keteleer', 'Hyazinthenflieder', 'Maximowicz', 'Taglioni', 'Mme. Lemoine', 'Mme Abel Chatenay' и др.

4. *Разветвленный в двух третях соцветия турс.* Тип соцветия отличается от предыдущего числом вторичных кистей, которые появляются в большем количестве на осях первого порядка. Здесь наиболее важные сорта: 'Vauban', 'Decaisne', 'Banquise', 'Mme Florent Stepmann', 'Mirabeau', 'Sensateur Volland', 'Catinat, Saturnale', 'Lamartine'.

5. *Разветвленный в большей части соцветия турс.* Отличается возрастающим числом вторичных кистей, которые в основном появляются на первичных осях. Наиболее важные сорта: 'Frau Berta Damman', 'Congo', 'Goliath', 'Comte de Kerchove', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Michel Buchner', 'Marie Legray', 'Christophe Colomb', 'Jules Simon', 'Boussingault', 'Leon Mathieu' и др.

6. *Мутовчатый турс.* В узлах такого типа соцветия три боковые оси. Мутовчатое соединение имеет два типа: а) боковые оси несут только первичные соцветия, т.е. нет ветвления. Такое соцветие у сорта 'Marechal Bassompierre'; б) боковые оси несут вторичные соцветия, они всегда ветвятся. Такое соцветие представлено у сорта 'Arthur William Paul'.

7. *Сложный турс со вторичными кистями.* Соцветие в основном дважды разветвленное, но из двух нижних узлов образуются длинные боковые оси, которые разделены на 10–13 узлов, и несут одиночные цветки (особенно в терминальной части), так же, как и первичные кисти с несколькими цветками (2–5). Кажется, что соцветие несет больше кистей в базальной части. Такое соцветие имеет сорт 'Grand-Duc Constantin'.

Все выделенные автором типы соцветий сопровождаются схемами соцветий. В русскоязычной литературе схемы соцветий *Syringa* обнаружены нами лишь в двух работах, написанных в 1969 г. иркутскими учеными при изучении *S. villosa* и *S. josikaea* [40] и *S. amurensis* [27]. Представленные авторами схемы соцветий сопровождаются лишь кратким описанием.

G. Mandy [38] в своей работе представил таблицу с количественными показателями по каждому типу соцветия, которые значительно варьируют у сортов *S. vulgaris* (таблица 1):

- количество узлов на главной оси;
- количество терминальных узлов с одиночными парами цветков;
- количество узлов боковых осей;
- общее число цветков в соцветии;
- количество цветков на боковых осях;
- количество вторичных осей;
- количество узлов, несущих вторичные оси.

Таблица 1

Количественные показатели для типов соцветий *S. vulgaris* [38]

№/п	Типысоцветий	Количество узлов на главной оси	Количество терминальных узлов с одиночными парами цветков	Количество узлов боковых осей	Общее число цветков в соцветии	Количество цветков на боковых осях	Количество вторичных осей	Количество узлов, несущих вторичные оси
1	Простой тирс	10–13	1–5	7–10	62–135	3–12	—	—
2	Слегка разветвленный тирс	8–13	2–5	6–10	59–157	2–25	1–4	1–3
3	Разветвленный в нижней части тирс	10–15	1–5	7–13	100–524	2–52	1–6	3–5
4	Разветвленный в двух третях соцветия тирс	10–15	1–5	7–12	130–307	2–35	1–7	4–7

5	Разветвленный в большей части соцветия тирс	7–16	1–4	6–12	105–495	2–60	1–7	6–8
6/a	Мутовчатый тирс (боковые ветви несут только первичные соцветия)	3 x 12	3 x 2	3 x 10	242	2–13	–	–
6/b	Мутовчатый тирс (боковые ветви несут вторичные соцветия)	3 x 9	3 x 2	3 x 7	268	5–20	1–5	3 x 6
7	Сложный тирс со вторичными кистями	11	3	8	289	2–57	2	4

G. Mandy [38] выделил для сортов *S. vulgaris* типы прицветников, основным критерием разделения которых служит длина: узкие ланцетные, широкие ланцетные и острые лопатчатые.

Для идентификации сортов *S. vulgaris* автор различает три формы чашечек венчика:

воронкообразная (чашечка расширяется от основания к верхушке). Примером могут служить цветки у сортов 'Leon Mathieu', 'Catinat', 'Mirabeau', 'Frau Berta Damman', 'Vauban';

полусферическая (чашечка всегда некоротколопастная, отличается от воронкообразной чашечки постоянной глобулярностью). Характерна для сортов 'Guizot', 'Mme Casimir Perier', 'Mme Abel Chatenay';

полуовальная (схожа с полусферической, с одним существенным отличием – чашечка самая широкая в базальной части, ее лепестки обычно короткие. Примеры такого типа чашечек можно видеть у сортов 'Marie Legraye', 'Saturnale', 'Negro', 'Leopold II', 'Lucie Baltet'.

Кроме того, у сортов *S. vulgaris* с простыми цветками G. Mandy [38] выделяет 2 вида трубки венчика:

цилиндрическая трубка, где ширина трубки не изменяется от основания до лепестков, как у сортов 'Catinat', 'Mirabeau', 'Marie Legraye', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Saturnale', 'Negro' и др.;

воронкообразная трубка венчика, которая расширяется к верхушке, как у сортов 'Lamartine', 'Leon Mathieu', 'De Marly', 'Boule Azuree' и др.

4 типа *формы трубки венчика*:

узкая эллиптическая (узкий эллиптический лепесток венчика обычно длиннее, чем две его ширины). Два подтипа относительно верхушки лепестка – острый верхушечный лепесток, как у сорта 'Charles X', 'Reamure' и др., и тупой верхушечный лепесток, как у 'Mirabeau', 'Danton' и др.;

широкая эллиптическая (широкий эллиптический лепесток венчика не длиннее, чем двойная его ширина, обычно она короче). Два подтипа – острый верхушечный лепесток, как у сортов 'Lamartine', 'Leopold II', 'Lucie Baltet' и др., и тупой верхушечный лепесток, как в 'Leon Mathieu', 'Catinat', 'De Marly', 'Marie Legraye' и др.;

овальная (овальный лепесток венчика самый широкий на верхушке). Два подтипа относительно верхушки лепестка – острый верхушечный лепесток, как у сорта 'Saturnale' и др., и тупой верхушечный лепесток;

сферическая, как у сортов 'President Lambeau' и др.

Кроме того, G. Mandy [38] считает, что важна не только форма лепестков венчика, но и их положение, и выделяет 2 типа:

широкий синусовый венчик – лепестки хорошо отделяются, не контактируют ('Charles X', 'Leon Mathieu' и др.);

короткий синусовый венчик – лепестки контактируют между собой, по крайней мере в нижней части ('Lamartine', 'President Lambeau', 'De Marly' и др.).

За последнее десятилетие детально строение соцветий и цветков *Syringa* рассмотрено лишь некоторыми авторами [2, 34, 35]. Так, К.Н. Шуваевой [35] разработан один из вариантов методики учета сортов *S. vulgaris* по строению соцветий. На основании изучения 17 признаков, автором рекомендованы наиболее информативные, с учетом которых составлена таблица для описания морфологических особенностей сортов коллекции *Syringa* Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН. Таковыми признаками являются количество пар метёлок на кусте, их ширина и высота, угол, расстояние до первой почки, количество ответвлений, включая конечный цветок и количество сложных ответвлений.

Также К.Н. Шуваевой [2, 41] разработана методика идентификации сортов *S. vulgaris* по комплексу признаков строения венчика. Идентификационными признаками для сортов с простой формой цветка рекомендованы длина трубки венчика, положение долей отгиба венчика, форма доли отгиба венчика, положение доли отгиба венчика в пространстве; с махровой формой цветка – положение долей отгиба венчика, форма доли отгиба венчика, особенности центра цветка (положение внутреннего ряда долей отгиба по отношению к зеву).

S. Naghiloo и др. [34] привели результаты сравнительного исследования развития соцветий у *Oleaceae*, включая *Syringa* (с использованием трехмерных микроскопических методов). Так, по данным S. Naghiloo и др. [34] соцветие *Syringa* представляет соцветие с более чем 20 ветвями соцветий второго порядка и 10 ветвями соцветий третьего порядка. Главная ось соцветия нарастает моноподиально, а боковые оси – симподиально, образуя парциальные соцветия ботриоидного типа (т.е формируется соцветие тирс). Апекс соцветия первого порядка производит крестообразно расположенные

прицветники, которые сопутствуют апексам соцветий второго порядка. Каждый апекс соцветия первого порядка увеличивается и производит пару общих латеральных примордиев, которые, в свою очередь, развиваются в прицветники и в апексы соцветий третьего порядка. Образование прицветников и апексов соцветий третьего порядка происходит крестообразно. Динамика ветвления в боковом положении происходит быстрее, чем в медиальном положении. Каждый апекс соцветия третьего порядка может продолжить ветвление и образовывать четвертый порядок ветвей. Базальные ветви претерпевают дальнейшее ветвление и по направлению к вершине последовательно становятся менее насыщенными, а исключением прицветников первого порядка. Прицветники прекращают рост после инициации, и их не видно в развитых соцветиях. Имеются кластеры цветков, каждый кластер опирается на один прицветник. Также в работе авторами представлены модели ветвлений у представителей *Oleaceae*, включая *Syringa*.

Таким образом, строение соцветий и цветков видов и сортов *Syringa* имеет важное морфологическое и декоративное значение, данные могут быть использованы в идентификации и селекционной работе. Исследования по данной тематике единичны и касаются в большей степени сортов *S. vulgaris*, поэтому вопрос требует дальнейшего изучения.

Несомненно, работы G. Mandy [38], К.Н. Шуваевой [2, 35, 41] и S. Naghiloo и др. [34] представляют большую ценность в идентификации соцветий и цветков видов и сортов *Syringa*.

### 1.1.3. Цветение

Сведения литературы по цветению видов и сортов *Syringa* касаются изучения сроков и продолжительности цветения в рамках работ по интродукции, суточного ритма раз-

вития растений, оценке декоративности, а также вопросов биологии цветения и опыления.

Изучение сроков и продолжительности цветения видов и сортов *Syringa* является неотъемлемой частью исследований сезонного ритма их развития. Фенологические наблюдения имеют важное значение для интродукционного изучения видов, поскольку позволяют судить о том, насколько изучаемые виды соответствуют климату района интродукции. На основе результатов наблюдений за сезонным развитием растений разрабатываются рекомендации по подбору ассортимента видов и сортов для озеленения населенных пунктов региона [14]. Работы такого характера отмечены нами в литературе начиная с 1960 г.

Результаты изучения сезонного развития видов, гибридов и сортов сирени представлены в научных работах ученых европейской части России, Сибири и Дальнего Востока. Так, изучены сроки цветения *S. vulgaris* и *S. amurensis* в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета [42]; *S. vulgaris* и *S. villosa* в условиях Южного берега Крыма [43]; сорта *S. vulgaris* из коллекции дендрария Ботанического сада Академии наук Украинской ССР [44], *S. wolfii*, *S. villosa*, *S. josikaea*, *S. vulgaris*, *S. amurensis* в Алтайском крае [45], сортов *S. vulgaris* в Чуйской долине Киргизии [46]; *S. vulgaris*, *S. amurensis*, *S. villosa* в Иркутске [47] и др.

В последние годы исследования сезонного ритма развития и цветения сирени также многочисленны. В литературе представлены сроки цветения видов, гибридов и сортов коллекции сирени Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина в Москве [7]; *S. josikaea* в различных районах Тюмени [48]; видов, гибридов и сортов коллекции Уфимского ботанического сада [12, 14]; видов и гибридов дендрария

института леса имени В.Н. Сукачева СО РАН в г. Красноярске [16], видов и гибридов коллекции ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН [36], родительских сортов и гибридов *S. vulgaris* в лесостепи Алтайского края [17], *S. oblata* var. *dilatata* и *S. meyeri* 'Palibin' в Ботаническом саду Университета Марии Кюри-Склодовской в Польше [49] и др.

Сроки и продолжительность цветения *Syringa* являются важнейшими характеристиками их декоративности [7, 51].

С целью выведения новых форм и сортов, характеризующихся высокими декоративными качествами в сочетании с разными сроками и продолжительностью цветения, проводят более детальное изучение процесса цветения. Важными показателями при этом являются продолжительность цветения отдельного куста и соцветия, характер цветения соцветий и раскрытия цветков в связи с их морфологией, суточный ход цветения и его взаимосвязь с условиями микроклимата, активность насекомых-опылителей.

Следует отметить, что работы по изучению биологии цветения *Syringa* единичны. Представлены результаты исследований по биологии цветения *S. josikaea* и *S. villosa* в условиях Иркутска [40]. Так, начало цветения исследуемых видов относится ко второй декаде июня. Средняя продолжительность цветения *S. josikaea* составляет 19 дней, *S. villosa* – 17 дней. Распускание соцветий на кусте и цветков в соцветиях у *S. villosa* протекает в короткий срок – более интенсивно, чем у *S. josikaea*. Уже на 4-й–5-й день от начала цветения у нее наблюдалось массовое распускание цветков в соцветии. У *S. josikaea* массовое распускание цветков отмечено на 8-й–9-й день от начала цветения. В фазу цветения все соцветия у *S. josikaea* вступают на 11-й–12-й день, у *S. villosa* на 7-й–8-й



дни. Продолжительность цветения одного соцветия у *S. josikaea* – 10–12 дней, у *S. villosa* – 7–9 дней, продолжительность жизни цветка 5 и 4 дня соответственно.

Также приводятся данные по биологии цветения и опыления *S. vulgaris*, *S. josikaea* и *S. amurensis* в условиях Минска [52]. Продолжительность цветения отдельного куста, соцветия и цветка у исследуемых видов неодинакова и изменяется в зависимости от погодных условий весны. Цветение *S. vulgaris* происходит с 15–29 мая по 5–13 июня и продолжается 19–23 дня, *S. josikaea* – с 28–29 мая по 15–18 июня и продолжается 18–18 дней, *S. amurensis* – с 15 по 30 июня – 2 июля и длится 15–17 дней. Период распускания всех цветков в соцветии у *S. vulgaris* продолжается 14 дней, у *S. josikaea* – 6, у *S. amurensis* – 11. Больше всего за сутки распускается цветков в соцветии у *S. vulgaris* и *S. amurensis* на 4-й–5-й день, у *S. josikaea* на 4-й день и сравнительно более дружно. Все соцветия на кусте вступают в фазу цветения у *S. vulgaris* – на протяжении 10 дней, *S. josikaea* – на протяжении 5 дней, у *S. amurensis* – 8 дней. У *S. vulgaris* пыльца и пестик готовы к оплодотворению в период распускания цветка, у *S. josikaea* – в стадии лопнувшего бутона, у *S. amurensis* в стадии полного раскрытия цветка. Наилучшим сроком для оплодотворения у *S. vulgaris* являются первые 4 дня от начала раскрывания цветков, у *S. josikaea* – первые два дня, у *S. amurensis* – первый день.

Сроки цветения *Syringa* Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина в Москве растянуты до 32 дней. Средняя дата зацветания 19 мая, для группы поздних гибридов – 12 июня [1]. Продолжительность цветения сильно варьирует по годам и зависит от погоды в период цветения. В жаркую и сухую погоду *Syringa* отцветает быстрее. Наибольшая продолжительность цветения характерна для сорта *S. vulgaris* –

19 дней, затем сорта ранних гибридов – 16 дней, и наконец, сорта поздних гибридов – 12 дней. Продолжительность цветения отдельных сортов варьирует у *S. vulgaris* от 11 до 33 дней, среди ранних гибридов – от 11 до 24 дней и среди сортов поздних гибридов – от 7 до 20 дней. Сорта с махровыми цветками отличаются более продолжительным цветением по сравнению с простыми [7].

Сирени в ботаническом саду г. Уфы зацветают в среднем между 17 мая и 24 июня. Самым ранним сроком зацветания среди видов характеризуется *S. vulgaris* – в среднем 18 мая. К группе зацветающих в средние сроки (29 мая – 2 июня) относится большинство видов коллекции. Позже всех зацветают два дальневосточных вида – *S. amurensis* и *S. amurensis* var. *japonica* (18–24 июня). Начало цветения не зависит от фактора года, но связано с видовыми особенностями. Виды *Syringa* в условиях Уфимского ботанического сада цветут в среднем 18 дней. Минимальная продолжительность цветения зафиксирована у *S. amurensis* и *S. amurensis* var. *japonica* (12,5 и 11,5 дней); максимальная – у *S. josikaea* и *S. sweginzowii* (по 21,5 день). Остальные виды по продолжительности цветения мало отличаются между собой. Максимальное количество цветков наблюдалось на 7-й–9-й дни от начала цветения. При этом температура воздуха составляла 22–25°C, влажность воздуха 45–71 мм. рт. ст. Это были наивысшие температурные показатели и средние значения влажности за период цветения. Продолжительность цветения одного цветка составляла 7–20 дней. Нижние цветки цвели в 1,5–1,7 раз дольше верхних. Время цветения отдельного соцветия составляло от 16 до 26 дней [10, 12].

Подробные наблюдения за биологией цветения велись у *S. oblata* var. *dilatata* и *S. meyeri* 'Palibin' в Ботаническом саду Университета Марии Кюри-Склодовской в Польше в период

с 2009 по 2012 гг. Цветение видов начиналось в середине мая и продолжалось до середины июня. Продолжительность цветения колебалась от 21–24 дней (*S. oblata* var. *dilatata*) и до 22–29 дней (*S. meyeri* 'Palibin'). Немного более интенсивное раскрытие цветков отмечено у *S. meyeri* 'Palibin'; около 60% цветков, раскрывающихся за одни сутки, было раскрыто уже к 8.00. Большинство цветков *S. oblata* var. *dilatata* раскрывались между 8.00–9.00. В последующие часы (10.00–18.00) около 1–10% цветков раскрывались с интервалом в один час. Видоспецифичность продолжительности жизни цветка не отмечена. Независимо от погодных условий большая продолжительность жизни выявлена у цветка *S. oblata* var. *dilatata* –  $5,9 \pm 2,2$  дней, у *S. meyeri* 'Palibin' –  $4,5 \pm 1,7$  дней. Авторами наблюдалось значительное удлинение трубки венчика между фазой набухшего бутона и фазой созревания пыльцы во время развития цветка. У обоих изученных видов трубка венчика удлинялась в два раза, начиная со стадии набухшего бутона до стадии пыления [49].

#### 1.1.4. Опыление

Растения *Syringa* являются энтомофильными, преобладающим способом опыления является мелиттофилия [6]. Также цветки опыляются серфидами, мелкими жучками и трипсами [40]. Отмечено посещение цветков шмелями, бабочками, мелкими жучками и муравьями [52].

В. Denisow и М. Strzałkowska-Abramek [49] при изучении *S. oblata* var. *dilatata* и *S. meyeri* 'Palibin' отмечают, что, несмотря на энтомофильные особенности цветков, из-за очень глубокой трубки венчика насекомые-посетители редко используют аттрактанты. На цветках наблюдались различные группы насекомых-посетителей, включая пчел, хотя их численность была крайне низкой (всего один-два посетителя в

час). Чешуекрылые, питающиеся на цветках, наблюдались на обоих видах *Syringa* только в первой половине дня. Выявлено, что взрослые особи, используя длинный хоботок, добирались до нектара, скрытого в основании глубокой трубки венчика. Насекомые-посетители с коротким хоботком иногда добывали нектар, но в основном в середине дня.

По данным М.А. Иванова и Е.А. Шаренковой [30] *S. amurensis*, *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. vulgaris* принадлежат к типичным перекрестно опыляемым растениям. По наблюдениям Е.А Шаренковой [40] *S. josikaea* и *S. villosa* самобесплодны, естественное самоопыление у них затруднено, несмотря на то, что пыльники расположены непосредственно над рыльцами и пыльца с них при стряхивании соцветий ветром, падая, не минует их.

По данным А.Н. Громова [3] у *S. vulgaris* для процесса самоопыления необходимо внешнее раздражение пестика. Сорты *S. vulgaris* неодинаково относятся к опылению собственной пыльцой. Большинство ее сортов самонесовместимо. У махровых цветков отдельные лепестки часто закручиваются внутрь трубки венчика, что препятствует опылению.

Цветок *Syringa* – актиноморфный, обоеполый. Пыльца и рыльце пестика созревают в разное время [3]. Сведения по этому вопросу в литературе противоречивые. Имеются данные как о протандрии, так и протогинии. Так, по данным Е.А Шаренковой [40] у *S. josikaea* и *S. villosa* пыльники начинают пылить раньше, чем созревает пестик. Вскрываются они продольной боковой щелью и неодновременно. Один из пыльников лопается сразу после раскрытия бутона, второй спустя 5–6 часов после раскрытия первого. Пыление наблюдается в течение двух дней. Появление жидкости на рыльце отмечается на вторые сутки, а наибольшее выделение секрета – на

третьи сутки от начала раскрытия цветка. Восприимчивость рыльца к пыльце сохраняется 7–8 дней, однако после третьего дня она резко падает и на шестой день становится незначительной (8–13%). Таким образом, разница в созревании пыльцы и восприимчивости рыльца составляет 1–2 дня, чего, по мнению автора, вполне достаточно для устранения возможности массового самоопыления.

В совместной работе М.А. Иванова и Е.А. Шаренковой [27, 28, 29] также приводятся сведения о созревании рылец у *S. amurensis* – через 9–11 часов после раскрытия цветка. Наибольшие выделения на рыльце у *S. amurensis* отмечены через 17–20 часов после раскрытия бутона.

Результаты исследования А.Н. Громова [3] указывают на протогинию – пыльца цветка *S. vulgaris* созревает на 8–10 часов позже рыльца пестика. Лопасте рыльца пестика начинают расходиться одновременно с распусканием цветка. Через 2–3 часа они увлажняются липким, прозрачным секретом, что говорит о готовности к оплодотворению. Пыльники же начинают пылить только к вечеру и пылят 3–4 дня. Рыльце пестика сохраняет свою жизнеспособность и находится в увлажненном состоянии 10–12 дней до полного увядания цветка [3].

К такому же выводу пришла В.Ф. Бибикина [52], изучая генеративные органы трех видов – *S. josikaea*, *S. amurensis* и *S. vulgaris*. Рыльца становятся физиологически активными раньше, чем начинают пылить пыльники и остаются активными еще несколько дней после того, как прекращается высыпание пыльцы. Большой период восприимчивости пестика у *S. vulgaris* – 13 дней, затем у *S. josikaea* – 7 дней и *S. amurensis* – всего один день. Пестик способен воспринимать пыльцу в стадии бутона за один-два дня до его раскрытия. Жизнеспособность пыльцы сохраняется у *S. josikaea* – три-четыре дня, у *S. amurensis* – до двух дней.

По данным В.Г. Рубаник и др., [53] у *S. vulgaris* рыльце пестика становится физиологически активным в стадии готового к раскрытию бутона. Пыльники лопаются и выделяют жизнеспособную пыльцу через 19–29 часов после растрескивания бутона, у *S. josikaea* – через 6–8 часов после полного раскрытия цветка. Под изолятором пестики у *S. vulgaris* сохраняют жизнеспособность в течение 16–17 дней, у *S. josikaea* – в два раза меньше. Лучшим временем для опыления *S. vulgaris* считают 2–3 день после распускания цветков. Пыльца начинает прорасти только при растрескивании пыльников и жизнеспособна она 4–5 дней. Лучшее время для опыления 9–11 часов утра. Прорастание пыльцевых зерен на рыльце пестика начинается через 15–30 мин после опыления.

В последние годы работы в этом направлении также немногочисленны. Так, по наблюдениям В. Denisow и М. Strzałkowska-Abramek [49], пыление у *S. oblata* var. *dilatata* и *S. meyeri* 'Palibin' начинается через 3–4 часа после раскрытия цветков. Большинство пыльников вскрываются между 12:00 и 15:00. Обычно пыльца высыпается из пыльников одновременно. При средней температуре воздуха 25–30°C пыление интенсивное и вся пыльца из пыльников высыпается за 2–3 часа. Во время падения температуры в среднем до 15–20°C процесс замедляется и длится 5–8 часов.

Z. Li и др. [54] в своей работе приводят данные о прорастании и жизнеспособности пыльцы семи видов *Syringa*, а также влиянии условий хранения на прорастание пыльцы.

Н.В. Поляковой и др. [11] определена жизнеспособность и прорастание пыльцы для 10 видов и одной формы *Syringa*. Максимальный процент прорастания пыльцевых зерен приходится на *S. velutina* (55%), минимальный – у *S. emodi* (13%) и *S. vulgaris* (17%). На основе корреляционного анализа установлено, что между жизнеспособностью пыльцы

и качеством семян имеется тесная положительная зависимость.

Таким образом, вопросам биологии цветения и опыления видов и сортов *Syringa* в литературе уделяется недостаточное внимание. Не изучен суточный ход и характер раскрывания цветков в соцветии, влияние условий микроклимата на процесс цветения, посещаемость растений насекомыми. Имеющиеся работы единичны, представленные в них сведения фрагментарны и касаются изучения лишь некоторых видов и сортов *Syringa*.

## 1.2. Эмбриология

Эмбриологические данные по роду *Syringa* фрагментарны, приводятся в характеристике семейства *Oleaceae* [25, 26]. Они основываются на изучении 5 видов и 2 гибридов – *S. amurensis* Rupr. из подрода *Ligustrina* (Rupr.) K. Koch.; *S. vulgaris* L., *S. × chinensis* Schmidt ex Willd. (*S. protolaciniata* × *S. vulgaris*), *S. × persica* L. (происхождение точно неизвестно) из подрода *Syringa*, секции *Syringa*; *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *S. villosa* Vahl, *S. reflexa* C.K. Schneid. из подрода *Syringa*, секции *Villosae* C.K. Schneid.

Этапы формирования и развития андроеца и гинецея рассмотрены у четырех видов – *S. amurensis* Rupr. из подрода *Ligustrina* (Rupr.) K. Koch, *S. vulgaris* L. из подрода *Syringa*, секции *Syringa*, *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. и *S. villosa* Vahl из подрода *Syringa*, секции *Villosae* C.K. Schneid. [27, 28, 29, 30] в условиях Иркутска в 1960–1970 гг. За последние годы исследования по данной тематике единичны: представлено развитие женской генеративной сферы, а также влияние высоких температур на формирование семязачатков сорта 'Mme Florent Stepmann' *S. vulgaris* L. в условиях Польши [31, 32].

### 1.2.1. Дифференциация структур цветка

Подробное описание развития цветочных почек, дифференциации структур цветка было представлено М.А. Ивановым и Е.А. Шаренковой в 1969–1970 гг. в цикле работ по изучению биологии цветения и эмбриологии четырех видов – *S. amurensis*, *S. vulgaris*, *S. josikaea* и *S. villosa* – в условиях г. Иркутска [27, 28, 29, 30]. Также имеются данные по развитию структур цветка у сорта 'Mme Florent Stepmann' *S. vulgaris* в условиях Польши [31, 32].

По М.А. Иванову и Е.А. Шаренковой [30], отдельные данные по формированию цветочных почек *Syringa* представлены в работах Э. Вольфа в 1915 г., у Н.К. Вехова в 1953 г., З.С. Луновой в 1960 г. и Н.А. Громова в 1963 г. Авторами сообщается, что цветочные почки закладываются на концах облиственных побегов в год, предшествующий цветению, но не приводят исчерпывающей информации о времени их закладки и о ходе развития соцветий и цветков.

Цветочные почки *Syringa* закладываются на концах однолетних побегов спустя несколько дней после окончания цветения. В условиях г. Иркутска у *S. vulgaris* это происходит в середине июня, у *S. villosa* и *S. josikaea* – в начале июля, у *S. amurensis* во второй декаде июля [30].

Через 15–17 дней после окончания цветения на продольных срезах почек в развивающихся соцветиях хорошо видны главная ось и бугорки боковых осей первого и второго порядков. Рост и дифференциация осей в условиях г. Иркутска происходит у *S. vulgaris*, *S. villosa* и *S. josikaea* в течение июля, у *S. amurensis* – в августе и начале сентября.

Зачатки чашелистиков и лепестков, а также бугорки пыльников обнаруживаются у *S. vulgaris*, *S. villosa* и *S. josikaea* в конце июля или начале августа; у *S. amurensis* – в



конце октября и только в нижней части соцветия [27, 28, 29, 30]. По данным А.Ј. Jedrzejuk и А. Lukaszewska [31] в условиях центральной Польши у *S. vulgaris* этот процесс наблюдается во второй декаде июля.

Дифференциация цветков у *S. amurensis* начинается в начале мая, в год цветения, но их дальнейший рост и развитие протекают более интенсивно. Так, в первой декаде мая обнаруживаются бугорки чашелистиков и лепестков, в начале второй декады мая – небольшие бугорки будущих тычинок, в середине третьей декады мая – дифференциацию всех структур цветка. Также авторы отмечают, что у этого вида процесс развития цветков в пределах соцветия идет крайне асинхронно. В одном и том же соцветии, даже на одной ветви можно наблюдать цветки, почти полностью сформировавшиеся и только еще закладывающиеся в виде бугорков [27].

Гинецей у всех исследованных видов отстает в развитии от андроеца. Даже у хорошо развитых цветков *S. vulgaris* в нижней части соцветия осенью года, предшествующего цветению, появляются лишь слабые зачатки плодолистиков, тогда как пыльники уже имеют бобовидную форму и в них начинают формироваться гнезда [30].

Дифференциация структур в почках прекращается к октябрю и возобновляется в марте следующего года [30, 31].

### **1.2.2. Андроец. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита**

Эмбриологические данные по развитию мужских репродуктивных структур *Syringa* приводятся в характеристике семейства *Oleaceae* [25, 26]. Они основываются на изучении 5 видов – *S. amurensis*, *S. vulgaris*, *S. josikaea*, *S. villosa*, *S. reflexa* и двух гибридов – *S. × persica* и *S. × chinensis*.

Полные данные по развитию мужских репродуктивных структур представлены для четырех видов: *S. amurensis* [27], *S. josikaea*, *S. villosa* [28] и *S. vulgaris* в условиях г. Иркутска [29] и центральной Польши на примере сорта 'Mme Florent Stepmann' *S. vulgaris* [31].

Андроцей *Syringa* представлен двумя тычинками цилиндрической формы, появляющимися в виде бугорков, состоящих из однородных меристематических клеток [30].

Пыльник *Syringa* 4-гнездный. Стенка пыльника развивается центробежно по типу двудольных [26].

Первичная археспориальная ткань появляется в субэпидермальном слое пыльника *S. villosa* в конце апреля – начале первой декады мая, у *S. josikaea* – во второй декаде мая [28], у *S. amurensis* – в третьей декаде мая [27]; у *S. vulgaris* в пыльниках нижних цветков соцветия – осенью, в год, предшествующий цветению, а в верхних цветках – в марте следующего года [29].

Сформированная стенка гнезда состоит из эпидермиса, однослойного эндотеция, в клетках которого по мере созревания пыльника появляются фиброзные утолщения, 2–5 средних слоев и тапетума секреторного типа. Средние слои эфемерные и к завершению мейоза I лизируются. Большие одноядерные клетки эпидермиса к этому времени вытягиваются в длину и в них появляются вакуоли. Клетки тапетума крупные, первоначально одноядерные, затем многоядерные с орбикулами. Эндотеций дифференцируется в фиброзный слой. На стадии двухклеточных пыльцевых зерен клетки эпидермиса значительно увеличены, фиброзный слой становится нерегулярно двухслойным [25].

Мейоз в материнских клетках микроспор происходит у *S. vulgaris* и *S. amurensis* за три недели до начала цветения, у

*S. villosa* и *S. josikaea* – за 12–13 дней. Продолжительность мейоза у *S. villosa*, *S. josikaea* и *S. amurensis* 6–7 дней, у *S. vulgaris* – 5–6 дней [27, 28, 29]. Такие же данные по срокам прохождения мейоза получены у *S. vulgaris* польскими учеными [31].

При мейозе у *S. vulgaris* легко установить последовательность и совпадение отдельных фаз деления материнских клеток микроспор с определенными фазами развития тапетума и других слоев пыльника. В самом начале профазы первого деления клетки всех слоев пыльника не отличаются друг от друга. Первыми в стенке, кроме эпидермиса, дифференцируется тапетум и его клетки очень рано выделяются по строению и хорошо отличаются от смежных клеток среднего слоя. Средний слой состоит из 1–2 рядов клеток, к концу профазы первого деления начинает сплющиваться. У фиброзного слоя начинается утолщение стенок [29]. По данным [31], у *S. vulgaris* формируется 2–3 ряда клеток среднего слоя.

Микроспороциты в течение профазы мейоза плотно прилегают друг к другу. Они угловатой формы и лишь к концу профазы округляются и в их периплазматическом пространстве между плазмалеммой и клеточной оболочкой откладывается каллоза. Формирование тетрад микроспор осуществляется по симультанному типу [25, 26]. Микроспоры остаются соединенными общей оболочкой материнской клетки в течение 2–3 дней. По мере их роста цитоплазма сильно вакуолизируется [30].

Пыльцевые зерна двухклеточные. Вегетативная клетка с крупным ядром, запасным крахмалом и белком в цитоплазме. Генеративная клетка довольно крупная, линзовидная, с небольшим ядром и обильной плотной цитоплазмой [26].

Первое деление ядра микроспоры с образованием вегетативной и генеративной клеток у *S. villosa* и *S. josikaea* про-

исходит за четыре дня до начала цветения [28], у *S. vulgaris* [29] и *S. amurensis* [27]– за четыре дня до вскрытия пыльников.

Деление генеративной клетки происходит в пыльцевом зерне, находящемся на рыльце пестика непосредственно перед началом прорастания в пыльцевую трубку. В пыльцевую трубку первым входит вегетативное ядро. Спермии крупные, удлинённые, ядра с конденсированным хроматином, окружены тонким слоем цитоплазмы [25, 26]. У *S. vulgaris* обнаружены случаи, когда в пыльцевую трубку первыми входят спермии, а за ними следует вегетативное ядро. Иногда вегетативное ядро остается в пределах пыльцевого зерна [29].

### **1.2.3. Гинецей. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита**

Эмбриологические данные по развитию женских репродуктивных структур *Syringa* также приводятся в характеристике семейства *Oleaceae* [25, 26]. Они основываются на изучении 5 видов – *S. amurensis*, *S. vulgaris*, *S. josikaea*, *S. villosa*, *S. reflexa* и двух гибридов – *S. × persica* и *S. × chinensis*.

Полные данные по развитию женских репродуктивных структур представлены для четырех видов: *S. amurensis* [27], *S. josikaea*, *S. villosa* [28] и *S. vulgaris* в условиях г. Иркутска [29] и центральной Польши на примере сорта 'Mme Florent Stepman' *S. vulgaris* [31].

Гинецей синкарпный. Завязь верхняя, двугнездная, образуется в результате срастания двух плодолистиков. Закладывается до четырех семязачатков, чаще два. На ранних стадиях развития семязачаток является прямым, с момента закладки интегумента он начинается изгибаться, приобретая анатропное положение. Семязачатки фуникулярные. Плацентация сутуральная, или краевая [27, 28, 29]. В завязи *S.*

*vulgaris* семязачатки сближены халазальными концами, микропилярные концы обращены вверх и повернуты в стороны [29].

Семязачатки тенуинуцеллятные. Интегумент один, многослойный, в клетках накапливаются крахмал, сахара, белки. Нуцеллус однослойный, быстро разрушающийся. Интегументальный тапетум окружает весь зародышевый мешок. Гипостаза представлена немногослойной колонкой клеток с утолщенными оболочками. Фуникулус широкий, короткий. Проводящий пучок входит в халазу [25, 26].

Как правило, в семязачатке закладывается одна археспориальная клетка, которая, не образуя париетальных клеток, вступает в профазу мейоза, трансформируется в материнскую клетку мегаспор. У *S. josikaea* и *S. amurensis* отмечено заложение двух археспориальных клеток [25].

По данным М.А. Иванова и Е.А. Шаренковой [27, 28, 29] археспориальная клетка закладывается у *S. vulgaris* и *S. villosa* в первой декаде мая, у *S. josikaea* и *S. amurensis* – во второй декаде мая. В условиях Польши у *S. vulgaris* эта дата приходится на первую декаду апреля [31]. Клетка археспория занимает в нуцеллусе терминальное положение непосредственно под эпидермисом, имеет крупное ядро с ядрышком и густую цитоплазму. Каждое деление ядра материнской клетки сопровождается цитокинезом [27, 28, 29].

Мейоз завершается формированием линейной или Т-образной тетрады мегаспор. Функциональной является халазальная, реже микропилярная мегаспора [25, 26]. В некоторых случаях у *S. josikaea* наблюдалось две тетрады мегаспор, расположенных параллельно друг другу. У *S. josikaea* и *S. villosa* отмечено развитие зародышевого мешка из средней мегаспоры [28] у *S. × chinensis* – из микропилярной [25, 26].

Первое деление ядра материнской клетки происходит за 5-7 дней до начала цветения [27, 28, 29, 31]. Зародышевый мешок моноспорический, развивается по Polygonum-типу. В зрелом состоянии 7-клеточный, 8-ядерный, овальный, удлинённый. Яйцевой аппарат представлен яйцеклеткой с небольшим количеством постенной цитоплазмы и ядром, расположенным в базальной части, апикальную часть заполняет вакуоль. Синергиды грушевидной формы. Полярные ядра равной величины, сливаются до или во время оплодотворения в центре или ближе к халазальному концу центральной клетки. Антиподы представлены тремя эфемерными клетками, расположенными рядом или Т-образно, дегенерация их завершается к моменту оплодотворения. Центральная клетка крупная, удлинённая, с вакуолями и обильной цитоплазмой, с запасным крахмалом [25, 26].

Отклонения в развитии семязачатка и зародышевого мешка обнаружены у *S. × chinensis* и *S. vulgaris*. У *S. × chinensis* они выражаются в отмирании нуцеллуса еще до деления мегаспороцита, в приостановке развития одно- и двухъядерного зародышевого мешка, в отмирании яйцевого аппарата и в дегенерации семязачатка и эндотелия [25]. У *S. vulgaris* замечены случаи полного отсутствия первичной археспориальной клетки, когда прекращает свое развитие диада или тетрада мегаспор, отмирает на одной из стадий зародышевый мешок [29].

#### **1.2.4. Оплодотворение, эмбриогенез и эндоспермогенез**

Оплодотворение *Syringa* двойное, порогамное. Один спермий сливается с яйцеклеткой, формируя зиготу, второй – с центральной клеткой или со вторичным ядром или двумя полярными ядрами, образуя первичную клетку эндосперма. Эмбриогенез осуществляется у *S. vulgaris* по Onagrad-типу, у

*S. amurensis* – по Asterad-типу, у *S. villosa* и *S. josikaea* – по Solanad-типу [25].

Подробное описание процесса оплодотворения, эмбриогенеза и эндоспермогенеза представлено в литературе в единственной работе по итогам изучения четырех видов М.А. Ивановым и Е.А. Шаренковой [30].

Пыльца попадает на рыльце пестика в двухклеточном состоянии, к началу роста пыльцевой трубки находится в трехклеточном состоянии. В тканях столбика у *S. amurensis* пыльцевые трубки растут эктотропно, у *S. vulgaris*, *S. villosa* и *S. josikaea* – эндотропно. В зародышевый мешок они проходят акрогамно и проникают в него у *S. amurensis* через 5–6 часов, *S. vulgaris* – через 7–9, у *S. villosa* и *S. josikaea* через 10–12 часов. Слияние полярных ядер между собой и спермием происходит одновременно, у *S. vulgaris* через 27, у *S. villosa* и *S. josikaea* через 22, у *S. amurensis* – через 15 часов после опыления. Первое деление первичного ядра эндосперма протекает через 4–6 часов после слияния полярных ядер со спермием.

Эндосперм целлюлярный. В результате образования первых двух клеток зародышевый мешок делится поперечной перегородкой на две почти равные части. Второе деление эндосперма отмечено у *S. vulgaris* через 42 часа, у *S. villosa* и *S. josikaea* – через 37, у *S. amurensis* – через 31 час после опыления. При первых трех делениях эндосперма закладываются поперечные перегородки, при последующих закладка идет в разных направлениях.

Ко времени интенсивного роста зародыша (35–40 дней после опыления) ядра клеток эндосперма, расположенных в центре зародышевого мешка, дегенерируют. В дальнейшем, по мере роста и развития зародыша, эндосперм весь потребляется и формируются семена без эндосперма, где запасные вещества накапливаются в семядолях.

Контакт яйцеклетки со спермием происходит у *S. vulgaris* через 28, *S. josikaea* – 24, *S. villosa* – 23, *S. amurensis* через 18 часов после опыления. Слияние их ядер обнаружено у *S. vulgaris* на 16-й, у *S. josikaea* и *S. villosa* – на 12-й и 13-й, *S. amurensis* – на 10-й день после опыления. Оплодотворенная яйцеклетка остается в состоянии зиготы 25–30 часов, а затем делится поперечной перегородкой на базальную и апикальную клетки. При последующих делениях *S. josikaea* и *S. villosa* образуется сначала четырех-, а потом шестиклеточный линейный предзародыш. У *S. amurensis* после второго деления апикальной клетки формируется Т-образный предзародыш. Собственно, зародыш начинает формироваться у *S. amurensis* через 24–25, у *S. josikaea* и *S. villosa* через 30 дней после опыления. Спустя 10–14 дней зародыш имеет зачатки семядолей и почечку, приобретает сердцевидную форму. У *S. vulgaris* этот процесс запаздывает на 15–20 дней.

Быстрее всего семена формируются у *S. amurensis* – в течение 75–80 дней, у *S. josikaea* и *S. villosa* – 85–90 дней, у *S. vulgaris* 120–135 дней [30].

Таким образом, в литературе представлены данные по эмбриологии 5 видов и 2 гибридов *Syringa* – *S. amurensis*, *S. vulgaris*, *S. josikaea*, *S. villosa*, *S. reflexa*, *S. × persica* и *S. × chinensis*. Из них наиболее полное описание развития цветочных почек, мужских и женских репродуктивных структур имеется у 4 видов – *S. amurensis*, *S. vulgaris*, *S. josikaea* и *S. villosa*. Из 8 представителей *Syringa*, исследованных нами, 5 ранее не изучались.

### **1.3. Плодообразование**

Плод *Syringa* – продолговатая двугнездная коробочка [5]. Плоды всех представителей *Syringa* морфологически довольно однообразны. Как и у всех представителей семейства



*Oleaceae*, плоды *Syringa* развиваются из верхнего димерного синкарпного гинецея. Завязь двугнездная, в каждом гнезде закладывается по два семязачатка (у садовых форм число семязачатков бывает существенно больше). Зрелые плоды удлиненные, веретеновидные, заостренные, иногда сжатые с боков, до 2,2 см длиной и до 8 см шириной. У садовых форм плоды, как правило, более крупные и широкие.

При высыхании плоды вскрываются локулицидно, двумя створками, высвобождая крылатые семена. Соцветия со вскрывшимися плодами сохраняются на ветвях в течение долгого времени. На поперечном срезе плоды округло-овальные, слегка уплощенные, с хорошо выраженной септой.

Плоды *Syringa* являются типичными коробочками *Forsythia*-типа, характеризующиеся склеренхиматизированной внутренней зоной мезокарпия и паренхимным эндокарпием. Перикарпий четко дифференцирован на три гистогенетические зоны – экзо-, мезо- и эндокарпий, развивающиеся соответственно из наружной эпидермы, мезофилла и внутренней эпидермы карпеллы. Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной из тонкостенных уплощенных (*S. vulgaris*, *S. amurensis*) или сосочковидных клеток (*S. josikaea*, *S. villosa*). На поверхности незрелых плодов обнаруживается мощная кутикула, которая при созревании и высыхании плодов обычно разрушается.

Мезокарпий дифференцирован на две топографические зоны. Внешняя зона мезокарпия образована мелкоклеточной паренхимой и насчитывает, как правило, не более 10 слоев клеток (у садовых форм *S. vulgaris* мезокарпий существенно более мощный). Внутренняя зона мезокарпия сложена изодиметрическими и вытянутыми в различной степени волокнистыми склереидами. В районе вскрывания преобладают мел-

кие изодиаметрические склереиды. Механизм вскрывания представлен двумя радиальными тяжами паренхимы (5-6 рядов клеток), проходящими через внутреннюю зону мезокарпия на дорзальных сторонах карпелл, а также паренхимным тяжом в центральной части септы. В мезокарпии, на границе внешней и внутренней зон, расположены многочисленные мелкие проводящие пучки, обычно лишенные механической обкладки. Эндокарпий *Syringa* представлен однослойной эпидермой, сложенной из кубических тонкостенных клеток. Обычно к моменту созревания эндокарпий сильно деградирует [55].

По наблюдениям Е.А. Шаренковой [40], у *S. josikaea* и *S. villosa* процент завязывания коробочек в цветках, опыленных пыльцой своих соцветий, очень низкий – 3,1% у *S. villosa* и 2,9% у *S. josikaea*. При свободном опылении в естественных условиях он равен 5,9 и 21,2% соответственно. При опылении пыльцой, собранной с другого куста, плодообразование составляет 35% у *S. villosa* и 59,5% у *S. josikaea*.

По данным В.Ф. Бибиковой [52], завязывание плодов при искусственном опылении цветков *S. josikaea* зависит от физиологического состояния пестика в определенный период его жизни. Максимальное количество плодов завязывается при опылении в первый день цветения, на четвертый день завязываемость снижается до 70%. При последующем опылении, на седьмой день, большинство пестиков отпадают, а оставшиеся не выделяют секрет и не дают нормального развития плодов и семян. Также автор указывает на то, что самое большое количество семян образуется при опылении цветков в состоянии раскрывающихся бутонов.

У густомахровых форм тычинки в цветке отсутствуют, превращаясь в дополнительные лепестки; столбик и рыльце

часто деформированы. Большинство махровых сортов плохо завязывает плоды, в том числе и сорта с нормально развитыми тычинками. Некоторые махровые сорта хорошо образуют всхожие семена при естественном опылении, в то же время есть сорта с полумахровыми и простыми цветками, получение семян от которых весьма затруднительно [5].

В условиях Башкирской АССР *S. vulgaris* ежегодно цвела и имела высокую завязываемость плодов. Семена имели высокий процент всхожести, как лабораторной (73–96), так и грунтовой (52–68). Начало созревания и растрескивания коробочек отмечено в начале октября. Семена, собранные в период с ноября до первого апреля, имели высокую всхожесть и были вполне пригодны для посева [56].

В условиях Алтайского края у *S. vulgaris* завязывание семян неполное, вызревание их не ежегодное; в лучшие годы сбор семян возможен в сроки с 25.09 по 10.10. У *S. villosa* семена созревали во второй половине сентября, *S. amurensis* – в конце сентября – начале октября [57]. При изучении плодоношения родительских сортов и гибридов *S. vulgaris* в лесостепи Алтайского края установлено, что из 14 регулярно цветущих гибридов ежегодное плодоношение имеют пять гибридов. Семь из 20 гибридов с махровыми цветками семян не завязывают [17].

В Ботаническом саду г. Уфы созревание плодов у представителей *Syringa* происходит в период между 12 и 25 сентября, в среднем 22 сентября. У сортов плоды обычно не формируются. Практически не образуются плоды также у *S. amurensis* var. *japonica*. У ранозацветающей *S. vulgaris* плоды начинают созревать позже остальных видов, а у *S. amurensis*, которая является одним из поздноцветущих видов, плоды созревают раньше, чем у большинства других видов коллекции. Основная часть видов, являющихся среднецветущими, де-

монстрируют созревание плодов также в средние сроки [10]. Установлено, что наиболее высокий показатель плодоношения имеет *S. velutina* (156,8 шт./пог. м). Наименьшей степенью плодоношения характеризуются *S. amurensis* var. *japonica* (19,4 шт./пог. м), *S. vulgaris* (38,6 шт./пог. м) и *S. wolfii* (52,3 шт./пог. м). При общем обильном цветении на протяжении многих лет завязывание плодов у *S. vulgaris* остается низким. Даже если количество плодов на отдельных модельных ветвях оказывалось относительно высоким, большинство из них были очень мелкими, а семена в них либо недоразвиты, либо отсутствовали вообще [13].

По данным Л.Г. Мартынова [36], большинство видов и гибридов из коллекции ботанического сада Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук ежегодно плодоносят, характеризуются высокой завязываемостью плодов и всхожестью семян.

Для видов *Syringa* предпочтительны методы семенной репродукции. Размножение сортов семенами используется в основном в селекционных целях [11].

Наиболее часто *Syringa* размножают отводками, черенками и прививкой на сеянцы, а также в культуре *in vitro*. Наиболее обширные исследования по вегетативному размножению выполняются в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН [7, 58], в Ботаническом саду г. Уфы [18], в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН [19]; исследования по микрклональному размножению – в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН [20, 21] в Ботаническом саду Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова [22], на Плодовой опытной станции Московской сельскохозяйственной академии им. К.А.Тимирязева [23, 24], в Центральном Сибирском ботаническом саду [59], а также в Китае [60] и Болгарии [61].

## 2. ОБЪЕКТЫ, МЕСТО И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Объекты исследований

#### 2.1.1. Систематическое положение

Род *Syringa* L. (сирень) относится к отделу *Magnoliophyta* (*Angiospermae*); классу *Magnoliopsida* (*Dicotyledones*); подклассу *Lamiidae*; надпорядку *Gentiananae*; порядку *Oleales*; семейству *Oleaceae* Lindl.; подсемейству *Jasmineae* [62].

По разным классификациям род *Syringa* включает от 28 [63, 64]) до 30 видов [65, 66].

По классификации, принятой международным обществом [67], род *Syringa* включает два подрода – *Ligustrina* (Rupr.) K. Koch (трескуны) и *Syringa* (сирени обыкновенные). Подрод *Syringa* включает четыре серии (секции) – *Syringa*, *Pinnatifoliae* Rehder, *Pubescentes* (С.К. Schneid.) Lingelsh. и *Villosae* С.К. Schneid.

Таксономия рода *Syringa* до сих пор остается предметом дискуссии. Так, опираясь на карпологические данные, А.В. Филоненко и А.Б. Бобров [55] считают необоснованным выделение рода *Ligustrum* и предлагают рассматривать роды *Syringa* и *Ligustrum* как единую эволюционную линию в семействе *Oleaceae*. Того же мнения, на основании проведенных молекулярных исследований, придерживаются Е. Wallander и V. A. Albert [68].

Исследованные нами виды и гибриды *Syringa* согласно системе, принятой международным обществом сиреневодов [67], относятся к подроду *Syringa*:

секции *Syringa* – *S. vulgaris* L. (сирень обыкновенная);  
секции *Villosae* С.К. Schneid. – *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. (сирень венгерская), *S. emodi* Wall. ex Royle (сирень гималайская), *S. wolfii* С.К. Schneid. (сирень Вольфа), *S.*

*sweginzowii* Koehne & Lingelsh. (сирень Звегинцева), *S. villosa* Vahl (сирень волосистая), *S. × prestoniae* McKelvey (*S. komarowii* subsp. *reflexa* × *S. villosa* (гибрид Престон)), *S. × henryi* C.K. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa* (гибрид Генри)).

### 2.1.2. Ботаническая характеристика

Объектами исследований являются виды, гибриды и сорта из коллекции сирингария учебного ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля Пермского государственного национального исследовательского университета (таблица 2). Возраст коллекции сирени составляет в среднем 15 лет. Все растения характеризуются хорошим ростом, развитием и цветением. Под наблюдением находились один-два куста каждого вида, гибрида и сорта, имеющие от 21 до 545 соцветий.

Таблица 2

#### Характеристика исследованных видов, гибридов и сортов *Syringa*

Вид, гибрид, сорт	Географическое и гибридное происхождение	Место поступления, год
1	2	3
Подрод <i>Syringa</i> , секция <i>Villosae</i> C.K. Schneid		
<i>S. josikaea</i> J. Jacq. ex Rchb. Сирень венгерская	Карпаты, Трансильвания	Неизвестно
<i>S. emodi</i> Wall. ex Royle Сирень гималайская	Северо-Западные Гималаи	Неизвестно
<i>S. wolfii</i> C.K. Schneid. Сирень Вольфа	Дальний Восток, Северо-Восточный Китай, Корея	Неизвестно
<i>S. sweginzowii</i> Koehne & Lingelsh. Сирень Звегинцева	Китай, Северная Корея	Неизвестно
<i>S. villosa</i> Vahl Сирень волосистая	Китай, Северная Корея	Ботанический сад УНЦ г. Уфа, 2002
<i>S. × prestoniae</i> McKelvey Сирень Престон	Гибрид ( <i>S. komarowii</i> subsp. <i>reflexa</i> × <i>S. villosa</i> )	Ботанический сад г. Йошкар-Ола, 2000
<i>S. × henryi</i> C.K. Schneid. Сирень Генри	Гибрид ( <i>S. josikaea</i> × <i>S. villosa</i> )	Ботанический сад УНЦ г. Уфа, 2002
Подрод <i>Syringa</i> , секция <i>Syringa</i>		
<i>S. vulgaris</i> L. Сирень обыкновенная, несортная	Западная и Южная Румыния, Югославия, Болгария	Неизвестно

1	2	3
'Ludwig Spath' 'Людвиг Шпет'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Frau Wilhelm Pfitzer' 'Фрау Вильгельм Пфитцер'	Германия	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Marie Legraye' 'Мари Легрей'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Индия'	Россия	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Katherine Havemeyer' 'Катерина Хавемейер'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'President Grevy' 'Президент Греви'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Mme Lemoine' 'Мадам Лемуан'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Jules Simon' 'Жюль Симон'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Mme JulesFinger' 'Мадам Жюль Фингер'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Paul Deschanel' 'Поль Дешанель'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964
'Mme Abe lChatenay' 'Мадам Абель Шатене'	Франция	Липецкая опытно-селекционная станция, 1964

Ниже представлена характеристика исследованных видов и гибридов *Syringa* по описаниям И.Ф. Стрекалова и Н.И. Потаповой [6] и И.Б. Окуневой и др. [7].

**Подрод *Syringa*** – Сирени (син. *Eusyringa* K. Koch, Настоящие сирени). Трубка венчика значительно длиннее чашечки; пыльники почти сидячие, находятся внутри трубки или верхушками достигают отверстия зева.

**Секция *Syringa*** – Сирени (син. *Vulgares* Rehd., Обыкновенные сирени). Листья голые или на ростовых жирующих

побегах нежно опушены; соцветия нежно опушены или голые, образуются из боковых почек, верхние отсутствуют. Цветки сравнительно крупные, пыльники желтые. Плоды гладкие.

*S. vulgaris* L. (Сирень обыкновенная). Цветки в большинстве лиловые, голубовато-лиловые, реже белые. Листья 5–12 см длиной, от яйцевидных до широкояйцевидных, на верхушке постепенно заостряющиеся, с прямым или ширококлиновидным основанием, плотные, толстые. Соцветия из 1–3 пар пирамидальных метелок от 10 до 20 см длиной. Кусты высокие, прямые. Морозостойка (Приложение, рисунок 2, 3).

**Секция *Villosae* С.К. Schneid.** (Волосистые сирени). Соцветия развиваются из конечных почек и расположены на конце облиственного побега текущего года.

*S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. (Сирень венгерская). Цветки лилово-фиолетовые, мелкие (1 см). Листья широкоэллиптические, 6–12 см длиной, с нежными ресничками по краям, сверху гладкие, по жилкам редковолосистые. Соцветия узкие, тонкие, прямостоячие, до 20 см длиной. Кусты прямые, компактные. Морозостойка (Приложение, рисунок 1, 1).

*S. emodi* Wall. ex Royle (Сирень гималайская). Цветки кремовые или бледновато-розовые с белым оттенком. Листья крупные, эллиптические. Соцветия крупные, до 18 см длиной. Кусты высокие. Морозостойка (Приложение, рисунок 1, 2).

*S. wolfii* С.К. Schneid. (Сирень Вольфа). Цветки лилово-фиолетовые, мелкие (1,2–1,5 см). Листья овально-продолговатые до ланцетовидных, заостренные, 10–15 см длиной, с нежным опушением по жилкам. Соцветия прямостоячие, метелки длинные, 20–30 см длиной, рыхлые. Кусты прямые, высокие. Морозостойка (Приложение, рисунок 1, 3).

*S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh. (Сирень Звегинцева). Бутоны нежно-розовые, восковидные. Цветки снаружи розовые, внутри беловатые, 0,8 см в диаметре. Лепестки распрямленные или отогнутые назад. Листья продолговато-



яйцевидные и ланцетные, 5–10 см длиной, постепенно заостряющиеся на верхушке, с клиновидным основанием. Соцветия крупные до 30 см длиной, прямостоячие. Кусты высокие, пряморослые. Иногда, в очень суровые зимы, слегка подмерзает (Приложение, рисунок 2, 1).

*S. villosa* Vahl (Сирень волосистая). Цветки светло-розовато-лиловые, мелкие (1,2–1,4 см). Лепестки заостренные, отгибающиеся. Листья широкоэллиптические, 6–18 см длиной, волосистые вдоль жилок. Соцветия до 24 см длиной, прямостоячие, плотные. Кусты высокие, широкие. Морозостойка (Приложение, рисунок 2, 2).

*S. × prestoniae* McKelvey (*S. komarowii* subsp. *reflexa* × *S. villosa* (Сирень Престон)). Гибрид. Бутоны лиловые. Цветки мелкие, до 1 см, розовато-лиловые. Листья крупные, овальные, остроконечные. Соцветия широкопирамидальные, около 20 см длиной, с поникающими верхушками. Кусты высокие. Морозостойка (Приложение, рисунок 3, 1).

*S. × henryi* С.К. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa* (Сирень Генри)). Гибрид. Бутоны интенсивно-фиолетово-лиловые. Цветки мелкие (0,8–1,0 см в диаметре), светло-фиолетово-красноватые. Листья овальные или удлинено-овальные, заостренные. Соцветия несколько крупнее и более пониклые, чем у *S. villosa*. Кусты широкие, высокие. Морозостойка (Приложение, рисунок 3, 2).

Ниже представлена ботаническая характеристика исследованных сортов *S. vulgaris* по описаниям И.Ф. Стрекалова и Н.И. Потаповой [6], Т. Поляковой [69] и И.Б. Окуневой и др. [7].

'Ludwig Spath' ('Людвиг Шпет') (Шпет, 1883). Бутоны темные, фиолетово-пурпурные. Цветки простые, крупные, диаметром 2,5 см, темно-пурпурно-красные, с желтыми тычинками. Соцветия чаще из одной пары вертикально расположенных, длинных, до 25 см длиной, стройных, цилиндрических, средней плотности, метелок. Кусты высокие (Приложение, рисунок 4, 1).

'Frau Wilhelm Pfitzer' ('Фрау Вильгельм Пфитцер') (Pfitzer, 1910). Бутоны пурпурно-лиловые. Цветки светло-голубовато-лиловые, средние, простые. Соцветия из 2–3 пар пирамидальных метелок, до 25 см длиной, с поникающими и выделяющимися боковыми ответвлениями. Листья широкоовальные, заостренные. Кусты среднерослые, широкие, слабо облиственные (Приложение, рисунок 4, 2).

'Marie Legraye' ('Мари Легрей') (Legraye, 1879). Куст средней высоты; Бутоны чуть желтоватые. Цветки простые, белые, с ярко-желтыми тычинками, средние, до 2 см. Соцветия крупные, до 35 см длиной, из 2–4 пар прочных узкопирамидальных метелок. Кусты среднерослые (Приложение, рисунок 4, 3).

'Indija' ('Индия') (Л. Колесников, 1955). Бутоны темно-пурпурные. Цветки простые, крупные, диаметром до 2,6 см, густо-лиловые с красноватым оттенком. Лепестки овальные, со слегка приподнятыми краями. Соцветия крупные, из 2–4 пар широкопирамидальных метелок, до 28 см длиной, с сильно расходящимися, поникающими ответвлениями. Листья крупные, темно-зеленые. Кусты среднерослые, широкие (Приложение, рисунок 5, 1).

'Katherine Havemeyer' ('Катерина Хавемейер') (Lemoine, 1922). Бутоны фиолетово-пурпурные. Цветки махровые из 2–3 венчиков розового цвета с голубовато-лиловым переливом, до 3 сантиметров в диаметре. Лепестки широкие, плоские. Соцветия широкие, тяжелые, из 1–2 пар широкопирамидальных, крупных, до 24 см длиной, метелок. Листья широкосердцевидные, темно-зеленые. Кусты высокие, широко облиственные (Приложение, рисунок 5, 2).

'President Grevy' ('Президент Греви') (Lemoine, 1886). Бутоны пурпурно-розовые. Цветки лиловато-голубые с синевой, крупные полумахровые. Лепестки овальные или тупозаостренные, выпукло-вогнутые. Соцветия крупные, пирамидальные, рыхлые, из 1–3 пар узкоконических метелок, до 25

см длиной. Листья светло-зеленые. Кусты высокие, маловетвистые (Приложение, рисунок 5, 3).

'Mme Lemoine' ('Мадам Лемуан') (Лемуан, 1890). Бутоны кремовые. Цветки белые, махровые из 2–3 венчиков, диаметром до 2,3 см. Лепестки нижнего венчика округлые, внутренние – более острые и приподнятые. Соцветия прямостоячие, крупные, плотные – до 30 см длиной, из 1–3 пар плотных метелок. Листья светло-зеленые. Кусты высокие, прямые (Приложение, рисунок 6, 1).

'Jules Simon' ('Жюль Симон') (Лемуан, 1908). Бутоны розовато-лиловые. Цветки лиловато-голубые, крупные, диаметром до 2,7 см, махровые, из 2–3 венчиков. Лепестки округлые, внутренние – изогнутые. Соцветия из одной пары конических, с сильно выраженными снизу ответвлениями, крупных, 25 см длиной, метелок. Листья крупные, темно-зеленые, плотные. Кусты среднерослые, широкие (Приложение, рисунок 6, 2).

'Mme Jules Finger' ('Мадам Жюль Фингер') (Lemoine, 1887). Бутоны пурпурно-лиловые. Цветки белесо-лиловые с голубоватым оттенком, средние – до 2 см, махровые, шаровидные. Лепестки круто закручены внутрь. Соцветия из 2–3 пар пирамидальных, плотных метелок, до 18 см длиной. Листья светло-зеленые, сильно удлинённые. Кусты высокие, прямые (Приложение, рисунок 6, 3).

'Paul Deschanel' ('Поль Дешанель') (Лемуан, 1924). Бутоны карминового цвета. Цветки махровые, пурпурно-розовые, 2,5 см в диаметре. Лепестки широкие, с сильно приподнятыми краями. Соцветия крупные, до 25 см длиной, из 1–2 пар широкопирамидальных метелок с округлой верхушкой. Листья широкоовальные, заостренные. Кусты среднерослые (Приложение, рисунок 7, 1).

'Mme Abel Chatenay' ('Мадам Абель Шатане') (Лемуан, 1892). Бутоны зеленовато-кремовые. Цветки белые, махровые, состоят из 2–3 венчиков диаметром до 2 см. Лепестки

закругленные и заостренные, закручены внутрь. Соцветия из 1–3 пар пирамидальных метелок 20 см длиной, со слегка пониклой вершиной. Листья темно-зеленые, удлинненно-острые. Кусты пряморослые (Приложение, рисунок 7, 2).




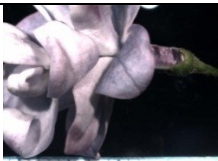

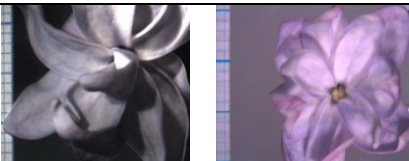


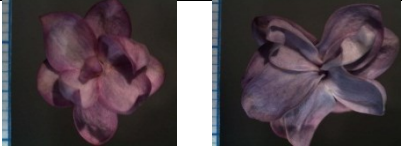












Сорт, окраска	Положение долей отгиба венчика	Форма доли отгиба венчика	Центр цветка
'Katherine Havemeyer' (розовая)	 Ровное	 Эллиптическая	 Примерно равное соотношение с открытым и закрытым центром
'Jules Simon' (голубоватая)	 Изогнутое	 Примерно равное число эллиптических и яйцевидных	 Примерно равное соотношение с открытым и закрытым центром
'Paul Deschanel' (манжетовая)	 Вогнутое	 Яйцевидная	 Примерно равное соотношение с открытым и закрытым центром
'Mme Abel Chatenay' (белая)	 Изогнутое	 Примерно равное число эллиптических и яйцевидных	 Примерно равное соотношение с открытым и закрытым центром
'President Grevy' (голубоватая)	 Ровное	 Эллиптическая	 Открыт
'Mme Lemoine' (белая)	 Изогнутое	 Эллиптическая	 Открыт
'Mme Jules Finger' (маджентовая)	 Вогнутое	 Примерно равное число эллиптических и яйцевидных	 Закрыт

Рисунок 1. Окраска и описание строения венчика цветков сортов *S. vulgaris* с махровой формой цветка

На рисунках 1 и 2 представлены окраска исследуемых сортов в соответствии с международной классификацией [70] и описание морфологических особенностей строения венчика, используемых для идентификации и классификации сортов *S. vulgaris*: с простой формой цветка – длина трубки венчика, положение долей отгиба венчика, форма доли отгиба венчика, положение доли отгиба венчика в пространстве; с махровой формой цветка – положение долей отгиба венчика, форма доли отгиба венчика, особенности центра цветка (положение внутреннего ряда долей отгиба по отношению к зеву).





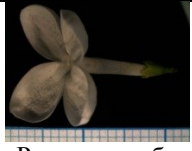












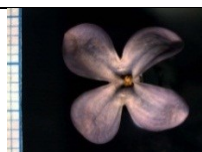
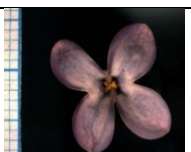
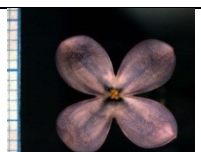
Сорт, окраска	Трубка венчика	Положение долей отгиба венчика	Форма доли отгиба венчика	Положение доли отгиба венчика в пространстве
'Frau Wilhelm Pfitzer' (розоватая)	 Удлиненная	 Изогнутое	 Яйцевидная ровная	 Слегка вогнутое
'Marie Legraye' (белая)	 Равная отгибу	 Ровное	 Эллиптическая	 Слегка вогнутое
'Индия' (лиловая)	 Равная отгибу	 Ровное	 Эллиптическая	 Вогнутое
'Ludwig Spath' (пурпурная)	 Равная отгибу	 Ровное	 Эллиптическая	 Слегка вогнутое
<i>S. vulgaris</i> (несортовая) (розовая)	 Удлиненная	 Отогнутое	 Эллиптическая	 Плоское

Рисунок 2. Окраска и описание строения венчика цветков сортов *S. vulgaris* с простой формой цветка

## ***2.2. Природно-климатические условия и характеристика сириггария учебного ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля***

Учебный ботанический сад имени профессора А.Г. Генкеля расположен в центральной части г. Перми, на территории Пермского государственного национального исследовательского университета в непосредственной близости от железнодорожного вокзала и четырех крупных промышленных предприятий.

Город Пермь расположен в центральной части Пермского края, входит в умеренную климатическую зону. Климат г. Перми характеризуется континентальностью. Безморозный период длится в среднем 115 дней. Самый теплый месяц в году – июль со средней температурой воздуха +16,8 °С. Длительность вегетационного периода (с температурой выше +5°С) колеблется от 145 до 165 дней. Годовое количество осадков составляет 592 мм, из них 350–500 мм выпадает в теплый период года. Максимум осадков приходится на июль и август (80 и 74 мм соответственно). Образование устойчивого снежного покрова происходит в конце октября – начале ноября. Средняя продолжительность залегания снежного покрова – 169 дней. Средняя высота снежного покрова составляет 61 см. Разрушение устойчивого снежного покрова происходит к концу апреля. Среднегодовая скорость ветра составляет 3 м/с. Преобладающие направления ветра – южное, юго-западное и западное.

Ботанический сад имеет площадь 1,97 га, располагается на территории осушенного низинного пойменного болота, что определяет высокий уровень стояния грунтовых вод (1–1,5 м) и грунтово-напорный тип водного питания земель.

Почвы на территории сада искусственного происхождения, легкие, супесчаные, с высоким содержанием гумуса.

Сирингарий представлен 10 видами, в том числе *S. vulgaris* – 43 сортами, расположен в виде двухрядовой аллеи в центральной части сада. Сирингарий подразделяется на коллекцию сортов *S. vulgaris* и коллекцию ботанических видов сирени. Растения размещены на расстоянии трех метров от проезжей части. Кусты в ряду располагаются в 3 м друг от друга, а ряды – в 2 м. Растения высажены рядами в шахматном порядке – так, чтобы второй ряд по составу копировал первый. Таким образом, в композиции имеется два или кратное двум количество экземпляров одного сорта или вида.

Растения размещены исходя из окраски цветков (от насыщенных теплых цветов у входа в сад до более холодных в конце аллеи) и с учетом сроков цветения (от раноцветущих к поздноцветущим). Таким образом, в начале аллеи располагаются сорта *S. vulgaris* с ярко окрашенными соцветиями, по мере удаления – с менее насыщенными, а в конце аллеи – сорта с белыми цветками. Композиции сформированы таким образом, что группа каждого цветового оттенка содержит в себе рано цветущие, цветущие в средние сроки и поздно цветущие сорта. В конце сирингария расположена коллекция ботанических видов сиреней, что связано с более поздним цветением последних и их бледной окраской.

Исследованные виды, гибриды и сорта *Syringa* из коллекции сирингария, по наблюдениям в период 2012–2014 гг., зацветают при сумме положительных температур 338,3–643,0 °С и сумме осадков с января до начала цветения 169,8–195,1 мм (таблица 3).



Таблица 3

Сумма положительных температур и сумма осадков  
на начало цветения видов, гибридов и сортов *Syringa*  
(2012–2014 гг.)

Вид, гибрид, сорт	Σ температур >0°C с 01.01 на начало цветения, °C				Σ осадков с 01.01 на начало цветения, мм			
	2012	2013	2014	средн.	2012	2013	2014	средн.
<i>S. josikaea</i>	621,9	590,2	589,3	<b>600,5</b>	158,0	227,0	193,5	<b>192,8</b>
<i>S. emodi</i>	587,4	606,7	552,1	<b>582,1</b>	156,9	227,0	193,5	<b>192,5</b>
<i>S. wolfii</i>	557,5	560,4	520,6	<b>546,2</b>	149,1	227,0	193,5	<b>189,9</b>
<i>S. sweginzowii</i>	641,4	644,6	–	<b>643,0</b>	162,1	228,0	–	<b>195,1</b>
<i>S. villosa</i>	546,8	526,9	482,2	<b>518,6</b>	149,1	188,0	166,5	<b>167,9</b>
<i>S. vulgaris</i>	392,4	398,7	366,2	<b>385,8</b>	137,0	188,0	184,5	<b>169,8</b>
<i>S. × prestoniae</i>	641,4	673,4	589,3	<b>634,7</b>	162,1	228,0	193,5	<b>194,5</b>
<i>S. × henryi</i>	587,4	–	552,1	<b>569,8</b>	156,9	–	193,5	<b>175,2</b>
<i>S. vulgaris</i> (несорто- вая/контроль)	410,7	398,7	366,2	<b>391,9</b>	137,0	188,0	184,5	<b>169,8</b>
'Ludwig Spath'	410,7	398,7	337,8	<b>382,4</b>	137,0	188,0	184,5	<b>169,8</b>
'Frau Wilhelm Pfitzer'	424,9	410,1	446,4	<b>427,1</b>	137,0	188,0	191,5	<b>172,2</b>
'Marie Legraye'	424,9	460,3	467,5	<b>450,9</b>	137,0	188,0	193,5	<b>172,8</b>
'Индия'	410,7	398,7	351,6	<b>387,0</b>	137,0	188,0	184,5	<b>169,8</b>
'Katherine Havemeyer'	345,2	343,8	325,8	<b>338,3</b>	133,6	186,7	184,5	<b>168,3</b>
'President Grevy'	345,2	358,9	325,8	<b>343,3</b>	133,6	187,5	184,5	<b>168,5</b>
'Mme Lemoine'	379,7	382,0	325,8	<b>362,5</b>	133,6	187,5	184,5	<b>168,5</b>
'Jules Simon'	359,1	358,9	337,8	<b>351,9</b>	133,6	187,5	184,5	<b>168,5</b>
'Mme JulesFinger'	410,7	398,7	408,7	<b>406,0</b>	137,0	188,0	187,5	<b>170,8</b>
'Paul Deschanel'	359,1	358,9	351,6	<b>356,5</b>	133,6	187,5	184,5	<b>168,5</b>
'Mme Abe lChatenay'	410,7	398,7	366,2	<b>391,9</b>	137,0	188,0	184,5	<b>169,8</b>

Для зацветания *S. vulgaris* (несортовая/контроль) достаточно в среднем 391,9 °C. Сорты *S. vulgaris* начинают цветение при сумме положительных температур от 338,3 °C ('Katherine Havemeyer') до 450,9 °C ('Marie Legraye'). Среди видов и гибридов больше тепла для зацветания необходимо *S. sweginzowii* и *S. × prestoniae* (643,0 и 634,7 °C соответ-



ственно). Остальные виды и гибриды зацветают при сумме положительных температур от 518,6 °С (*S. villosa*) до 600,5 °С (*S. josikaea*). Сумма осадков, необходимая для зацветания *S. vulgaris* (несортовая/контроль), составляет в среднем 169,8 мм; для сортов *S. vulgaris* – от 168,3 до 172,8 мм; для остальных видов и гибридов – от 167,9 до 195,1 мм.

### **2.3. Методы исследований**

#### **2.3.1. Исследования биологии цветения и опыления**

Исследования проводились в период с мая по август 2012–2014 гг. Изучен порядок распускания цветков и продолжительность цветения как сложных, так и парциальных соцветий, сезонный и суточный ход раскрытия цветков.

К сложному соцветию мы относим соцветие, которое состоит из главной оси и боковых осей (паракладий). Парциальные соцветия рассматриваем как частные соцветия, т.е. боковые оси сложного. Для наблюдений на растениях в фазу бутонизации этикетировали парциальные соцветия на пяти сложных соцветиях каждого вида, гибрида и сорта, регистрировали следующие стадии раскрытия цветков: бутон, раскрывшийся бутон (бутон с щелевидным отверстием), полукрытый цветок (цветок с наполовину распустившимися лепестками), открытый цветок (цветок с полностью распустившимися лепестками), увядший цветок (цветок с признаками усыхания венчика) (рисунок 3).

Наблюдения проводились с 6:00 утра до 20:00 вечера через каждые два часа. Одновременно с наблюдениями за цветением отмечалась активность насекомых, посещающих цветки *Syringa* [71, 72]. Для определения продолжительности жизни цветка бутоны (не менее 30 шт. в каждом сложном соцветии) были маркированы незадолго до раскрытия.

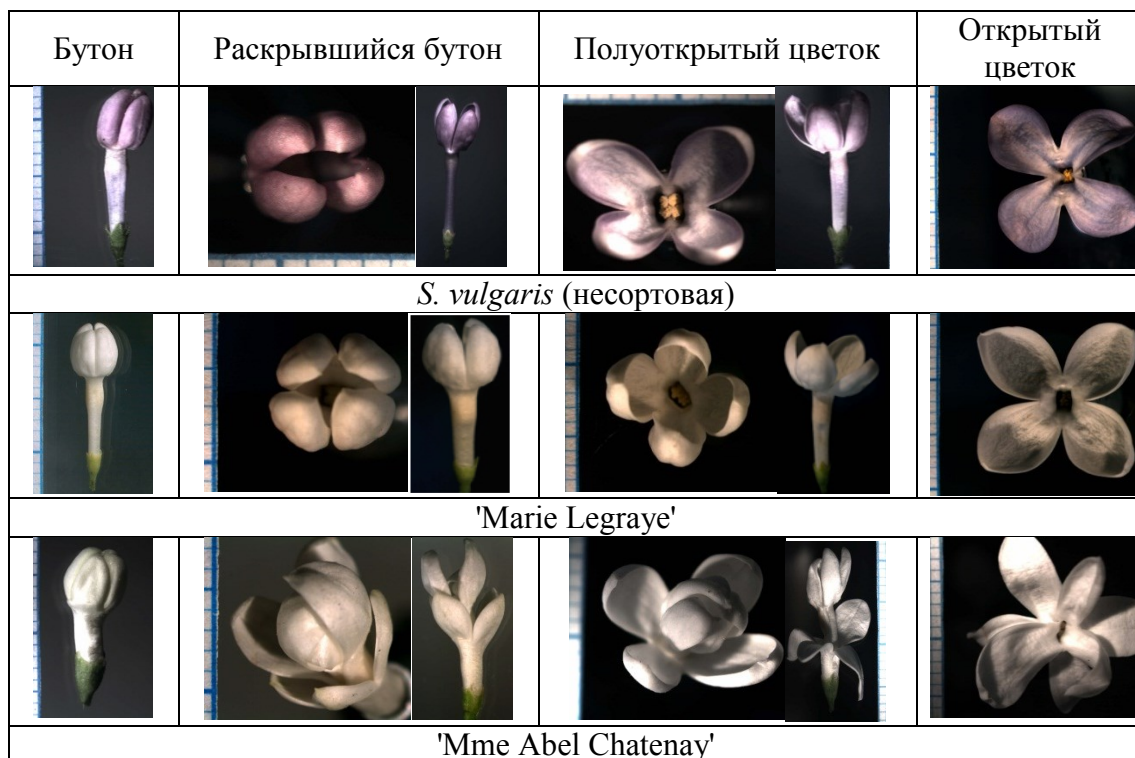


Рисунок 3. Стадии раскрытия цветка  
*S. vulgaris* (несортовая), 'Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay'

Также в период цветения велись стационарные наблюдения за условиями микроклимата (температура воздуха (°C), влажность воздуха (%), инсоляция (Вт/м<sup>2</sup>), сумма осадков (мм), скорость ветра (м/с)) с использованием метеостанции *Davis Vantage Pro-2*.

Всего для изучения сезонной динамики цветения под наблюдением находилось 21371 цветок видов и гибридов и 12955 цветков сортов *S. vulgaris*; для изучения суточной динамики – 2039 цветков видов и гибридов и 1924 цветка сортов *S. vulgaris*.

Результаты наблюдений за процессом цветения сведены в таблицы формата приложения Microsoft Excel (Приложение, рисунок 8; рисунок 9). Для последующей статистической обработки и решения поставленных задач совместно с к.ф.м.н., доцентом кафедры высшей математики В.В. Чичаговым созданы два программных продукта – «Сирень. Соцветия»

(Приложение, рисунок 10) и «Сирень. Цветки» (Приложение, рисунок 11) на языке *Visual Basic*. Для каждого вида, гибрида и сорта данные программ позволяют: получить список дат начала цветения и обильного цветения каждого парциального соцветия; с использованием критерия Джонкхиера определить тип зацветания сложного соцветия; построить диаграммы зависимости доли цветков разных стадий раскрытия от момента времени и экологических факторов; определить продолжительность разных стадий раскрытия цветка. Построение необходимых диаграмм и вычисления также осуществлялись в программах *Microsoft Excel* и *ППП Statistica 10*.

Выполнена статистическая обработка данных. Проверка однородности статистических данных осуществлялась с помощью критериев  $\chi$ -квадрат на основе таблиц сопряженности и Джонкхиера [73]. Изучение строения соцветий выполнено с использованием элементов кластерного анализа (Большев Л.Н., Смирнов Н.В. [74]. Исследование зависимости цветения от условий микроклимата проведено с помощью многофакторного регрессионного анализа [75].

### **2.3.2. Цитозмбриологические исследования**

Исследования проводились в период с марта по август в 2012–2014 гг. Для цитозмбриологических исследований фиксировали генеративные почки и бутоны пяти стадий развития (от 1 до 5 мм) и завязи цветков разных стадий раскрытия: раскрывшийся бутон (бутон с щелевидным отверстием), полуоткрытый цветок (цветок с наполовину распустившимися лепестками), открытый цветок (цветок с полностью распустившимися лепестками).

Фиксацию проводили в фиксаторе Кларка (спирт 96%, 3 части; ледяная уксусная кислота, 1 часть) [76]. Изготовление

постоянных препаратов проводилось в лаборатории цитогенетики и генетических ресурсов растений Пермского государственного национального исследовательского университета. Парафинирование материала проводилось с использованием автоматической системы для гистологической обработки тканей Leica TP 1020 карусельного типа. Для изготовления срезов толщиной 8–10 мкм использовался ротационный микротом Leica RM. Окрашивание срезов проводилось гематоксилином по Гейденгайну [77] и методом тройного окрашивания с использованием реактива Шиффа, алцианового синего и гематоксилина Эрлиха [78]. Использовали универсальный мультитейнер LEICA ST 2020. После окрашивания срезы заключали в синтетическую среду БиоМаунт.

Анализ препаратов выполнен с помощью микроскопов Olympus SZX10, Olympus BX 51 с системой визуализации изображений и программы Cell В. Описание и измерения проводились при увеличении в 100–1500 с использованием иммерсионного объектива.

Анализ и определение фертильности пыльцевых зерен проводились на временных препаратах ацетокарминовым методом по З.П. Паушевой [79]. Для каждой пробы брали не менее 10 цветков с соцветий каждого вида, гибрида, сорта. Пыльцевые зерна без видимых аномалий в окраске и структуре считали фертильными; с нарушениями и с аномалиями окраски – стерильными. Подсчет фертильных и стерильных пыльцевых зерен проводился в 10 полях зрения. Морфологическое описание и измерение пыльцевых зерен проводилось при увеличении объектива 100 с масляной иммерсией.

Статистическая обработка данных проведена согласно Ю.Н. Тюрину и А.А. Макарову [75].

### 2.3.3. Исследования показателей семенной продуктивности

Исследования показателей семенной продуктивности проводились в период с мая по август в 2012–2014 гг. Эффективность плодоцветения изучали в условиях свободного (2012–2014 гг.) и изолированного опыления (2013–2014 гг.) по методике В.И. Вайнагия [80]. Для этих целей на растениях этикетировали по пять сложных соцветий, на которых регистрировали число бутонов. Для определения возможности самоопыления учетные соцветия в фазу бутонизации изолировали агрилом. После окончания цветения вели подсчет сформировавшихся плодов. По отношению числа полноценных плодов к числу бутонов определяли процент плодоцветения.

Всего под наблюдением за три года исследований для изучения плодоцветения в условиях свободного опыления находились 69 194 цветков видов и гибридов и 39 284 цветков сортов *S. vulgaris*; за два года исследований в условиях изолированного опыления – 32 934 цветков видов и гибридов и 22 965 цветков сортов *S. vulgaris*.

Статистическая обработка данных по плодоцветению осуществлялась с помощью точечных и интервальных оценок для вероятности случайного события в схеме независимых повторных испытаний согласно Г. Крамеру [73].

## 2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 3.1. Цветение и опыление видов, гибридов и сортов *Syringa*

#### 3.1.1. Сроки цветения

Цветение является периодом наибольшей декоративности *Syringa*. Сроки цветения видов, гибридов и сортов *Syringa* различны в исследуемые годы (2012–2014 гг.). Цветение продолжалось в течение месяца: в 2012 г. – с 12.05 по 14.06, в 2013 г. – с 25.05 по 25.06, в 2014 г. – с 18.05 по 17.06 (рисунок 4).

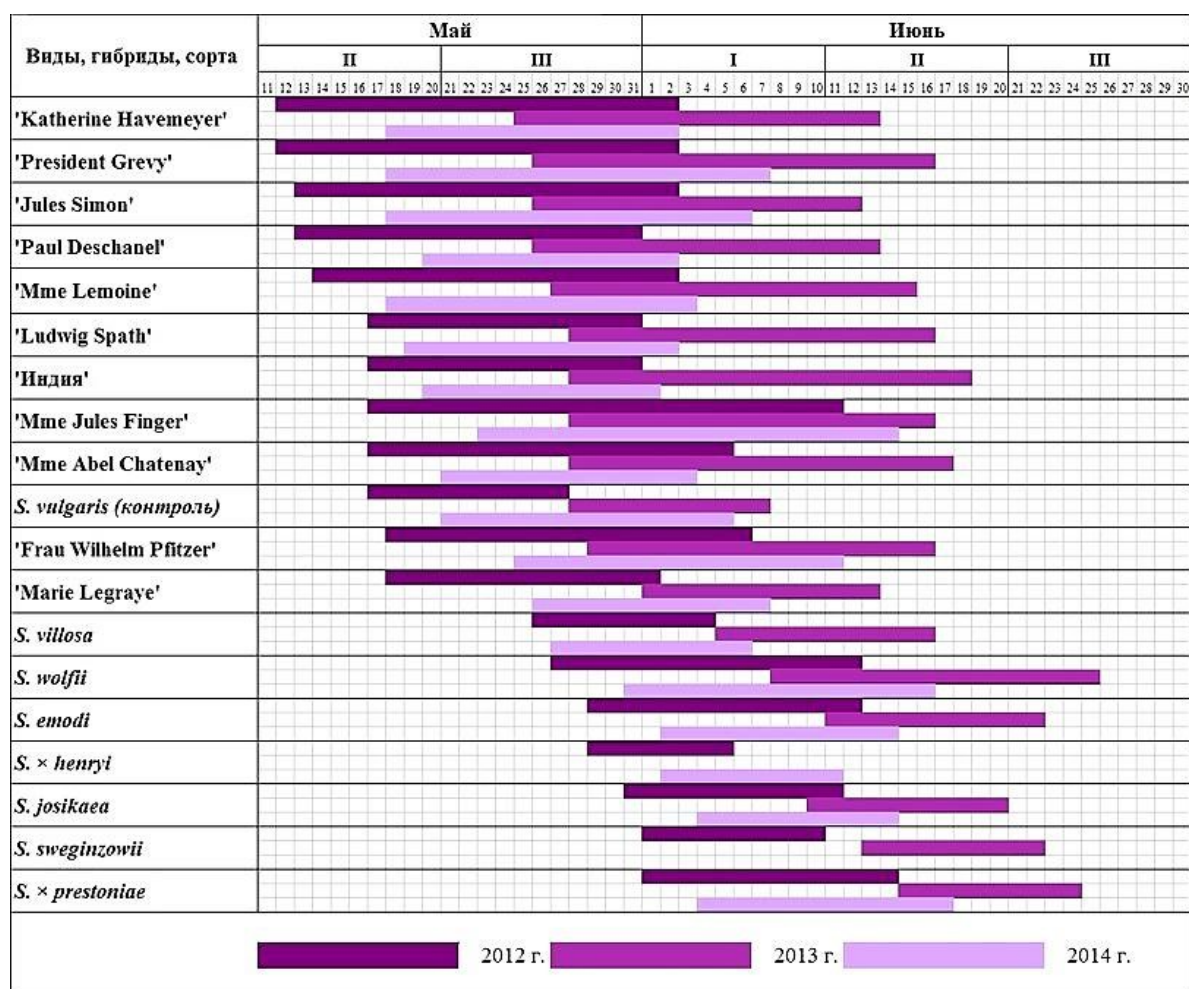


Рисунок 4. Календарь цветения видов, гибридов и сортов *Syringa* (2012–2014 гг.)

Цветение *Syringa* в Главном ботаническом саду имени Н.В. Цицина г. Москвы [7] и в Ботаническом саду г. Уфы [11]

значительно не отличается, происходит во второй половине мая – июне.

Большинство исследованных видов – *S. vulgaris*, *S. villosa*, *S. emodi*, *S. × henryi* – характеризовались умеренным цветением (от 53 до 99 соцветий на кусте), *S. wolfii* – обильным цветением (до 225 соцветий на кусте), *S. josikaea*, *S. sweginzowii* и *S. × prestoniae* – слабым цветением (от 21 до 25 соцветий на кусте). Сорты *S. vulgaris* цвели обильно (от 122 до 545 соцветий на кусте), за исключением 'Katherine Havemeyer' и 'Jules Simon', отличившихся слабым и умеренным обилием цветения (до 53 соцветий на кусте).

Самым ранним сроком зацветания среди видов характеризуется *S. vulgaris* (несортовая/контроль), в 2012 г. зацветание опережало другие виды и гибриды на 11 дней, в 2013 г. на 7 дней, в 2014 г. на 6 дней. Несколько раньше, чем у других видов, наступает цветение у *S. villosa* и *S. wolfii*. Последними зацветают *S. sweginzowii* и *S. × prestoniae*. Разница в сроках зацветания между видами составляла в 2012 г. 1–2 дня, в 2013 и 2014 гг. 1–3 дня. В целом можно отметить, что последовательность зацветания видов и гибридов в исследуемые годы сохраняется и соответствует последовательному размещению их в коллекции учебного ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля с учетом сроков цветения.

Сорта *S. vulgaris* характеризуются более ранними сроками зацветания в сравнении с другими видами и гибридами, что соответствует данным литературы [7, 12]. В 2012 г. цветение началось 12.05, в 2013 г. – 25.05, в 2014 г. – 18.05. Более ранним цветением за все годы наблюдений характеризуются 'Katherine Havemeyer' и 'Jules Simon'. Последними зацветают 'Frau Wilhelm Pfitzer' и 'Marie Legraye', в 2012 г. на 6 дней позже ранозацветающих, в 2013 г. – на 4 и 7 дней, в 2014 г. на

7 и 8 дней соответственно. В целом остальные семь сортов зацветают относительно дружно, разрыв в зацветании составляет 1–2 дня (рисунок 4).

Продолжительность цветения куста у видов и гибридов варьировала в 2012 г. от 8 до 19 дней, в 2013 г. – от 10 до 18 дней, в 2014 г. – от 10 до 17 дней. Минимальную продолжительность цветения имеют *S. × henryi* и *S. sweginzowii* – не более 10 дней. Максимальными сроками цветения характеризуется *S. wolfii* – от 17 до 19 дней. У остальных видов и гибридов в разные годы наблюдений продолжительность цветения составляла от 8 до 16 дней (таблица 4).

Таблица 4

Продолжительность цветения кустов и соцветий у видов и гибридов *Syringa* (дни)

Вид, гибрид	2012 г.		2013 г.		2014 г.	
	куст	соцветие	куст	соцветие	куст	соцветие
<i>S. josikaea</i>	12	10	11	8	11	9
<i>S. emodi</i>	15	8	12	8	13	8
<i>S. wolfii</i>	19	10	18	8	17	10
<i>S. sweginzowii</i>	10	7	10	7	–	–
<i>S. villosa</i>	10	8	12	10	11	8
<i>S. vulgaris</i>	13	10	11	9	16	13
<i>S. × prestoniae</i>	14	11	10	7	14	8
<i>S. × henryi</i>	8	6	–	–	10	8

Ввиду одновременного дружного зацветания соцветий на кусте и сравнительно невысокой обильности цветения у большинства видов и гибридов в исследуемые годы, продолжительность цветения отдельно взятого соцветия у большинства видов близка к продолжительности цветения куста. Разница составляет 2–3 дня. В два раза меньше время цветения соцветия по сравнению с кустом за все годы наблюдений у *S. wolfii*, характеризующегося в сравнении с другими видами максимальной продуктивностью цветения. Также значительно меньшая продолжительность цветения соцветия отмечена у *S. emodi* в 2012 г. (цветение соцветия меньше на 7 дней) и в 2014 г. (цветение соцветия меньше на 5 дней).



Сорта *S. vulgaris* отличаются более длительным цветением, которое до двух раз дольше, чем у видов и гибридов (таблица 5). *S. vulgaris* (несортовая/контроль) по срокам цветения приближается к сортам с простой формой цветка, наименьшие различия в сроках цветения куста за все годы наблюдений выявлены с 'Marie Legraye' (разница в два-три дня). В 2012 г. продолжительность цветения куста варьировала от 15 до 26 дней, в 2013 г. – от 13 до 21 дня, в 2014 г. – от 13 до 24 дней. Сорта с махровой формой цветка характеризуются преимущественно более длительным цветением по сравнению с простой. Максимальная продолжительность цветения отмечена у 'Mme Jules Finger' (26 дней) и 'President Grevy' (24 дня), минимальная у 'Marie Legraye' (13 дней). Наибольшая разница в продолжительности цветения по годам выявлена у 'Ludwig Spath' (2013 г.), 'Индия' (2013 г.) и 'Katherine Havemeyer' (2014 г.), что объясняется различным обилием цветения в разные годы наблюдений.

Таблица 5

Продолжительность цветения кустов и соцветий у сортов *S. vulgaris* (дни)

Сорт	2012 г.		2013 г.		2014 г.	
	куст	соцветие	куст	соцветие	куст	соцветие
<i>S. vulgaris</i> (контроль)	13	10	11	9	16	14
'Ludwig Spath'	15	12	20	16	15	10
'Frau Wilhelm Pfitzer'	20	16	19	15	18	14
'Marie Legraye'	15	14	13	12	13	12
'Индия'	15	12	22	18	15	10
'Katherine Havemeyer'	21	18	20	16	16	14
'President Grevy'	22	20	22	19	24	18
'Mme Lemoine'	20	18	20	16	17	15
'Jules Simon'	21	18	18	16	19	15
'Mme Jules Finger'	26	18	20	16	23	17
'Paul Deschanel'	19	15	19	16	14	11
'Mme Abel Chatenay'	20	16	21	18	14	10

Продолжительность цветения отдельно взятого соцветия у сортов *S. vulgaris* варьирует в разные годы наблюдений

в среднем от 10 до 19 дней. Наибольшая разница с продолжительностью цветения куста выявлена у 'Mme Jules Finger' в 2012 г. – 8 дней. У остальных сортов продолжительность цветения соцветия отличается от продолжительности цветения куста в 2012 г. и в 2013 г. от 1 до 4 дней, в 2014 г. – от 1 до 6 дней.

### 3.1.2. Биология цветения видов и гибридов *Syringa*

Исследованные виды и гибриды характеризуются различным, до некоторой степени уникальным, строением соцветий (рисунки 5–8). Продолжительность и характер цветения соцветий и раскрытия цветков имеют важное морфологическое и декоративное значение.

Количество парциальных соцветий у видов и гибридов варьирует от 12 (*S. × henryi*, *S. sweginzowii*) до 26 (*S. emodi*) (таблица 6).

Таблица 6

#### Характеристика соцветий видов и гибридов *Syringa*

Вид, гибрид	Количество парциальных соцветий в сложном соцветии, шт.			Количество цветков в парциальном соцветии, шт.		Количество цветков в сложном соцветии, шт.		
	мин.	макс.	M±tm (p=0,05)	мин.	макс.	мин.	макс.	M±tm (p=0,05)
<i>S. × henryi</i>	12	17	15,3±2,5	3	230	778	922	859±71
<i>S. sweginzowii</i>	12	18	15,7±1,6	2	56	201	300	242±31
<i>S. villosa</i>	15	19	16,8±1,5	1	17	87	125	115±22
<i>S. josikaea</i>	16	24	18,7±6,3	1	549	136	2571	1816±894
<i>S. × prestoniae</i>	19	21	20,0±1,4	1	154	237	682	438±306
<i>S. vulgaris</i>	17	20	18,8±0,9	1	36	214	274	235±23
<i>S. wolfii</i>	20	23	21,0±1,5	1	270	126	1552	1419±138
<i>S. emodi</i>	20	26	22,8±2,4	1	71	354	476	436±44

Средний показатель менее изменчив, варьирует в пределах от 15,3±2,5 до 22,8±2,4. Минимальное количество цветков в одном парциальном соцветии – от 1 до 3. Максимальное количество цветков в парциальном соцветии значительно отличается у видов. Меньше всего у *S. villosa* – 17. Наиболь-

шим количеством цветков в парциальном соцветии характеризуются *S. wolfii* (270 шт.) и *S. josikaea* (549 шт.). Количество цветков в сложном соцветии также значительно варьирует. Средний показатель изменяется в пределах от  $115 \pm 21$  (*S. villosa*) до  $1815 \pm 894$  (*S. josikaea*). Большим количеством цветков в сложном соцветии характеризуются *S. josikaea* ( $1816 \pm 894$ ), *S. wolfii* ( $1419 \pm 138$ ) и *S. \times henryi* ( $859 \pm 71$  шт.).

Применение критерия Джонкхиера, реализованного в программе «Сирень» для определения типа зацветания, подтвердило для всех видов и гибридов акропетальный тип распускания, т.е. цветение начинается от основания главной оси сложного соцветия и распространяется вверх (рисунки 5-8).

Начало и продолжительность цветения парциальных соцветий различны в сложном соцветии и зависят от расположения их на главной оси и количества цветков в парциальном соцветии.

Для каждого сложного соцветия исследованных видов и гибридов проведен кластерный анализ парциальных соцветий по количеству цветков. В результате все парциальные соцветия поделены на три категории: базальные, боковые и верхушечные. Результаты кластеризации представлены в таблице 7.

К категории «базальные» относятся парциальные соцветия, характеризующиеся большим в сравнении с другими количеством цветков и расположенные преимущественно у основания главной оси соцветия. К категории «боковые» относятся парциальные соцветия, имеющие меньшее количество цветков в сравнении с базальными и расположенные преимущественно в средней части сложного соцветия. К категории «верхушечные» относятся парциальные соцветия, отличающиеся наименьшим количеством цветков в сравнении с парциальными соцветиями других категорий и расположенные в верхней части сложного соцветия.

Менее четко разница между категориями «базальные» и «боковые» по расположению парциальных соцветий на главной оси выражена у *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. vulgaris* в виду незначительных их отличий в количестве цветков.

Таблица 7

Кластеризация парциальных соцветий видов и гибридов  
*Syringa*

Вид, гибрид	Номер сложного соцветия	Номера парциальных соцветий по категориям		
		Базальные	Боковые	Верхушечные
<i>S. josikaea</i>	1	3	1, 2, 4, 5	6-19
	2	1, 2, 4	3, 5-8	9-24
	3	-	1-5	6-16
<i>S. emodi</i>	1	1, 2	3-7	8-20
	2	1-4	5-8	9-20
	3	1-4	5-8	9-24
	4	3, 4	1, 2, 5-10	11-24
	5	1, 2	3-10	11-26
<i>S. wolfii</i>	1	1, 2	3-8	9-20
	2	1-4	5-8	9-20
	3	1-3	4-8	9-23
	4	1-4	5-8	9-21
<i>S. sweginzowii</i>	1	1-4	5, 6, 8	7, 9-16
	2	1-3	4-7	8-12
	3	1-5	6-7	8-13
	4	3, 4	1, 2, 5-10	11-16
	5	1, 3, 4	2, 5-8	9-16
	6	1, 3-6	7-9	2, 10-18
<i>S. villosa</i>	1	1-8	9, 10, 12	11, 13-16
	2	1-8	9, 10, 12	11, 13-19
	3	1, 3-6	2, 7, 8	9-15
	4	1-10	11, 12	13-19
	5	1-5	6-9	10-15
<i>S. vulgaris</i>	1	1-3	4-11	12-18
	2	1, 3-4	2, 5-12	13-19
	3	1, 3-4	2, 5-10, 12	11, 13-17
	4	1-6	7-12	13-19
	5	2, 3, 5, 6	1, 4, 7-12	13-20
<i>S. × prestoniae</i>	1	1-3	4-6	7-19
	2	-	1-5	6-20
	3	1-4	5-10	11-21
<i>S. × henryi</i>	1	1-4	5, 6, 11	7-10, 12
	2	1	2-6, 11	7-15
	3	1-4	5, 6	7-17
	4	1	2-5	6-17

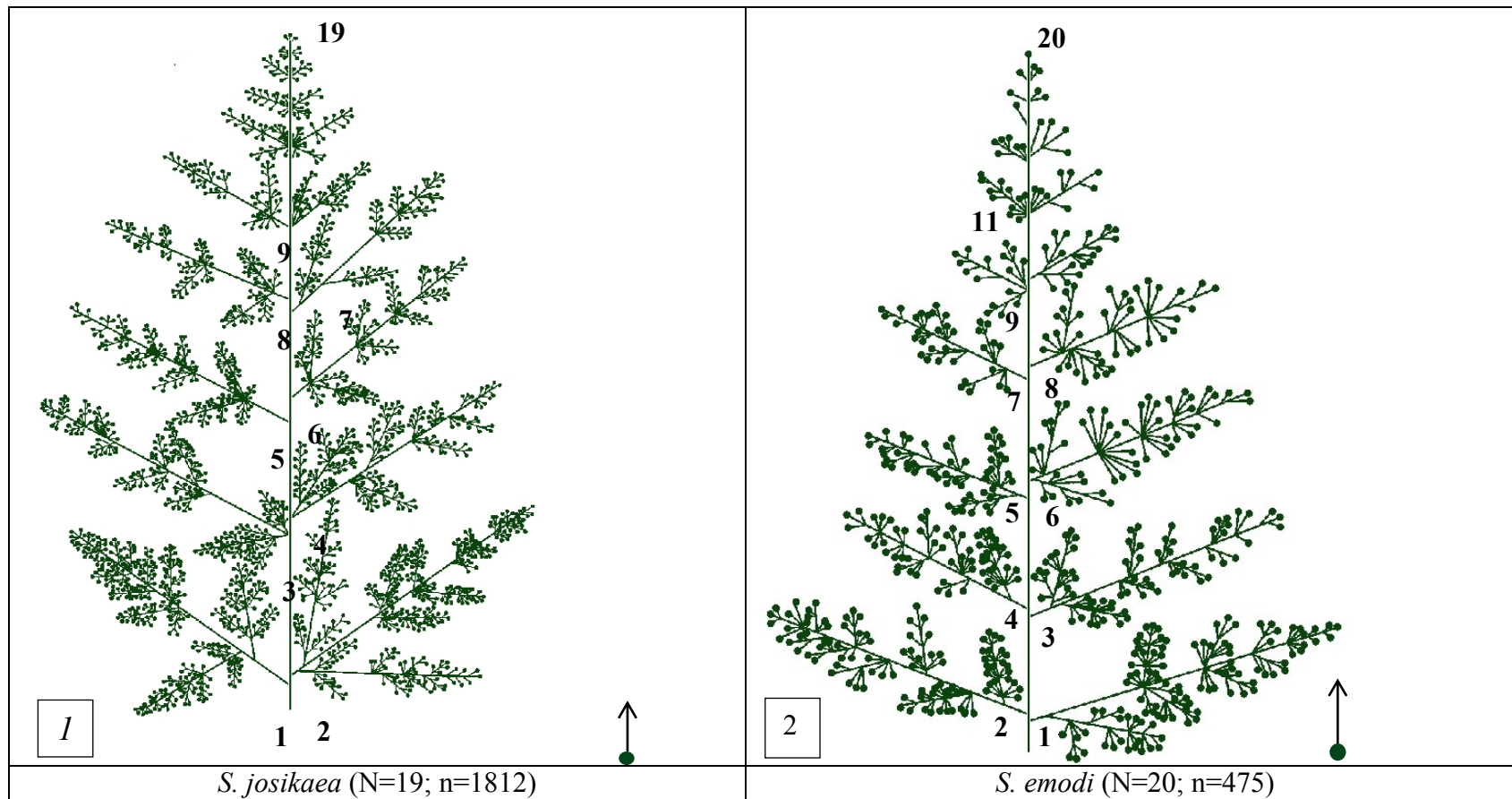


Рисунок 5. Структура соцветий *S. josikaea*, *S. emodi*

Обозначения для рисунка 5: N – количество парциальных соцветий в сложном соцветии, шт.; n – количество цветков в сложном соцветии, шт;

↑ акропетальный тип распускания цветков

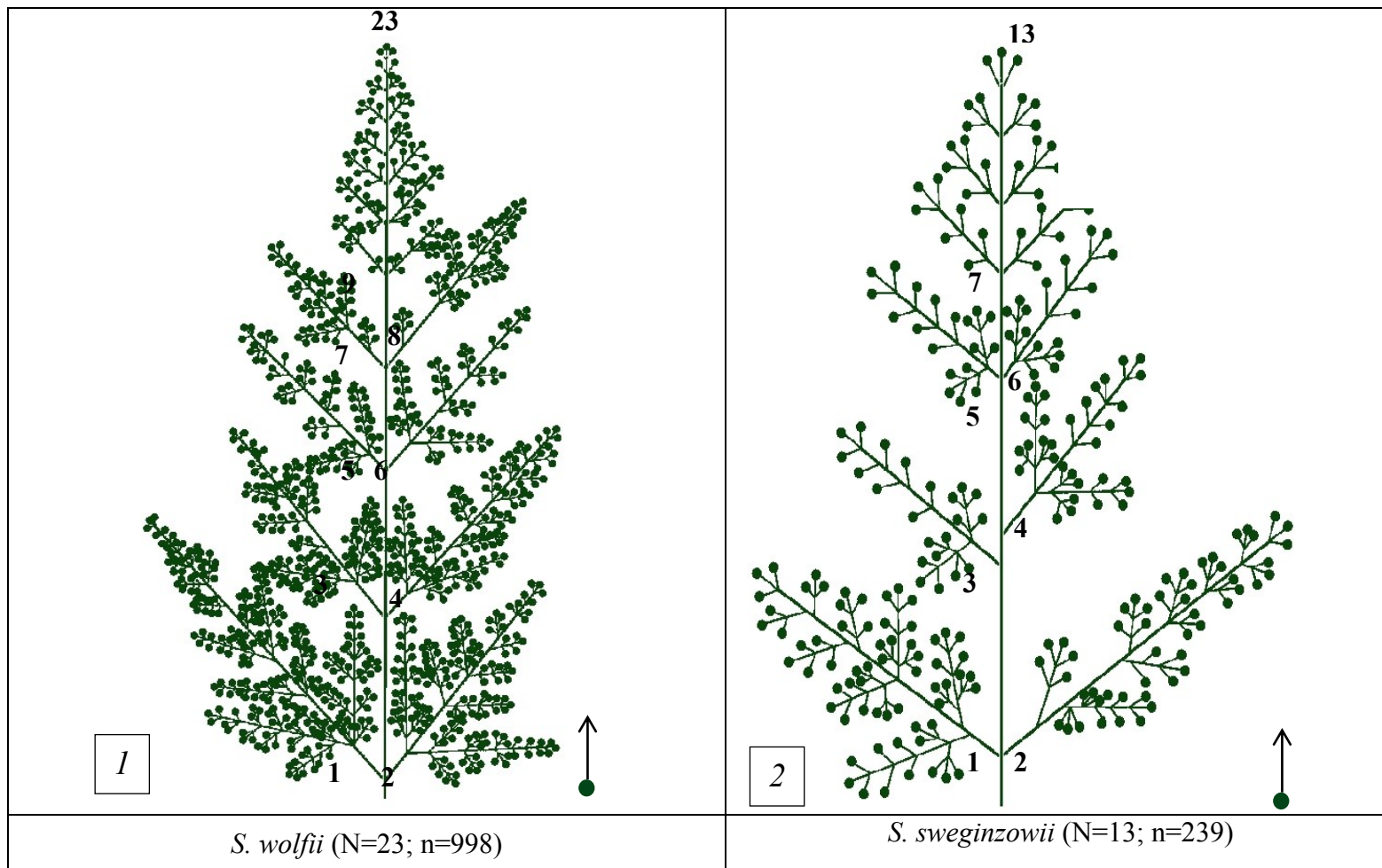


Рисунок 6. Структура соцветий *S. wolfii*, *S. sweginzowii*

Обозначения для рисунка 6 те же, что для рисунка 5.

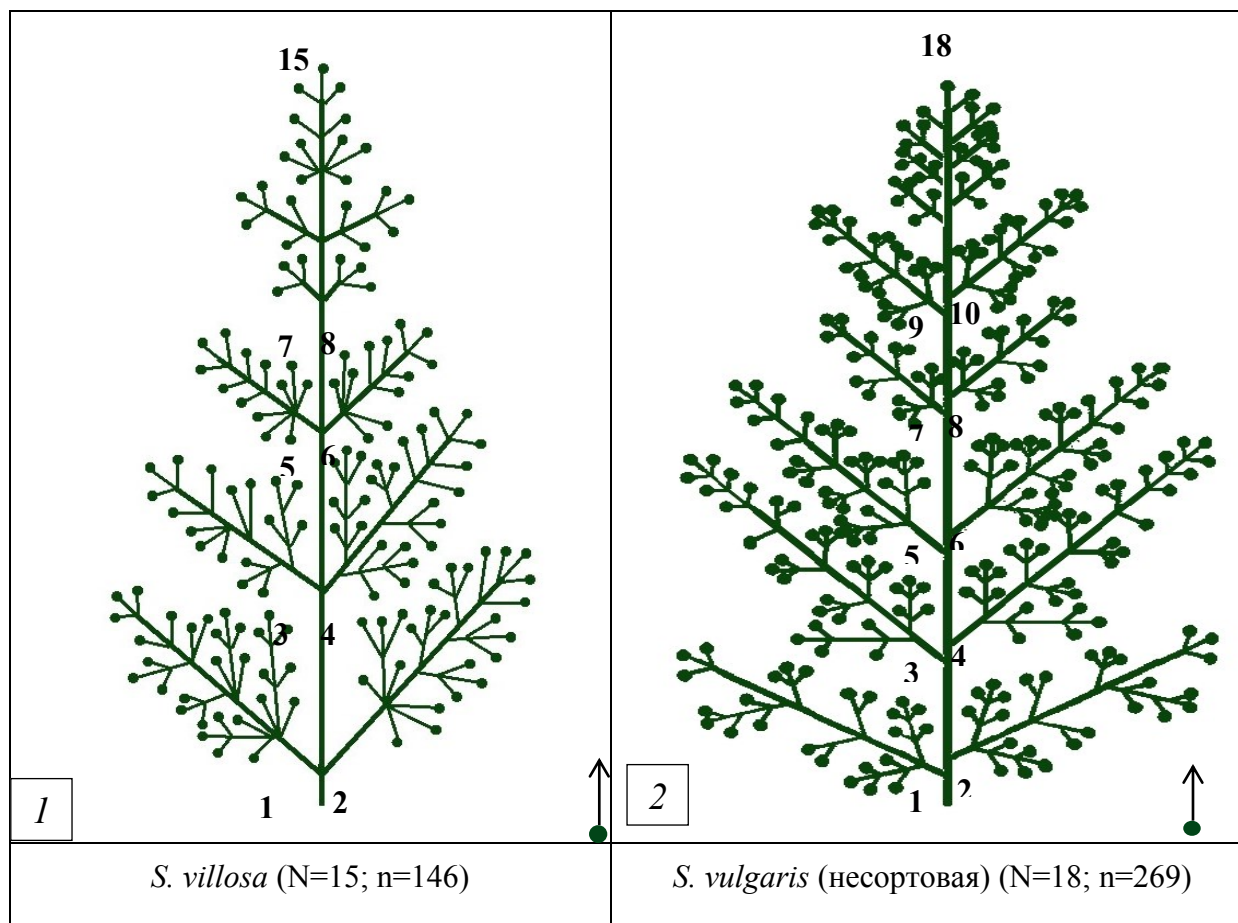
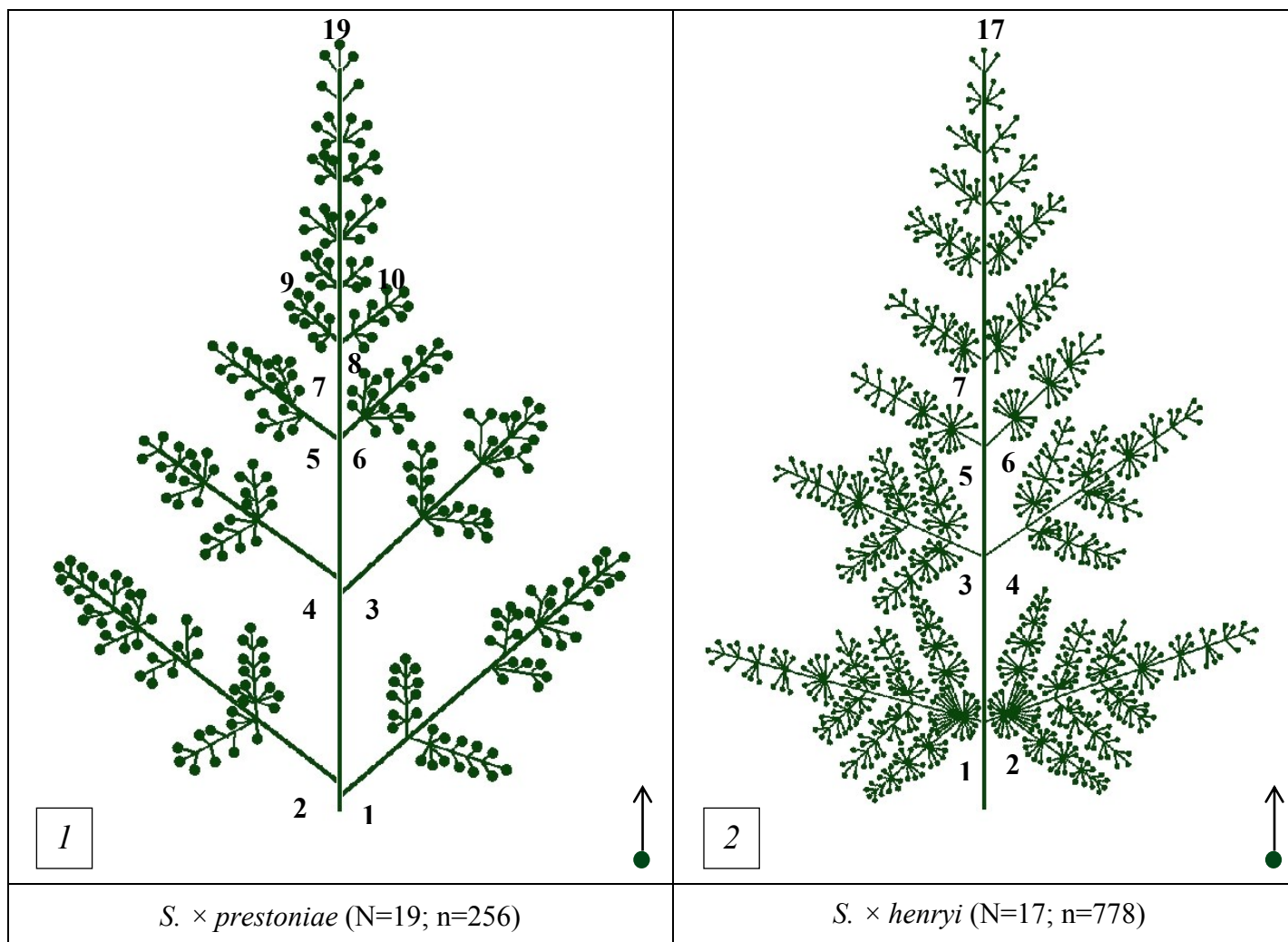


Рисунок 7. Структура соцветий *S. villosa*, *S. vulgaris* (несортовая)

Обозначения для рисунка 7 те же, что для рисунка 5.



*S. × prestoniae* (N=19; n=256)

*S. × henryi* (N=17; n=778)

Рисунок 8. Структура соцветий *S. × prestoniae*, *S. × henryi*

Обозначения для рисунка 8 те же, что для рисунка 5.



В таблице 8 представлены сроки цветения парциальных соцветий по категориям. У *S. villosa*, *S. vulgaris* (несортовая) и *S. × prestoniae* начало и конец цветения базальных и боковых парциальных соцветий совпадают. У *S. josikaea*, *S. wolfii* и *S. sweginzowii* цветение базальных соцветий начинается на один день раньше боковых. Боковые и верхушечные соцветия *S. josikaea* зацветают в один день, у *S. × henryi* отмечено одновременное начало цветения парциальных соцветий всех категорий. У *S. villosa* и *S. vulgaris* (несортовая) цветение верхушечных соцветий наступает на один день позже боковых, у *S. emodi* и *S. sweginzowii* разница наблюдается в два дня, у *S. × prestoniae* и *S. wolfii* в три и четыре дня соответственно. Отличия в продолжительности цветения парциальных соцветий составляют преимущественно 1–2 дня.

Таблица 8

Сроки цветения парциальных соцветий по категориям у видов и гибридов *Syringa*, 2012 г.

Вид, гибрид	Начало цветения			Конец цветения		
	Базальные	Боковые	Верхуш.	Базальные	Боковые	Верхуш.
<i>S. josikaea</i>	01.06	02.06	02.06	08.06	09.06	10.06
<i>S. emodi</i>	04.06	04.06	06.06	10.06	10.06	11.06
<i>S. wolfii</i>	03.06	04.06	08.06	11.06	12.06	13.06
<i>S. sweginzowii</i>	01.06	02.06	04.06	07.06	07.06	07.06
<i>S. villosa</i>	27.05	27.05	28.05	01.06	01.06	03.06
<i>S. vulgaris</i>	17.05	17.05	18.05	23.05	25.05	25.05
<i>S. ×</i>	02.06	02.06	05.06	09.06	09.06	12.06
<i>S. × henryi</i>	30.05	30.05	30.05	04.06	04.06	04.06

Проверка однородности процесса цветения соцветий по категориям с помощью критерия *хи-квадрат* с установленным уровнем значимости 0,05 показала неодинаковую однородность в сравнении с сортами *S. vulgaris*. Выявлена однородность боковых соцветий у *S. villosa*, верхушечных соцветий у *S. wolfii*, *S. sweginzowii* и *S. × prestoniae*. У остальных видов и гибридов однородность парциальных соцветий отсутствует.

В таблице 9 представлена характеристика цветения соцветий у видов и гибридов *Syringa*. Массовое раскрытие цветков в соцветиях у большинства видов приходится на середину цветения; у *S. josikaea* и *S. vulgaris* (несортовая) наибольшая доля открытых цветков отмечается в первые дни цветения. Обильное цветение продолжается в среднем 2–3 дня, за исключением *S. × prestoniae*. Максимальное количество открытых цветков наблюдалось на 6-й день от начала цветения, обильное цветение продолжалось 4 дня. Минимальное количество открытых цветков в соцветии наблюдается в начале цветения у *S. josikaea*, начале и середине цветения у *S. emodi*, в начале и в конце цветения – у *S. wolfii*, *S. sweginzowii*, *S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*; в середине цветения – у *S. vulgaris* (несортовая).

Таблица 9

Характеристика цветения соцветий видов и гибридов *Syringa*, 2012 г.

Вид, гибрид	Продолжительность цветения, дней	Дни с максимальным количеством открытых цветков	Дни с минимальным количеством открытых цветков
<i>S. josikaea</i>	10	3-5	1
<i>S. emodi</i>	8	5-6	1, 4
<i>S. wolfii</i>	10	6-7	1, 10
<i>S. sweginzowii</i>	7	2-4	1, 6
<i>S. villosa</i>	8	2-3	1 5-7
<i>S. vulgaris</i>	10	2-4	7-8
<i>S. × prestoniae</i>	11	6-9	3, 11
<i>S. × henryi</i>	6	2-3	1,5

Считается, что декоративный эффект определяется всем сложным соцветием. Он достигается не только строением и окраской цветков, но и определенным соотношением в сложном соцветии разных стадий раскрытия цветка. Наблюдения за цветением показали различное соотношение цветков разных стадий раскрытия и неодинаковую продолжительность их жизни. У *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. villosa*, *S. vulgaris*

(несортовая), *S. × prestoniae* в стадии бутона цветки находились до середины цветения. Доля их от общего числа цветков в соцветии составляла от 90 до 20%. У *S. wolfii*, *S. sweginzowii*, *S. × henryi* бутоны сохранялись до конца цветения, составляя 5–10%. Для всех видов и гибридов характерно быстрое прохождение стадий, предшествующих раскрытию цветка. У большинства видов доля цветков в стадии раскрывшегося бутона и в стадии полуоткрытого цветка составляла в среднем до 10%, у гибридов не более 5%. У *S. josikaea* и *S. wolfii* отмечено менее 5%, в некоторых соцветиях зафиксированы лишь единичные цветки данных стадий развития. Высокая доля открытых цветков в соцветии отмечена лишь у *S. vulgaris* (несортовая) (80%) на 4-й и 5-й день от начала цветения и *S. villosa* (70%) – на 4-й день. У остальных видов и гибридов доля открытых цветков составляла: 60% у *S. × henryi* на 3-й день, 50% у *S. josikaea*, *S. wolfii* на 5-й день и *S. × prestoniae* на 6-й день. У *S. emodi* доля открытых цветков за весь период цветения не превысила 25%, у *S. sweginzowii* – 35%.

Все исследуемые виды и гибриды в сравнении с сортами *S. vulgaris* характеризуются более ранним опаданием лепестков открытых цветков или полностью цветков, не достигнув при этом стадии увядания, что в определенной степени является одним из показателей декоративного состояния. У *S. sweginzowii* опадание цветков наступает на 2-й день от начала цветения, у *S. villosa* и *S. × henryi* – на 3-й день, у *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii* и *S. × prestoniae* – на 4-й–5-й день, у *S. vulgaris* (несортовая) – на 6-й день. Увядание цветков в соцветии отмечено у *S. villosa* и *S. josikaea*, доля их от общего числа в соцветии составляет до 20 и 30% соответственно. У остальных видов и гибридов полностью увядшие цветки встречались в соцветии единично.

Изученные виды и гибриды отличаются различной продолжительностью жизни отдельного цветка как в открытом состоянии, так и в стадии раскрывшегося бутона и полуоткрытого цветка (таблица 10). Наибольшая продолжительность жизни открытого цветка отмечена у *S. vulgaris* (несортовая) ( $6,3 \pm 0,3$  суток) и *S. villosa* ( $3,9 \pm 0,3$  суток). Меньше всего продолжительность открытого состояния цветков у *S. emodi* ( $0,95 \pm 0,07$  суток) и *S. \times prestoniae* ( $1,1 \pm 0,05$  суток). У остальных видов и гибридов продолжительность жизни открытого цветка отличается незначительно, варьирует в пределах от 1,3 до 1,9 суток. Все виды и гибриды характеризуются небольшой продолжительностью стадий, предшествующих раскрыванию цветка. Продолжительность стадий раскрывшегося бутона варьирует от  $2,4 \pm 0,7$  до  $12,0 \pm 0,7$  час., полуоткрытого цветка – от  $5,5 \pm 0,5$  до  $16,8 \pm 1,2$  час.

Таблица 10

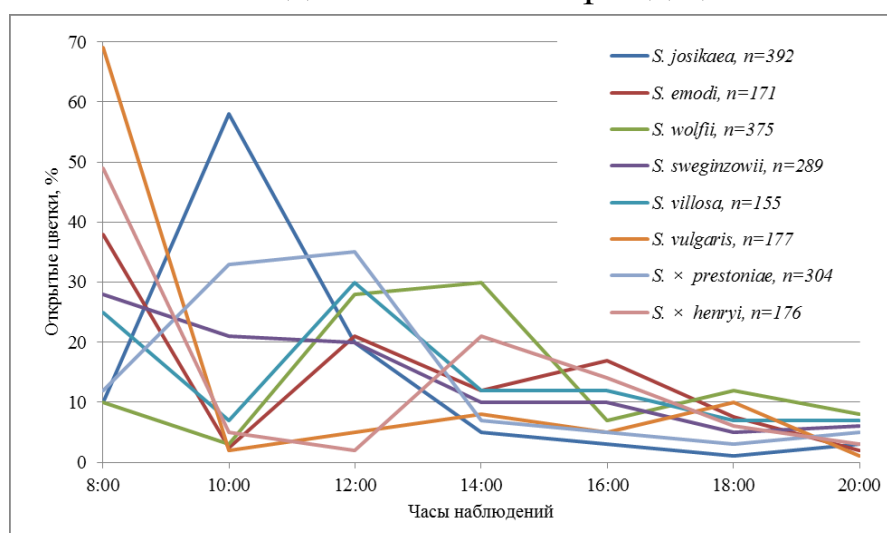
Продолжительность жизни стадий развития цветка видов и гибридов *Syringa*, 2013 г.

Вид, гибрид	Количество цветков под наблюдением, шт.	Раскрывшийся бутон, часы	Полуоткрытый цветок, часы	Открытый цветок, сутки
<i>S. josikaea</i>	392	$9,6 \pm 0,5$	$5,5 \pm 0,5$	$1,9 \pm 0,1$
<i>S. emodi</i>	171	$8,6 \pm 0,7$	$8,2 \pm 0,9$	$0,95 \pm 0,07$
<i>S. wolfii</i>	375	$12,0 \pm 0,5$	$8,2 \pm 0,5$	$1,6 \pm 0,9$
<i>S. sweginzowii</i>	289	$12,0 \pm 0,7$	$16,8 \pm 1,2$	$1,30 \pm 0,07$
<i>S. villosa</i>	155	$7,2 \pm 0,7$	$7,2 \pm 1,2$	$3,9 \pm 0,3$
<i>S. vulgaris</i>	177	$9,6 \pm 1,4$	$12,0 \pm 1,9$	$6,3 \pm 0,3$
<i>S. \times</i>	304	$10,0 \pm 0,5$	$5,5 \pm 0,5$	$1,10 \pm 0,05$
<i>S. \times henryi</i>	176	$2,4 \pm 0,7$	$7,2 \pm 0,9$	$1,9 \pm 0,1$

Значительно меньшая продолжительность стадии раскрывшегося бутона выявлена у *S. \times henryi* ( $2,4 \pm 0,7$  часа), полуоткрытого цветка – у *S. josikaea* и *S. \times prestoniae* ( $5,5 \pm 0,5$  часа). Почти одинаковая продолжительность указанных стадий отмечена у *S. emodi* ( $8,6 \pm 0,7$  и  $8,2 \pm 0,9$  часа) и *S. villosa* ( $7,2 \pm 0,7$  и  $7,2 \pm 1,2$  часа).

У *S. emodi*, *S. villosa*, *S. × prestoniae* и *S. × henryi* продолжительность стадий развития цветка не имеет существенных отличий в парциальных соцветиях разных категорий. У *S. josikaea*, *S. wolfii* и *S. sweginzowii* продолжительность жизни открытого цветка в верхушечных соцветиях меньше в сравнении с базальными и боковыми. Для *S. vulgaris* (несортовая) характерна большая продолжительность раскрывшегося бутона и полуоткрытого цветка в верхушечных соцветиях и меньшая в базальных и боковых.

Для изучения суточного ритма раскрытия цветков под наблюдением находились от 171 (*S. villosa*) до 392 цветков (*S. josikaea*). На рисунке 9 представлена динамика раскрытия цветков в часы наблюдений за весь период цветения.



*n* – количество цветков под наблюдением, шт.

Рисунок 9. Динамика раскрытия цветков у видов и гибридов *Syringa* за весь период цветения, 2013 г. (%)

Раскрытие цветков происходит с 6:00 до 20:00. В период с 20:00 до 22:00 раскрываются лишь единичные цветки. В ночное время раскрытие цветков не выявлено.

Обнаружено, что у *S. vulgaris*, *S. emodi*, *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. × henryi* утренний тип раскрытия цветков: раскрытие цветков происходит до 12:00. У *S. vulgaris* (несортовая) большая доля цветков (69%) открывается к 8:00 утра.

У *S. emodi* и *S. villosa* более 50% открытых цветков отмечено к 8:00 и 12:00, у *S. josikaea* и *S. × prestoniae* более 60% открытых цветков – в 10:00 и 12:00. Для *S. sweginzowii* характерно относительно равномерное раскрытие цветков к 8:00 (28%), к 10:00 (21%) и к 12:00 (20%). В последующие часы наблюдений цветки раскрывались с интенсивностью от 1 до 21%. У *S. wolfii* выявлен дневной тип раскрытия цветков, большая часть цветков раскрывается к 12:00 (28%) и к 14:00 (30%). Для *S. × henryi* характерны два пика в раскрытии цветков, 49% цветков раскрываются к 8:00; оставшаяся преимущественная часть цветков раскрывается к 14:00 и к 16:00 (21 и 14% соответственно).

Для выявления зависимости цветения видов и гибридов *Syringa* от условий микроклимата проведен многофакторный регрессионный анализ процесса цветения по пяти показателям – температура воздуха (°C), влажность воздуха (%), инсоляция (Вт/м<sup>2</sup>), сумма осадков (мм), скорость ветра (м/с).

В таблице 11 представлены значения температуры и влажности воздуха, при которых наблюдалось обильное раскрытие цветков, а также множественные коэффициенты корреляции R, отражающие степень зависимости раскрытия цветков от включенных в регрессионную модель показателей микроклимата. На рисунках 10 и 11 представлена сезонная и суточная динамика раскрытия цветков (количество вновь раскрывшихся цветков в наблюдаемые моменты времени) у изученных видов и гибридов во взаимосвязи с температурой и влажностью воздуха.

При более высоких значениях температуры воздуха пик цветения наблюдался у *S. wolfii* (27,3–29,4 °C) и *S. emodi* (20,2–27,3 °C) при значениях влажности воздуха 45–66% (рисунки 10, 6 и 4 соответственно). Максимальное количество

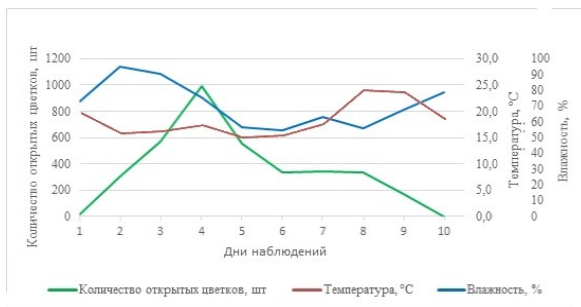
раскрытых цветков у *S. sweginzowii*, *S. villosa* и *S. × henryi* отмечено в температурных границах 11,1–18,9 °С. При этом влажность воздуха при цветении *S. sweginzowii* (рисунок 10, 8) и *S. villosa* (рисунок 11, 2) изменялась в пределах 45–64%. У *S. × henryi* 36–61% (рисунок 11, 8). У *S. josikaea* (рисунок 10, 2) и *S. × prestoniae* (рисунок 11, 6) наибольшее раскрытие цветков выявлено при значениях температуры 18,2–23,8 °С и влажности воздуха 49–75%.

Представленные в таблице 11 значения R у всех видов и гибридов > 0,70, что указывает на высокую степень зависимости процесса цветения от указанного фактора, за исключением *S. × prestoniae*. Коэффициенты детерминации R<sup>2</sup> регрессионной модели по каждому виду и гибриду составили > 0,50, что подтверждает их значимость.

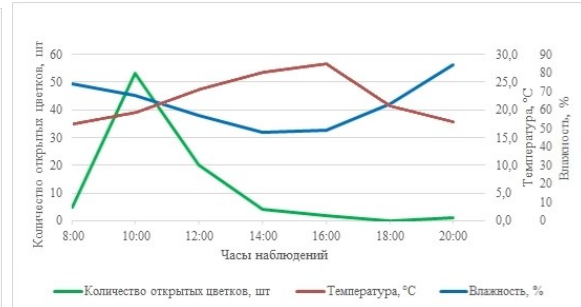
Таблица 11

Показатели микроклимата и результаты многофакторного регрессионного анализа цветения видов и гибридов *Syringa*

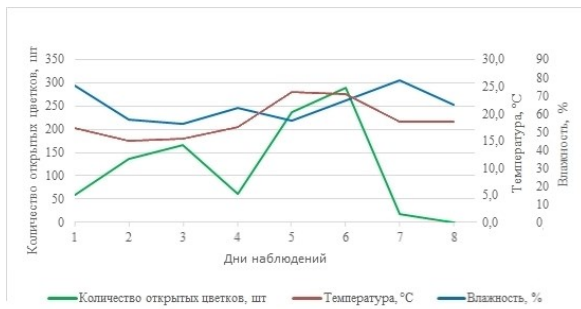
Вид, гибрид	Max количество открытых цветков при значении факторов		Значимый показатель микроклимата	Множественный коэффициент корреляции R
	температура воздуха, °С	влажность воздуха, %		
<i>S. josikaea</i>	19,5–23,8	57–68	Температура, °С	0,71
<i>S. emodi</i>	20,2–27,3	52–66	Температура, °С; влажность, %	0,86
<i>S. wolfii</i>	27,3–29,4	45–52	Температура, °С	0,75
<i>S. sweginzowii</i>	14,4–18,9	45–63	Температура, °С; влажность, %	0,75
<i>S. villosa</i>	13,7–18,5	48–64	Температура, °С	0,86
<i>S. vulgaris</i>	15,6–22,1	42–67	Влажность, %	0,72
<i>S. × prestoniae</i>	18,2–23,2	49–75	Отсутствует	0,71
<i>S. × henryi</i>	11,1–16,3	36–61	Температура, °С	0,89



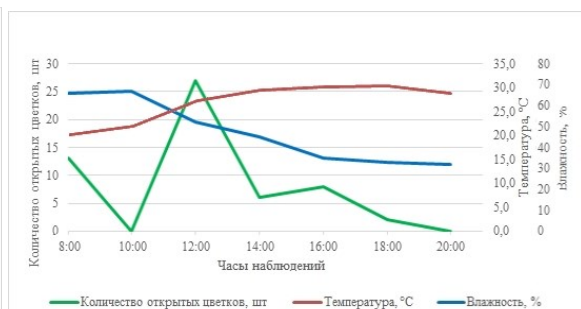
*S. josikaea* (01.06.– 10.06.12)



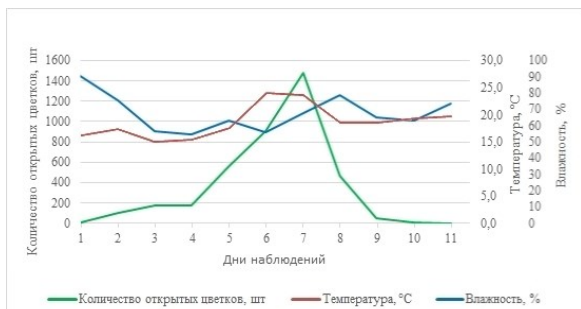
*S. josikaea* (12.06.13)



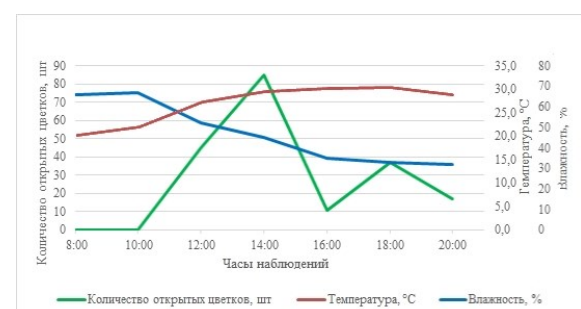
*S. emodi* (04.06.– 11.06.12)



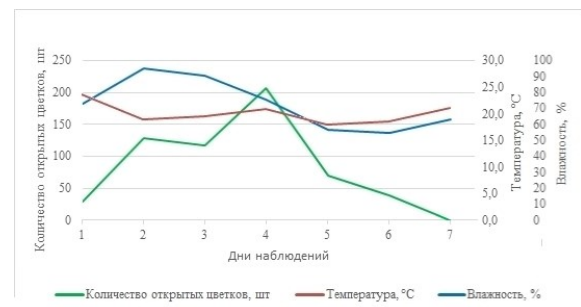
*S. emodi* (19.06.13)



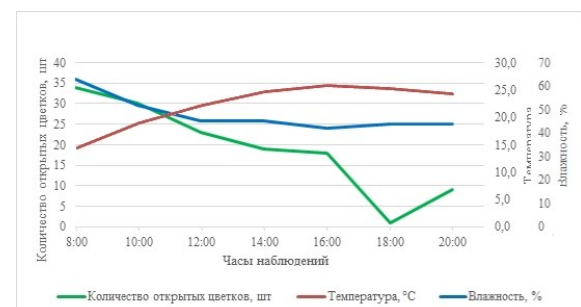
*S. wolfii* (03.06.– 13.06.12)



*S. wolfii* (19.06.13)



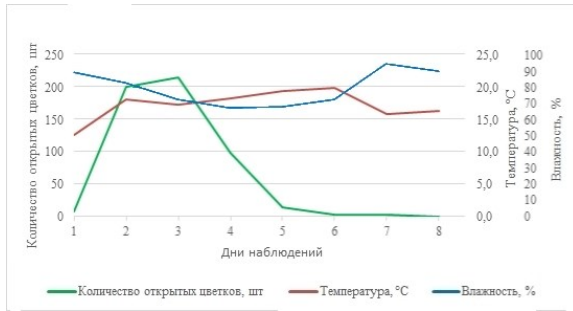
*S. sweginzowii* (01.06.– 07.06.12)



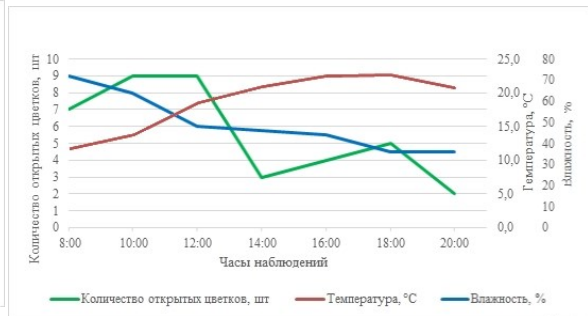
*S. sweginzowii* (16.06.13)

Рисунок 10. Сезонная и суточная динамика раскрытия цветков *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. sweginzowii*

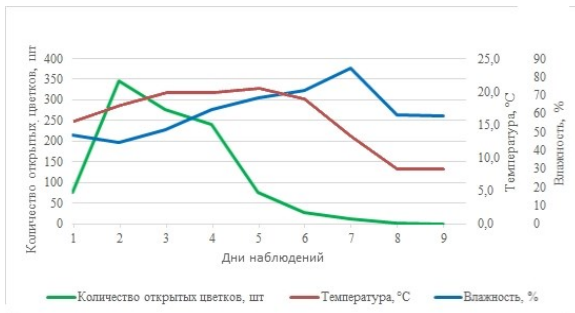




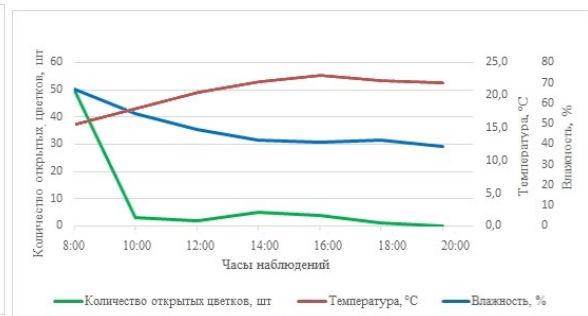
1 – *S. villosa* (27.06.–03.06.12)



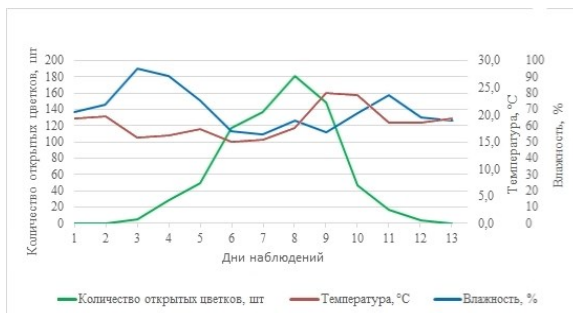
2 – *S. villosa* (09.06.13)



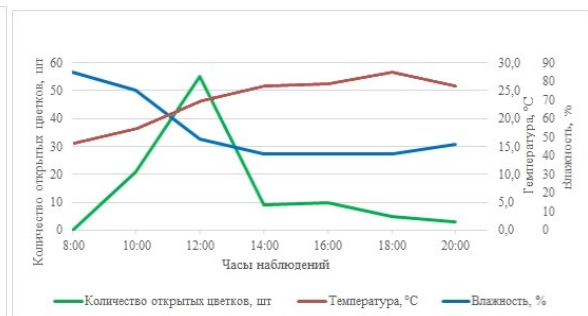
3 – *S. vulgaris* (17.05.–25.05.12)



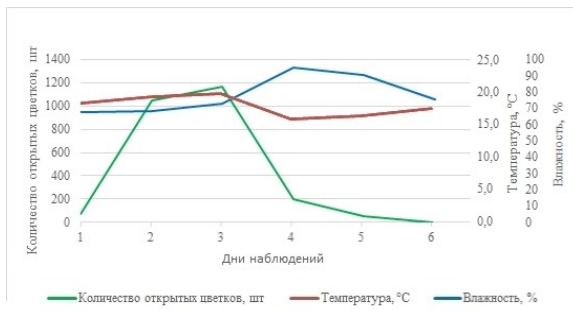
4 – *S. vulgaris* (26.05.13)



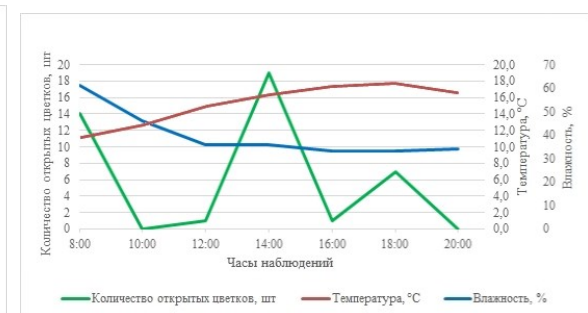
5 – *S. × prestoniae* (02.06.–14.06.12)



6 – *S. × prestoniae* (17.06.13)



7 – *S. × henryi* (30.05.–04.06.12)



8 – *S. × henryi* (03.06.13)

Рисунок 11. Сезонная и суточная динамика раскрытия цветков *S. villosa*, *S. vulgaris*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*

У *S. vulgaris* (несортовая) выявлена зависимость цветения от влажности воздуха –  $R=0,71$  (рисунок 11, 3). У *S. josikaea* (рисунок 10, 1), *S. wolfii* (рисунок 10, 5), *S. villosa* (рисунок 11, 1), и *S. × henryi* (рисунок 11, 7) процесс цветения обусловлен влиянием температуры воздуха ( $R=0,71–0,89$ ). У *S. emodi* (рисунок 10, 3) и *S. sweginzowii* (рисунок 10, 7) раскрытие цветков зависит как от температуры, так и от влажности воздуха ( $R=0,86$  и  $R=0,75$  соответственно). У *S. × prestoniae* не выявлена зависимость цветения от показателей микроклимата,  $R=0,71$  (рисунок 11, 5).

### 3.1.3. Биология цветения сортов *S. Vulgaris*

Количество парциальных соцветий у сортов *S. vulgaris* варьирует от 12 ('Katherine Havemeyer') до 26 ('Индия') (таблица 12). Минимальное количество цветков в одном парциальном соцветии у всех сортов от 1 до 3; наибольшим количеством цветков в парциальном соцветии характеризуется 'Frau Wilhelm Pfitzer' – 101 шт. Максимальное количество цветков в сложном соцветии выявлено у 'Индия' (421 шт.).

Таблица 12

Характеристика соцветий сортов *S. vulgaris*

Сорт	Количество парциальных соцветий в сложном соцветии, шт.			Количество цветков в парциальном соцветии, шт.		Количество цветков в сложном соцветии, шт.		
	min	max	$M \pm tm$ ( $p=0,05$ )	min	max	min	max	$M \pm tm$ ( $p=0,05$ )
<i>S. vulgaris</i> (контроль)	17	20	18,8±0,9	1	36	214	274	235,2±23
С махровой формой цветка								
'Katherine Havemeyer'	12	15	13,6±1,2	3	26	138	220	174,0±27
'President Grevy'	13	19	16,2±2,0	2	35	97	234	182,7±44
'Mme Lemoine'	14	20	17,2±2,2	2	34	187	314	246,2±41
'Jules Simon'	15	19	15,6±0,5	2	41	152	331	225,0±62
'Mme Jules Finger'	16	24	21,2±2,7	1	32	202	284	258,6±30
'Paul Deschanel'	17	25	21,4±3,0	1	22	134	228	170,0±33
'Mme Abel Chatenay'	18	22	20,0±1,7	1	32	160	299	237,8±45
С простой формой цветка								
'Ludwig Spath'	19	23	21,4±1,4	2	20	167	243	205,4±25
'Frau Wilhelm Pfitzer'	21	24	22,7±1,3	3	101	348	567	411,0±112
'Marie Legraye'	23	24	23,6±0,5	2	32	256	319	294,0±26
'Индия'	23	26	24,4±1,0	2	47	317	421	368,2±41

В таблице 13 представлены результаты кластеризации парциальных соцветий по количеству цветков на категории: базальные, боковые и верхушечные.

Таблица 13

Результаты кластеризации парциальных соцветий сортов  
*S. vulgaris*

Сорт	Номер сложного соцветия	Номера парциальных соцветий по категориям		
		Базальные	Боковые	Верхушечные
<i>S. vulgaris</i> (контроль)	1	1-3	4-11	12-19
	2	1, 3-4	2, 5-12	13-19
	3	1, 3-4	2, 5-10, 12	11, 13-17
	4	1-6	7-12	13-19
	5	2, 3, 5-6	1, 4, 7-12	13-20
С простой формой цветка				
'Ludwig Spath'	1	1-10, 12	11, 13	14-22
	2	1-3, 5-9	4, 10-13, 15	14, 16-23
	3	1-11	12-14	15-19
	4	5-10	1-4, 11-14	15-22
	5	1-4, 6	5, 7-12	13-21
'Frau Wilhelm Pfitzer'	1	1, 2	3-9, 14	10-21
	2	1-4	5-10	11-23
	3	1-6	7-14	15-23
	4	1-3	4-12	13-24
'Marie Legraye'	1	1-9	10-13	14-24
	2	1-8	9-14	15-24
	3	1-7	8-14	15-24
	4	1-8	9-12, 14	13, 15-23
	5	1-5	6-13	14-23
'Индия'	1	1-8	9-14	15-24
	2	1-7	8-14	15-25
	3	1-5	6-14	15-24
	4	1-5	6-12	13-23
	5	1-5	6-14	15-26
С махровой формой цветка				
'Katherine Havemeyer'	1	1, 3, 4	5-10	2, 11-13
	2	1-8	9-12	14
	3	5-7, 10	2-4, 8-9, 12	1, 11, 13-15
	4	2, 3	4-9	1, 10-12
	5	1-3	4-9	10-15
'President Grevy'	1	1	2-7	8-13
	2	1-6	7-11	12-18
	3	2-5	1, 6-10	11-18
	4	1-5	6, 7, 11	8-10, 12-15
	5	2, 3	1, 4-8	9-14
	6	2-5	1, 6-14	15-19

## Окончание таблицы 13

'Mme Lemoine'	1	1-8	9-14	15-19
	2	1-3	4-11	12-20
	3	1-3	4-12	13-15
	4	2, 5, 6	1, 3-4, 7-12	13-16
	5	1	2-9	10-14
'Jules Simon'	1	–	1-4, 6, 7	5, 8-16
	2	2, 4-5	1, 3, 6-11	12-19
	3	–	1-10	11-15
	4	1, 2, 5-8	3, 4, 9-13	14-16
	5	3	1, 2, 4-11	12-15
'Mme Jules Finger'	1	2-4	1, 5-12	12-24
	2	2, 3	1, 4-8	9-16
	3	1-6	7-10	11-23
	4	1, 4, 6	2, 3, 5, 7-12	13-22
	5	1-6	7-12	13-22
'Paul Deschanel'	1	1, 2, 5-7, 9, 10	3, 4, 8, 11-14	15-25
	2	1, 2, 4-6	3, 7-13	14-17
	3	6	1-10, 12	11, 13-21
	4	4	1-3, 5-14	15-18
	5	1, 2, 4-12	3, 13-15	16-24
'Mme Abel Chatenay'	1	1-7	8-13, 15, 16	14, 17-22
	2	1-8	9-17	18-21
	3	1-3	4-12, 14-17	13, 18
	4	1-7	8-12	13-19
	5	1-7	8-16	17-21

Наиболее однородной является кластеризация парциальных соцветий у сортов с простой формой цветка, за исключением 'Ludwig Spath', а также у сорта с махровой формой цветка 'Mme Abel Chatenay'.

На рисунках 12–14 представлены схемы строения соцветий исследованных сортов *S. vulgaris*. Применение критерия Джонкхиера, реализованного в программе «Сирень» для определения типа зацветания подтвердило для сортов 'Jules Simon' (рисунок 14, 2) и 'Paul Deschanel' (рисунок 15, 1) дивергентный тип распускания – первыми распускаются парциальные соцветия из средней части сложного соцветия, затем цветение продолжается одновременно к основанию сложного соцветия и к его вершине. Для *S. vulgaris* (несортвая/контроль) и остальных сортов характерен акропетальный тип распускания.

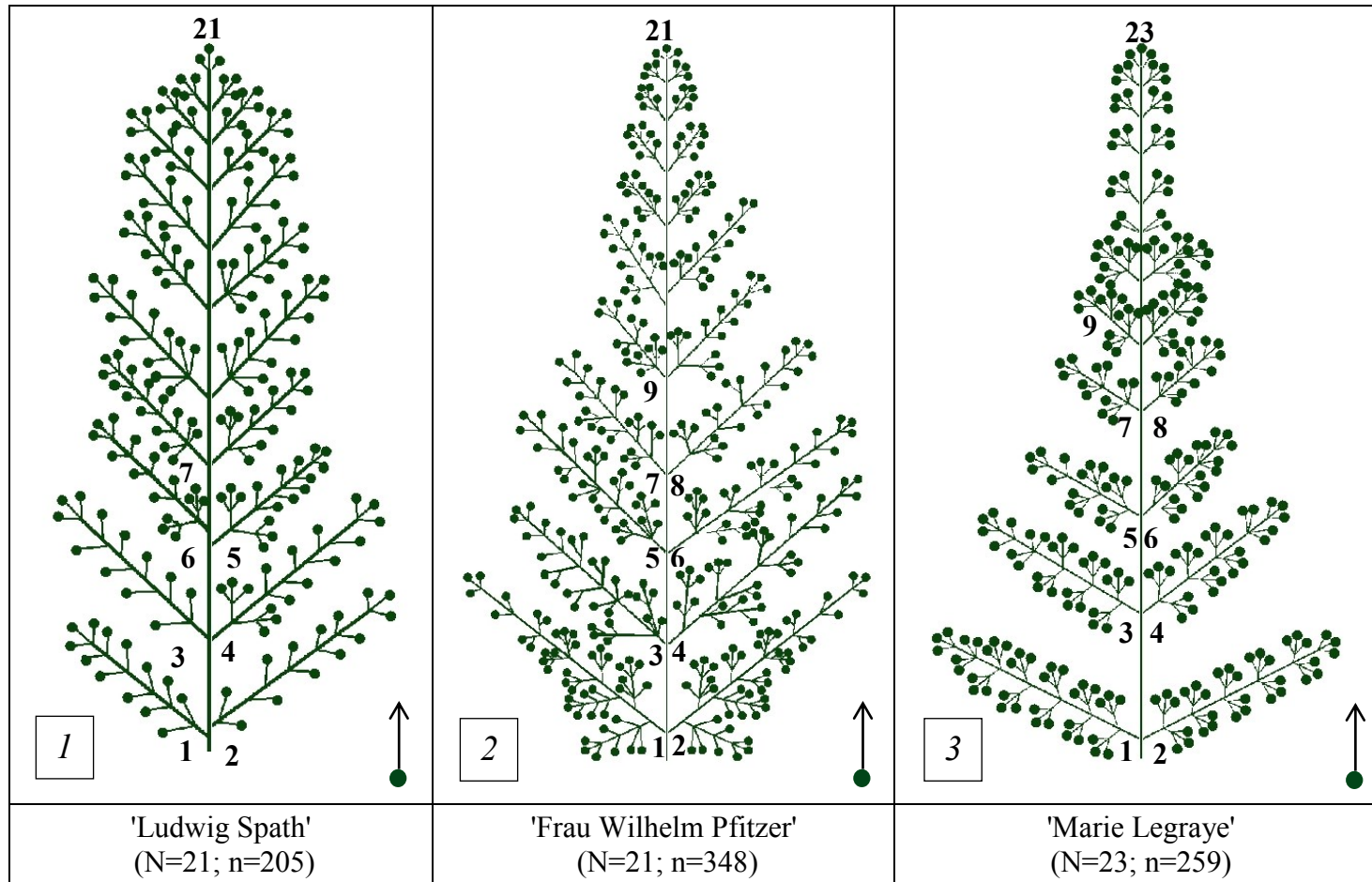


Рисунок 12. Структура соцветий *S. vulgaris* 'Ludwig Spath', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Marie Legraye'

Обозначения для рисунка 12: N – количество парциальных соцветий в сложном соцветии, шт.; n – количество цветков в сложном соцветии, шт.; ↑ акропетальный тип распускания цветков; ↓ дивергентный тип распускания цветков.

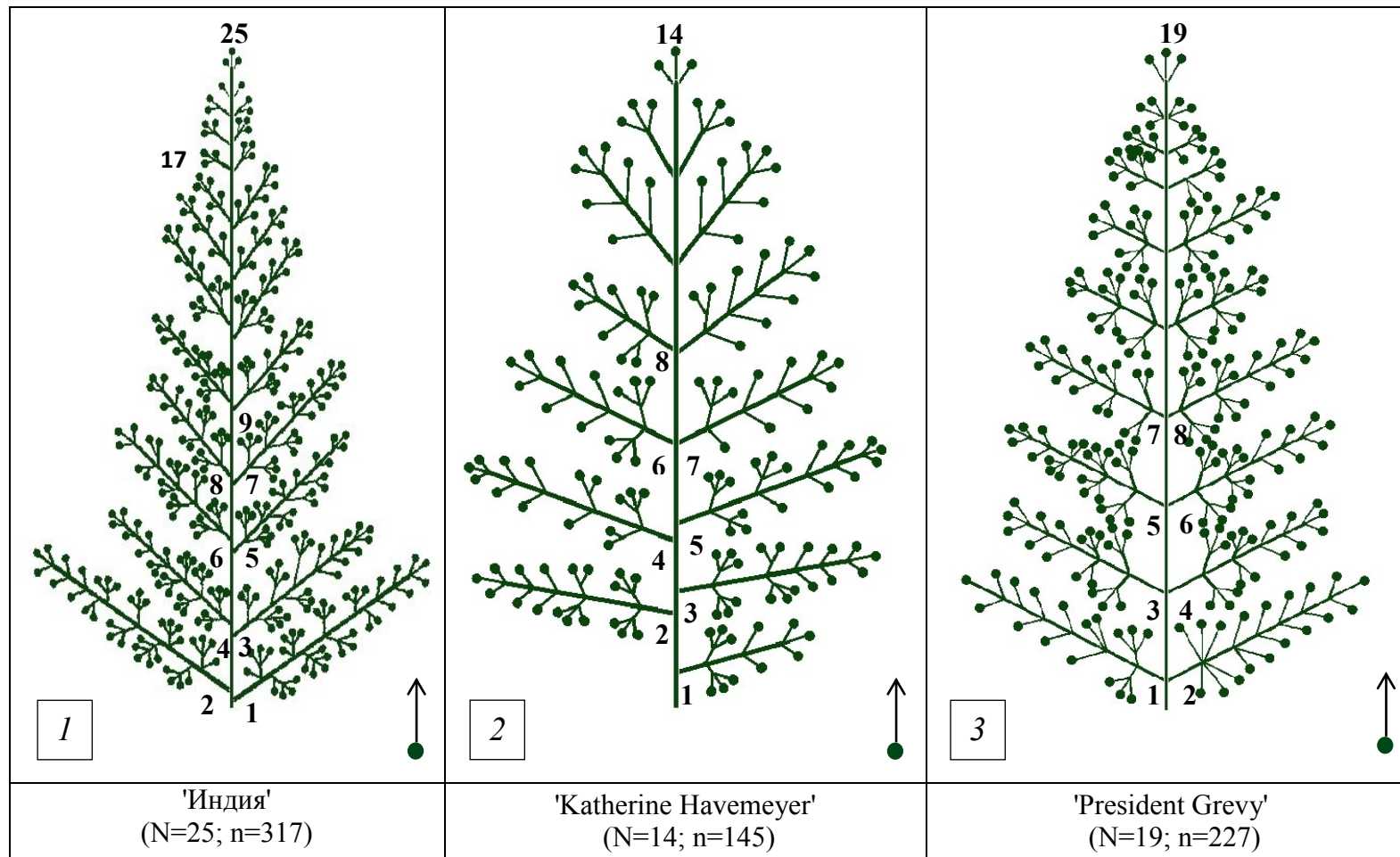


Рисунок 13. Структура соцветий *S. vulgaris* 'Индия', 'Katherine Havemeyer', 'President Grevy'

Обозначения для рисунка 13 те же, что для рисунка 12.



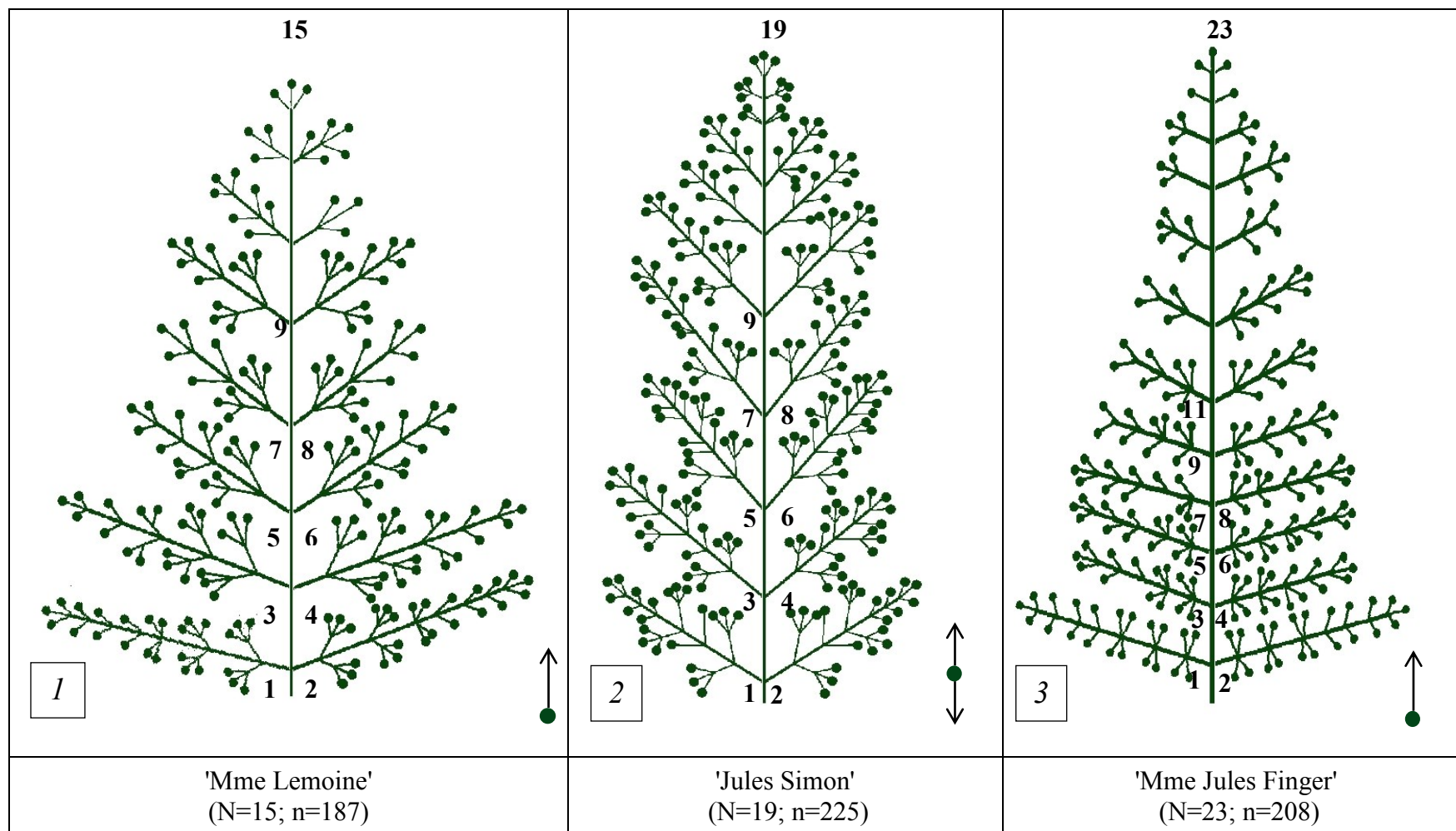


Рисунок 14. Структура соцветий *S. vulgaris* 'Mme Lemoine', 'Jules Simon', 'Mme Jules Finger

Обозначения для рисунка 14 те же, что для рисунка 12.

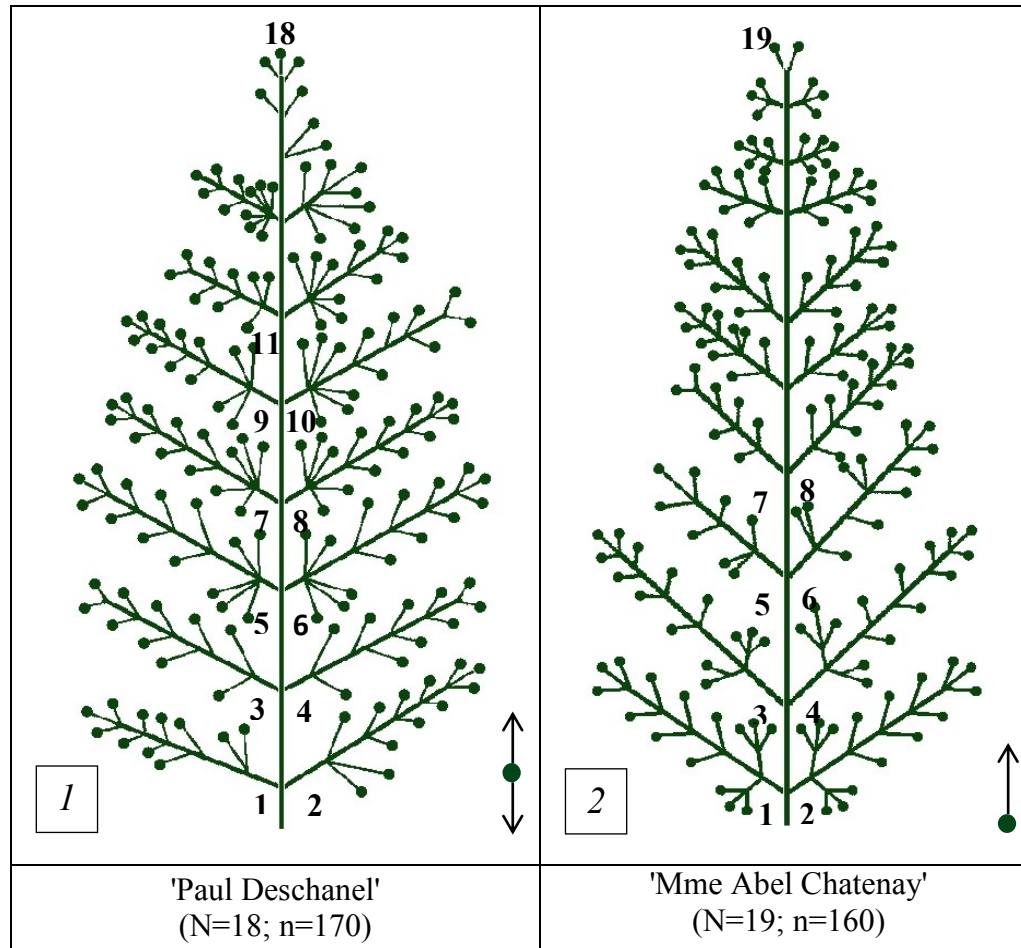


Рисунок 15. Структура соцветий *S. vulgaris* 'Paul Deschanel', 'Mme Abel Chatenay'

Обозначения для рисунка 15 те же, что для рисунка 12.



У *S. vulgaris* (несортовая/контроль) и большинства исследуемых сортов начало цветения базальных и боковых парциальных соцветий совпадает (таблица 14). Исключением являются 'Frau Wilhelm Pfitzer' и 'Katherine Havemeyer', у которых цветение базальных соцветий начинается на 1–2 дня раньше боковых.

Таблица 14

Сроки цветения парциальных соцветий по категориям у сортов *S. vulgaris*, 2012 г.

Сорт	Начало цветения			Конец цветения		
	Базальные	Боковые	Верхуш.	Базальные	Боковые	Верхуш.
<i>S. vulgaris</i>	17.05	17.05	18.05	23.05	25.05	25.05
С простой формой цветка						
'Ludwig Spath'	18.05	18.05	20.05	24.05	24.05	28.05
'Frau Wilhelm'	19.05	20.05	20.05	01.06	30.05	01.06
'Marie Legraye'	18.05	18.05	19.05	23.05	23.05	28.05
'Индия'	20.05	20.05	22.05	31.05	30.05	31.05
С махровой формой цветка						
'Katherine'	14.05	16.05	19.05	30.05	30.05	31.05
'President'	13.05	13.05	16.05	27.05	28.05	29.05
'Mme Lemoine'	14.05	14.05	17.05	30.05	30.05	31.05
'Jules Simon'	15.05	15.05	18.05	01.06	30.05	31.05
'Mme Jules'	24.05	24.05	27.05	07.06	06.06	06.06
'Paul'	14.05	14.05	17.05	28.05	28.05	28.05
'Mme Abel'	19.05	19.05	25.05	03.06	31.05	03.06

Продолжительность цветения базальных соцветий на 1–3 дня дольше, чем боковых у 'Mme Jules Finger', 'Индия', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Jules Simon', 'Mme Abel Chatenay'. Заканчивается цветение базальных соцветий на 1–2 дня раньше, чем боковых у 'President Grevy' и *S. vulgaris* (несортовая). Продолжительность цветения базальных и боковых соцветий у остальных сортов совпадает. Цветение верхушечных соцветий у сортов с простой формой цветка начинается одновременно с боковыми соцветиями ('Frau Wilhelm Pfitzer') или на 1–2 дня позднее базальных и боковых ('Marie Legraye', 'Индия', 'Ludwig Spath', *S. vulgaris* (несортовая)). Цветение вер-

хушечных соцветий у сортов с махровой формой цветка наступает на 3–6 дней позднее.

Проверка однородности процесса цветения соцветий по категориям с помощью критерия *хи-квадрат* с установленным уровнем значимости 0,05 показала однородность всех категорий соцветий у 'Marie Legraye' и 'Paul Deschanel', однородность боковых соцветий у 'Индия'. Для всех остальных сортов однородность прослеживается только по категории «верхушечные соцветия». Полностью отсутствует однородность парциальных соцветий у сорта 'Frau Wilhelm Pfitzer'.

Порядок распускания цветков в парциальных соцветиях у основания и боковых соответствует таковому во всем соцветии. Терминальные цветки базальных и боковых парциальных соцветий отстают в распускании в отличие от верхушечных парциальных соцветий, где терминальный цветок доминирует в распускании. В таблице 15 представлена характеристика цветения соцветий сортов *S. vulgaris*, которая включает продолжительность цветения соцветий, дни с минимальным и максимальным количеством открытых цветков от начала цветения.

Таблица 15

Характеристика цветения соцветий сортов *S. vulgaris*, 2012 г.

Сорт	Продолжительность цветения, дней	Дни с максимальным количеством открытых цветков	Дни с минимальным количеством открытых цветков
<i>S. vulgaris</i> (контроль)	10	2–4	7–8
С простой формой цветка			
'Ludwig Spath'	12	2–5	7–8, 10–11
'Frau Wilhelm Pfitzer'	16	3–5	1, 11–13
'Marie Legraye'	14	1–3	6–10
'Индия'	12	2–4	11
С махровой формой цветка			
'Katherine Havemeyer'	18	7–10	2–5, 16–18
'President Grevy'	20	6–9	14–16
'Mme Lemoine'	18	6–10	15–18
'Jules Simon'	18	8–10	3–4, 16–18
'Mme Jules Finger'	18	8–10	3–5, 13–14
'Paul Deschanel'	15	3–5	12–14
'Mme Abel Chatenay'	16	3–5	2

Большинство сортов с махровой формой цветка отличаются более продолжительным цветением в сравнении с *S. vulgaris* (несортовая/контроль) и сортами с простой формой цветка. Наибольшая раскрываемость цветков в соцветиях сортов с махровыми цветками приходится на середину цветения (шестой – десятый дни от начала цветения); у сортов с простой формой цветка наибольшая доля открытых цветков отмечается в первые дни цветения (первый – пятый дни от начала цветения). Минимальное количество открытых цветков в соцветии наблюдается в начале цветения у 'Mme Abel Chatenay', в начале и в конце цветения – у 'Katherine Havemeyer', 'Jules Simon', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Mme Jules Finger'; в середине цветения – у 'Marie Legraye'. У *S. vulgaris* (несортовая/контроль), а также 'President Grevy', 'Mme Lemoine', 'Paul Deschanel', 'Индия' минимальное количество открытых цветков в соцветии приходится на конец цветения.

Наблюдения за цветением сортов *S. vulgaris* показали различное соотношение цветков разных стадий раскрывания и неодинаковую их продолжительность жизни в завершённом соцветии. Так, для сортов с простой формой цветка характерно более быстрое прохождение стадий, предшествующих раскрыванию цветка. В стадии бутона цветки в завершённом соцветии находились от 3 (*S. vulgaris* (несортовая/контроль), 'Marie Legraye') до 7 дней ('Frau Wilhelm Pfitzer'). Доля цветков в стадии раскрывшегося бутона составляла от 5 ('Frau Wilhelm Pfitzer') до 25% ('Marie Legraye'), в стадии полуоткрытого цветка от 5 (*S. vulgaris* (несортовая)) до 20% ('Marie Legraye').

У сортов с махровой формой цветка бутоны, а также раскрывшиеся бутоны и полуоткрытые цветки присутствуют в соцветиях до середины цветения. При этом доля раскрывшихся бутонов и полуоткрытых цветков в соцветии у боль-

шинства сортов составляет 30%, за исключением 'President Grevy', у которого в разные годы наблюдений – до 10%. Для всех сортов с простой формой цветка характерна высокая доля открытых цветков в соцветии – 80%. У сортов с махровыми цветками доля открытых цветков составляет: 90% у 'Mme Jules Finger', 70% у 'Jules Simon', 'President Grevy', 'Paul Deschanel', менее 50% у 'Mme Abel Chatenay'. У сортов с простыми цветками наблюдается более раннее увядание и опадание цветков. Доля увядших цветков в завершеном соцветии составляет от 5 до 20%. У сортов с махровыми цветками доля увядших цветков в среднем составляет 20–30%. У 'Paul Deschanel', 'Mme Jules Finger', 'Mme Lemoine' цветки после цветения не опадают.

Исследуемые сорта отличаются различной продолжительностью жизни отдельного цветка как в открытом состоянии, так и в стадии раскрывшегося бутона и полуоткрытого цветка (таблица 16).

Таблица 16

Продолжительность жизни стадий развития цветка у сортов *S. vulgaris* (сутки)

Сорт	Количество цветков под наблюдением, шт.	Раскрывшийся бутон	Полуоткрытый цветок	Открытый цветок
<i>S. vulgaris</i> (кон-	177	0,4±0,06	0,5±0,08	6,3±0,3
С простой формой цветка				
'Ludwig Spath'	178	1,4 ±0,1	0,7±0,08	6,0±0,3
'Frau Wilhelm'	179	0,26±0,03	0,26±0,03	10,0±0,18
'Marie Legrave'	159	0,5±0,05	0,6±0,04	6,0±0,2
'Индия'	209	0,65±0,07	0,4±0,05	1,7±0,2
С махровой формой цветка				
'Katherine'	129	1,4±0,1	1,2±0,1	8,8±0,3
'President Grevy'	178	1,3±0,1	1,1±0,1	6,1±0,5
'Mme Lemoine'	167	1,1±0,1	0,4±0,03	9,9±0,3
'Jules Simon'	153	1,3±0,1	0,7±0,05	4,0±0,3
'Mme Jules'	194	2,0±0,2	0,8±0,2	6,0±0,5
'Paul Deschanel'	190	1,0±0,1	1,3±0,1	2,1±0,2
'Mme Abel'	181	1,3±0,1	1,0±0,1	8,3±0,5

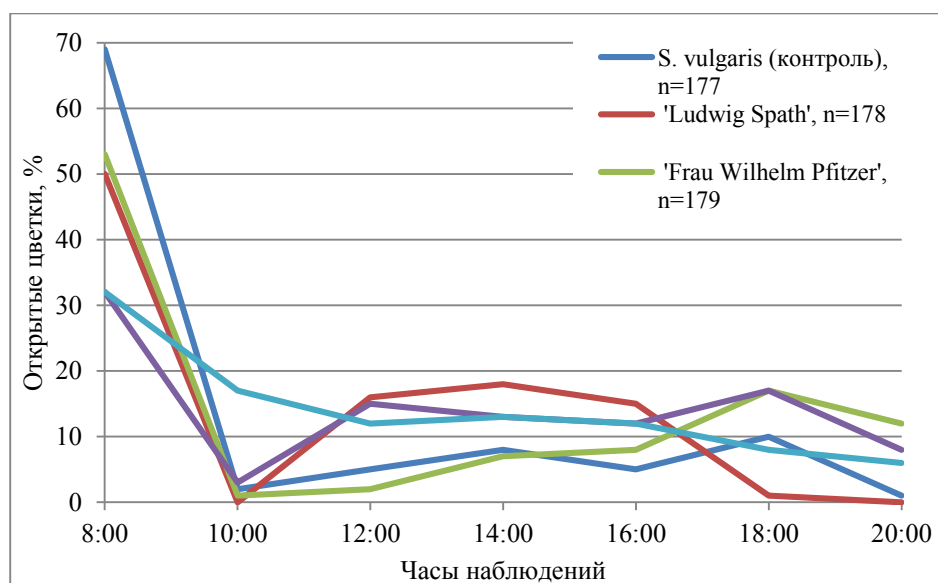
Продолжительность жизни открытого цветка у *S. vulgaris* (несортовая/контроль) составляет  $6,3 \pm 0,3$  суток. Наибольшая продолжительность жизни открытого цветка отмечена у 'Frau Wilhelm Pfitzer' –  $10 \pm 0,2$  суток. При этом данный сорт отличается меньшей в сравнении с остальными, продолжительностью стадий раскрывшегося бутона и полуоткрытого цветка ( $0,26 \pm 0,03$  суток). Также длительное нахождение цветков в открытом состоянии характерно для сортов с махровой формой цветка – 'Mme Lemoine' ( $9,9 \pm 0,3$  суток), 'Katherine Havemeyer' ( $8,8 \pm 0,3$  суток), 'Mme Abel Chatenay' ( $8,3 \pm 0,5$  суток), что обуславливает более длительное декоративное состояние соцветий. Самая короткая продолжительность жизни открытого цветка выявлена у 'Индия' ( $1,7 \pm 0,2$ ) и 'Paul Deschanel' ( $2,1 \pm 0,2$  суток). У остальных сортов в открытом состоянии цветки сохраняются от 4 до 6 суток. Продолжительность стадий раскрывшегося бутона и полуоткрытого цветка не превышала  $1,4 \pm 0,1$  суток, за исключением 'Mme Jules Finger', отличающегося максимальной продолжительностью стадии полуоткрытого цветка –  $2,0 \pm 0,2$  суток.

Варьирование продолжительности стадий развития цветка у сортов связано с категорией парциального соцветия. У всех сортов за исключением 'Marie Legraye', 'Jules Simon' и 'Mme Jules Finger' выявлена меньшая продолжительность жизни открытого цветка в верхушечных соцветиях в сравнении с базальными и боковыми. Для сортов 'Mme Abel Chatenay', 'Mme Jules Finger', 'Katherine Havemeyer' характерна большая продолжительность жизни раскрывшегося бутона в верхушечных соцветиях и меньшая в базальных и боковых. Более продолжительная стадия полуоткрытого цветка у базальных соцветий 'Ludwig Spath', верхушечных соцветий

'Mme Abel Chatenay'. В связи с интенсивным распусканием цветка у 'Frau Wilhelm Pfitzer', в некоторых парциальных соцветиях не отмечены стадии раскрывшегося бутона и полуоткрытого цветка. У 'Mme Jules Finger', напротив, ввиду более длительного процесса раскрывания цветки верхушечных парциальных соцветий не достигают открытой стадии, оставаясь в стадии раскрывшегося бутона или полуоткрытого цветка.

Сорта с простой формой цветка имеют преимущественно утренний тип раскрывания цветков (рисунок 16). Для изучения суточного ритма раскрывания цветков под наблюдением находились от 159 ('Marie Legraye') до 209 цветков ('Индия').

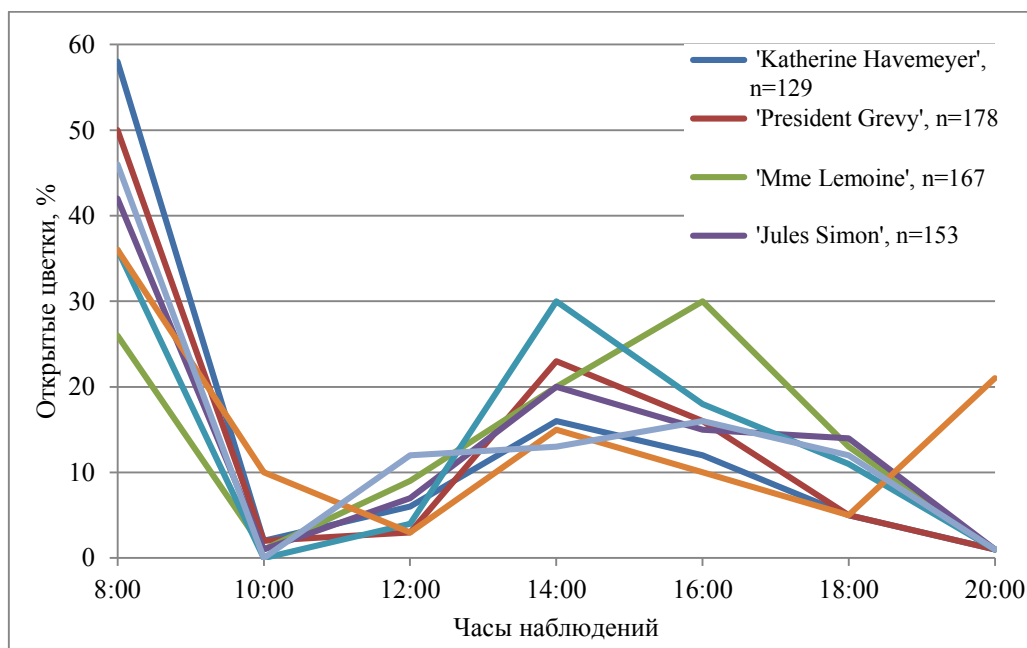
Цветки начинают раскрываться с 6:00 утра. У 'Ludwig Spath', 'Frau Wilhelm Pfitzer' к 8:00 открываются 50% цветков. У 'Marie Legraye', 'Индия' 32% цветков открывались к 8:00 утра, в последующие часы наблюдений цветки раскрывались относительно равномерно с интенсивностью от 3 до 17%.



*n* – количество цветков под наблюдением, шт.

Рисунок 16. Динамика раскрывания цветков у сортов с простой формой цветка за весь период цветения, 2013 г. (%)

Для изучения суточного ритма раскрытия сортов с махровой формой цветков под наблюдением находились от 153 ('Jules Simon') до 194 цветков ('Mme Jules Finger'). У большинства сортов с махровой формой цветка раскрытие цветков происходит преимущественно к 8:00 (от 36 до 58%), а также к 14:00 (от 16 до 30%) и 16:00 (от 12 до 30%) (рисунок 17).



*n* – количество цветков под наблюдением, шт.

Рисунок 17. Динамика раскрытия цветков у сортов с махровой формой цветка за весь период цветения, 2013 г. (%)

В оставшиеся часы наблюдений раскрывается не более 2% цветков. Ход цветения у 'Paul Deschanel' и 'Mme Abel Chatenay' отличается от других сортов. У 'Paul Deschanel' раскрытие цветков происходит в течение всего дня. Максимальное число открытых цветков приходится на 8:00 (36%) и 20:00 (21%). Оставшаяся преимущественная часть цветков раскрывается с 10:00 до 16:00 с интенсивностью 10–15% каждые два часа. У 'Mme Abel Chatenay' 46% цветков рас-

крывается к 8:00, остальные – относительно равномерно в период с 12:00 до 18:00.

В таблице 17 представлены значения температуры и влажности воздуха, при которых наблюдалось обильное раскрытие цветков, множественные коэффициенты корреляции  $R$ , отражающие степень зависимости раскрытия цветков от включенных в регрессионную модель показателей микроклимата.

На рисунках 18–20 представлена сезонная и суточная динамика раскрытия цветков (количество вновь раскрывшихся цветков в наблюдаемые моменты времени) у изученных сортов *S. vulgaris* во взаимосвязи с температурой и влажностью воздуха.

По нашим наблюдениям пик цветения у большинства сортов отмечался утром в температурных границах 9,8–11,1 °С и при относительной влажности 59–77%; днём – при температуре 15,3–19,8 °С и относительной влажности 29–45% (рисунок 18, 2, 4, 6, 8; рисунок 19, 2, 4, 6, 8; рисунок 20, 2, 4, 6).

Полученные результаты множественной регрессии для сортов 'Frau Wilhelm Pfitzer' (рисунок 18, 3), 'President Grevy' (рисунок 19, 3), 'Mme Lemoine' (рисунок 19, 5), 'Jules Simon' (рисунок 19, 7) и 'Mme Jules Finger' (рисунок 20, 1) указывают на зависимость процесса цветения от температуры воздуха ( $R$  от 0,74 до 0,87).

У 'Ludwig Spath' (рисунок 18, 1) установлена связь цветения с влажностью воздуха ( $R=0,82$ ), у 'Katherine Havemeyer' (рисунок 19, 1) – с температурой и влажностью воздуха ( $R=0,87$ ). У 'Marie Legraye' (рисунок 18, 5), 'Индия' (рисунок 18, 7), 'Paul Deschanel' (рисунок 20, 3), и 'Mme Abel Chatenay'



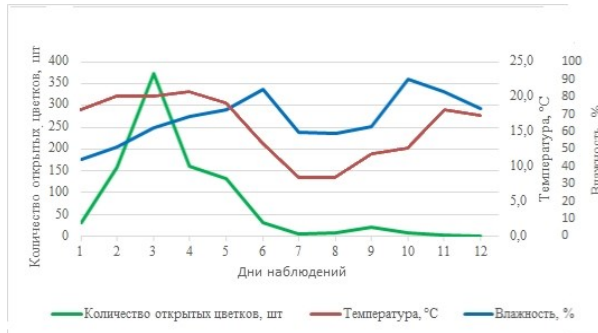
(рисунок 20, 5) не выявлена зависимость раскрытия цветков от условий микроклимата, что может указывать на высокую степень генетического влияния.

Таблица 17

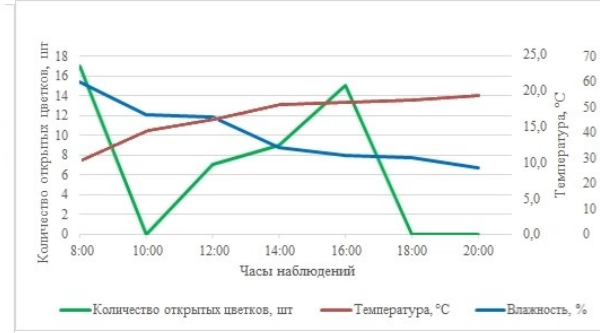
Показатели микроклимата и результаты многофакторного регрессионного анализа цветения *S. Vulgaris*

Вид, гибрид	Мах количество открытых цветков при значении факторов		Значимый показатель микроклимата	Множественный коэффициент корреляции R
	Температура воздуха, °C	Влажность воздуха, %		
<i>S. vulgaris</i> (контроль)	15,6–22,1	42–67	Влажность, %	0,72*
С простой формой цветка				
'Ludwig Spath'	10,3–18,3	31–60	Влажность, %	0,82*
'Frau Wilhelm Pfitzer'	9,8–16,5	38–59	Температура, °C; влажность, %	0,81*
'Marie Legraye'	11,1–17,7	33–61	Отсутствует	0,79*
'Индия'	10,3–18,3	31–60	Отсутствует	0,69
С махровой формой цветка				
'Katherine Havemeyer'	9,8-15,3	45–59	Температура, °C; влажность, %	0,87*
'President Grevy'	9,8–16,5	38–59	Температура, °C	0,76*
'Mme Lemoine'	10,3-18,3	31–60	Температура, °C	0,75*
'Jules Simon'	9,8–17,7	36–59	Температура, °C	0,74*
'Mme Jules Finger'	10,3–19,8	29–77	Температура, °C	0,76*
'Paul Deschanel'	9,8–17,6	34–59	Отсутствует	0,64
'Mme Abel Chatenay'	9,8-17,7	36–59	Отсутствует	0,56

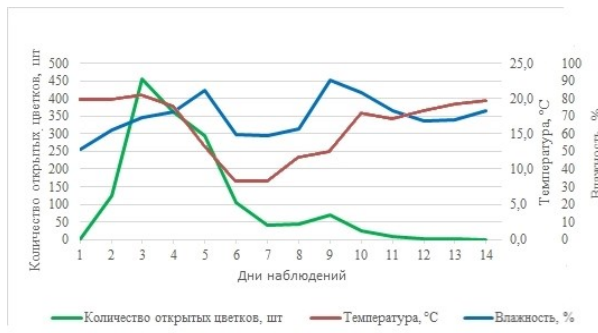
\* Коэффициент детерминации  $R^2 > 0,50$



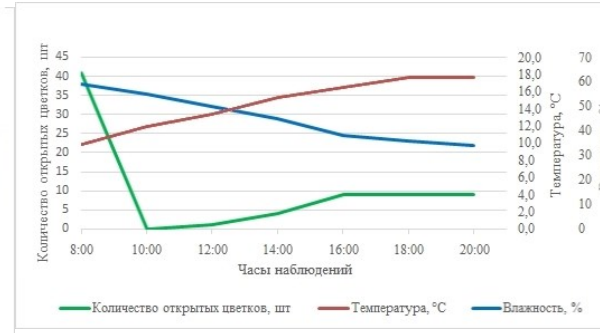
1 – 'Ludwig Spath' (18.05.– 29.05.12)



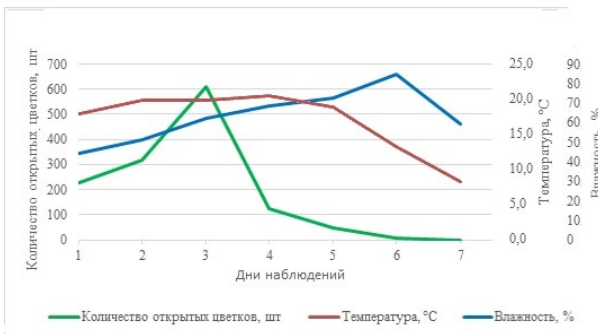
2 – 'Ludwig Spath' (01.06.13)



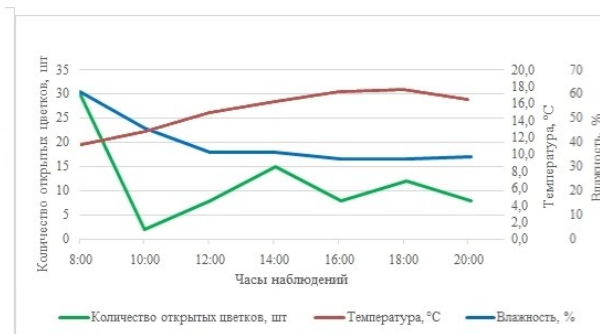
3 – 'Frau Wilhelm Pfitzer' (19.05.01.06.12)



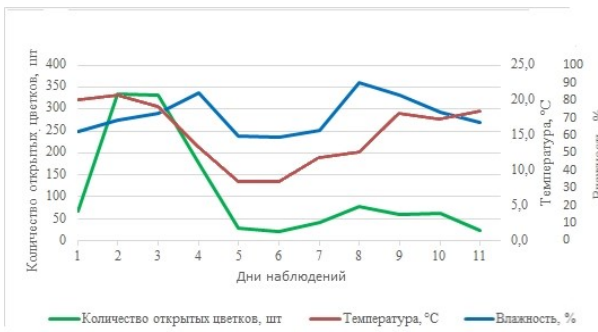
4 – 'Frau Wilhelm Pfitzer' (31.05.13)



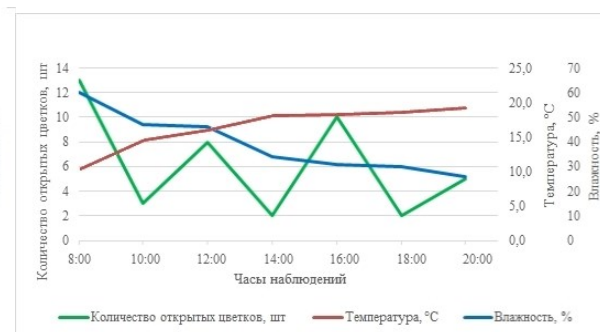
5 – 'Marie Legraye' (18.05.– 24.05.12)



6 – 'Marie Legraye' (03.06.13)



7 – 'Индия' (20.05.– 30.05.12)



8 – 'Индия' (01.06.13)

Рисунок 18. Сезонная и суточная динамика раскрытия цветков *S. vulgaris* 'Ludwig Spath', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Marie Legraye', 'Индия'

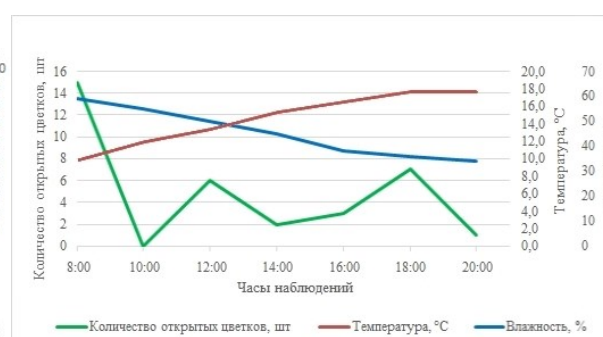
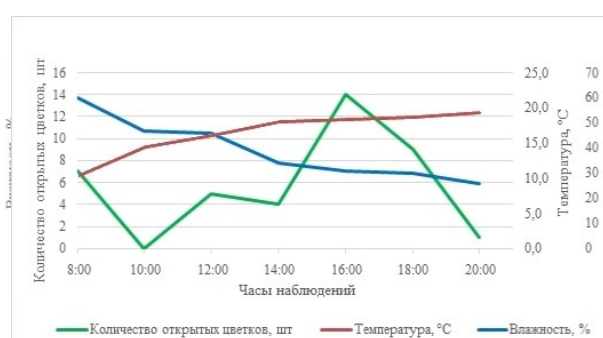
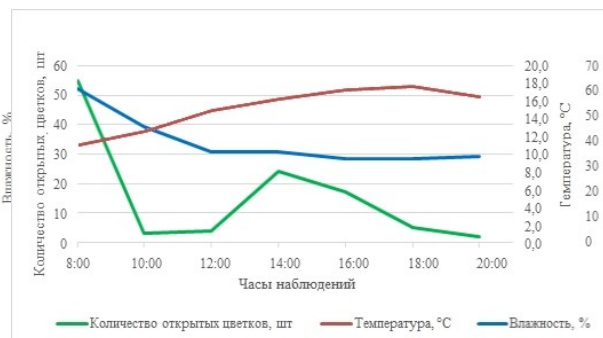
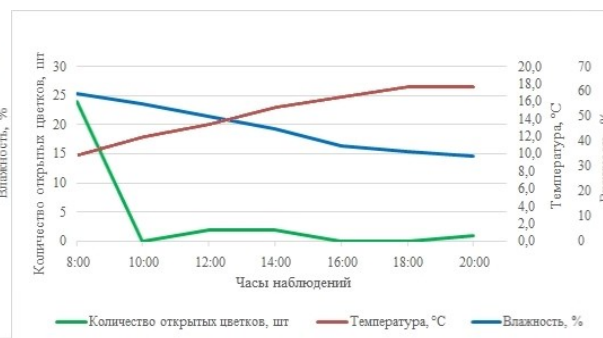
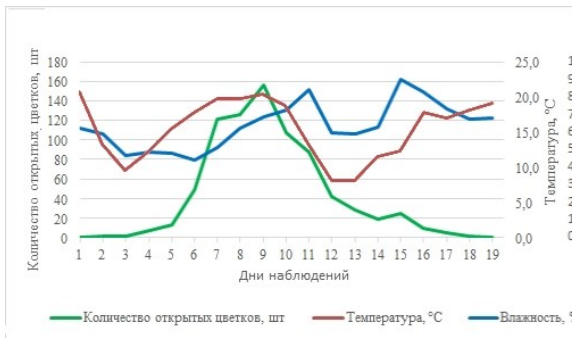
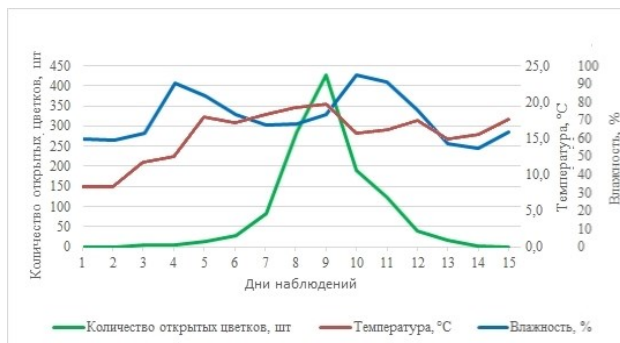
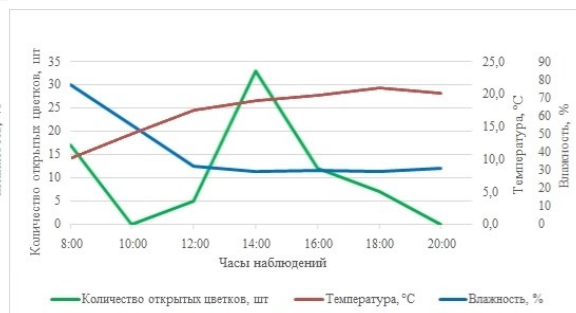


Рисунок 19. Сезонная и суточная динамика раскрытия цветков *S. vulgaris* 'Katherine Havemeyer', 'President Grevy', 'Mme Lemoine', 'Jules Simon'



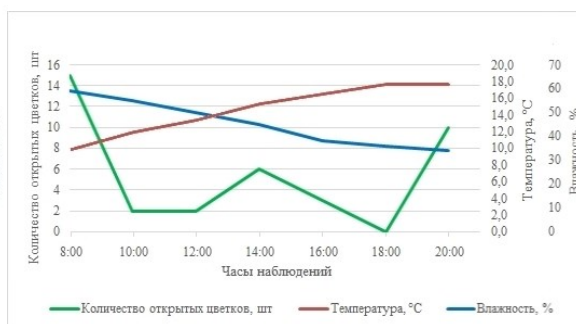
1 – 'Mme Jules Finger' (24.05.–6.06.12)



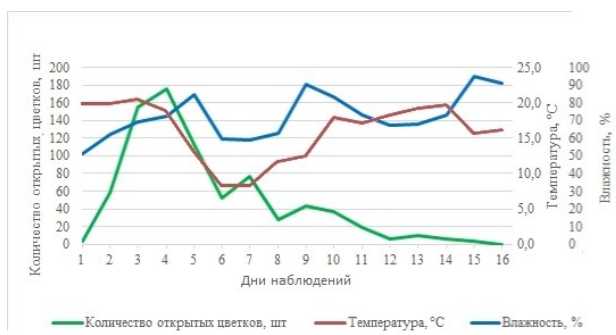
2 – 'Mme Jules Finger' (30.05.13)



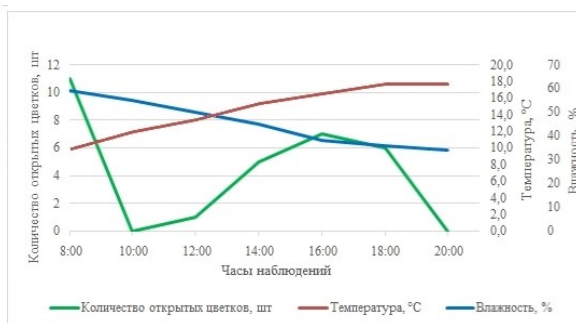
3 – 'Paul Deschanel' (16.05.–31.05.12)



4 – 'Paul Deschanel' (31.05.13)



5 – 'Mme Abel Chatenay' (19.05.–3.06.12)



6 – 'Mme Abel Chatenay' (31.05.13)

Рисунок 20. Сезонная и суточная динамика раскрытия цветков *S. vulgaris* 'Mme Jules Finger', 'Paul Deschanel', 'Mme Abel Chatenay'

### 3.1.4. Посещаемость насекомыми

Наблюдения в период цветения каждого исследуемого вида, гибрида и сорта *Syringa* показали лишь эпизодическую посещаемость растений насекомыми. Видовой состав их не отличался разнообразием, представлен опылителями и посетителями.

Опылителями являются представители отряда *Hymenoptera* (Перепончатокрылые), семейства *Apidae* (Пчелиные) – *Apis mellifera* L. (Пчела медоносная), *Bombus hortorum* L. (Шмель садовый), *Bombus lucorum* L. (Шмель малый земляной). Для *Apis mellifera* и *Bombus hortorum* характерна единичная посещаемость растений в течение дня. Всего на исследуемых видах, гибридах и сортах за день наблюдений было отмечено не более двух представителей *Apis mellifera* и одного *Bombus hortorum* и *Bombus lucorum*. Время посещения цветущих кустов данными видами насекомых преимущественно с 12:00 до 18:00.

Посетителем и вредителем цветков *Syringa* являлся представитель отряда *Coleoptera* (Жесткокрылые), семейства *Scarabaeidae* (Пластинчатоусые) – *Cetonia aurata* L. (Бронзовка золотистая). В период обильного цветения количество *Cetonia aurata* достигало до 5–7 штук на одном кусте за день. Жуки повреждали тычинки и лепестки, что приводило к усыханию цветков. Наибольшая их активность отмечена на соцветиях *S. villosa*, а также на сортах *S. vulgaris* с махровой формой цветка – 'Katherine Havemeyer', 'Mme Lemoine', 'Jules Simon'. Время максимального посещения кустов – с 12:00 до 16:00.

Таким образом, несмотря на энтомофильность цветков исследуемых видов, гибридов и сортов *Syringa*, активность опылителей низкая, что возможно объясняется отсутствием их в городе.

### **3.1.5. Особенности цветения видов, гибридов и сортов *Syringa***

В зависимости от условий вегетационного сезона 2012–2014 гг. цветение видов, гибридов и сортов *Syringa* начиналось со второй (2012, 2014 гг.) или третьей декады мая (2013

г.). Более ранним цветением характеризуются *S. vulgaris* (не-сортовая/контроль) и сорта *S. vulgaris*. Последними зацветают *S. sweginzowii* и *S. × prestoniae*. Последовательность зацветания видов, гибридов и сортов в исследуемые годы сохраняется и соответствует их размещению в учебном ботаническом саду имени А.Г. Генкеля с учетом сроков цветения.

Особенности строения, продолжительность и характер цветения соцветий и раскрытия цветков имеют важное морфологическое и декоративное значение, что, в свою очередь, во многом определяет успешность опыления и семенное размножение. Соцветие *Syringa* – открытая монотелическая метёлка, состоит из главной оси и боковых осей (парциальных соцветий). Количество парциальных соцветий у видов, гибридов и сортов *S. vulgaris* варьирует от 12 (*S. × henryi*, *S. sweginzowii*, *S. vulgaris* 'Katherine Havemeyer') до 26 (*S. emodi*, *S. vulgaris* 'Индия'). Минимальное количество цветков в одном парциальном соцветии у всех видов, гибридов и сортов от 1 до 3. Максимальным количеством цветков в парциальном соцветии среди видов и гибридов характеризуется *S. josikaea* (549 шт.), среди сортов – 'Frau Wilhelm Pfitzer' (101 шт.). Количество цветков в сложном соцветии варьирует у видов и гибридов от  $115 \pm 22$  (*S. villosa*) до  $1816 \pm 894$  (*S. josikaea*); у сортов от  $170 \pm 33$  ('Paul Deschanel') до  $411 \pm 112$  (Wilhelm Pfitzer').

Продолжительность цветения одного соцветия варьирует в разные годы наблюдений у видов и гибридов от 6 до 13 дней, у сортов *S. vulgaris* от 10 до 19.

У большинства видов, гибридов и сортов *Syringa* – акропетальный тип распускания цветков в соцветии. Исключением являются сорта *S. vulgaris* 'Jules Simon' и 'Paul Deschanel', имеющие дивергентный тип распускания.

Соотношение цветков разных стадий раскрытия и их продолжительность жизни в сложном соцветии являются важными показателями декоративного состояния. Для всех

видов и гибридов характерно быстрое прохождение стадий, предшествующих раскрытию цветка. Доля цветков в стадии раскрывшегося бутона и в стадии полуоткрытого цветка в соцветии составляла в среднем от 5 до 10%, продолжительность жизни варьировала от 2,4 до 16,8 часа. Сорта *S. vulgaris* с махровой формой цветка отличаются более продолжительным цветением, большей долей (до 30%) и длительным прохождением стадий, предшествующих раскрытию цветка (0,26–2,0 суток), меньшей долей открытых цветков в соцветии (50–80%). Указанные особенности, несомненно, повышают декоративность сирени.

Большинство исследуемых видов, гибридов и сортов *Syringa* имеют утренний тип раскрытия цветков. Раскрытие цветков происходит с 6:00 до 20:00. Большая доля открытых цветков приходится к 8:00. В период с 20:00 до 22:00 раскрываются лишь единичные цветки. В ночное время раскрытие цветков не выявлено.

Многофакторный регрессионный анализ процесса цветения по пяти показателям микроклимата указывает на высокую степень зависимости цветения от температуры и/или влажности воздуха у всех видов и гибридов (за исключением *S. × prestoniae*), а также сортов *S. vulgaris* 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'President Grevy', 'Mme Lemoine', 'Jules Simon', 'Mme Jules Finger', 'Ludwig Spath' и 'Katherine Havemeyer'.

Несмотря на энтомофильность цветков исследуемых видов, гибридов и сортов *Syringa*, отмечена лишь эпизодическая посещаемость растений опылителями и посетителями.

Таким образом, полученные результаты исследований по биологии цветения *Syringa* могут быть учтены в селекционной работе для выведения новых форм и сортов, характеризующихся высокими декоративными качествами в сочетании с разными сроками и продолжительностью цветения.



## 3.2. Развитие и строение репродуктивных структур

### 3.2.1. Формирование цветочных почек, развитие соцветий и цветков

Цветочные почки у исследованных видов и гибридов закладываются на концах однолетних побегов после окончания цветения: у *S. vulgaris* во второй декаде июля, *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. villosa* – в конце июля, у *S. × prestoniae* – в первой декаде августа, у *S. sweginzowii* и *S. × henryi* – в конце августа. В этот период происходит формирование главной оси соцветия и бугорков боковых осей первого и второго порядков. Рост и дифференциация осей происходит у *S. vulgaris* в течение июля, у *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. villosa* и *S. × prestoniae* – в августе, у *S. sweginzowii* и *S. × henryi* в начале сентября. В это же время начинается дифференциация структур цветка.

Ко второй декаде марта у всех видов и гибридов наблюдалось формирование цветков в пределах всего соцветия. При этом более дифференцированные цветки базальных и боковых парциальных соцветий. К этому времени у *S. villosa*, *S. vulgaris*, *S. sweginzowii*, *S. × henryi* сформированы зачатки чашелистиков и лепестков, пыльники имеют бобовидную форму (рисунок 24, 4, 1; рисунок 25, 1; рисунок 26, 1; рисунок 28, 1). Интенсивный рост и развитие их отмечены в первой-второй декаде апреля (рисунок 24, 4; рисунок 25, 2,3; рисунок 26, 3; рисунок 28, 2,3). У *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. wolfii* во второй декаде марта обнаруживаются лишь зачатки околоцветника и примордии тычинок – небольшие недифференцированные бугорки (рисунок 21, 1,2; рисунок 13, 1). Интенсивный рост и дифференциация их наблюдается в первой декаде апреля (рисунок 21, 3, 4; рисунок 22, 1, 2; рисунок 23, 2,3). У *S. × prestoniae* примордии тычинок обнаружены в первой декаде апреля (рисунок 28, 1), дифференцированные пыльники – на неделю позже (рисунок 27, 1).

Закладка плодолистиков совпадает с обособлением, ростом и развитием пыльников. В более ранние сроки (вторая



декада марта) отмечено появление слабо выраженных нуцеллярных бугорков у *S. villosa*, *S. sweginzowii*, *S. vulgaris* и *S. × henryi* (рисунок 35, 1; рисунок 34, 1, 2; рисунок 36, 1; рисунок 38, 1,2). У других видов зачатки плодолистиков наблюдали в первой декаде апреля: *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii* (рисунок 31, 3; рисунок 32, 1, 2; рисунок 33, 2) и второй декаде апреля: *S. × prestoniae* (рисунок 37, 3, 4). Сформированные семязачатки у большинства исследованных видов и гибридов – *S. josikaea*, *S. wolfii*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi* – зафиксированы в бутонах 1–2 мм (рисунок 31, 4; рисунок 33, 3; рисунок 37, 4; рисунок 38, 5,6). У *S. vulgaris* и *S. sweginzowii* оформленные семязачатки обнаружены уже в цветочных почках в первой и во второй декаде апреля соответственно (рисунок 36, 1,2; рисунок 34, 3). Дифференциация семязачатков соответствует премейотическому (стенка пыльника полностью сформирована, в микроспорангиях наблюдается митоз) или мейотическому (начало дегенерации тапетума и среднего слоя стенки пыльника, в микроспорангиях наблюдается мейоз) периодам развития пыльников.

### 3.2.2. Строение и развитие мужских репродуктивных структур

Исследуемые виды и гибриды *Syringa* характеризуются сходным развитием мужской генеративной сферы. Андроцей представлен двумя тычинками цилиндрической формы. Тычиночная нить почти на всю длину срастается с трубкой венчика.

Тычинки появляются в виде бугорков, состоящих из однородных меристематических клеток, в почках возобновления. После образования бугорков тычинки дифференцируются на тычиночную нить и пыльники. В пыльнике обозначаются выпуклые участки – места будущих спорангиев. Они разрастаются, образуя четыре лопасти. Между ними дифференцируется ткань связника. В таблице 18 представлены стадии развития стенки пыльника и спорогенной ткани у исследуемых видов и гибридов.

Таблица 18

Стадии развития стенки пыльника и спорогенной ткани у видов и гибридов *Syringa*

Стенка пыльника	Спорогенная ткань	<i>S. josikaea</i>	<i>S. emodi</i>	<i>S. wolfii</i>	<i>S. swegi nzwowii</i>	<i>S. villosa</i>	<i>S. vulgar is</i>	<i>S. x prestoni ae</i>	<i>S. x henryi</i>
Премейотический период									
Меристематические клетки → археспориальная клетка → парietальный слой	Меристематические клетки → археспориальная клетка → начало формирования клеток спорогенной ткани	Цветочная почка 07.05	Цветочная почка 07.05	Цветочная почка 07.05	Цветочная почка 15.03	Цветочная почка 15.03	Цветочная почка 15.03	Цветочная почка 16.05	Цветочная почка 15.03
Формирование стенки пыльника: эндотеций, средний слой, однослойный, двухъядерный тапетум	Клетки спорогенной ткани	Бутон 1 мм *чшл:лп (5:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (1:0)	Бутон 1 мм чшл:лп (1:0)	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)	Цветочная почка 07.05	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 1 мм чшл:лп (1:0)	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)
Стенка пыльника полностью сформирована. Тапетум однослойный или двухслойный, многоядерный	Клетки спорогенной ткани → митоз → микроспороциты	Бутон 2 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)
Мейотический период									
Начало дегенерации тапетума и среднего слоя	Микроспороциты → Мейоз 1 → двухядерная клетка → мейоз 2 → тетрады микроспор	Бутон 3 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)
Стенка пыльника	Спорогенная ткань	<i>S. josikaea</i>	<i>S. emodi</i>	<i>S. wolfii</i>	<i>S. swegi nzwowii</i>	<i>S. villosa</i>	<i>S. vulgar is</i>	<i>S. x prestoni ae</i>	<i>S. x henryi</i>
Дегенерация тапетума, среднего слоя	Тетрады микроспор → одноядерные микроспоры	Бутон 4 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 1 мм чшл:лп (4:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)
Постмейотический период									
Формирование фиброзного эндотеция	Двухклеточные пыльцевые зерна	Бутон 4 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 5 мм чшл:лп (1:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:2)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:1)	Бутон 5 мм чшл:лп (1:2)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:1)
Эпидермис и фиброзный эндотеций	Зрелые пыльцевые зерна	Бутон 13–14 мм	Бутон 14–16 мм	Бутон 11–12 мм	Бутон 8–9 мм	Бутон 10–11 мм	Бутон 12–13 мм	Бутон 14–15 мм	Бутон 15–16 мм

\*чшл:лп – соотношение длины чашелистиков и лепестков.

Первичная археспориальная ткань появляется в субэпидермальном слое пыльника: у *S. sweginzowii*, *S. villosa*, *S. vulgaris* (несортовая) и *S. × henryi* во второй декаде марта (рисунок 24, 3; рисунок 25, 4; рисунок 26, 2; рисунок 28, 3); у *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. wolfii* – в первой декаде апреля (рисунок 21, 4; рисунок 22, 1, 2; рисунок 23, 3, 4); у *S. × prestoniae* – во второй декаде апреля (рисунок 27, 4). В результате периклиналиных делений клеток археспория образуются париетальные и спорогенные клетки, которые формируют париетальный слой и спорогенную ткань.

Стенка пыльника дифференцируется в бутонах в премейотический период, представлена эпидермисом, эндотецием, средним слоем и секреторным тапетумом (рисунок 21, 5; рисунок 22, 3; рисунок 24, 5, 6; рисунок 25, 5; рисунок 26, 4, 5; рисунок 27, 5; рисунок 28, 4). Клетки эпидермиса и эндотеция схожи. Клетки среднего слоя узкие и вытянутые. У большинства видов и гибридов формируется один ряд клеток среднего слоя. У *S. sweginzowii* отмечено образование двурядного среднего слоя (рисунок 24, 6). У *S. vulgaris* (несортовая) образуется до четырех рядов среднего слоя клеток (рисунок 26, 4). Клетки тапетума двухъядерные, содержат большую вакуоль, значительно крупнее других клеток.

Спорогенная ткань полностью заполняет гнезда пыльников, представлена крупными клетками с густой цитоплазмой, большими ядрами с ядрышками.

Когда стенка микроспорангия полностью сформирована, тапетум многоядерный, однослойный, в области связника – двуслойный, полностью окружает спорогенную ткань. Цитоплазма его клеток интенсивно окрашивается, содержит крупные ядра, которые после деления не расходятся, а оста-

ются сближенными. После прекращения делений клетки спорогенной ткани обособляются с помощью формирующейся каллозной оболочки, образуя микроспороциты (рисунок 21, 6, 7; рисунок 26, 6, рисунок 27, 6, 7).

В результате мейоза образуется 2-ядерная клетка, а затем – тетрады микроспор (рисунок 21, 8; рисунок 22, 4; рисунок 24, 7; рисунок 25, 6, 7; рисунок 26, 9; рисунок 27, 8, 9). Тетрады микроспор образуются по симультанному типу. Расположение микроспор в тетрадах тетраэдрическое. У *S. josikaea* (рисунок 21, 8) тапетальный слой на этой стадии отходит от стенки микроспорангия, его ткань распадается на отдельные клетки. В других слоях стенки микроспорангия также происходят изменения. В эпидермальных клетках образуются крупные вакуоли, ядра постепенно дегенерируют. В это время средний слой представлен узкими, вытянутыми клетками с ядрами эллиптической формы, которые также дегенерируют.

В результате растворения каллозной оболочки происходит распад тетрад микроспор, которые отделяются друг от друга. Микроспоры увеличиваются в размерах, покрываются экзиной, первоначально имеют угловатую форму (рисунок 23, 5, 6; рисунок 24, 8; рисунок 25, 8, 9; рисунок 26, 9; рисунок 28, 5). Внутри микроспор образуются крупные вакуоли, ядра смещаются к оболочке клетки (рисунок 21, 9; рисунок 22, 5, 6; рисунок 23, 7, 8; рисунок 24, 9; рисунок 26, 10; рисунок 27, 10; рисунок 28, 6). На этой стадии наступает деградация тапетума. Клетки среднего слоя уплощаются, сохраняются преимущественно в области связника. У *S. wolfii* на данной стадии развития среднего слоя уже нет (рисунок 23, 6, 7, 8).

В постмейотический период происходит деление микроспор с образованием вегетативных и генеративных клеток. Генеративная клетка в три-четыре раза меньше вегетативной, имеет сначала серповидную, затем линзовидную форму, располагается у стенки пыльцевого зерна (рисунок 21, 10). У большинства исследованных видов клетки тапетума еще частично сохраняются (рисунок 21, 11; рисунок 22, 7, 8; рисунок 23, 9, 10). У *S. villosa* тапетум представлен сдавленным постенным слоем (рисунок 25, 10, 11). У *S. x henryi* клетки тапетума полностью разрушаются (рисунок 28, 7). Средний слой у всех исследованных видов и гибридов дегенерирует, за исключением *S. x henryi* (рисунок 28, 7). Клетки эндотеция вытягиваются в высоту, образуя фиброзный слой. Клетки эпидермиса сохраняются у всех видов и гибридов.

Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные. Деление генеративной клетки происходит в пыльцевом зерне, находящемся на рыльце пестика непосредственно перед началом его прорастания в пыльцевую трубку (рисунок 22, 10; рисунок 24, 12, 13; рисунок 28, 8).

Стенка зрелого пыльника у большинства видов и гибридов имеет сходное строение, образована эпидермисом и однослойным фиброзным эндотецием (рисунок 21, 11; рисунок 22, 9; рисунок 23, 11, 12; рисунок 24, 10, 11; рисунок 27, 12, 13; рисунок 28, 9, 10). Клетки эпидермиса уплощены. Клетки эндотеция вытянуты в радиальном направлении, имеют фиброзные утолщения, ядра их лизируются. У *S. vulgaris* формируется нерегулярный двухслойный фиброзный эндотеций, клетки которого имеют неправильную форму (рисунок 26, 10, 11). У *S. villosa* наряду с однослойным, также отмечен двухслойный фиброзный слой (рисунок 25, 12–14).

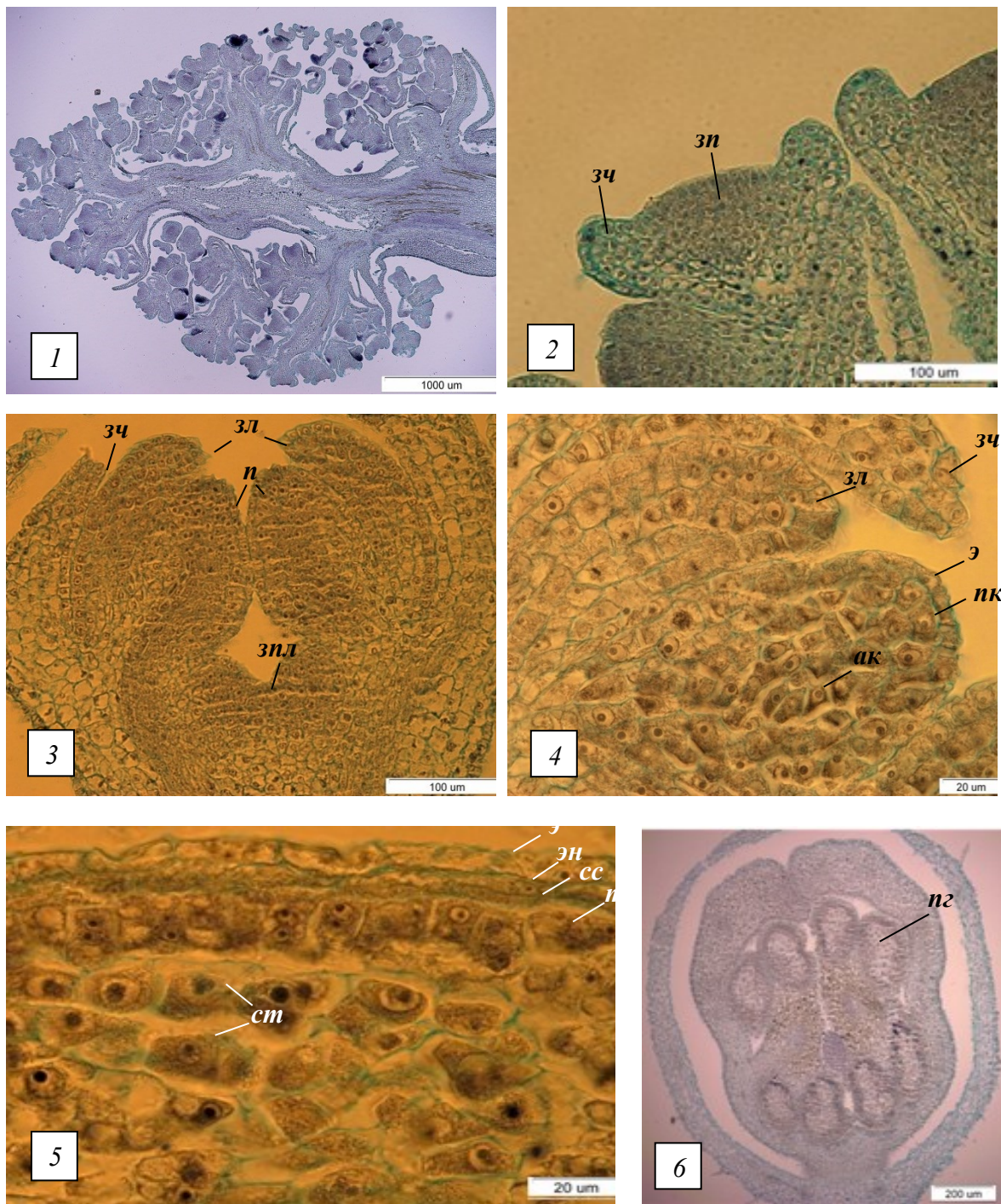


Рисунок 21. Развитие мужских репродуктивных структур *S. josikaea*  
 1 – генеративная почка 15.03.2014 ( $\times 40$ ); 2 – то же ( $\times 400$ ); 3 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 4 – археспориальная ткань в пыльниках, цветочная почка 07.05 ( $\times 1500$ ); 5 – сформированная стенка пыльника и клетки спорогенной ткани, бутон 2 мм ( $\times 1500$ ); 6 – микроспорангии, бутон 3 мм ( $\times 100$ ).



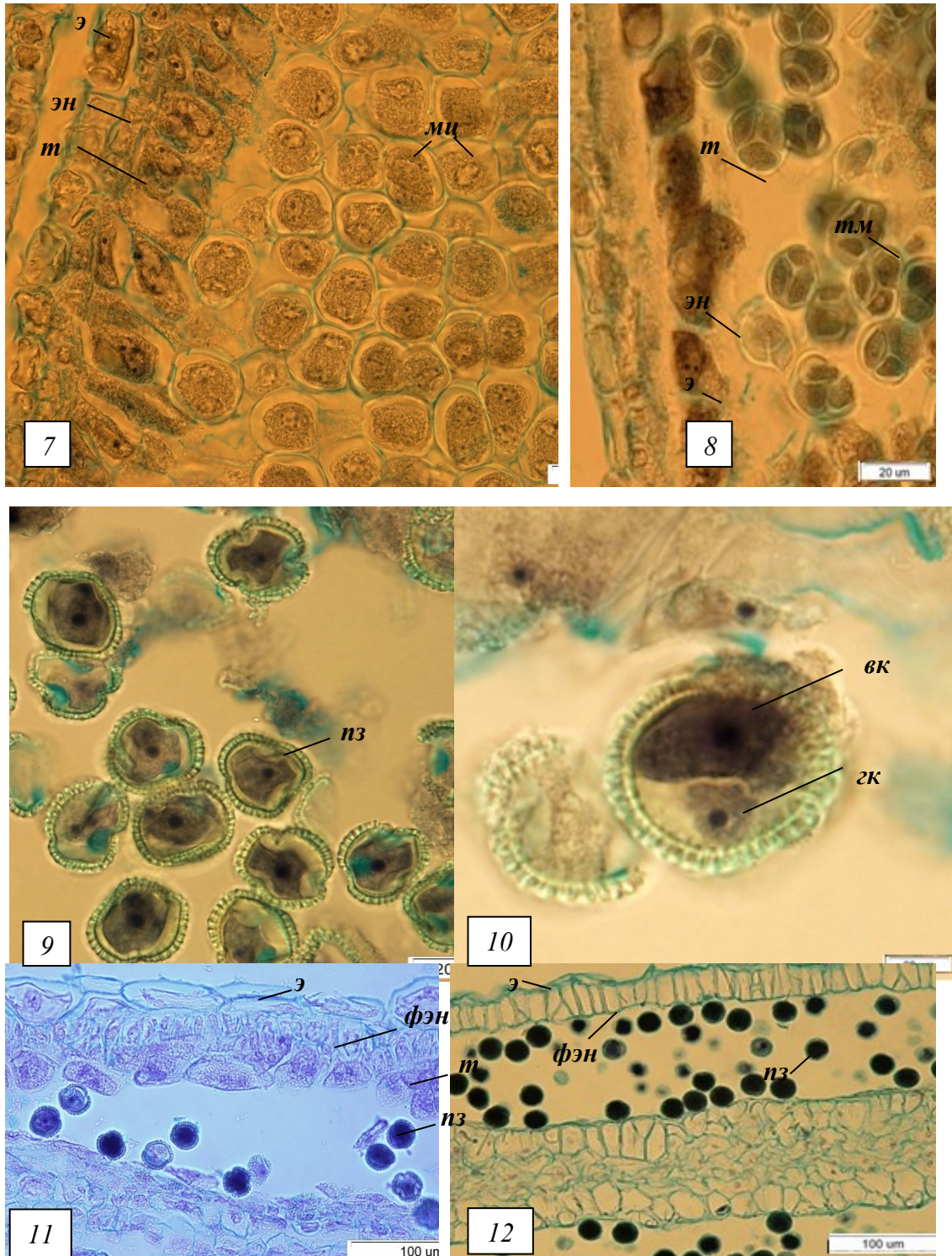


Рисунок 21. Развитие мужских репродуктивных структур *S. josikaea* (продолжение)

7 – микроспорциты (второе деление мейоза), бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 8 – тетрады микроспор, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 9 – одноклеточные и двухклеточные пыльцевые зерна, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); 10 – двухклеточное пыльцевое зерно, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); 11 – двухклеточные пыльцевые зерна, формирование фиброзного эндотеция, бутон 5 мм ( $\times 400$ ); 12 – стенка зрелого пыльника, бутон 13 мм ( $\times 400$ ).



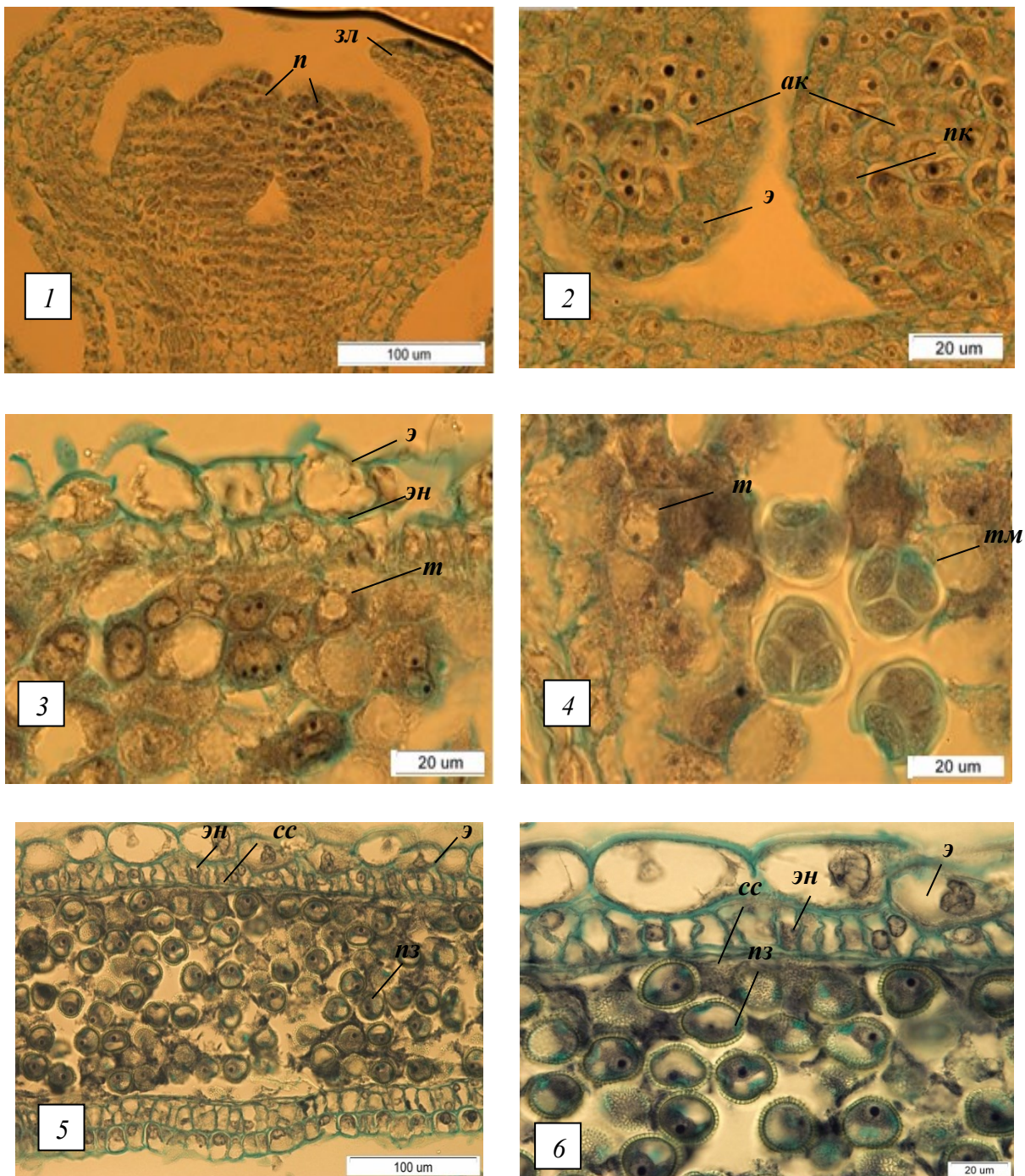


Рисунок 22. Развитие мужских репродуктивных структур *S. emodi*  
 1 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 2 – археспориальная ткань в пыльниках, цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 1500$ ); 3 – стенка пыльника, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 4 – тетрады микроспор, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 5 – одноклеточные пыльцевые зерна, бутон 4 мм ( $\times 400$ ); 6 – то же ( $\times 1500$ ).



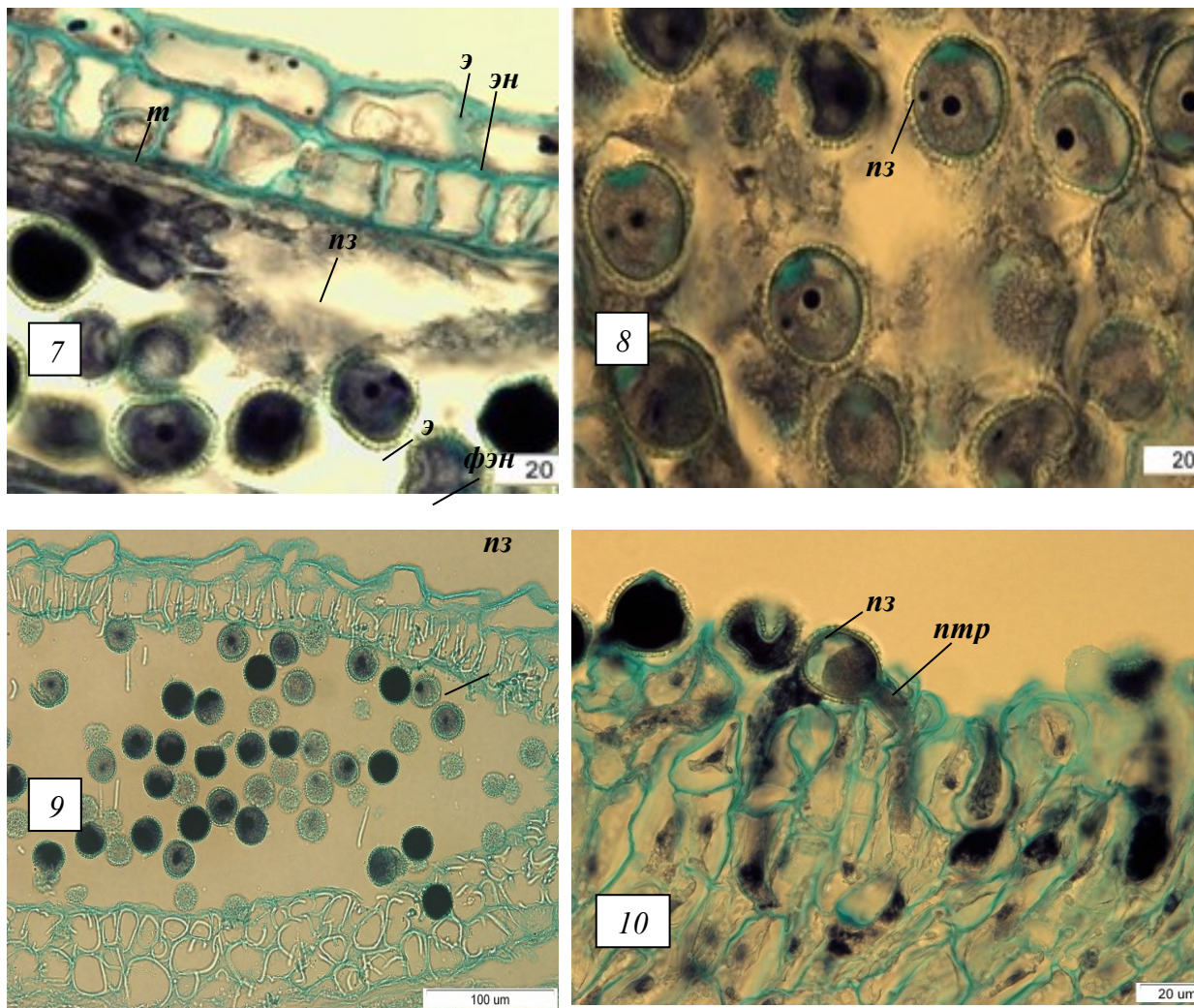


Рисунок 22. Развитие мужских репродуктивных структур *S. emodi*  
(продолжение)

7 – двухклеточные пыльцевые зерна, формирование фиброзного эндотеция, бутон 5 мм ( $\times 1500$ ); 8 – двухклеточные пыльцевые зерна, бутон 5 мм ( $\times 1500$ ); 9 – стенка зрелого пыльника, бутон 15 мм ( $\times 400$ ); 10 – прорастание пыльцевых зерен на рыльце пестика, полуоткрытый цветок ( $\times 1500$ ).



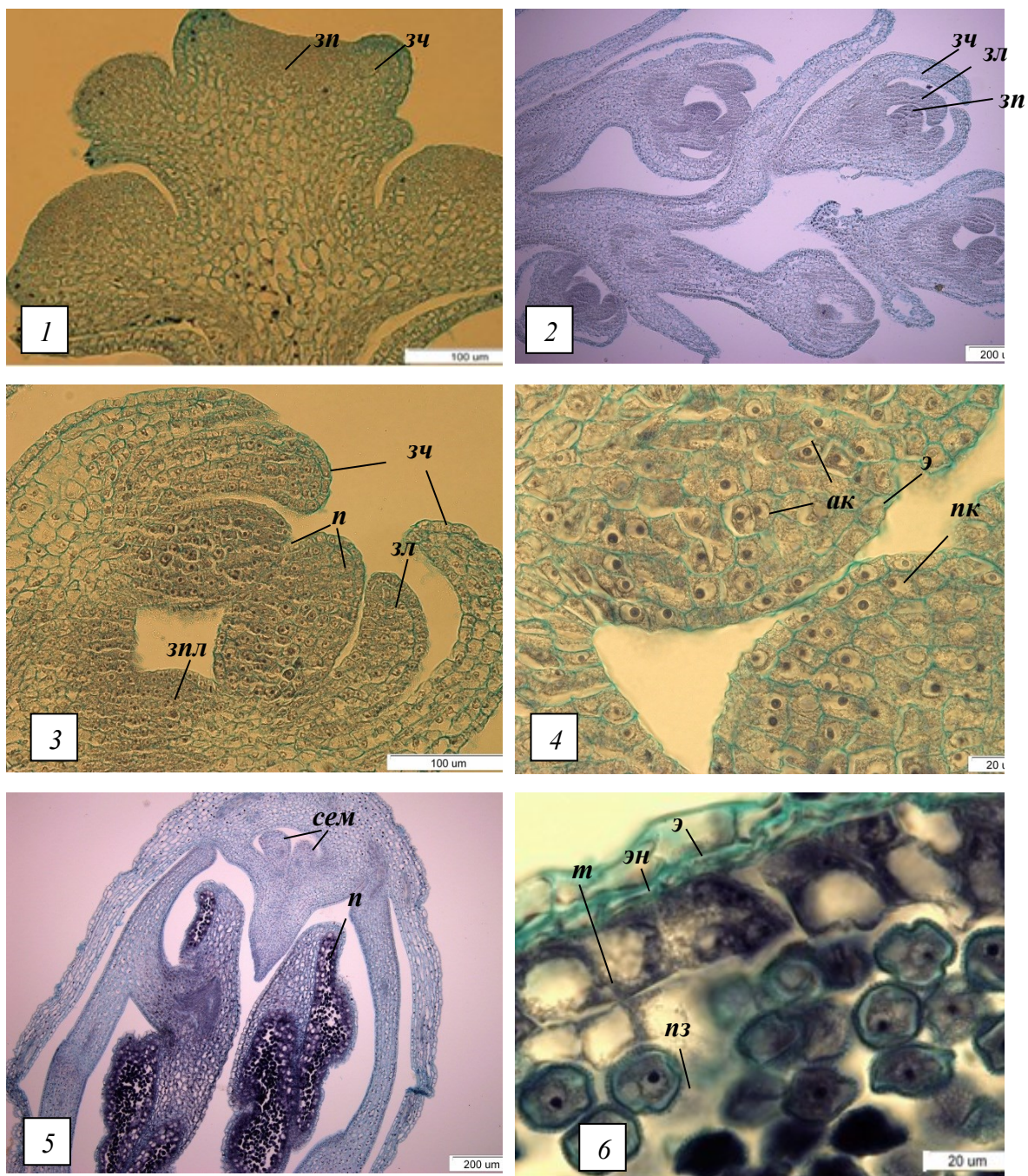


Рисунок 23. Развитие мужских репродуктивных структур *S. wolfii*

1 – цветочная почка 15.03.2014 ( $\times 100$ ); 2 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 100$ ); 3 – то же ( $\times 400$ ); 4 – то же ( $\times 1500$ ); 5 – микроспорангии, бутон 2 мм ( $\times 100$ ); 6 – одноядерные микроспоры, бутон 2 мм ( $\times 1500$ ).



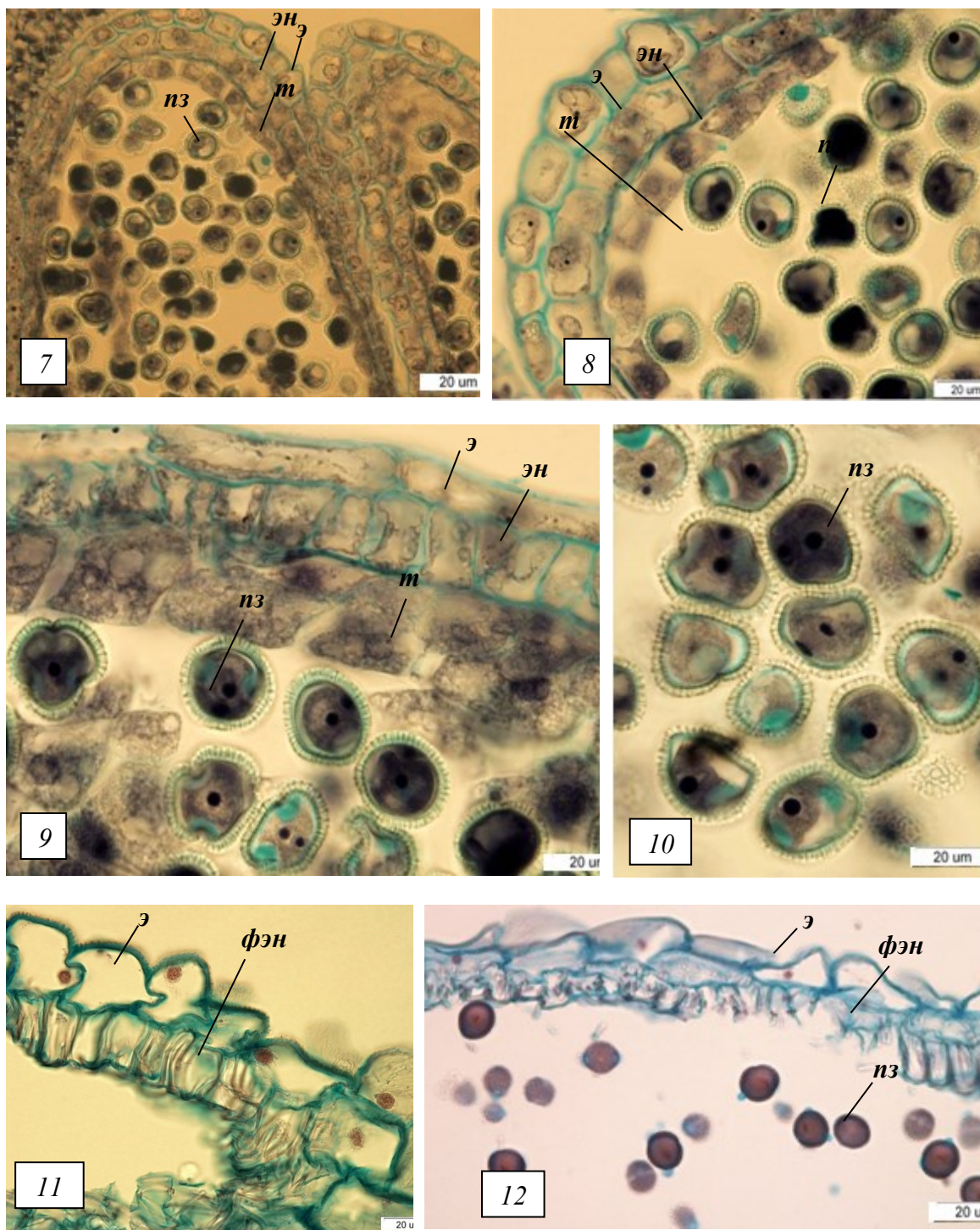


Рисунок 23. Развитие мужских репродуктивных структур *S. wolfii* (продолжение)

7 – одноклеточные пыльцевые зерна, бутон 3 мм ( $\times 400$ ); 8 – то же ( $\times 1500$ ); 9 – двухклеточные пыльцевые зерна, формирование фиброзного эндотеция, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 10 – двухклеточные пыльцевые зерна, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 11 – стенка зрелого пыльника, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ); 12 – стенка зрелого пыльника и пыльцевые зерна, раскрывшийся бутон ( $\times 400$ ).



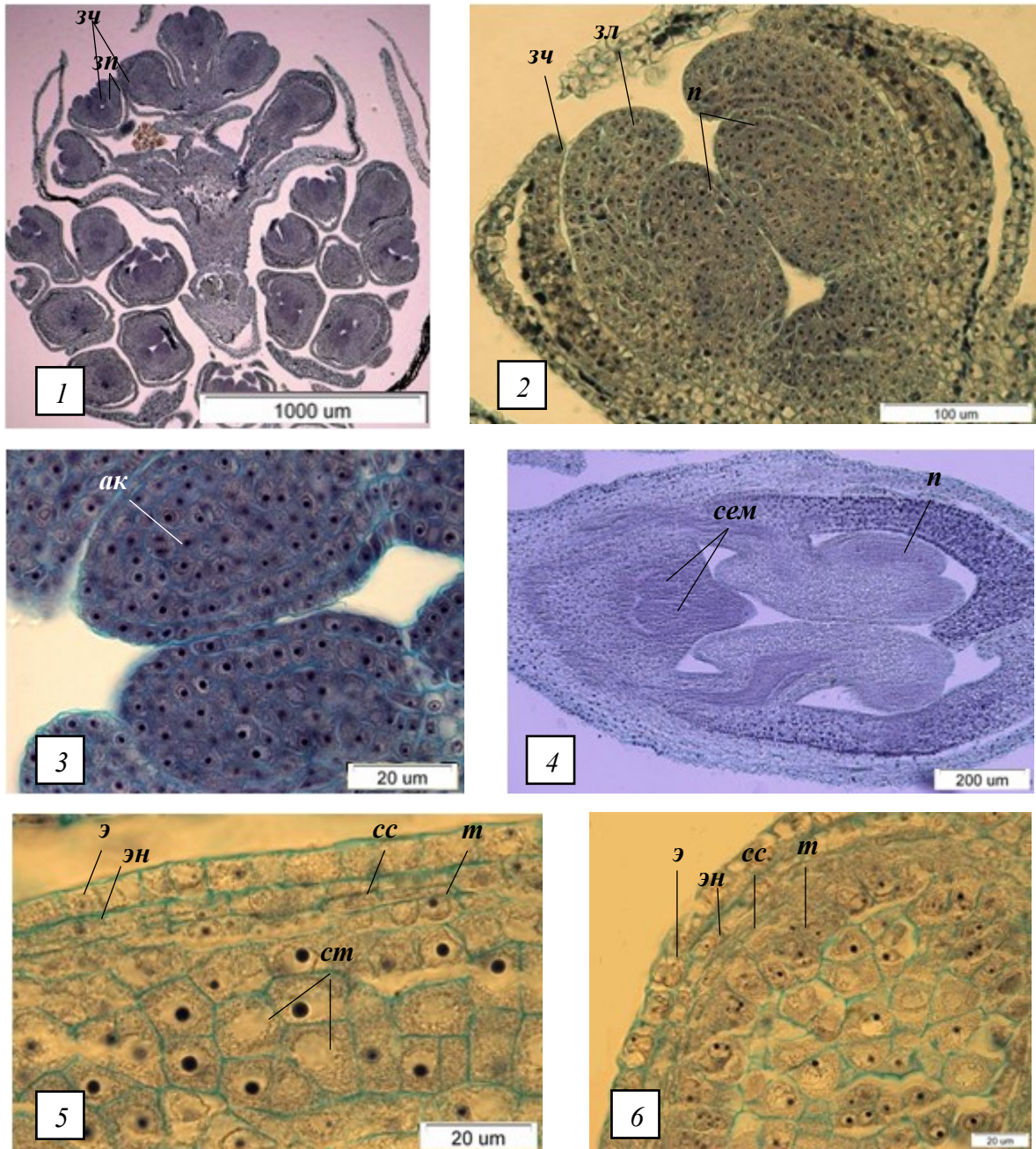


Рисунок 24. Развитие мужских репродуктивных структур *S. sweginzowii*

1 – генеративная почка 15.03.2014 (×40); 2 – цветочная почка 15.03.2014 (×400); 3 – то же (×1500); 4 – цветочная почка 07.05.2014 (×100); 5– начало дифференциации стенки пыльника и спорогенная ткань, бутон 1 мм (×1500); 6 – сформированная стенка пыльника и обособление клеток спорогенной ткани, бутон 1 мм (×1500).



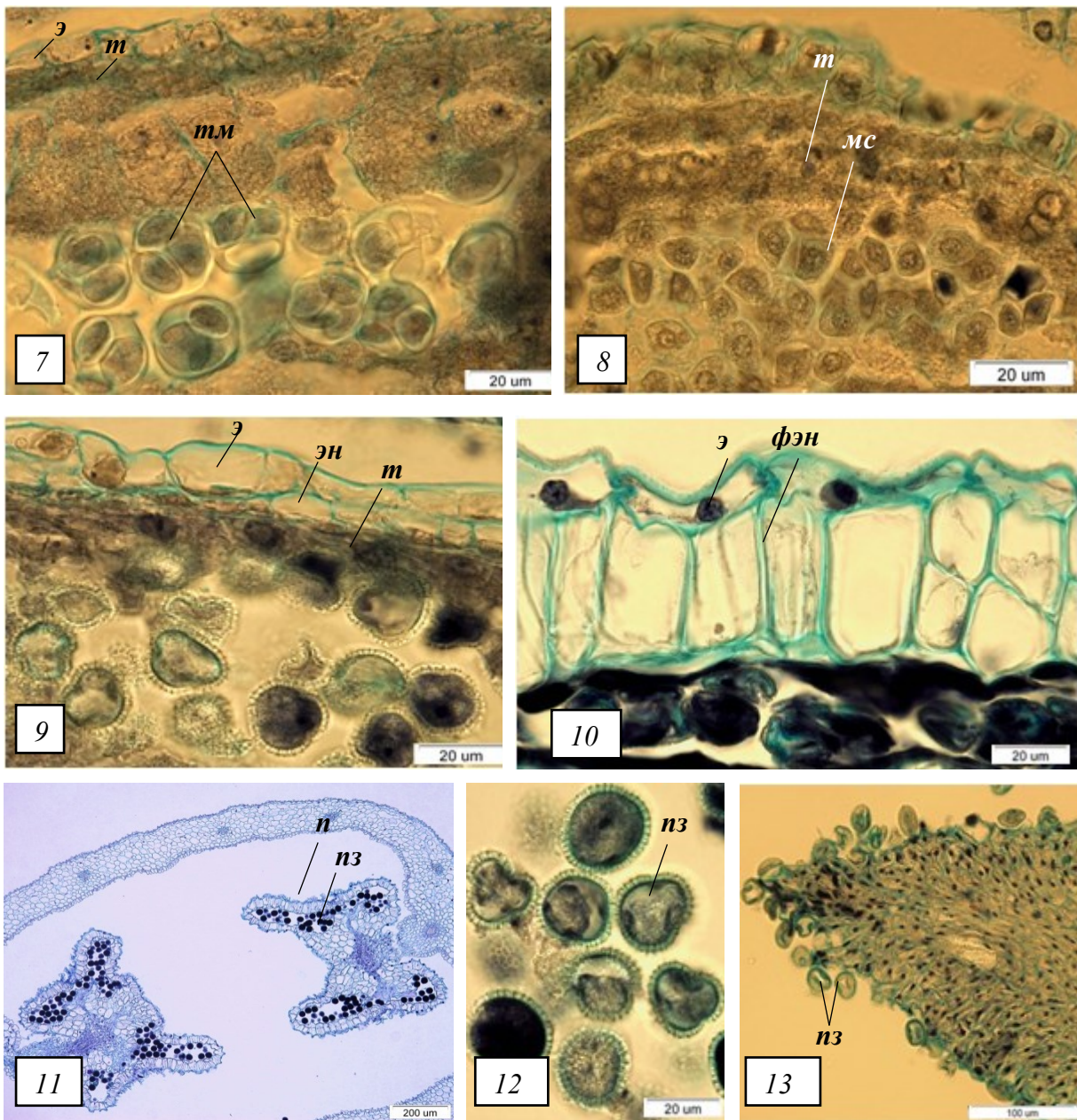


Рисунок 24. Развитие мужских репродуктивных структур *S. sweginzowii* (продолжение)

7– тетрады микроспор, бутон 1 мм ( $\times 1500$ ); 8 – одноядерные микроспоры, бутон 1 мм ( $\times 1500$ ); 9 – одноклеточные пыльцевые зерна, бутон 2 мм ( $\times 1500$ ); 10 – фиброзный эндотелий, бутон 9 мм ( $\times 1500$ ); 11 – зрелые пыльники и пыльцевые зерна, бутон 9 мм ( $\times 100$ ); 12 – пыльцевые зерна, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ); 13 – пыльцевые зерна на рыльце пестика, полуоткрытый цветок ( $\times 400$ ).



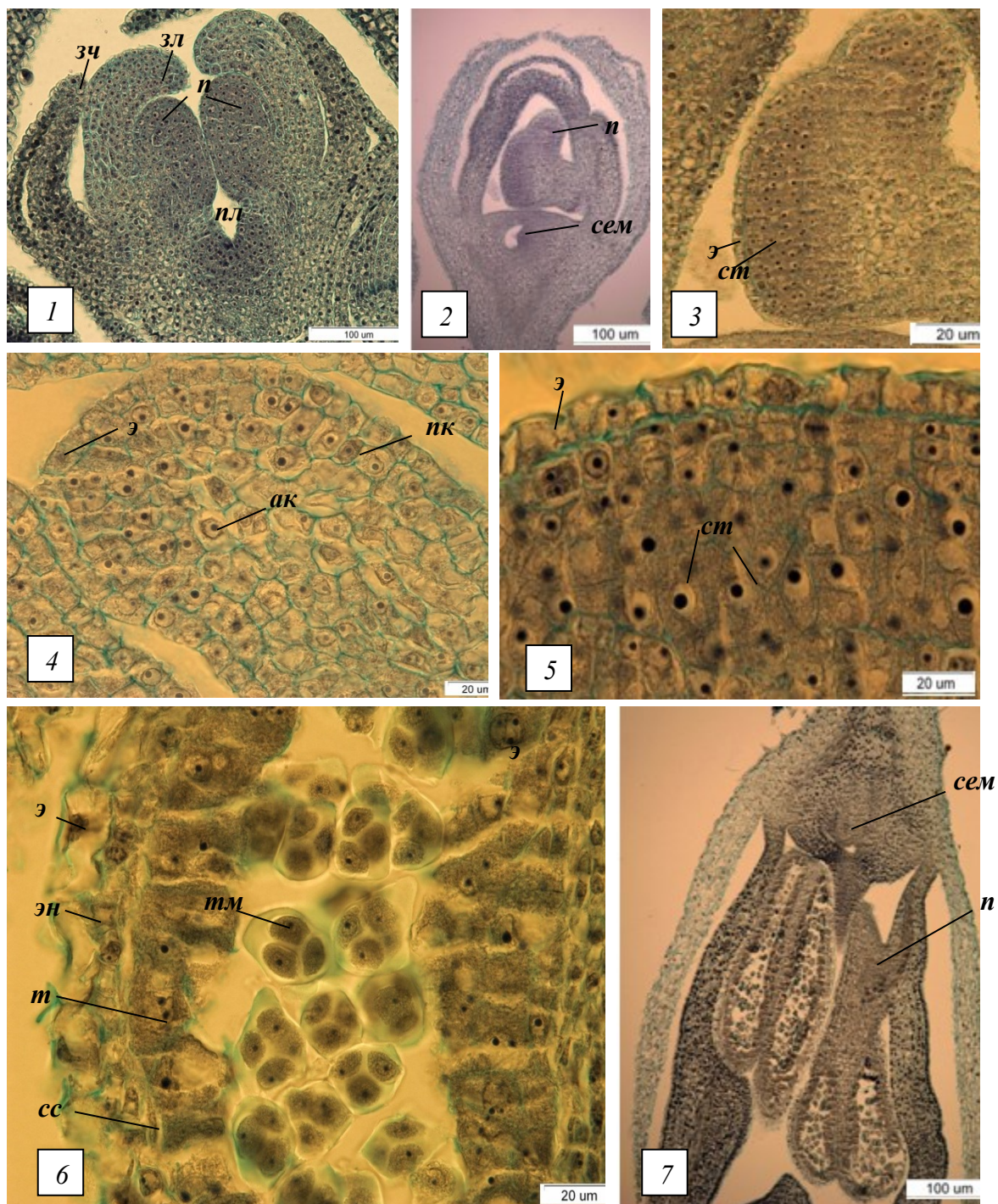


Рисунок 25. Развитие мужских репродуктивных структур *S. villosa*

1 – цветочная почка 15.03.2014 ( $\times 400$ ); 2 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 3 – микроспорангий, цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 4 – цветочная почка 15.03 ( $\times 1500$ ); 5 – начало дифференциации стенки пыльника и клеток спорогенной ткани, цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 1500$ ); 6 – тетрады микроспор, бутон 2 мм ( $\times 1500$ ); 7 – микроспорангии, бутон 2 мм ( $\times 400$ ).



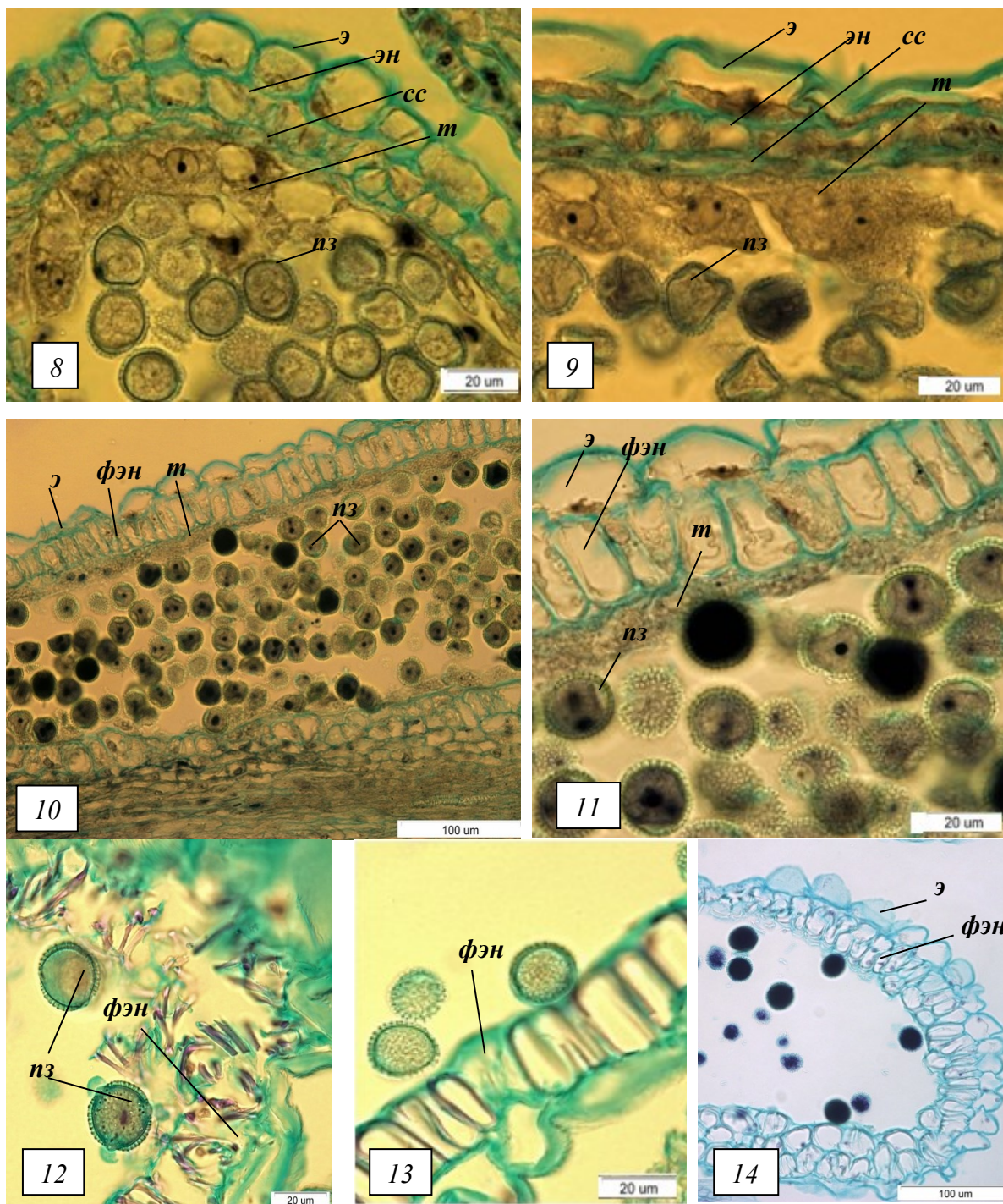


Рисунок 25. Развитие мужских репродуктивных структур *S. villosa*  
(продолжение)

8 – одноядерные микроспоры, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 9 – одноядерные микроспоры, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 10 – двухклеточные пыльцевые зерна, формирование фиброзного эндотеция, бутон 4 мм ( $\times 400$ ); 11 – то же ( $\times 1500$ ); 12 – пыльцевые зерна, бутон 11 мм ( $\times 1500$ ); 13 – стенка зрелого пыльника, бутон 11 мм ( $\times 1500$ ); 14 – стенка зрелого пыльника, бутон 12 мм ( $\times 400$ ).



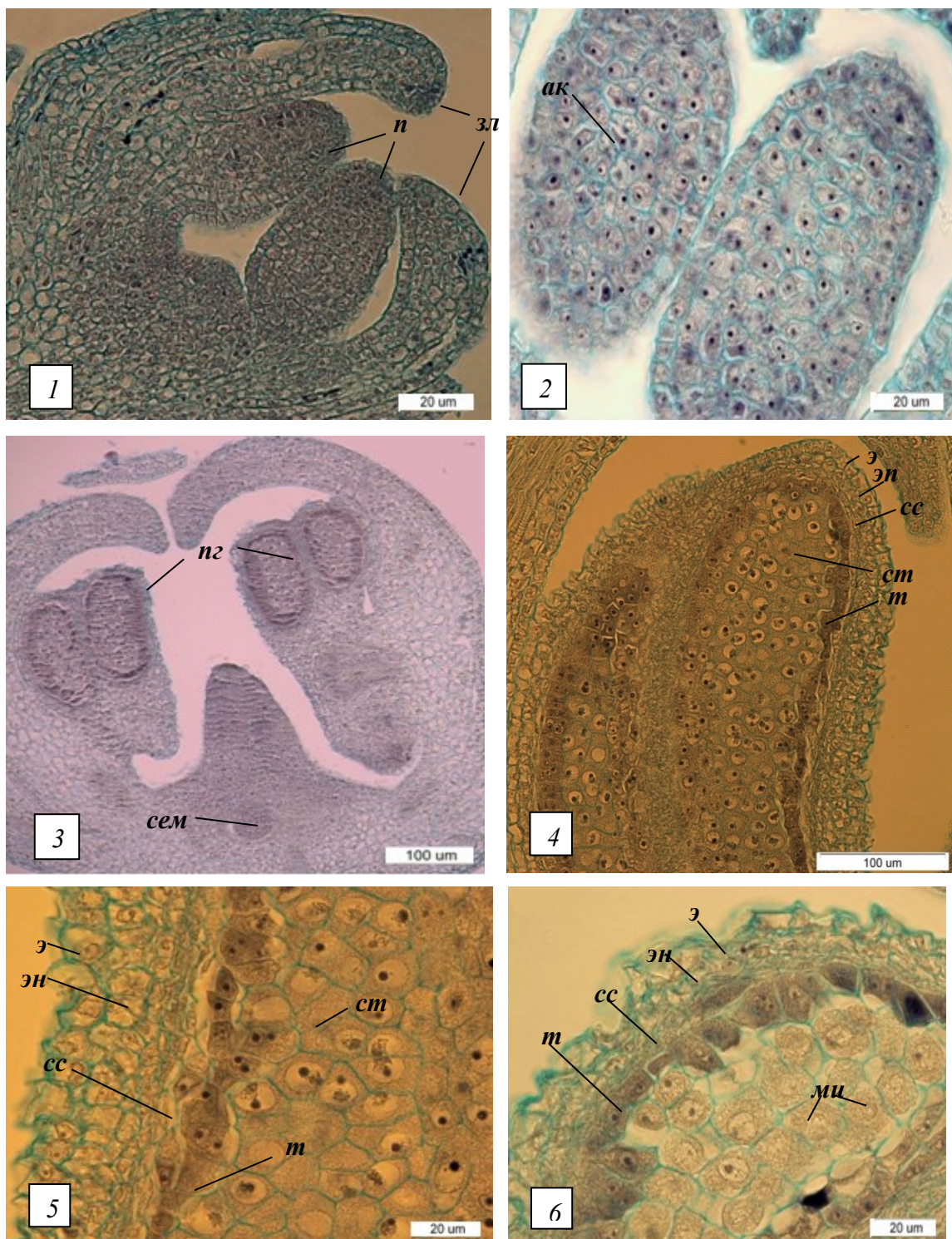


Рисунок 26. Развитие мужских репродуктивных структур *S. vulgaris* (несортовая)

1 – цветочная почка 15.03.2014 (×400); 2 – то же (×1500); 3 – цветочная почка 07.05.2014 (×100); 4 – сформировавшаяся стенка пыльника и клетки спорогенной ткани, бутон 1 мм (×400); 5 – то же (×1500); 6 – микроспорциты, бутон 1 мм (×1500).



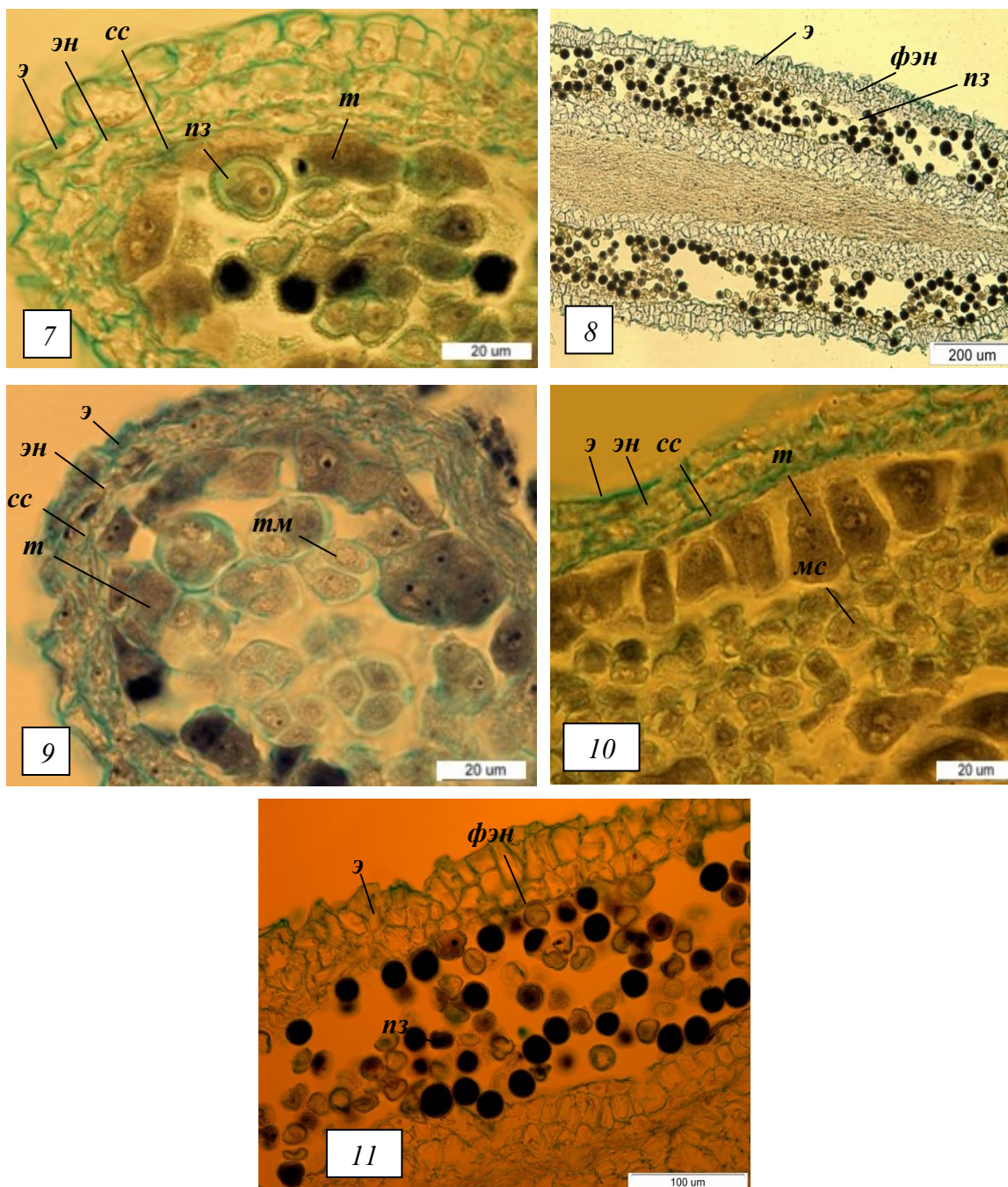


Рисунок 26. Развитие мужских репродуктивных структур *S. vulgaris* (несортовая) (продолжение)

7– одноклеточные пыльцевые зерна, бутон 3мм ( $\times 1500$ ); 8 – зрелый пыльник и пыльцевые зерна, раскрывшийся бутон ( $\times 100$ ); 9 – тетрады микроспор, бутон 2 мм; 10 – одноклеточные пыльцевые зерна, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 11 – стенка зрелого пыльника и пыльцевые зерна, раскрывшийся бутон ( $\times 400$ ).



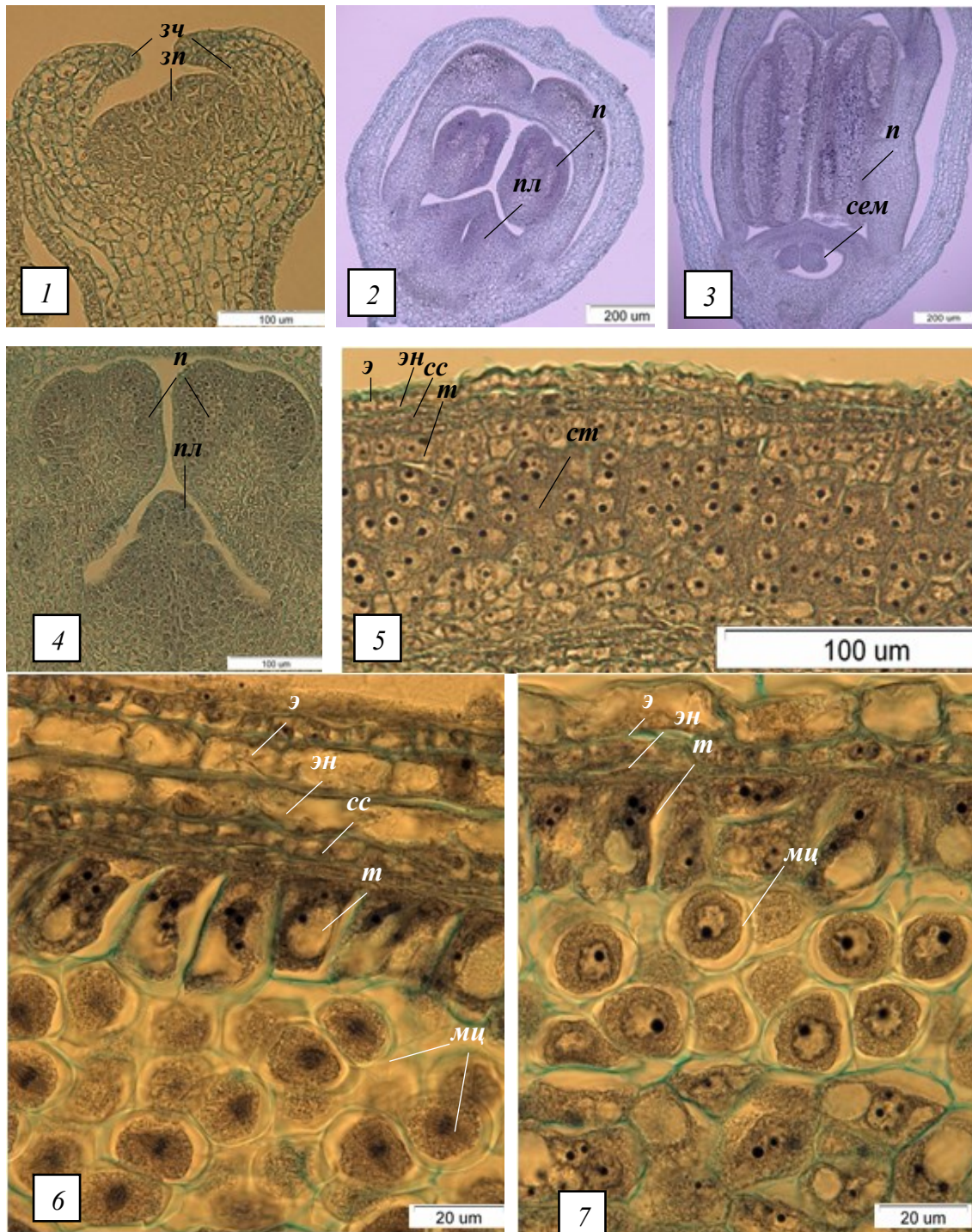


Рисунок 27. Развитие мужских репродуктивных структур *S. prestoniae*

1 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 2 – цветочная почка 16.05.2014 ( $\times 100$ ); 3 – микроспорангии, бутон 2 мм ( $\times 100$ ); 4 – цветочная почка 16.05.2014 ( $\times 400$ ); 5 – дифференциация стенки пыльника и спорогенная ткань, бутон 1 мм ( $\times 1500$ ); 6 – сформировавшаяся стенка пыльника и микроспорозиты (метафаза первого деления мейоза), бутон 2 мм ( $\times 1500$ ); 7 – микроспорозиты (профаза первого деления мейоза), бутон 2 мм ( $\times 1500$ ).



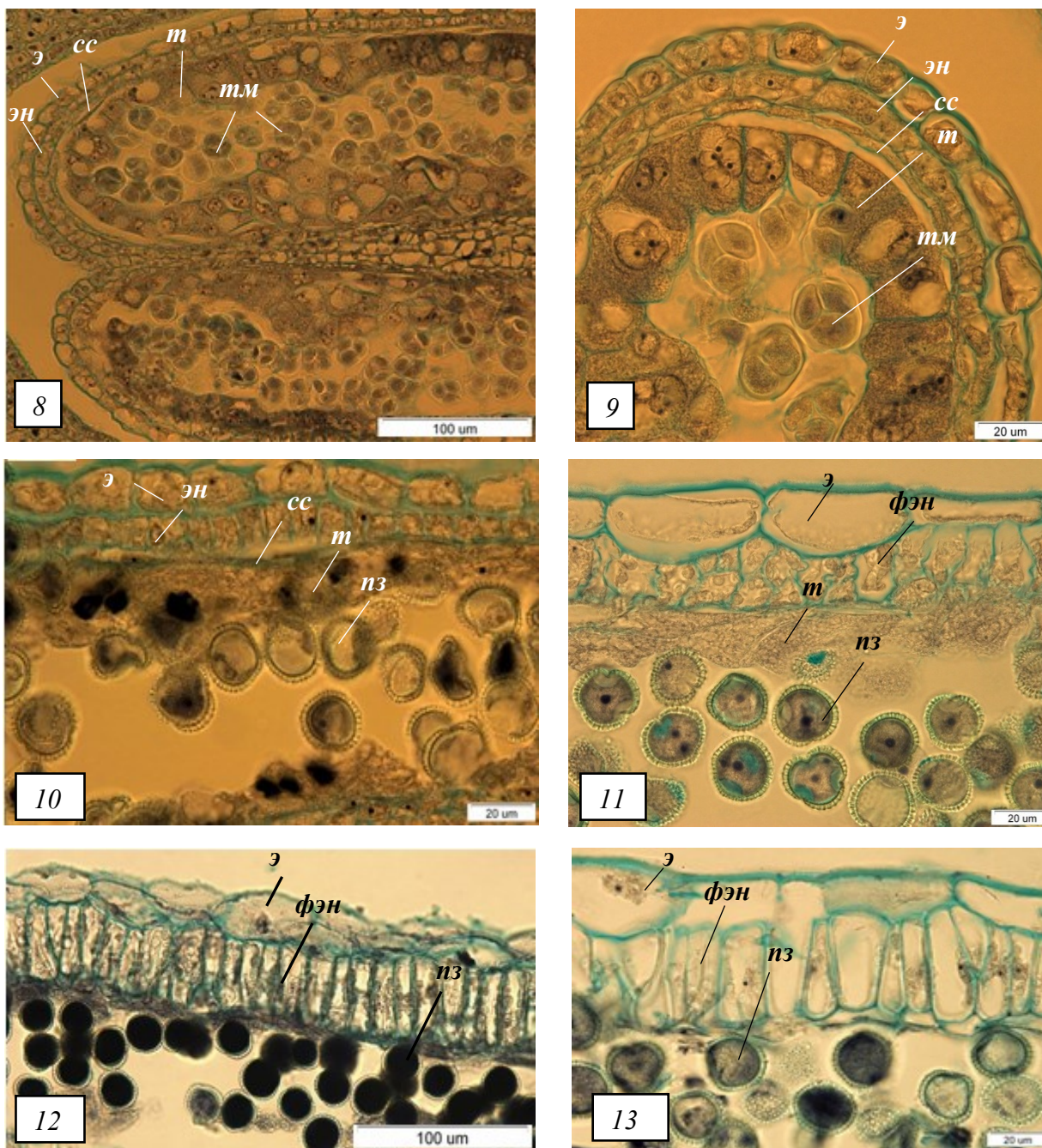


Рисунок 27. Развитие мужских репродуктивных структур *S. × prestoniae* (продолжение)

8 – тетрады микроспор, бутон 2 мм (×400); 9 – тетрады микроспор, бутон 2 мм (×1500); 10 – одноклеточные пыльцевые зерна, бутон 4 мм (×1500); 11 – двухклеточные пыльцевые зерна, формирование фиброзного эндотеция, бутон 5 мм (×1500); фиброзный эндотеций, бутон 12 мм (×1500); 12 – стенка зрелого пыльника, бутон 14 мм (×400); 13 – стенка зрелого пыльника и пыльцевые зерна, бутон 14 мм (×1500).



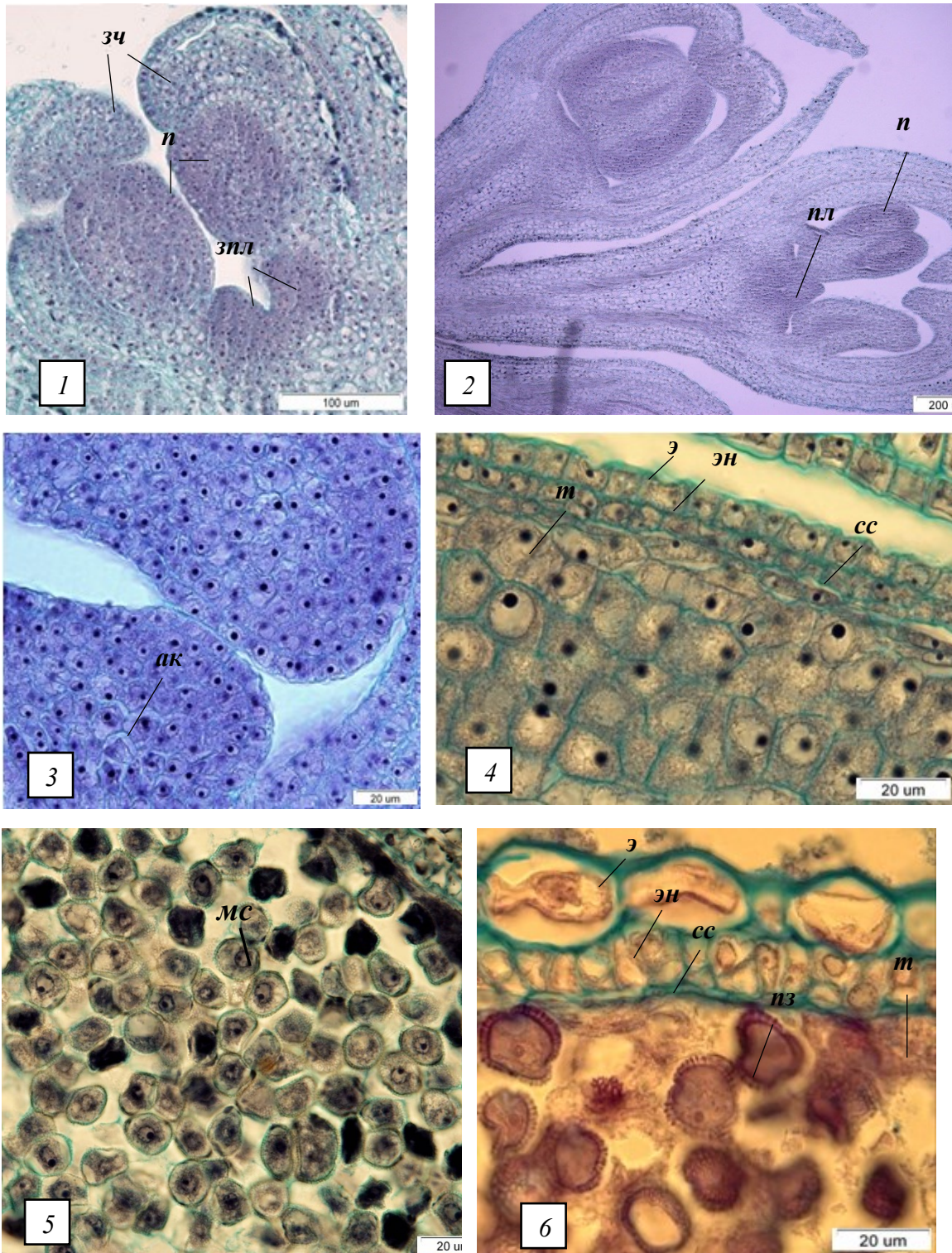


Рисунок 28. Развитие мужских репродуктивных структур *S. × henryi*  
 1 – цветочная почка 15.03.2014 (×400); 2 – цветочная почка 07.05.2014 (×100); 3 – археспориальная ткань, цветочная почка 15.03 (×1500); 4 – дифференциация стенки пыльника, бутон 1 мм (×1500); 5 – одноядерные микроспоры, бутон 3 мм (×1500); 6 – одноклеточные пыльцевые зерна, бутон 3 мм (×1500).



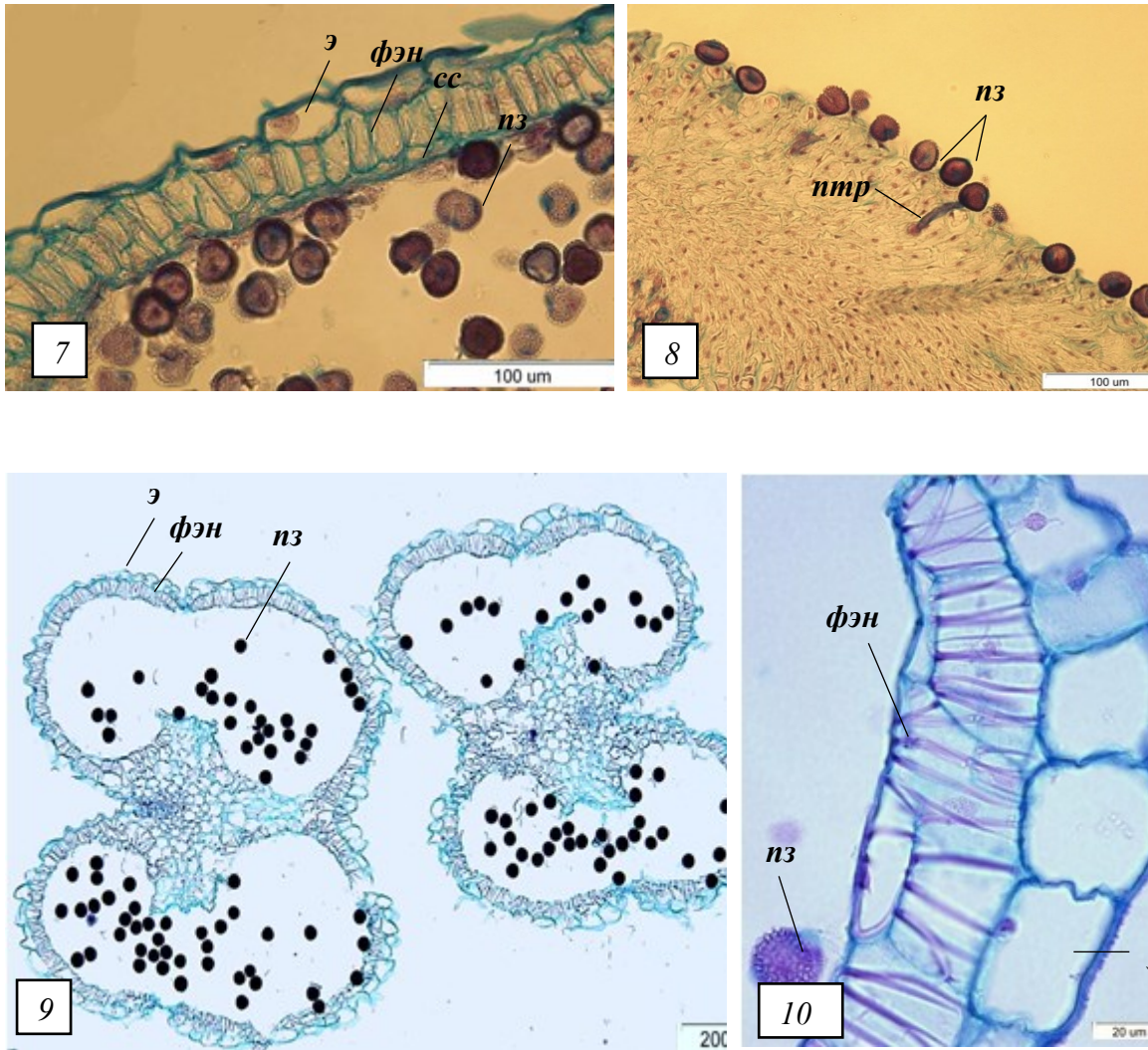


Рисунок 28. Развитие мужских репродуктивных структур *S. × henryi* (продолжение)

7 – двухклеточные пыльцевые зерна, формирование фиброзного эндотеция, бутон 4 мм ( $\times 400$ ); 8 – прорастание пыльцевых зерен на рыльце пестика, открытый цветок ( $\times 400$ ); 9 – стенка зрелого пыльника, бутон 15 мм ( $\times 100$ ); 10 – то же ( $\times 1500$ ).

### 3.2.2.1. Характеристика пыльцевых зерен видов, гибридов и сортов *Syringa*

Пыльцевые зерна изученных видов, гибридов и сортов *Syringa* (по классификации Эрдтмана) – средние (27–39 мкм), сплюсненно-сфероидальные (Р/Е 0,92 – 1,01) (таблица 19, 20).

Таблица 19

Размеры пыльцевых зерен видов, гибридов и сортов *Syringa* (2012–2014 гг.)

Вид, гибрид	Год	Длина полярной оси				Р/Е			
		М	$\pm tm$ ( $p=0,05$ )	min	max	М	$\pm tm$ ( $p=0,05$ )	min	max
<i>S. josikaea</i>	2012	37,0	0,2	33,4	36,1	0,96	0,02	0,00	1,01
	2013	29	1	26,2	30,4	0,96	0,02	0,91	0,99
	2014	29	1	25,1	30,6	0,94	0,02	0,91	0,99
<i>S. emodi</i>	2012	34,8	0,2	33,4	36,1	0,96	0,02	0,88	1,01
	2013	31	1	29,6	33,9	0,96	0,05	0,87	1,09
	2014	35	1	33,1	39,1	0,94	0,05	0,85	1,06
<i>S. wolfii</i>	2012	34	1	31,7	36,3	0,99	0,05	0,90	1,11
	2013	27	1	25,4	29,7	0,92	0,02	0,88	0,96
	2014	32	1	29,3	35,0	0,95	0,02	0,90	1,00
<i>S. sweginzowii</i>	2012	32	1	29,9	35,0	1,00	0,01	0,88	1,09
	2013	27	1	23,8	29,0	0,93	0,02	0,87	0,97
<i>S. villosa</i>	2012	31,0	0,2	33,4	36,1	0,96	0,02	0,88	1,01
	2013	30	2	26,9	33,9	0,94	0,02	0,88	0,98
	2014	35	2	32,2	38,0	0,95	0,01	0,84	1,04
<i>S. vulgaris</i>	2012	35	1	31,2	36,9	0,98	0,01	0,84	1,03
	2013	29	2	26,4	38,1	0,99	0,07	0,92	1,28
	2014	38	3	33,5	43,6	0,97	0,02	0,94	1,00
<i>S. × prestoniae</i>	2012	38	1	35,5	40,9	0,99	0,01	0,87	1,09
	2013	30	2	26,1	34,7	1,01	0,01	0,93	1,11
	2014	33	1	30,3	36,3	0,95	0,02	0,91	1,00
<i>S. × henryi</i>	2012	35	2	31,4	37,7	0,97	0,02	0,92	1,04
	2014	34	2	29,1	37,7	0,95	0,02	0,87	1,00

За три года наблюдений наибольшие размеры пыльцевых зерен у большинства видов, гибридов и сортов выявлены в 2012 г. Средний показатель длины полярной оси варьировал у видов и гибридов: от  $31,0 \pm 0,2$  мкм (*S. villosa*) до  $38 \pm 1$  мкм (*S. × prestoniae*); у сортов *S. vulgaris*: от  $29 \pm 1$  мкм ('Jules Simon') до  $39 \pm 2$  мкм ('President Grevy'). Наименьшими размерами характеризовались пыльцевые зерна в 2013 г.

Таблица 20

Размеры пыльцевых зерен сортов *S. vulgaris* (2012–2014 гг.)

Сорт	Год	Длина полярной оси				P/E			
		M	$\pm tm$ ( $p=0,05$ )	min	max	M	$\pm tm$ ( $p=0,05$ )	min	max
'Katherine Havemeyer'	2012	35	2	32,7	40,6	0,94	0,01	0,79	1,03
	2013	30	2	26,1	32,7	0,98	0,02	0,91	1,06
	2014	37,0	0,4	34,8	39,9	0,96	0,02	0,92	1,03
'President Grevy'	2012	39	2	35,5	42,4	0,96	0,02	0,93	1,02
	2013	30	2	25,8	35,1	0,94	0,01	0,87	1,01
	2014	33	3	28,5	40,2	0,96	0,02	0,92	0,99
'Mme Lemoine'	2012	34	2	30,6	41,3	0,94	0,02	0,86	1,02
	2013	36	1	32,8	38,6	0,96	0,02	0,88	1,02
	2014	34	2	30,9	36,8	0,95	0,02	0,90	0,99
'Jules Simon'	2012	29	1	27,7	30,5	0,91	0,02	0,86	0,97
	2013	28	1	24,6	31,1	0,99	0,01	0,91	1,05
	2014	34	1	26,2	40,4	1,00	0,01	0,95	1,13
'Paul Deschanel'	2012	36	2	33,3	40,3	0,95	0,01	0,86	1,03
	2013	30	1	26,9	33,1	1,04	0,01	0,93	1,11
	2014	34	1	31,1	36,9	0,96	0,02	0,91	0,98
'Mme Abel Chatenay'	2012	35	1	32,7	37,7	0,94	0,01	0,86	0,99
	2013	32	2	26,5	36,1	1,02	0,02	0,97	1,11
	2014	30	1	28,2	33,2	0,98	0,01	0,90	1,09
'Ludwig Spath'	2012	34	1	30,8	35,8	0,95	0,02	0,91	0,98
	2013	31	2	27,6	35,8	1,04	0,01	0,94	1,14
	2014	32	2	28,3	38,3	0,96	0,01	0,88	1,04
'Frau Wilhelm Pfitzer'	2012	35	2	30,4	38,1	0,95	0,02	0,92	1,00
	2013	28	1	24,6	30,0	0,96	0,02	0,88	0,99
	2014	32	1	28,1	34,9	0,95	0,01	0,87	1,04
'Индия'	2012	33	2	29,8	36,2	0,93	0,01	0,83	1,10
	2013	30	1	28,1	32,0	1,00	0,02	0,95	1,07
	2014	38	2	33,9	42,8	0,94	0,02	0,90	0,98
'Marie Legraye' *	2012	-	-	-	-	-	-	-	-
	2013	-	-	-	-	-	-	-	-
	2014	-	-	-	-	-	-	-	-
'Mme Jules Finger' **	2012	-	-	-	-	-	-	-	-
	2013	-	-	-	-	-	-	-	-
	2014	-	-	-	-	-	-	-	-

\*все пыльцевые зерна стерильные; \*\* пыльники отсутствуют.

У видов и гибридов средний показатель длины полярной оси изменялся в пределах от  $27\pm 1$  мкм (*S. sweginzowii*) до  $31\pm 1$  мкм (*S. emodi*), у сортов *S. vulgaris* от  $28\pm 1$  мкм ('Frau Wilhelm Pfitzer') до  $36\pm 1$  мкм ('Mme Lemoine'). В 2014 г. линейный размер по полярной оси был более близок к значени-

ям, полученным в 2012 г. Так, средний показатель варьировал у видов и гибридов от  $29 \pm 1$  мкм (*S. josikaea*) до  $38 \pm 3$  мкм (*S. vulgaris*), у сортов *S. vulgaris* от  $30 \pm 1$  мкм ('Mme Abel Chatenay') до  $38 \pm 2$  мкм ('Индия').

Достоверно отличаются от остальных видов и гибридов по размерам пыльцевых зерен *S. × prestoniae* –  $38 \pm 1$  мкм (2012 г.), *S. vulgaris* –  $38 \pm 3$  мкм (2014 г.) и *S. josikaea* –  $37,0 \pm 0,2$  мкм (2012 г.). Среди сортов *S. vulgaris* наиболее крупные пыльцевые зерна у 'President Grevy' –  $39 \pm 2$  мкм (2012 г.), 'Индия' –  $38 \pm 2$  мкм (2014 г.) и 'Katherine Havemeyer' –  $37,0 \pm 0,4$  мкм (2014 г.).

Значительно меньшие размеры пыльцевых зерен выявлены среди видов и гибридов у *S. sweginzowii* –  $27 \pm 1$  мкм (2013 г.) и *S. wolfii* –  $27 \pm 1$  мкм (2013 г.), среди сортов *S. vulgaris* у 'Jules Simon' –  $28 \pm 1$  мкм (2013 г.) и 'Frau Wilhelm Pfitzer' –  $28 \pm 1$  мкм (2013 г.). Менее изменчивы по годам размеры пыльцевых зерен у *S. × henryi* (33,8–34,6 мкм), *S. emodi* (30,1–35,3 мкм), сортов *S. vulgaris*: 'Mme Lemoine' (33,7–35,8 мкм), 'Ludwig Spath' (31,2–33,6 мкм). Отношение длины полярной оси к экваториальному диаметру наиболее близко к единице у *S. × prestoniae* (0,99–1,01) и *S. vulgaris* (0,98–0,99).

Существенных отличий в морфологии пыльцевых зерен исследуемых видов, гибридов и сортов не выявлено. Пыльцевые зерна бороздно-поровые, сфероидальной или сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса и экватора округлые, реже эллиптические. Зерна имеют три борозды. Они меридионально направленные, закругленные на концах, с нечеткими краями, в центре иногда сужаются. Количество пор также три. Они округлые, с четкими краями. Скульптура мезокольпиума сетчатая.

Наряду с фертильными пыльцевыми зернами, имеющими зернистую, равномерно окрашенную цитоплазму и ядра типичного строения, обнаружены стерильные пыльцевые зерна. Они сохраняют сетчатую скульптуру и апертуры, но имеют меньшие размеры (в 1,5–2 раза меньше фертильных), часто бывают деформированы, ядра в них не выявляются.



Анализ фертильности пыльцевых зерен видов, гибридов и сортов *Syringa* за 2012–2014 гг. показал, что большая часть изученных растений, имеет сравнительно высокую фертильность – более 50 % (рисунок 29, рисунок 30).

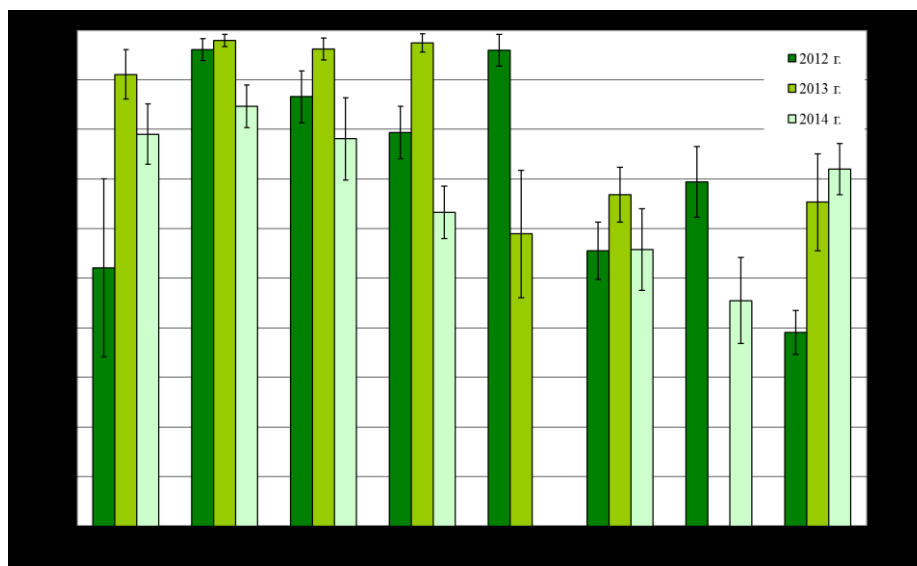


Рисунок 29. Фертильность пыльцевых зерен видов и гибридов *Syringa* (2012–2014 гг.) (%)

Наибольшая фертильность пыльцевых зерен у большинства видов и гибридов отмечена в 2013 г., варьирует от  $59 \pm 13\%$  (*S. sweginzowii*) до  $98 \pm 1\%$  (*S. emodi*); у сортов *S. vulgaris* – в 2012 г., варьирует от 1 ('Marie Legraye') до  $98 \pm 2\%$  ('Katherine Havemeyer'). Сравнительно низкая фертильность выявлена в 2014 г., у видов и гибридов составила от  $45 \pm 9$  (*S. \times henryi*) до  $85 \pm 4\%$  (*S. emodi*), у сортов *S. vulgaris* от  $48 \pm 5\%$  ('Mme Lemoine') до  $91\% \pm 2\%$  ('Индия'). Неизменно высокую фертильность за три года наблюдений имеют среди видов и гибридов *S. emodi* (85–98 %) и *S. wolfii* (78–96 %), среди сортов *S. vulgaris* – 'Индия' (91–93%). Меньшей фертильностью пыльцевых зерен характеризуются гибриды *S. \times prestoniae* (39–72 %) и *S. \times henryi* (46–69%), *S. vulgaris* (56–67 %) и сорт *S. vulgaris* 'Mme Lemoine' (45–49%).

Обращают на себя внимание сорта *S. vulgaris* – 'Marie Legraye' и 'Mme Jules Finger'. У сорта 'Marie Legraye' фертильные пыльцевые зерна единичны в 2012 г., в 2013 и 2014

гг. все пыльцевые зерна стерильны, при этом пыльники имеют типичное для вида строение и окраску. У сорта 'Mme Jules Finger' пыльников нет, зачатки их в генеративных почках не обнаружены.

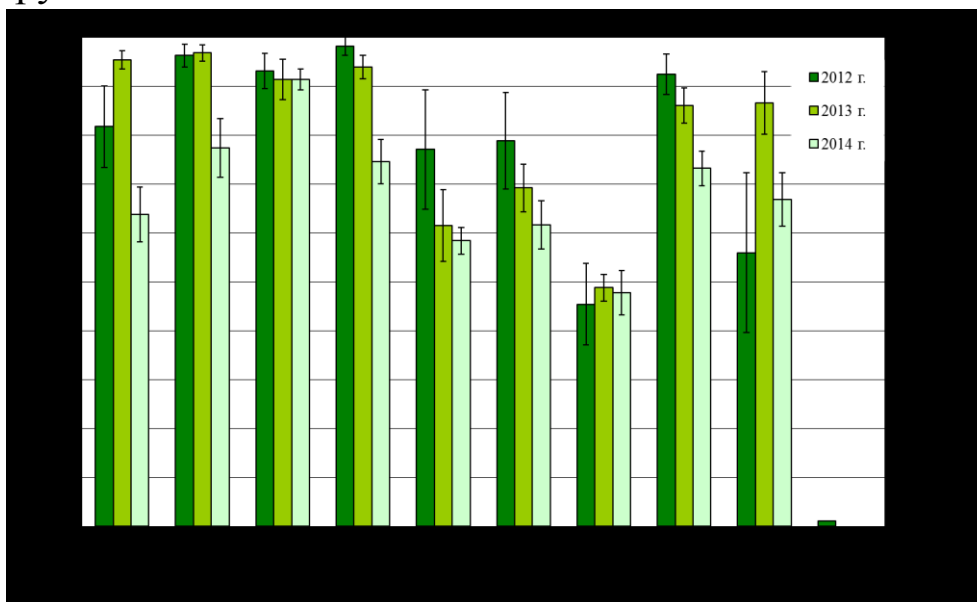


Рисунок 30. Фертильность пыльцевых зерен сортов *S. vulgaris* (2012–2014 гг.) (%)

### 3.2.3. Строение и развитие женских репродуктивных структур

Исследуемые виды и гибриды *Syringa* характеризуются сходным развитием женских репродуктивных структур. Тип гинецея – синкарпный. Завязь верхняя, двугнездная, образуется в результате срастания двух плодолистиков. В одной завязи закладывается до четырех семязачатков (рисунок 33, 4, 5), но чаще два (рисунок 33, 10). Семязачатки анатропные, тенуинуцеллярные. Нуцеллус зрелого семязачатка представлен одним эпидермальным слоем из рано разрушающихся клеток. Семязачаток унитегмальный. Единственный интегумент состоит из 9–12 слоев клеток. Интегументальный тапетум представлен слоем клеток вытянутой таблитчатой формы, дифференцируется в период мегаспорогенеза, окружает весь зародышевый мешок.

В таблице 21 представлены стадии развития семязачатков и зародышевых мешков исследуемых видов и гибридов.

Стадии развития семязачатков и зародышевых мешков видов и гибридов *Syringa*

Состояние семязачатка	Развитие зародышевого мешка	<i>S. josikaea</i>	<i>S. emodi</i>	<i>S. wolfii</i>	<i>S. sweginzowii</i>	<i>S. villosa</i>	<i>S. vulgaris</i>	<i>S. × prestoniae</i>	<i>S. × henryi</i>
Премейотический период									
Прямое положение. Дифференциация интегумента, нуцеллуса	Археспориальная → клетка → мегаспороцит	Бутон 4 мм *чшл:лп (2:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 2 мм чшл:лп (3:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:1)
Мейотический период									
Анатропное положение. Дифференциация проводящего пучка, интегументального тапетума	Тетрада мегаспор	Бутон 4 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:2)	Открытый цветок	Бутон 5 мм чшл:лп (1:2)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:1)
Постмейотический период									
Дегенерация нуцеллуса	Зародышевый мешок: одноядерный → двухъядерный → четырехъядерный	Бутон 5 мм чшл:лп (1:1)	Бутон 5 мм чшл:лп (1:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:1)	Бутон 3 мм чшл:лп (2:1)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:2)	Открытый цветок	Бутон 5 мм чшл:лп (1:2)	Бутон 4 мм чшл:лп (1:1)
	Зародышевый мешок зрелый (яйцевой аппарат из 3 клеток, центральная клетка с двумя полярными ядрами, антиподальный комплекс из 3 клеток)	Бутон 13–14 мм	Бутон 14–16 мм	Бутон 11–12 мм	Бутон 8–9 мм	Бутон 10–11 мм	Открытый цветок	Бутон 14–15 мм	Бутон 15–16 мм
	Двойное оплодотворение (разрушенные синергиды)	Бутон 13–14 мм	Бутон 14–16 мм	Открытый цветок	Открытый цветок	Открытый цветок	–	Открытый цветок	Открытый цветок

\*чшл:лп – соотношение длины чашелистиков и лепестков.

Археспориальная клетка одна, закладывается у большинства исследованных видов и гибридов в третьей декаде мая (рисунок 31, 5, 6; рисунок 32, 4; рисунок 34, 4, 5; рисунок 38, 7), за исключением *S. villosa* (рисунок 35, 3) и *S. vulgaris* (несортовая) (рисунок 36, 4), у которых этот процесс происходит во второй и первой декаде мая соответственно. Без отделения париетальных клеток археспориальная клетка увеличивается в размерах и преобразуется в мегаспороцит (рисунок 38, 8).

Мейотический период у всех видов и гибридов обнаруживается в бутонах 3–5 мм, за исключением *S. vulgaris* (несортовая). Поляризация мегаспороцита не выражена – ядро расположено в центре клетки, вследствие чего после первого деления мейоза формируется диада равных по размеру клеток, после второго деления мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, также не различающихся размерами (рисунок 31, 7; рисунок 32, 5; рисунок 33, 6,7; рисунок 34, 6; рисунок 38, 11).

К этому времени в интегументе из клеток внутренней эпидермы дифференцируется интегументальный тапетум, представленный слоем клеток таблитчатой формы, что присуще всем видам и гибридам, за исключением *S. emodi*, характеризующегося формированием изодиаметрических клеток (рисунок 32, 5). Проводящий пучок состоит из 3–4 слоев удлиненных густоплазменных клеток; у *S. emodi* и *S. × prestoniae* дифференцируется по направлению к халазе, у *S. wolfii*, *S. sweginzowii*, *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. × henryi* проходит через халазу.

Мегаспороцит *S. vulgaris* (несортовая), по-видимому, проходит длительный период покоя, поскольку тетрада мегаспор зафиксирована лишь в семязачатках открытых цветков или в бутонах за два дня до раскрытия (рисунок 36, 5).

Начало развития зародышевому мешку даёт халазальная мегаспороспора. Основная цитоплазма в ней сосредоточена вокруг ядра. Микропилярные мегаспоры дегенерируют и отмирают (рисунок 33, 7, 8; рисунок 37, 6; рисунок 38, 12). Халазальная мегаспора увеличивается, вакуолизируется, формируя одноядерный зародышевый мешок (рисунок 31, 8; рисунок 34, 7; рисунок 35, 4; рисунок 37, 7; рисунок 38, 13).

После первого митотического деления образуется двухъядерный зародышевый мешок с полярным расположением ядер (рисунок 31, 9; рисунок 32, 8, 9; рисунок 33, 9; рисунок 35, 5; рисунок 37, 8; рисунок 38, 14). Деление ядер сопровождается образованием центральной вакуоли. У *S. josikaea* (рисунок 31, 9);, *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. sweginzowii* и *S. villosa* происходит дегенерация клеток нуцеллуса, преимущественно в микропилярной части. У *S. villosa* (рисунок 35, 5) клетки интегументального тапетума деформируются, не имеют четко выраженной формы и сдавливаются в микропилярной части. Зародышевый мешок разрастается в сторону микропиле, при этом длина его превышает ширину в два-три раза. У *S. vulgaris* постмейотический период также наступает позже, чем у остальных видов и гибридов; одноядерные и двухъядерные зародышевые мешки у *S. vulgaris* (несортовая) и культиваров *S. vulgaris* обнаруживаются в раскрывшихся бутонах, полуоткрытых и открытых цветках (рисунок 36, 6–10).

После второго митотического деления образуется четырехъядерный зародышевый мешок (рисунок 33, 10, 11; рисунок 37, 9, 10). У *S. × prestoniae* длина его превышает длину двуядерного зародышевого мешка в два раза; клетки тапетума при этом сдавливаются в микропилярной части (рисунок 37, 10). Деления ядер происходят синхронно. Цитоплазма в

центральной клетке зародышевого мешка находится вокруг полярных ядер, незначительная часть образует постенный слой. Таким образом, центральная часть клетки занята вакуолюю. Остатки клеток нуцеллуса встречаются только в халазальной части.

Дальнейшее развитие зародышевого мешка у исследованных видов и гибридов сопровождается интенсивным ростом в длину (рисунок 35, 6, 7). У *S. villosa*, наряду с продольным ростом, отмечается и латеральный, приводящий к расширению зародышевого мешка в центральной части при сохранении зауженных концов (рисунок 35, 6–8). У *S. josikaea* (рисунок 31, 12) и *S. × prestoniae* (рисунок 37, 11) центральная часть зародышевого мешка чаще более узкая, а халазальная и микропилярная части расширены.

Интегумент один, включает 9–10 слоев клеток у *S. wolfii* (рисунок 33, 12) и *S. villosa* (рисунок 35, 6, 8); 10–11 слоев клеток – у *S. sweginzowii* (рисунок 34, 8), *S. × prestoniae* (рисунок 37, 11) и *S. × henryi* (рисунок 38, 16); 11–12 слоев клеток у *S. josikaea* (рисунок 31, 11) и *S. emodi* (рисунок 32, 11). Интегументальный тапетум дифференцируется по всей длине зародышевого мешка. В центральной и халазальной части клетки тапетума имеют вытянутую таблитчатую форму, в микропилярной части клетки сужаются. У *S. villosa* в большинстве случаев клетки интегументального тапетума деформированы, сдавлены (рисунок 35, 8–10). Микропиле у всех изученных видов и гибридов прямое, узкое, расположено на одной оси с халазой (рисунок 35, 12). В основании фуникулула имеются радиально вытянутые эпидермальные клетки, образующие фуникулярный obturator (рисунок 35, 12, 13; рисунок 34, 10). Клетки obturator имеют утолщенные наружные стенки и плотную цитоплазму.

Восьмиядерный зародышевый мешок наблюдается за два-три дня до распускания цветков; у *S. villosa* – в третьей декаде мая, у остальных видов и гибридов – в первой декаде июня. В большинстве полноценно сформированных семязачатков *S. vulgaris* с развитым нуцеллусом, зрелые зародышевые мешки обнаруживались достаточно редко (рисунок 36, 11). На месте зародышевого мешка наблюдались плотно сомкнутые клетки нуцеллуса или клетки интегументального тапетума (рисунок 36, 14).

Биполярная структура зрелого зародышевого мешка представлена тремя функционально объединёнными клеточными группами – яйцевой аппарат в микропилярной части, центральная клетка с двумя полярными ядрами, три антиподы в халазальной части. *S. sweginzowii* и *S. vulgaris* имеют идентичную топографию клеток на противоположных полюсах зародышевого мешка – две клетки в основании полюса и одна выше, занимающая латеральное положение. У остальных видов и гибридов отмечен различный характер специализации клеток; на микропилярном – две клетки в основании полюса и одна выше, занимающая латеральное положение, на халазальном – одна клетка в основании полюса и две выше.

Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух синергид (рисунок 31, 12, 13; рисунок 32, 11, 12; рисунок 33, 12, 14; рисунок 34, 8, 11; рисунок 35, 8, 9; рисунок 36, 12; рисунок 37, 11, 12; рисунок 38, 16, 17). Форма яйцеклетки грушевидная, ядро расположено в апикальной части, а вакуоль – в базальной части. Синергиды расположены рядом с яйцеклеткой, имеют вытянутую форму, суженные к микропиле и расширяющиеся к основанию. Ядра расположены в базальной

части, а вакуоли – в апикальной. Полярных ядер два (рисунок 31, 12, 15; рисунок 32, 11, 13; рисунок 33, 12, 14; рисунок 34, 12; рисунок 35, 8, 11, рисунок 37, 11, 14; рисунок 38, 19). Они крупные, одинаковой величины, располагаются в средней части зародышевого мешка. Слияние полярных ядер зафиксировано до момента оплодотворения, на стадии бутона (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. sweginzowii*), полуоткрытого цветка (*S. josikaea*) и открытого цветка (*S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*). Слияние полярных ядер у *S. vulgaris* не обнаружено.

Три клетки антипод почти у всех видов и гибридов имеют вытянутую форму, расположены Т-образно (рисунок 31, 16; рисунок 32, 14; рисунок 33, 12, 13; рисунок 34, 10; рисунок 35, 8; рисунок 36, 13; рисунок 37, 15; рисунок 38, 16, 20). Дегенерируют антиподы до оплодотворения – в бутоне (*S. josikaea*, *S. villosa*, *S. sweginzowii*) и даже в открытом цветке (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*). Таким образом, зародышевый мешок у изученных видов и гибридов моноспорический, развивается по Polygonum-типу.

Оплодотворение *Syringa* двойное, порогамное. Один спермий сливается с яйцеклеткой, формируя зиготу, второй – с центральной клеткой или с вторичным ядром или двумя полярными ядрами, образуя первичную клетку эндосперма. Свидетельством двойного оплодотворения у всех изученных видов и гибридов являются зафиксированные разрушенные синергиды на стадии бутонов и открытых цветков (рисунок 31, 14; рисунок 35, 10; рисунок 37, 13; рисунок 38, 18). Развитие глобулярного зародыша наблюдали в зеленых семенах спустя 3–4 недели после окончания цветения (рисунок 33, 16).



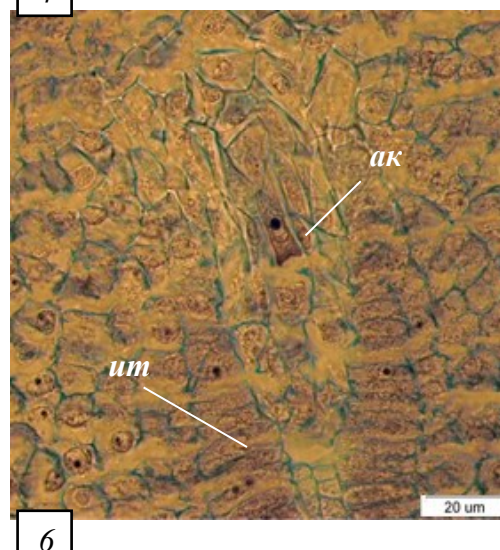
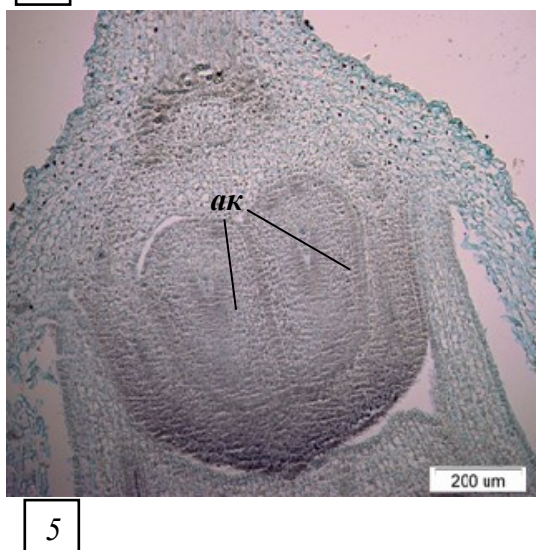
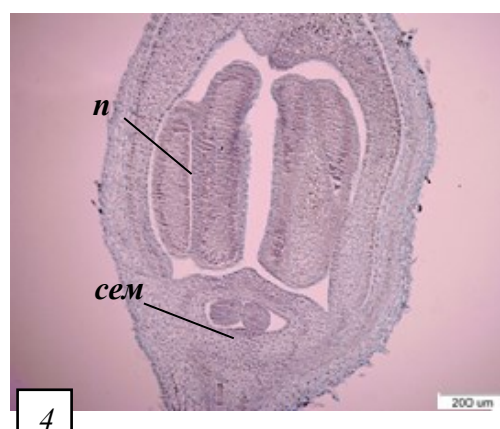
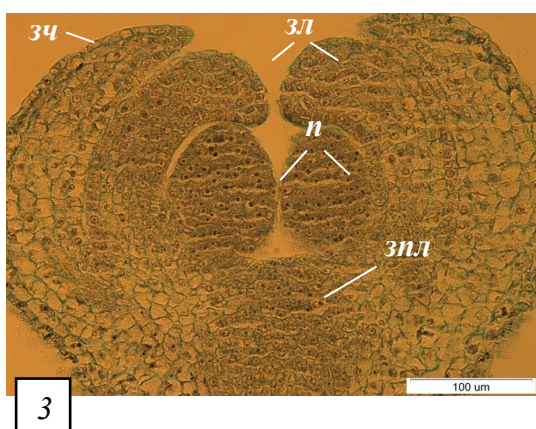
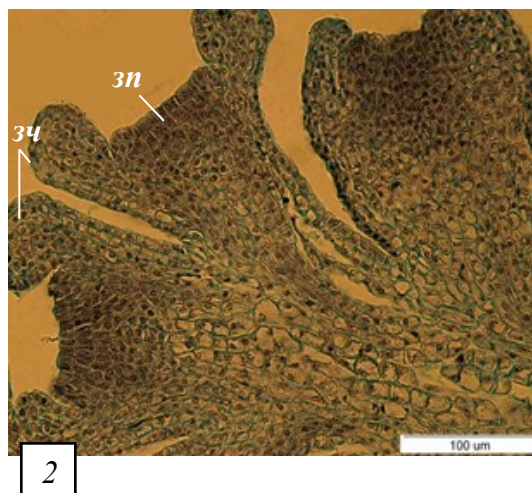
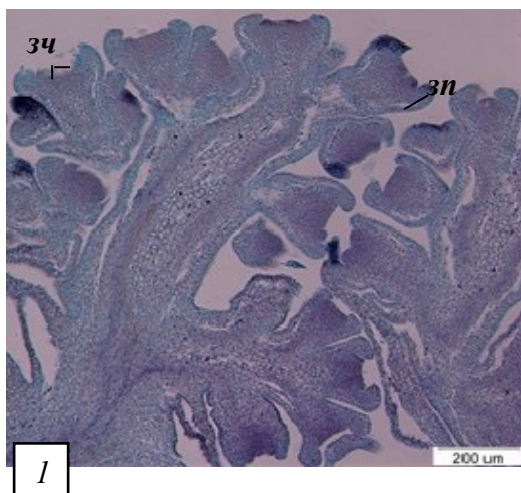


Рисунок 31. Развитие женских репродуктивных структур *S. josikaea*  
 1 – генеративная почка 15.03.2014 ( $\times 100$ ); 2 – цветочная почка 15.03.2014 ( $\times 400$ ); 3 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 4 – пыльники и семязачатки, бутон 2 мм ( $\times 100$ ); 5 – археспориальная клетка в семязачатках, бутон 4 мм ( $\times 100$ ), 6 – археспориальная клетка в семязачатке, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ).



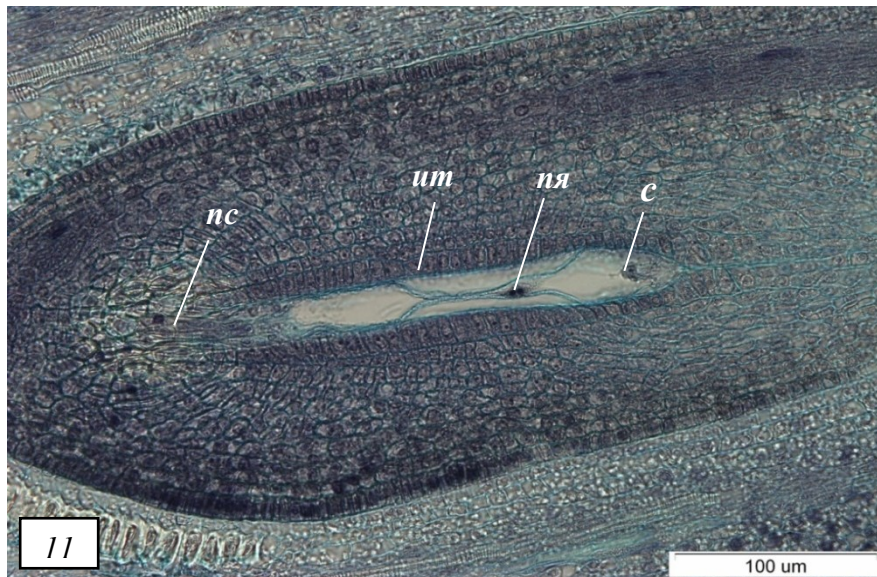
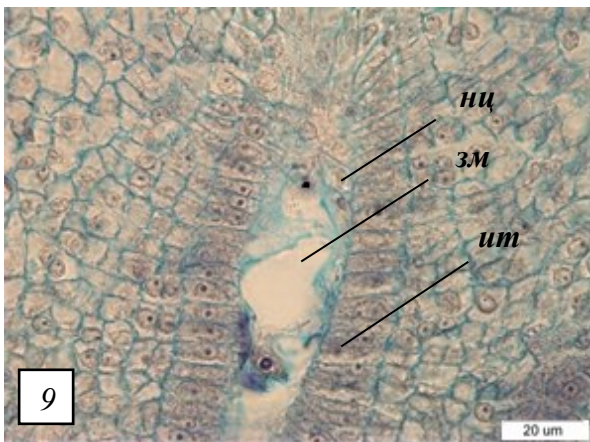
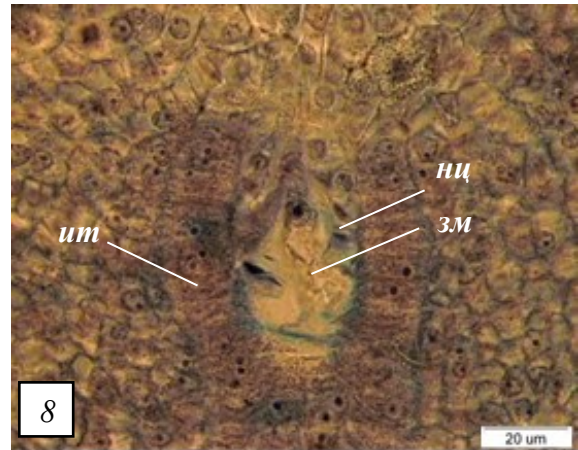
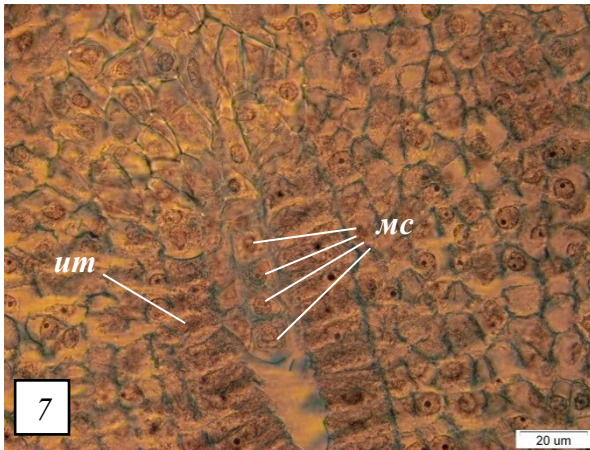


Рисунок 31. Развитие женских репродуктивных структур *S. josikaea*  
(продолжение)

7 – тетрада мегаспор, бутон 4 мм (×1500); 8 – одноядерный зародыше-  
вый мешок, бутон 5 мм (×1500); 9 – двухъядерный зародышевый ме-  
шок, бутон 5 мм (×1500); 10 – семязачатки в завязи, полуоткрытый  
цветок (×100); 11 – зрелый зародышевый мешок, бутон 13 мм (×400).



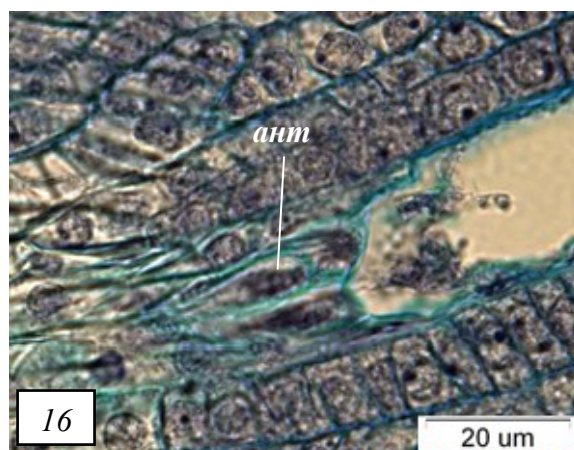
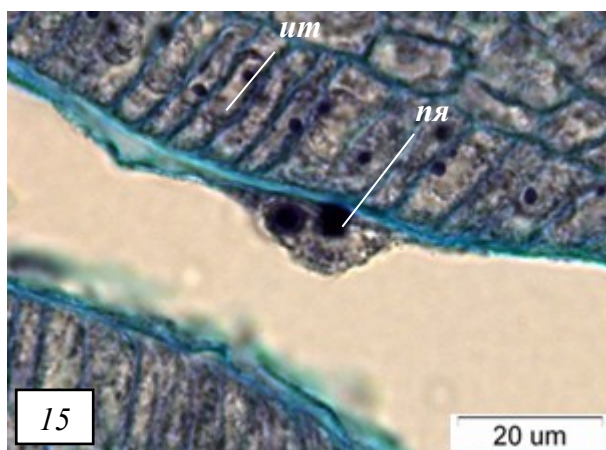
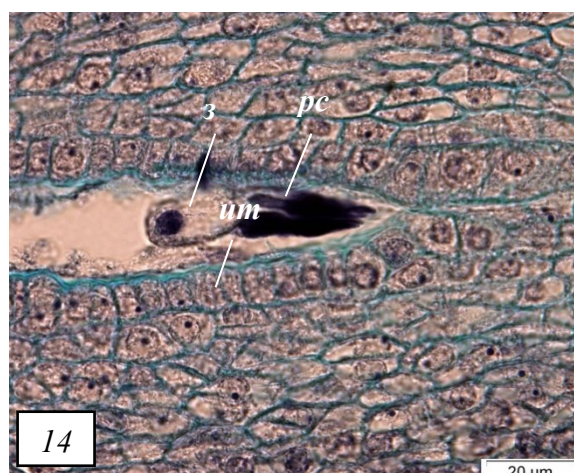
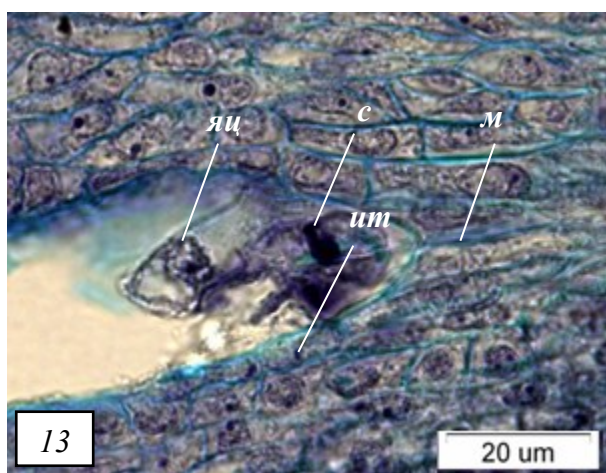
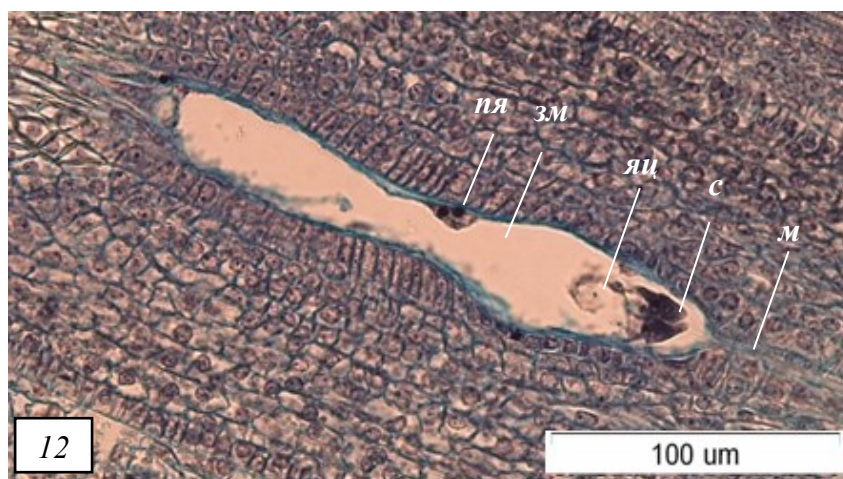


Рисунок 31. Развитие женских репродуктивных структур *S. josikaea* (продолжение)

12 – зрелый зародышевый мешок, полуоткрытый цветок ( $\times 400$ ); 13 – яйцеклетка и синергиды, бутон 13 мм ( $\times 1500$ ); 14 – яйцеклетка и разрушенные синергиды, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ); 15 – полярные ядра, полуоткрытый цветок ( $\times 1500$ ); 16 – антиподы, бутон 13 мм ( $\times 1500$ ).



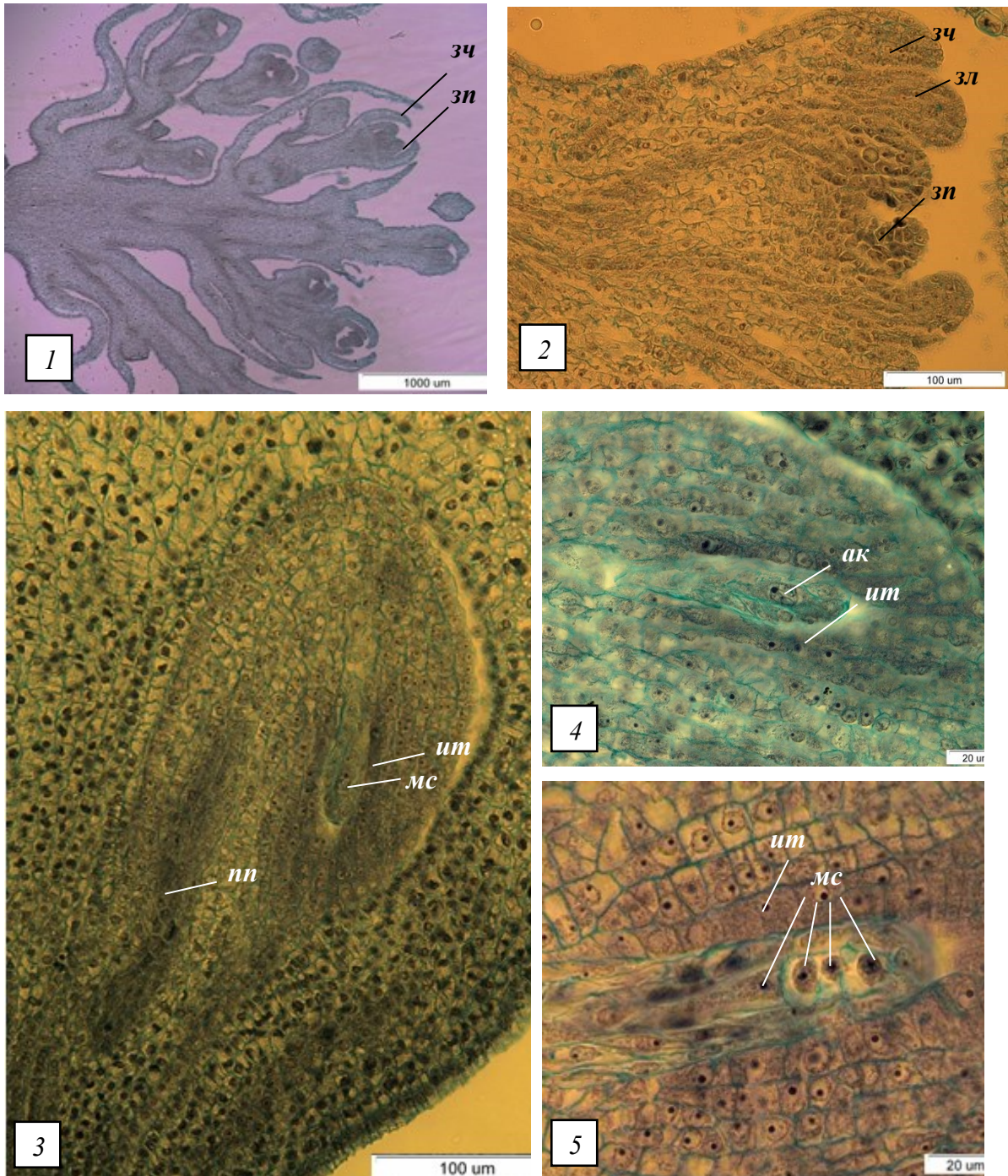


Рисунок 32. Развитие женских репродуктивных структур *S. emodi*

1 – генеративная почка 15.03.2014 ( $\times 40$ ); 2 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 3 – археспориальная клетка в семязачатке, бутон 3 мм ( $\times 400$ ), 4 – то же ( $\times 1500$ ); 5 – тетрада мегаспор, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ).







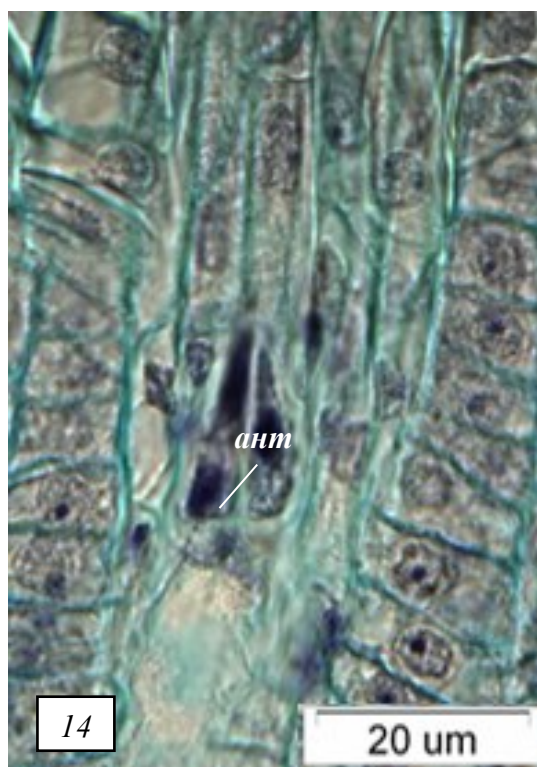
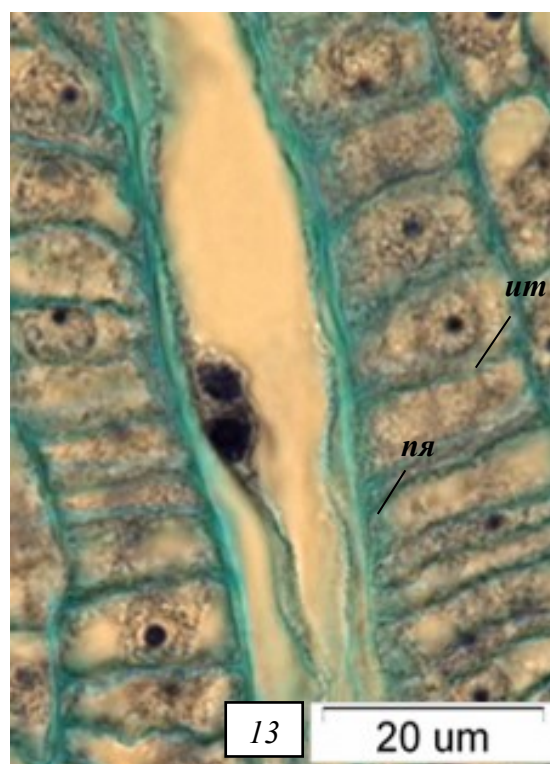


Рисунок 32. Развитие женских репродуктивных структур *S. emodi*  
(продолжение)

12 – яйцеклетка и синергиды, бутон 16 мм ( $\times 1500$ ); 13 – полярные ядра, бутон 16 мм ( $\times 1500$ ); 14 – антиподы, бутон 16 мм ( $\times 1500$ ).

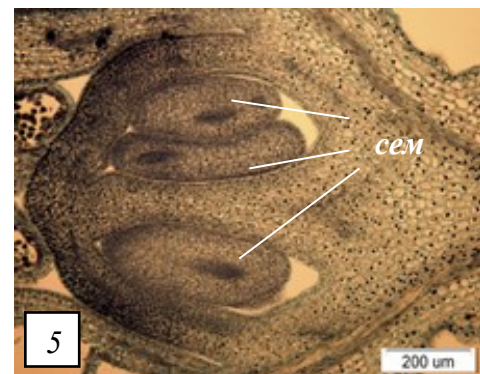
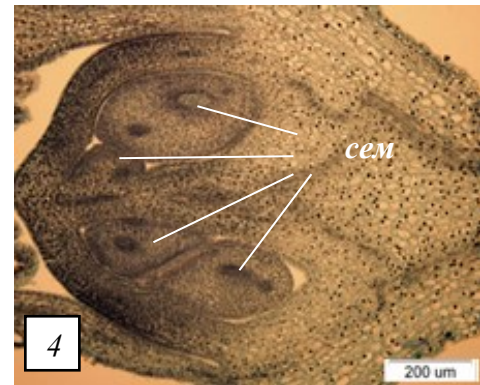
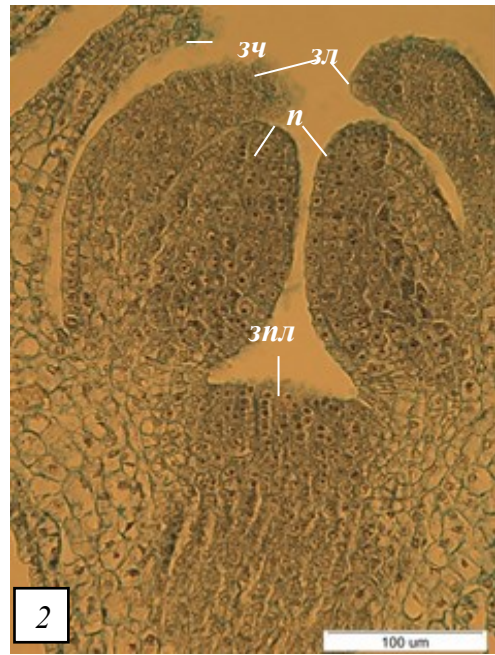


Рисунок 33. Развитие женских репродуктивных структур *S. wolfii*

1 – генеративная почка (часть) 15.03.2014 ( $\times 400$ ); 2 – цветочная почка 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 3 – семязачатки, бутон 2 мм ( $\times 100$ ); 4 – семязачатки в завязи, бутон 3 мм ( $\times 100$ ); 5 – семязачатки в завязи, бутон 4 мм ( $\times 100$ ); ( $\times 400$ ).



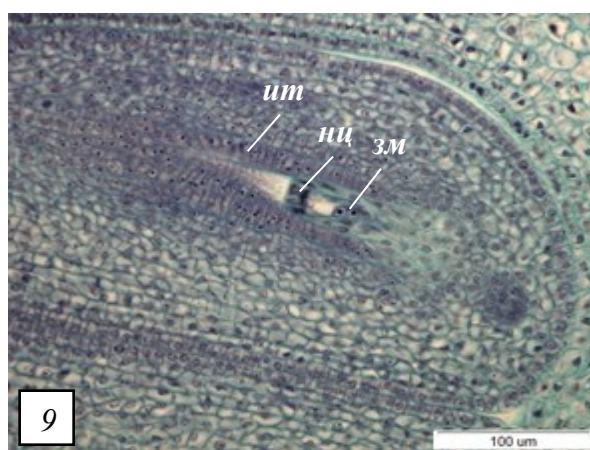
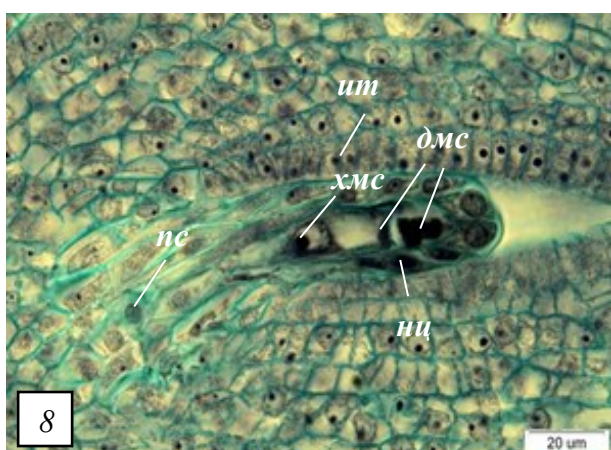
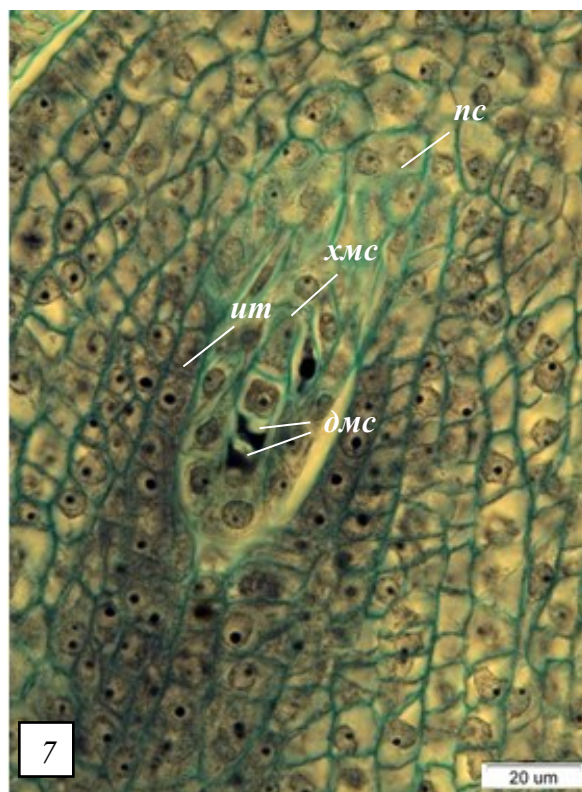
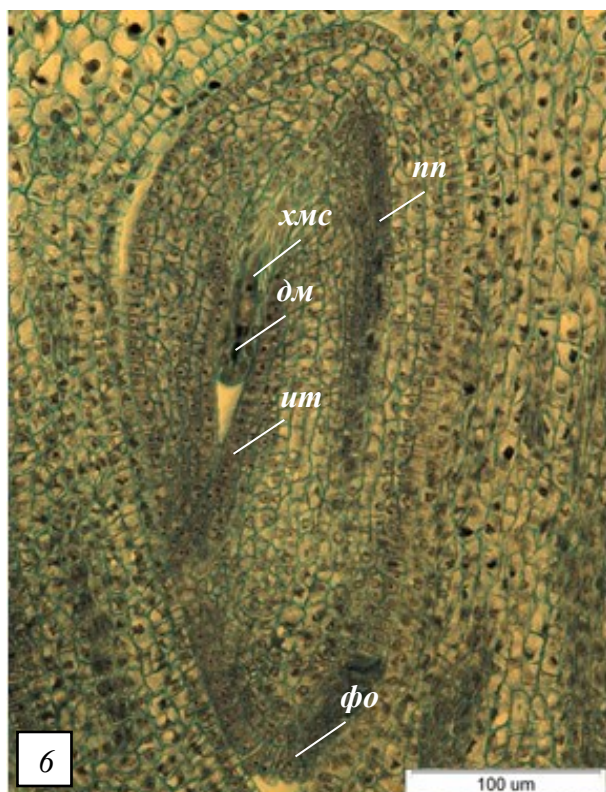


Рисунок 33. Развитие женских репродуктивных структур *S. wolfii* (продолжение)

6 – семязачаток, бутон 3 мм ( $\times 400$ ); 7 – тетрада мегаспор, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 8 – халазальная мегаспора, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); 9 – двухъядерный зародышевый мешок, бутон 4 мм ( $\times 400$ ).



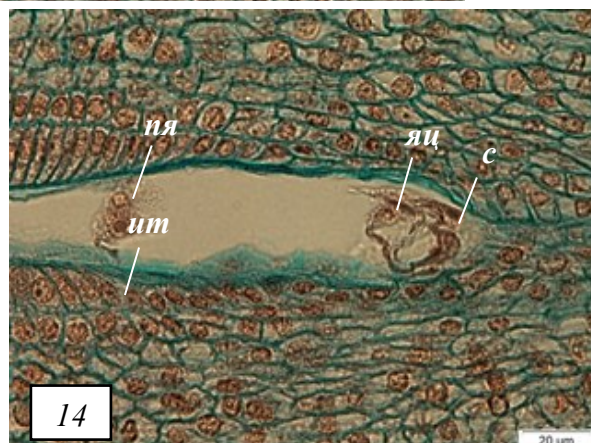
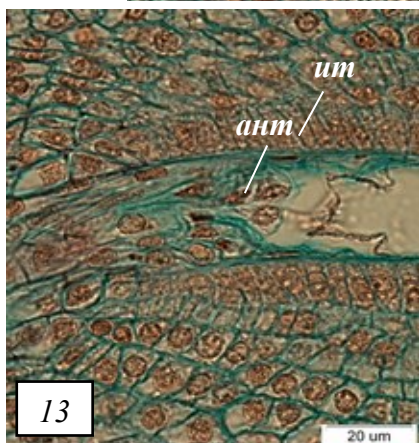
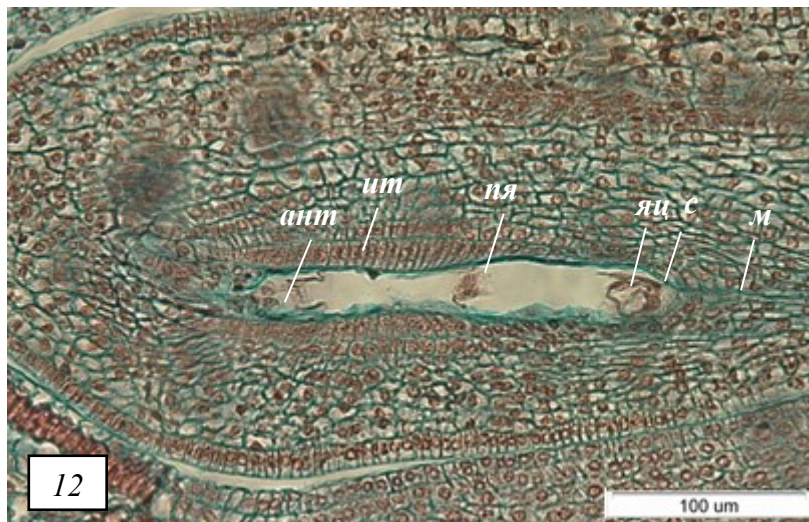
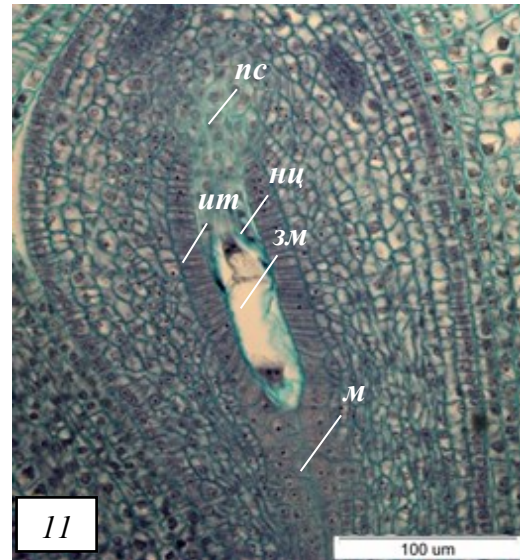
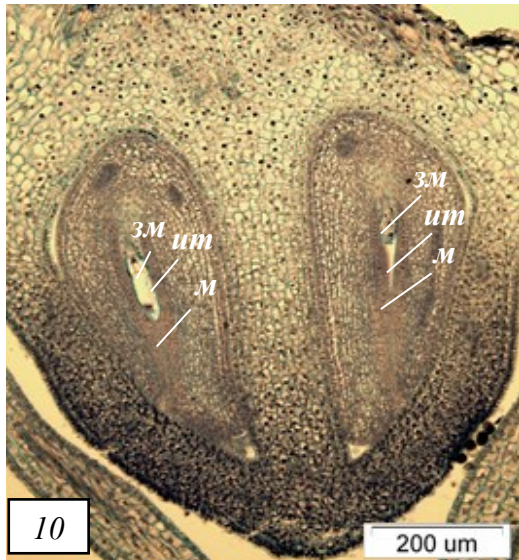


Рисунок 33. Развитие женских репродуктивных структур *S. wolfii* (продолжение)

10 – зародышевые мешки, бутон 4 мм; ( $\times 100$ ); 11 – четырехъядерный зародышевый мешок, бутон 4 мм ( $\times 400$ ); 12 – зрелый зародышевый мешок, раскрывшийся бутон ( $\times 400$ ); 13 – антиподы, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ); 14 – яйцеклетка, синергиды и полярные ядра, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ).

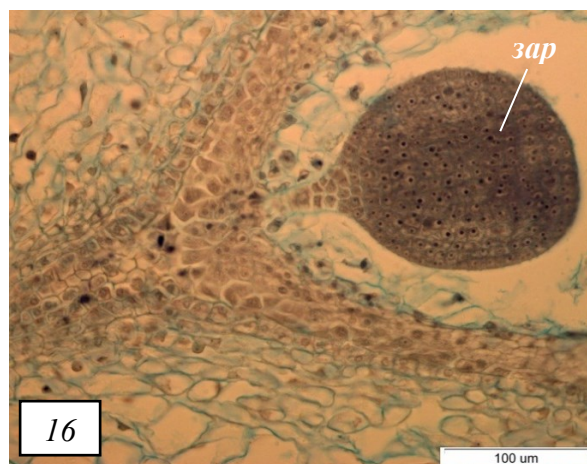
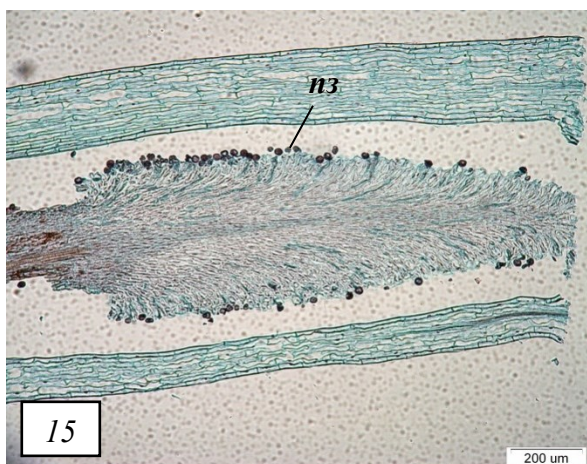


Рисунок 33. Развитие женских репродуктивных структур *S. wolfii*

15 – рыльце пестика с проростающей пылью, открытый цветок ( $\times 100$ ); 16 – зародыш, зеленые семена ( $\times 400$ ).



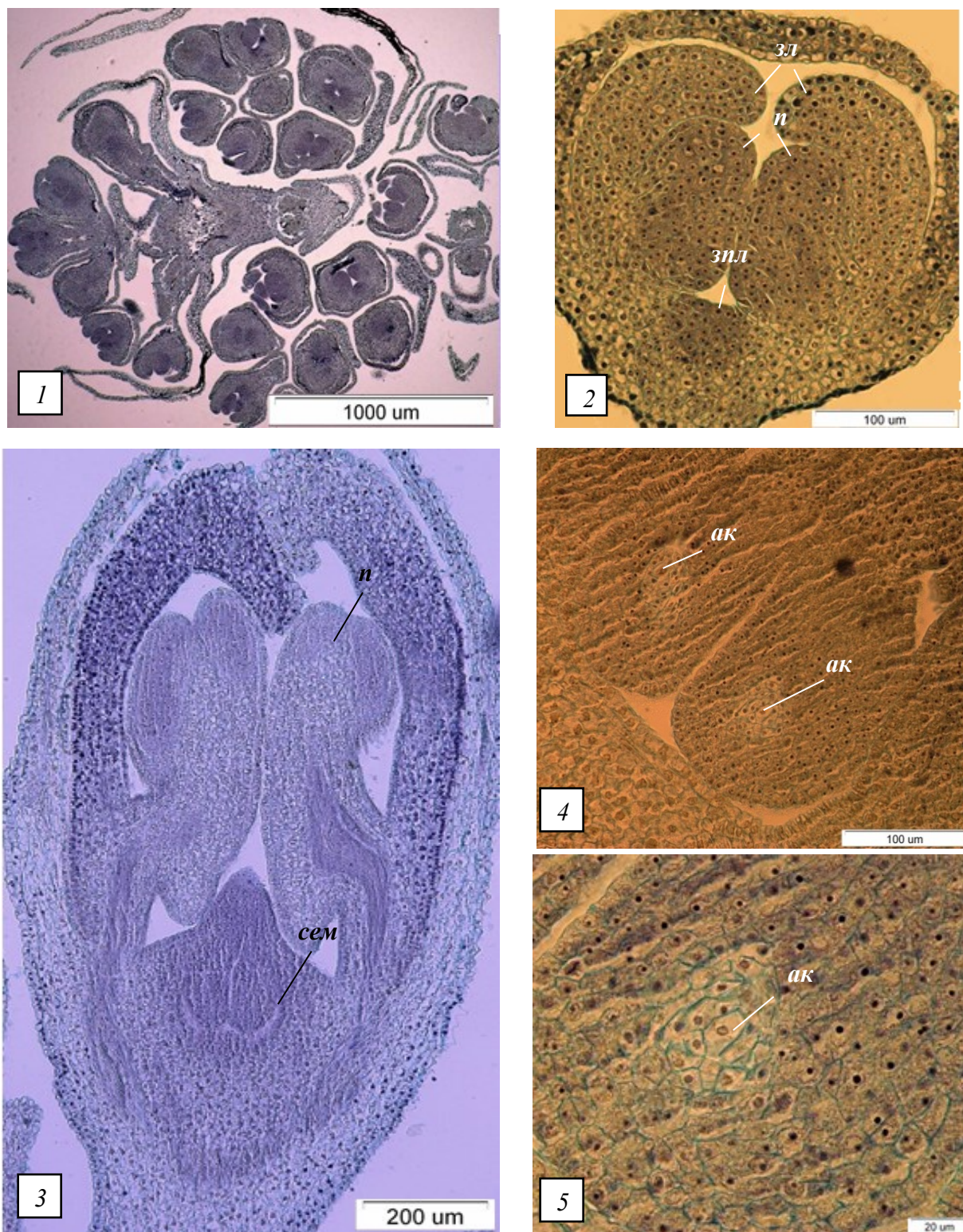


Рисунок 34. Развитие женских репродуктивных структур *S. sweginzowii*

1 – генеративная почка 15.03.2014 (×40); 2 – цветочная почка 15.03.2014 (×400); 3 – цветочная почка 16.05.2014 (×100); 4 – археспориальная клетка в семязачатках, бутон 2 мм (×400); 5 – то же (×1500).



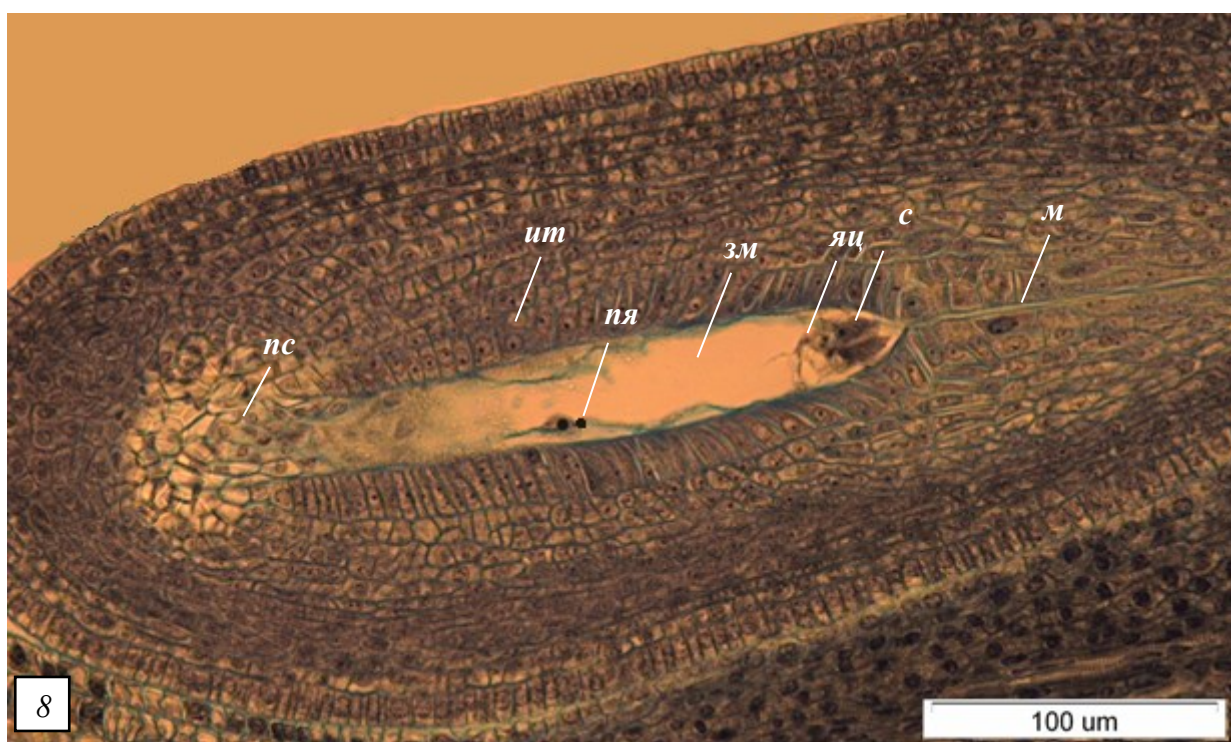
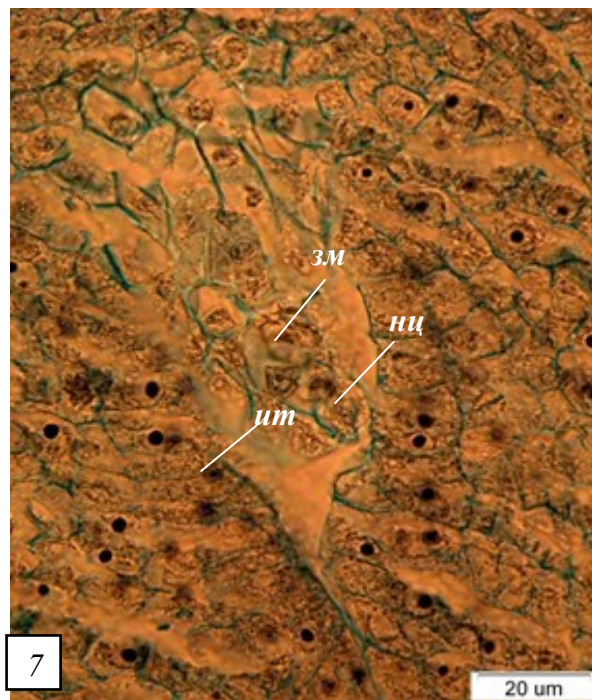
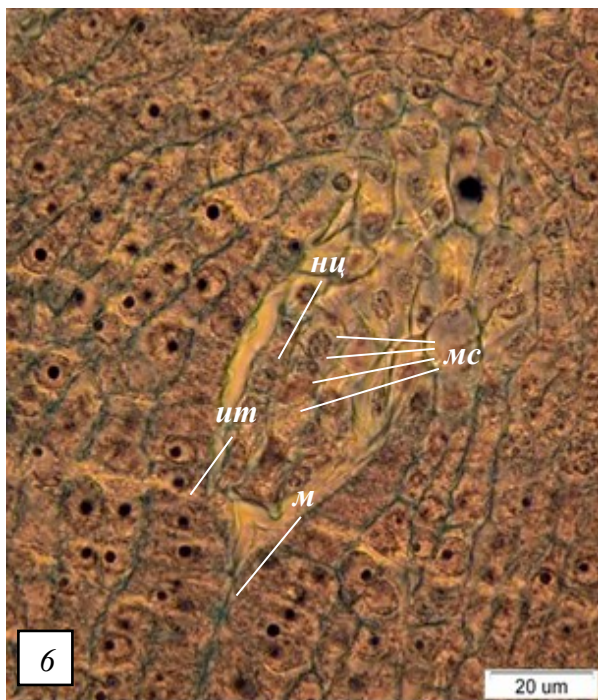


Рисунок 34. Развитие женских репродуктивных структур *S. sweginzowii* (продолжение)

6 – тетрада мегаспор, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 7 – одноядерный зародышевый мешок, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); 8 – зрелый зародышевый мешок, бутон 9 мм ( $\times 400$ ).



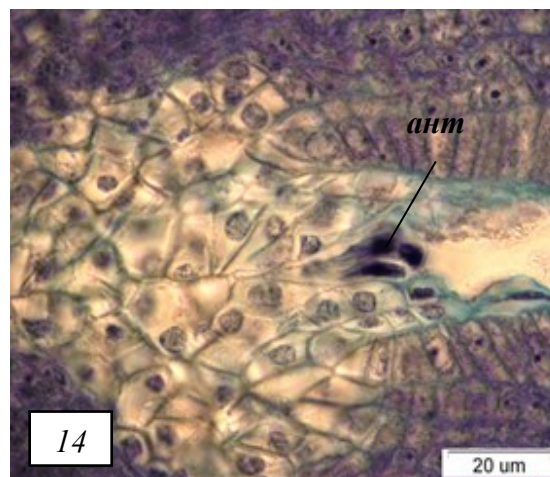
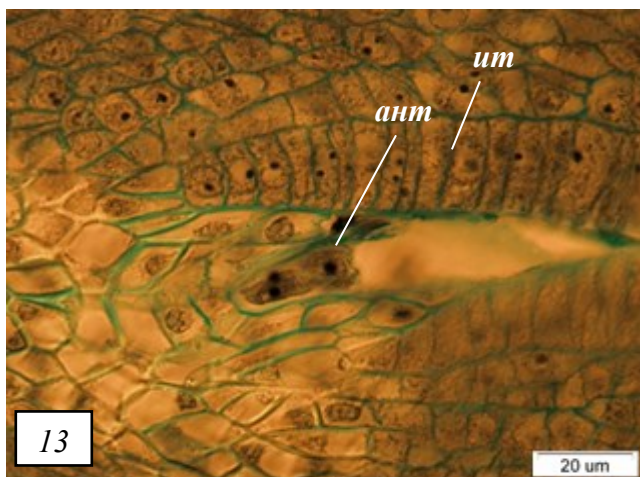
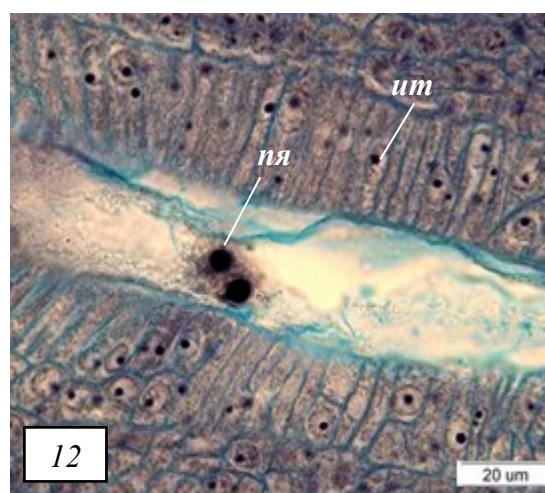
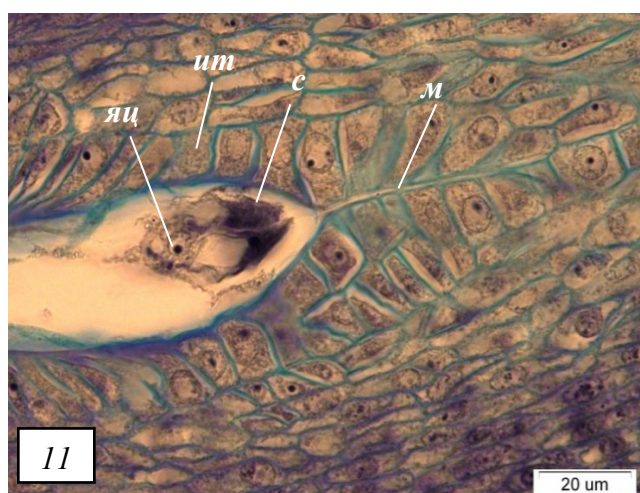
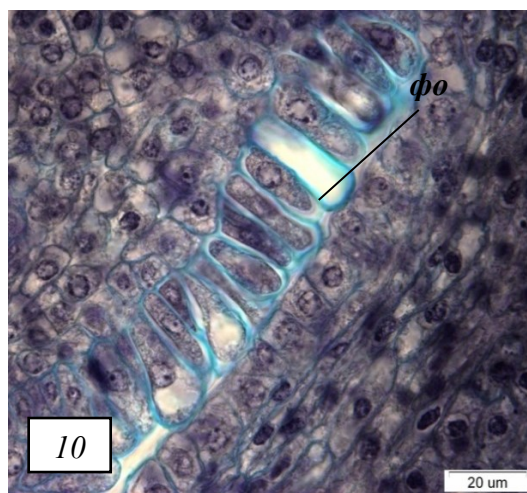
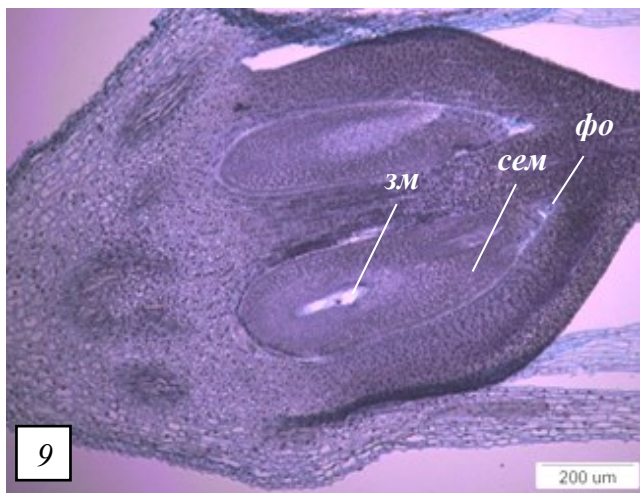


Рисунок 34. Развитие женских репродуктивных структур *S. sweginzowii* (продолжение)

9 – зародышевый мешок, бутон 9 мм ( $\times 100$ ); 10 – клетки фуникулярного обтуратора, бутон 9 мм ( $\times 1500$ ); 11 – яйцеклетка и синергиды, бутон 9 мм ( $\times 1500$ ); 12 – полярные ядра, открытый цветок ( $\times 1500$ ); 13 – антиподы, бутон 9 мм ( $\times 1500$ ); 14 – антиподы, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ).



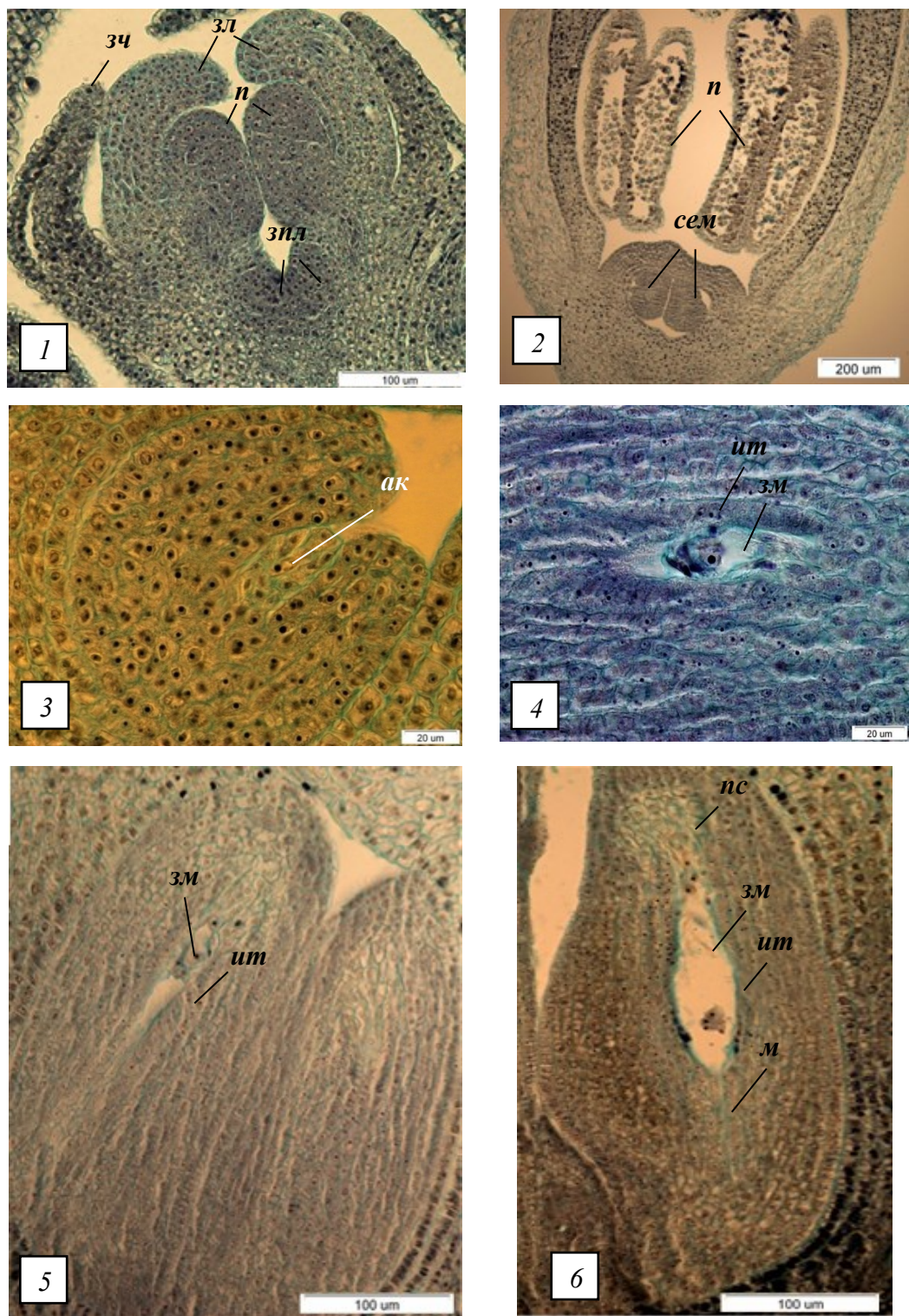


Рисунок 35. Развитие женских репродуктивных структур *S. villosa*

1 – цветочная 15.03.2014 ( $\times 400$ ); 2 – археспориальная клетка в семязачатках, бутон 3 мм ( $\times 100$ ); 3 – то же ( $\times 1500$ ); 4 – одноядерный зародышевый мешок, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); 5 – двухъядерный зародышевый мешок, бутон 4 мм ( $\times 400$ ); 6 – восьмиядерный зародышевый мешок, бутон 5 мм ( $\times 400$ ).



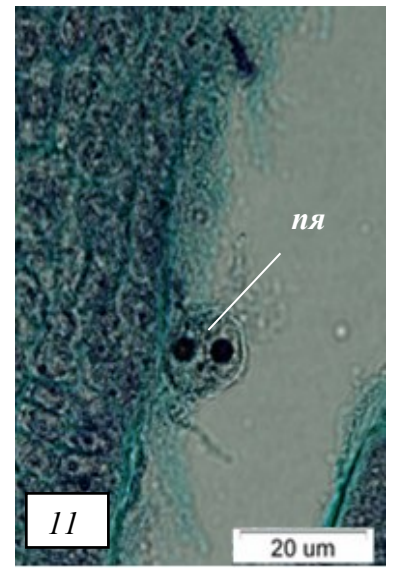
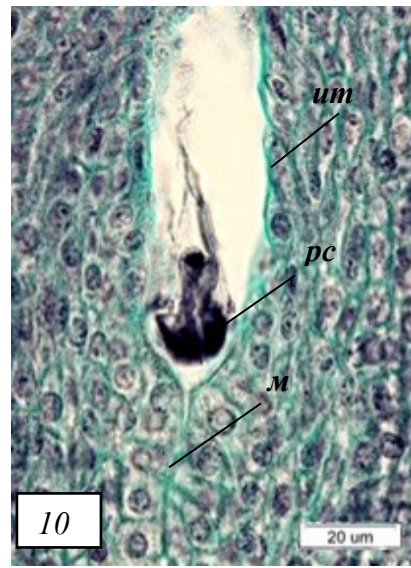
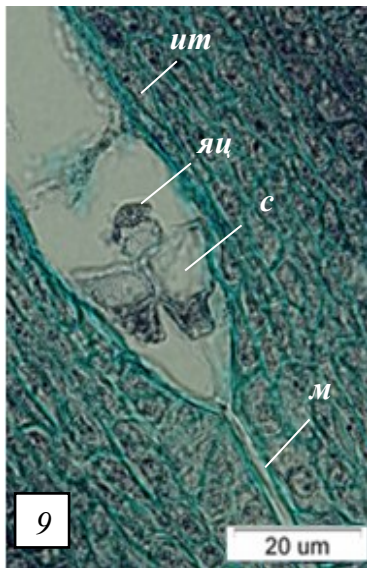
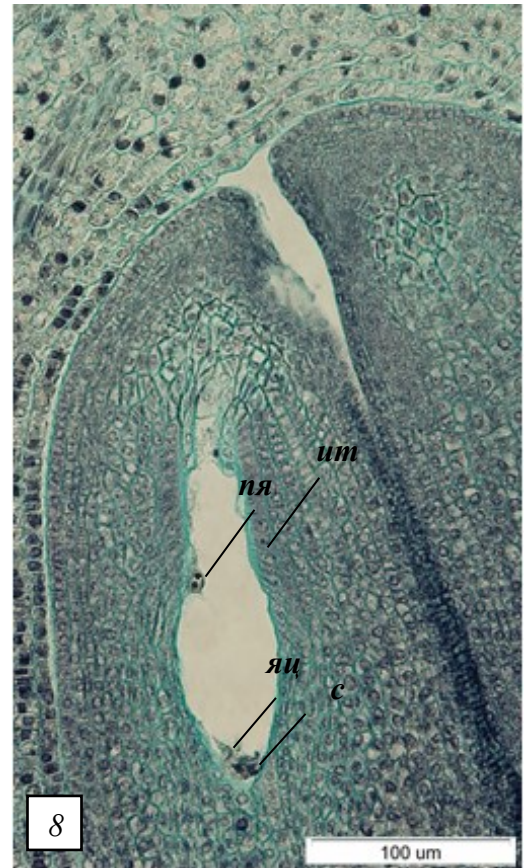
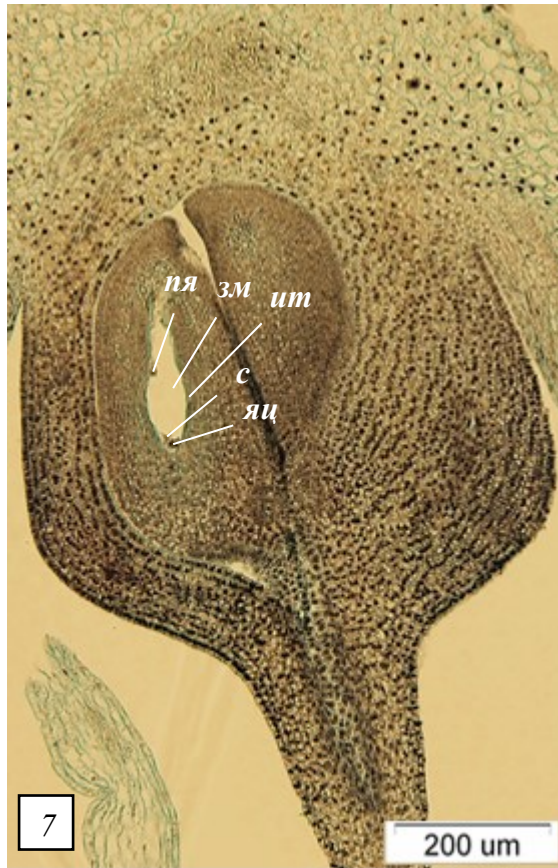


Рисунок 35. Развитие женских репродуктивных структур *S. villosa* (продолжение)

7 – зрелый зародышевый мешок, полуоткрытый цветок ( $\times 100$ ); 8 – то же ( $\times 400$ ); 9 – яйцеклетка и синергиды, открытый цветок ( $\times 1500$ ); 10 – разрушенные синергиды, открытый цветок ( $\times 1500$ ); 11 – полярные ядра, полуоткрытый цветок ( $\times 1500$ ).

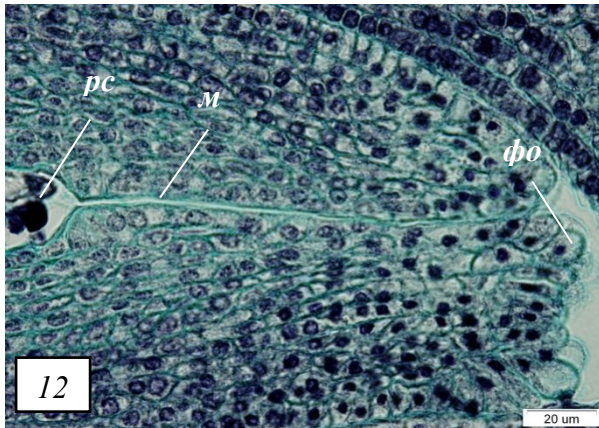


Рисунок 35. Развитие женских репродуктивных структур *S. villosa* (продолжение)

12 – микропиле, открытый цветок ( $\times 1500$ ); 13 – клетки фуникулярного обтуратора, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ).



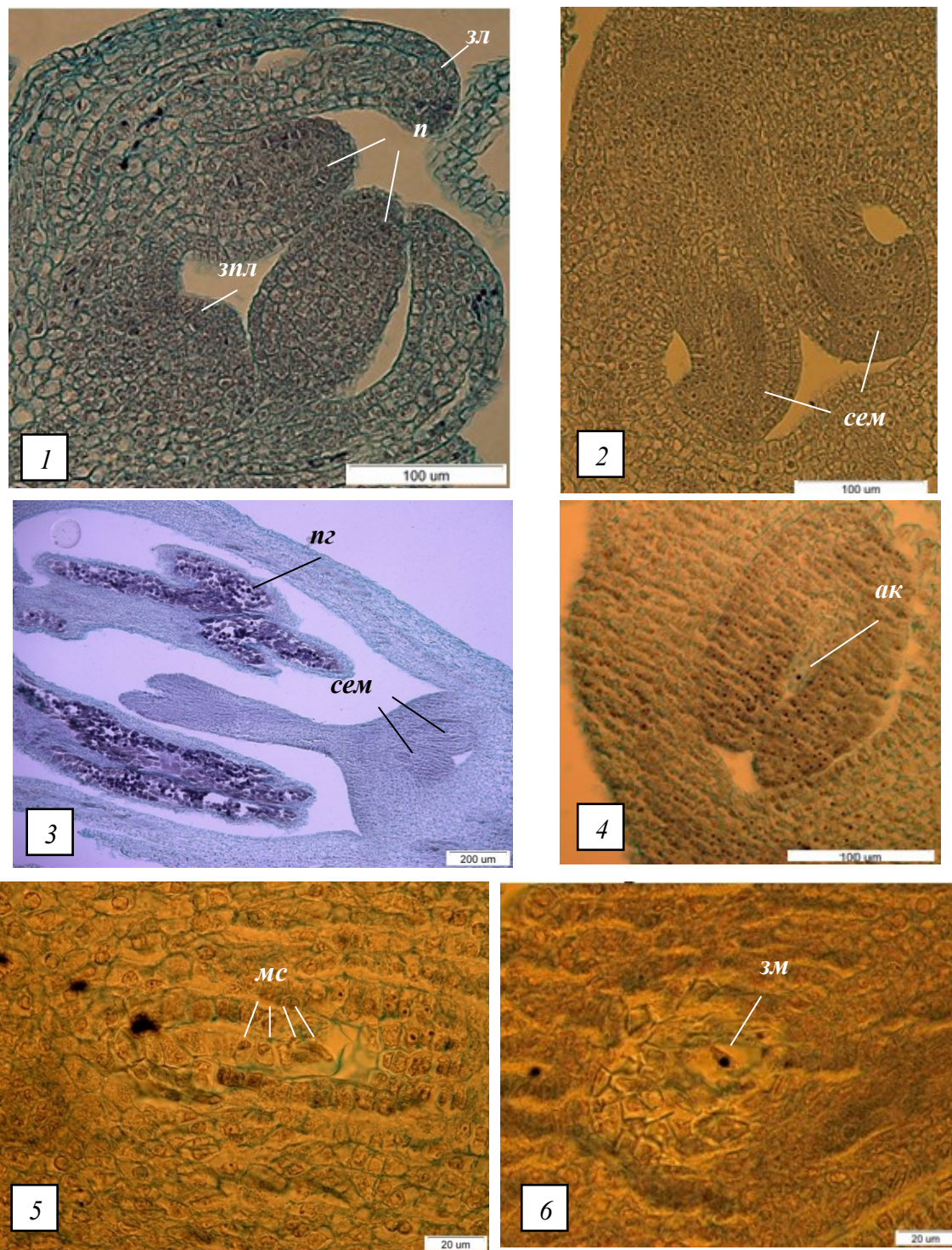


Рисунок 36. Развитие женских репродуктивных структур *S. vulgaris*

1 – цветочная почка *S. vulgaris* (несортовая) 15.03.2014 ( $\times 400$ ); 2 – семязачатки в цветочной почке *S. vulgaris* (несортовая) 07.05.2014 ( $\times 400$ ); 3 – семязачатки в завязи *S. vulgaris* (несортовая), бутон 3 мм ( $\times 100$ ); 4 – археспориальная клетка в семязачатке *S. vulgaris* (несортовая), бутон 3 мм ( $\times 400$ ); 5 – тетрада мегаспор *S. vulgaris* (несортовая), открытый цветок ( $\times 1500$ ); 6 – одноядерный зародышевый мешок *S. vulgaris* (несортовая), раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ).



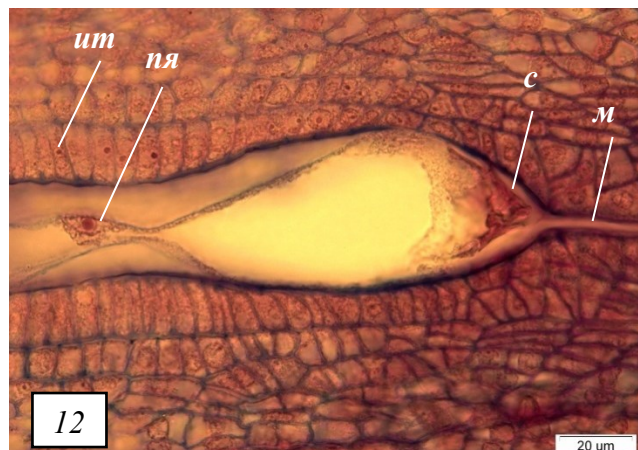
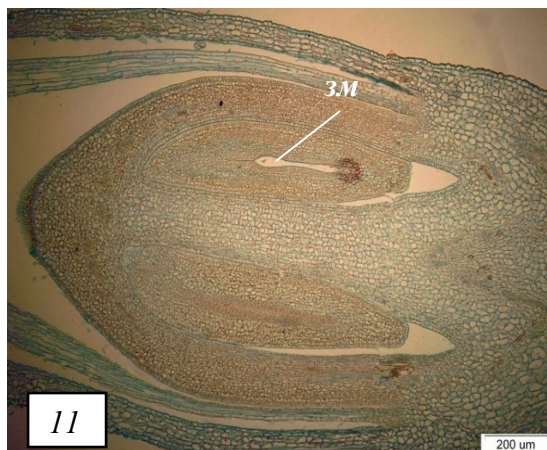
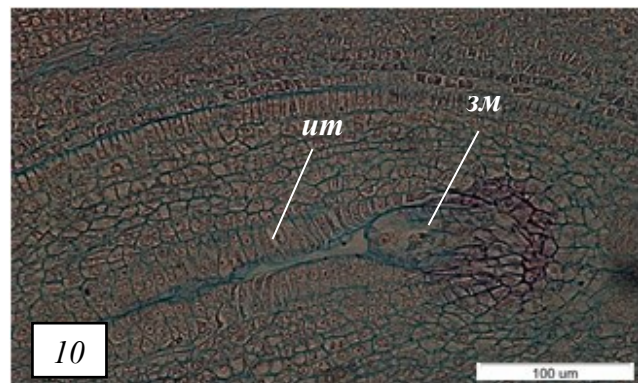
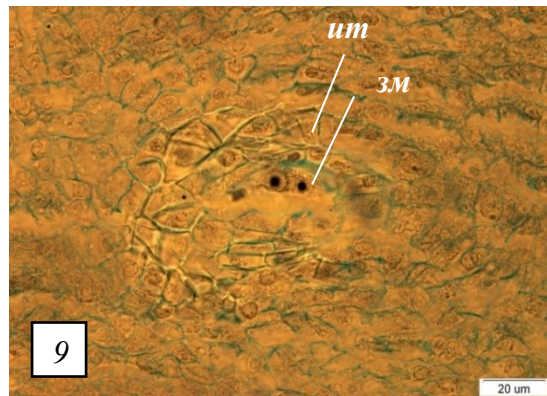
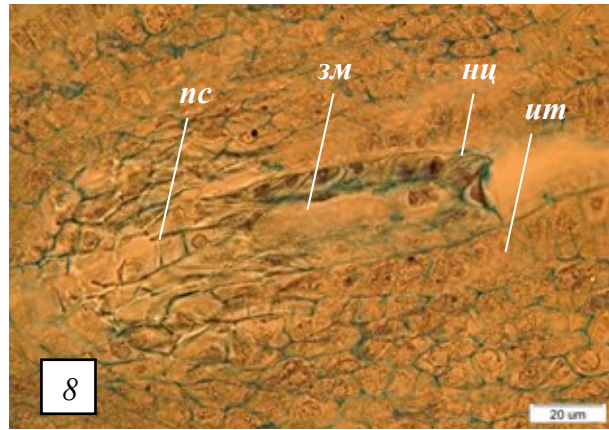
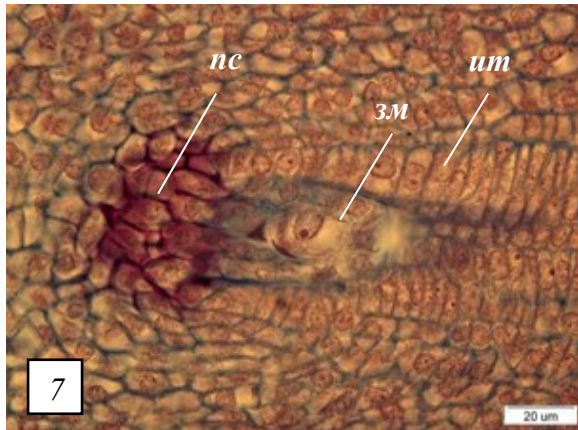


Рисунок 36. Развитие женских репродуктивных структур *S. vulgaris* (продолжение)

7– одноядерный зародышевый мешок *S.vulgaris* 'Индия', открытый цветок (×1500); 8 – одноядерный зародышевый мешок *S.vulgaris* 'Marie Legraye', открытый цветок (×1500); 9 – двухъядерный зародышевый мешок *S.vulgaris* (несортовая), открытый цветок (×1500); 10 – двухъядерный зародышевый мешок *S.vulgaris* 'Mme Lemoine', полуоткрытый цветок (×400); 11– зрелый зародышевый мешок *S.vulgaris* 'Индия', открытый цветок (×100).



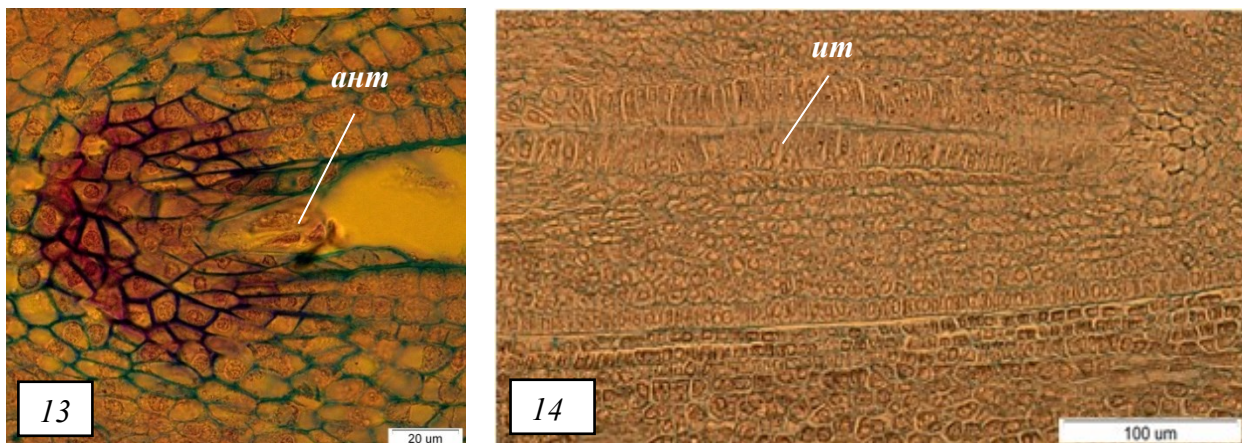


Рисунок 36. Развитие женских репродуктивных структур *S. vulgaris* (продолжение)

13 – антиподы в зародышевом мешке *S.vulgaris* (несортовая), раскрывшийся бутон (×1500); 14– неразвитый зародышевый мешок *S.vulgaris* 'Marie Legraye', открытый цветок (×400).

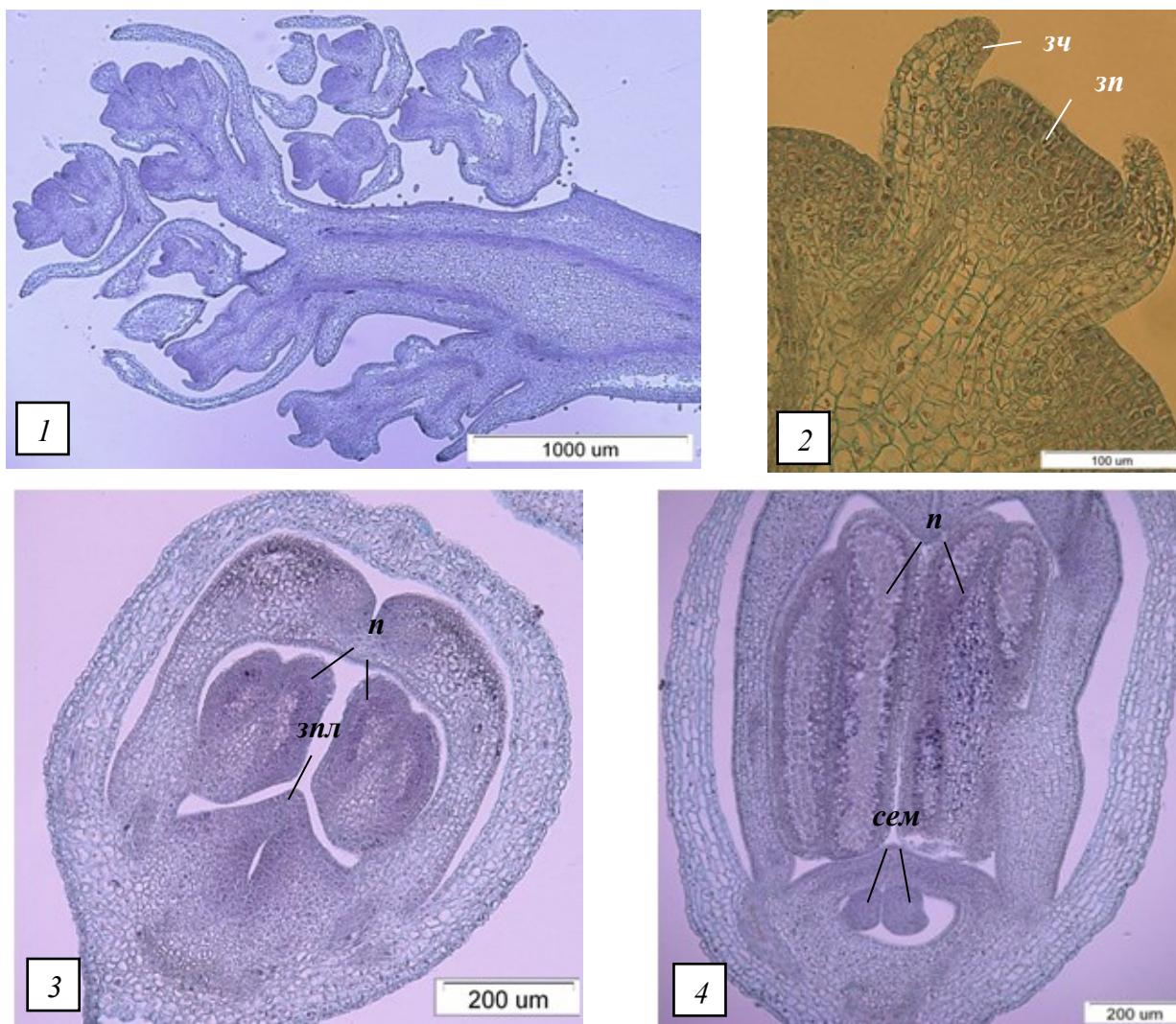


Рисунок 37. Развитие женских репродуктивных структур *S. x prestoniae*

1 – генеративная почка 07.05.2014 (×40); 2 – цветочная почка 07.05.2014 (×400); 3 – цветочная почка 16.05.2014 (×100); 4 – семязачатки, бутон 2 мм (×100).



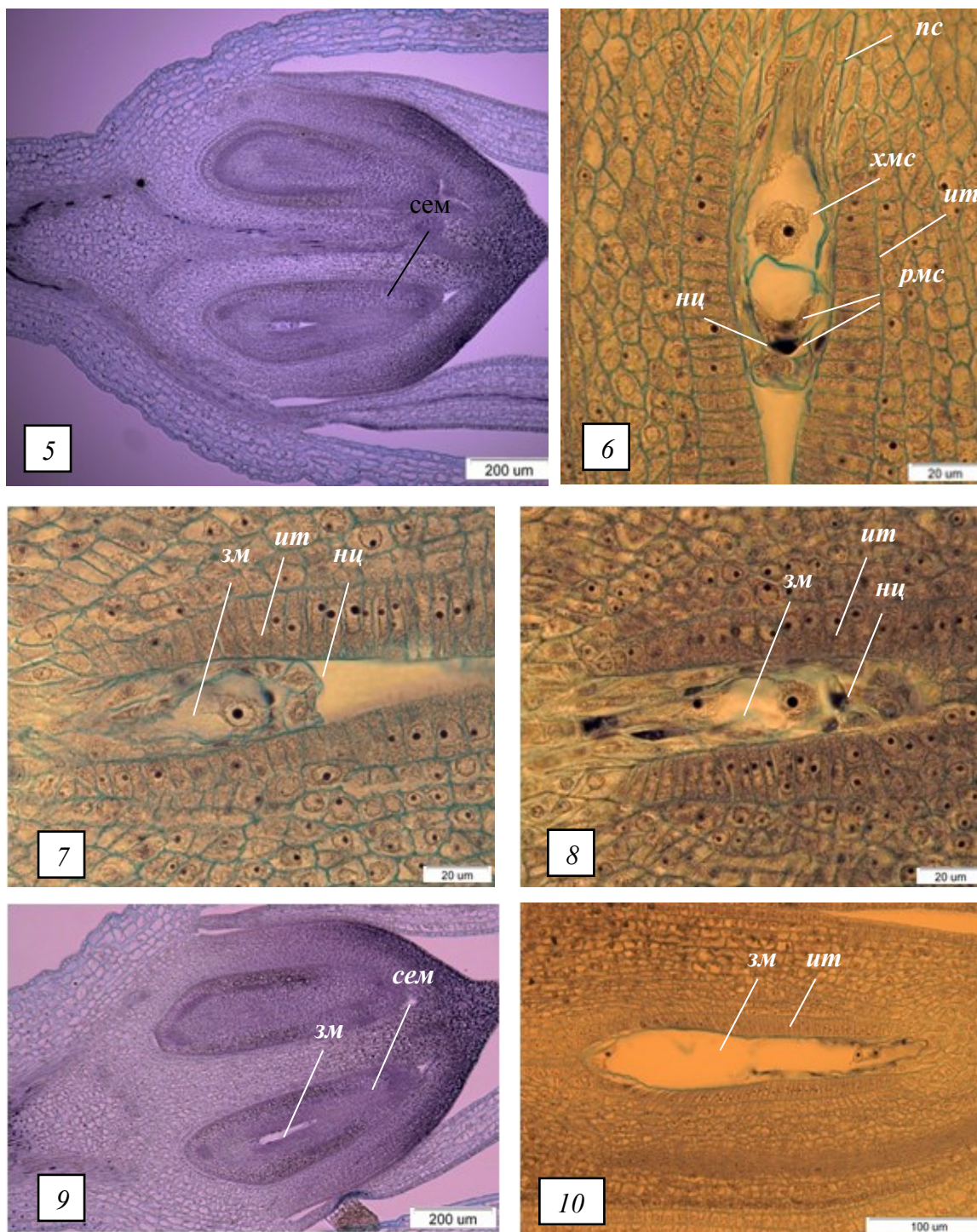


Рисунок 37. Развитие женских репродуктивных структур *S. × prestoniae* (продолжение)

5 – семязачатки в завязи, бутон 5 мм ( $\times 100$ ); 6 – мегаспоры, бутон 5 мм ( $\times 1500$ ); 7 – одноядерный зародышевый мешок, бутон 5 мм ( $\times 1500$ ); 8 – двухъядерный зародышевый мешок, бутон 5 мм ( $\times 1500$ ); 9 – четырехъядерный зародышевый мешок, бутон 5 мм ( $\times 100$ ); 10 – четырехъядерный зародышевый мешок, бутон 5 мм ( $\times 400$ ).



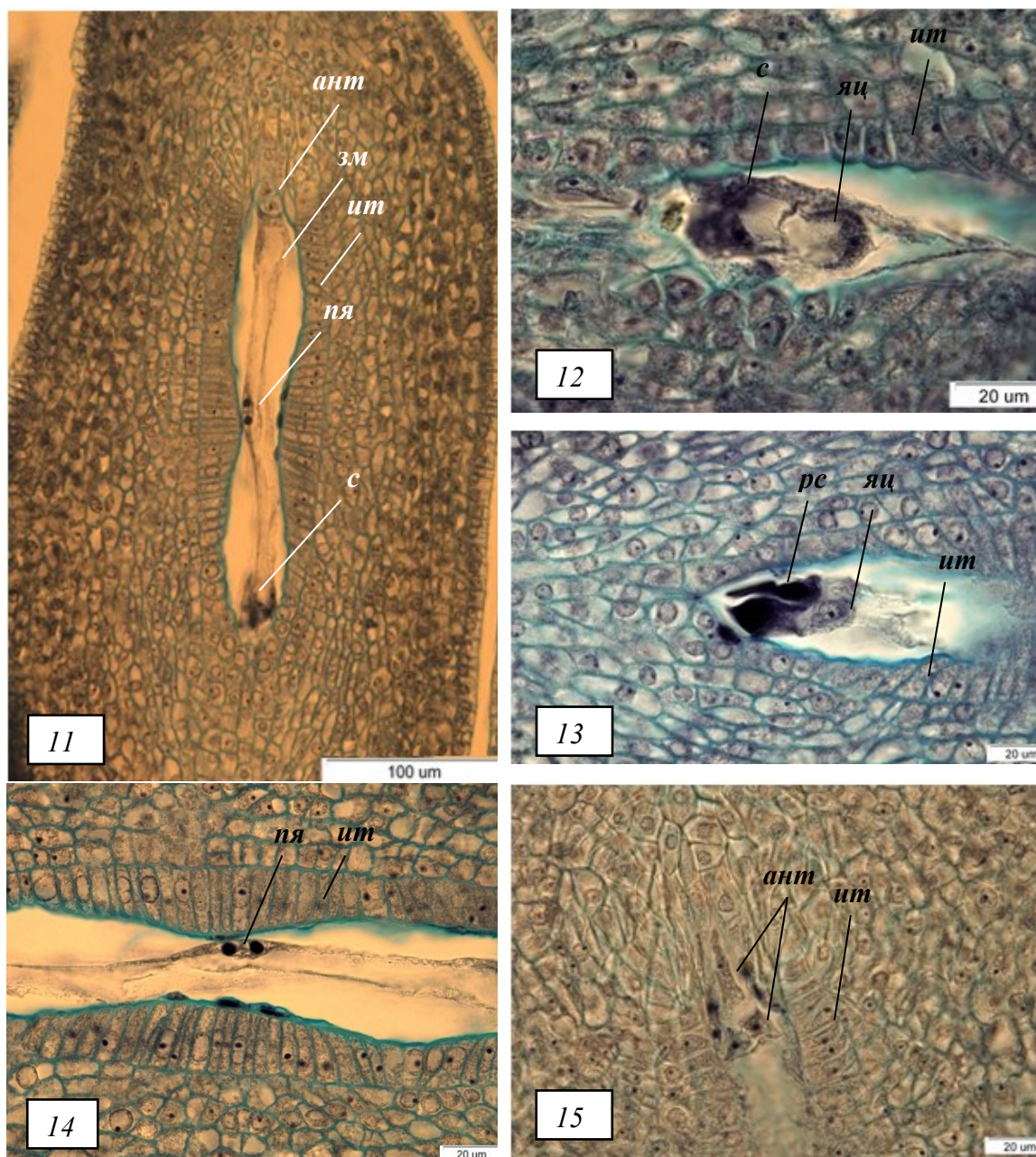


Рисунок 37. Развитие женских репродуктивных структур *S. × prestoniae* (продолжение)

11 – зрелый зародышевый мешок, открытый цветок (×400); 12 – яйцеклетка и синергиды, открытый цветок (×1500); 13 – яйцеклетка и разрушенные синергиды, открытый цветок (×1500); 14 – полярные ядра, открытый цветок (×1500); 15 – антиподы, бутон 14 мм (×1500).



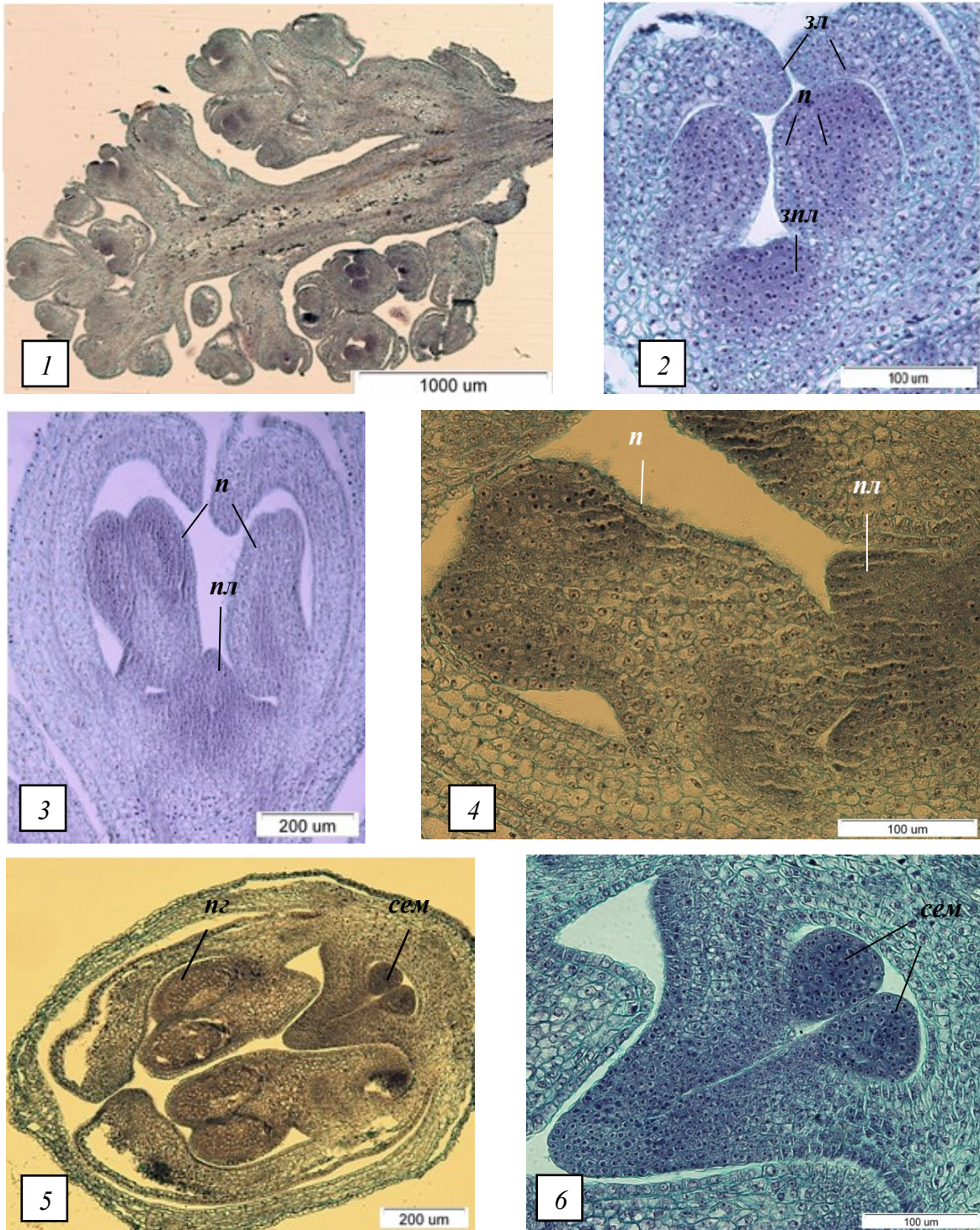


Рисунок 38. Развитие женских репродуктивных структур *S. × henryi*

1 – генеративная почка 15.03.2014 (×40); 2 – цветочная почка 07.05.2014 (×400); 3 – цветочная почка 07.05.2014 (×100); 4 – то же (×400); 5 – семязачатки в завязи, бутон 1 мм (×100); 6 – то же (×400).



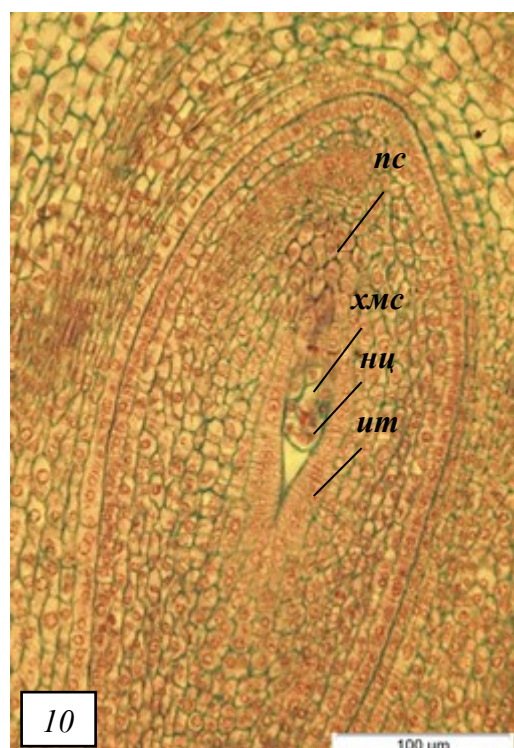
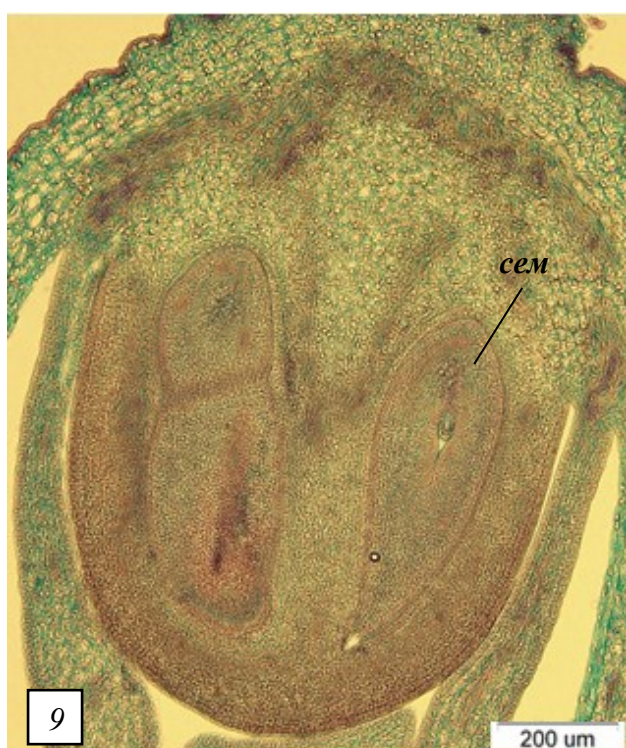
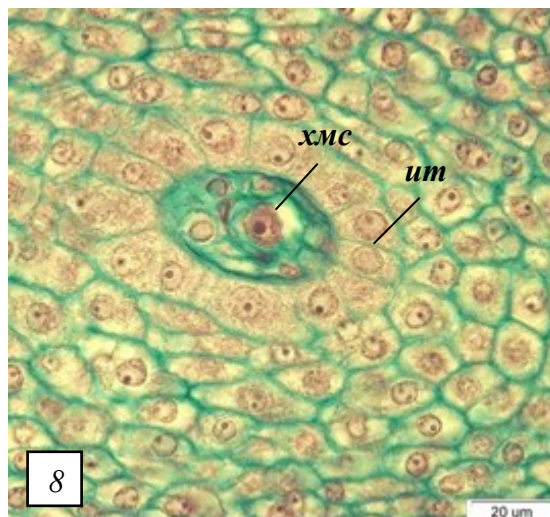
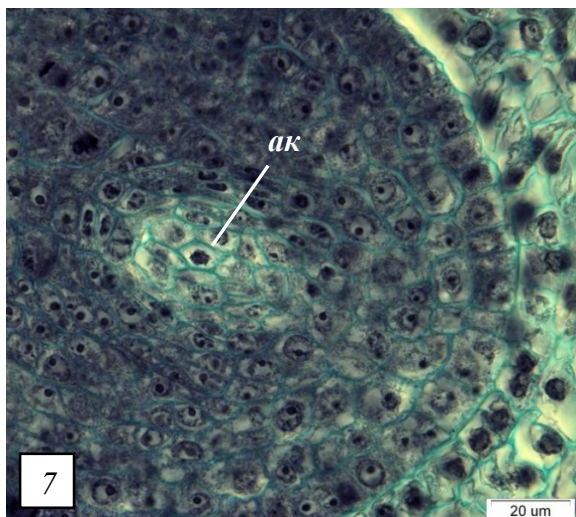


Рисунок 38. Развитие женских репродуктивных структур *S. × henryi* (продолжение)

7 – археспориальная клетка в семязачатке, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); 8 – мегаспороцит, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); 9 – семязачатки в завязи, бутон 4 мм ( $\times 100$ ); 10 – семязачаток, бутон 4 мм ( $\times 400$ ).



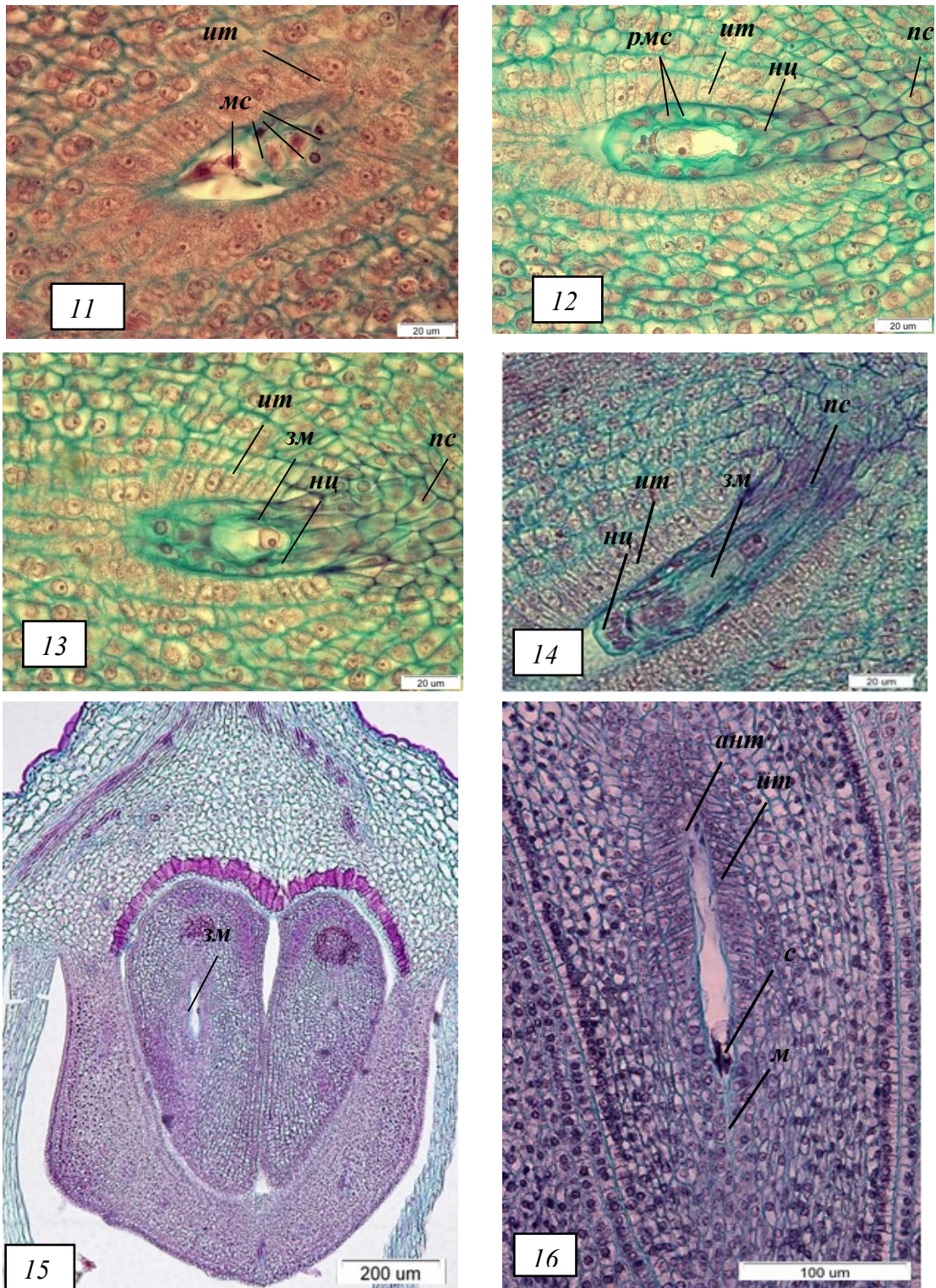


Рисунок 38. Развитие женских репродуктивных структур *S. × henryi*  
(продолжение)

11 – тетрада мегаспор, бутон 4 мм (×1500); 12 – халазальная мегаспора в семязчатке, бутон 4 мм (×1500); 13 – одноядерный зародышевый мешок, бутон 4 мм (×1500); 14 – двухъядерный зародышевый мешок, бутон 4 мм (×1500); 15 – семязчатки в завязи, раскрывшийся бутон (×100); 16 – зрелый зародышевый мешок, открытый цветок (×400).



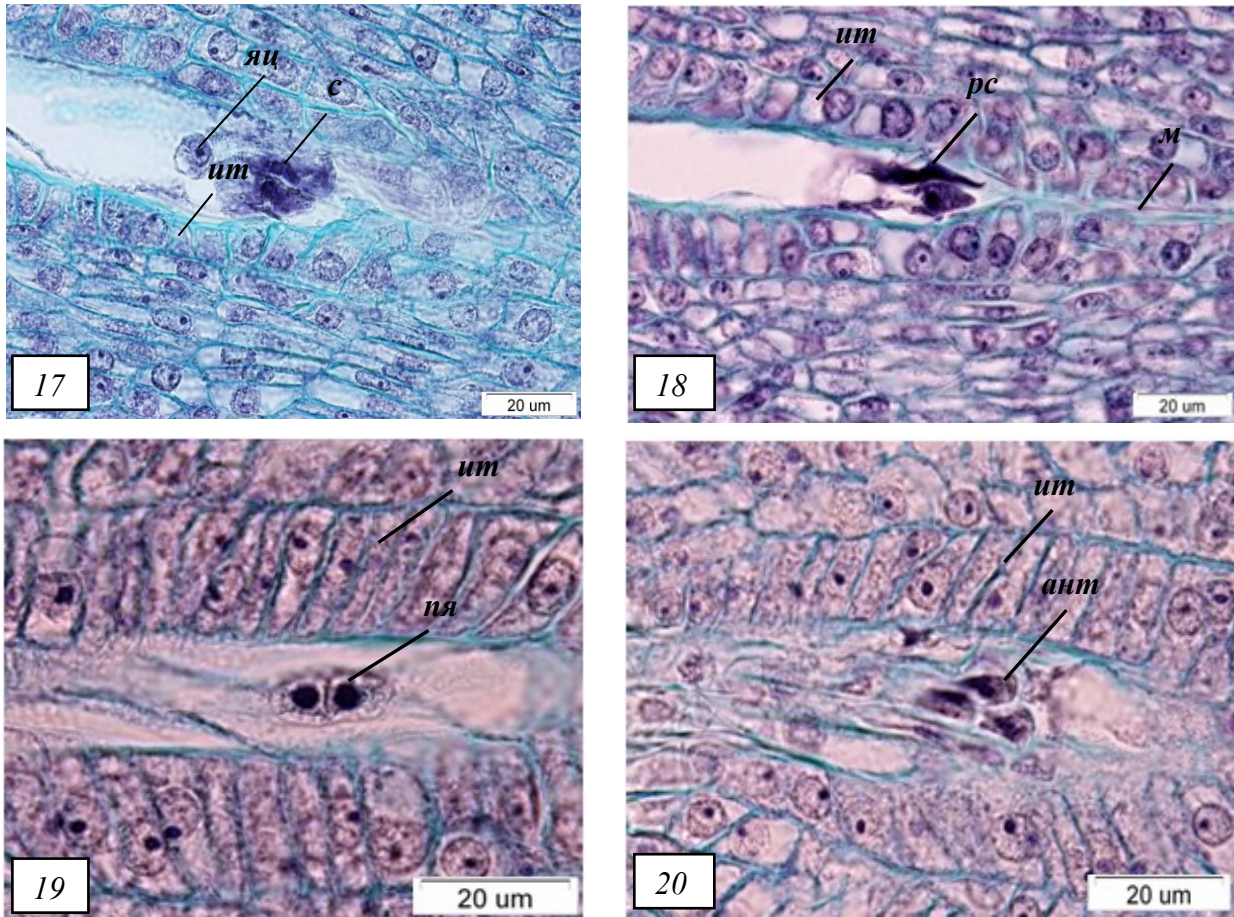


Рисунок 38. Развитие женских репродуктивных структур *S. × henryi*  
(продолжение)

17 – яйцеклетка и синергиды, полуоткрытый цветок ( $\times 1500$ ); 18 – разрушенные синергиды, открытый цветок ( $\times 1500$ ); 19 – полярные ядра, открытый цветок ( $\times 1500$ ); 20 – антиподы, открытый цветок ( $\times 1500$ ).

### 3.2.4. Соотношение развития мужских и женских репродуктивных структур

Как мы отмечали ранее, существуют различные мнения ученых по поводу соотношения развития мужских и женских репродуктивных структур *Syringa* [3, 52, 40]. Разновременное развитие репродуктивных структур у исследованных видов и гибридов *Syringa* можно наблюдать в период закладки и формирования цветочных органов в генеративной почке, в период микроспорогенеза и мегаспорогенеза, а также в период цветения при неодновременном созревании тычинок и пестиков.

Так, следует еще раз отметить, что дифференциация структур цветка начинается с появления примордиев тычи-



нок. Закладка плодолистиков наступает позже, в период обособления, роста и развития пыльников (рисунок 31, 3; рисунок 32, 1, 2; рисунок 33, 2; рисунок 34, 1, 2; рисунок 35, 1; рисунок 36, 1; рисунок 37, 3, 4; рисунок 38, 1,2).

Премейотический период развития семязачатков соответствует по времени развития мейотическому периоду развития стенки пыльника и спорогенной ткани (таблица 18, таблица 21), что также указывает на более раннее развитие мужской репродуктивной сферы.

Разновременное развитие репродуктивных структур наблюдается в период цветения, когда наступает физиологическое созревание тычинок и пестиков – тычиночная и рыльцевая фазы цветка. О созревании тычинок указывает вскрытие пыльников и высыпание пыльцы. Рыльце пестика считается готовым к проростанию пыльцы, когда его лопасти раздвинуты и увлажнены липким, прозрачным секретом. У исследованных видов и гибридов отмечено почти одновременное созревание рыльца пестика и тычинок (таблица 22). Рыльцевую стадию у всех видов и гибридов наблюдали в закрытом бутоне за 2–3 дня до раскрывания цветка. Тычиночная стадия обнаружена у *S. wolfii* (рисунок 39, 3) и *S. × henryi* в бутоне (рисунок 41, 2), у *S. × prestoniae* в полуоткрытом цветке (рисунок 41, 1), у остальных видов – в раскрывшемся бутоне (рисунок 39, 1, 2; рисунок 40, 1–3).

Таблица 22

Тычиночная и рыльцевая фазы на разных стадиях развития цветка у видов и гибридов *Syringa*

Вид, гибрид	Рыльцевая фаза	Тычиночная фаза
<i>S. josikaea</i>	Бутон	Раскрывшийся бутон
<i>S. emodi</i>	Бутон	Раскрывшийся бутон
<i>S. wolfii</i>	Бутон	Бутон
<i>S. sweginzowii</i>	Бутон	Раскрывшийся бутон
<i>S. villosa</i>	Бутон	Раскрывшийся бутон
<i>S. vulgaris</i>	Бутон	Раскрывшийся бутон
<i>S. × prestoniae</i>	Бутон	Полуоткрытый цветок
<i>S. × henryi</i>	Бутон	Бутон

Таким образом, цветки видов и гибридов *Syringa* дихогамны, физиологически протогиничны. Тычиночная фаза

накладывается на рыльцевую фазу, что не исключает как ав-  
тогамию, так и гейтоногамию при наличии самосовместимости.



Рисунок 39. Соотношение рыльцевой и тычиночной фаз развития  
цветка  
у *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*

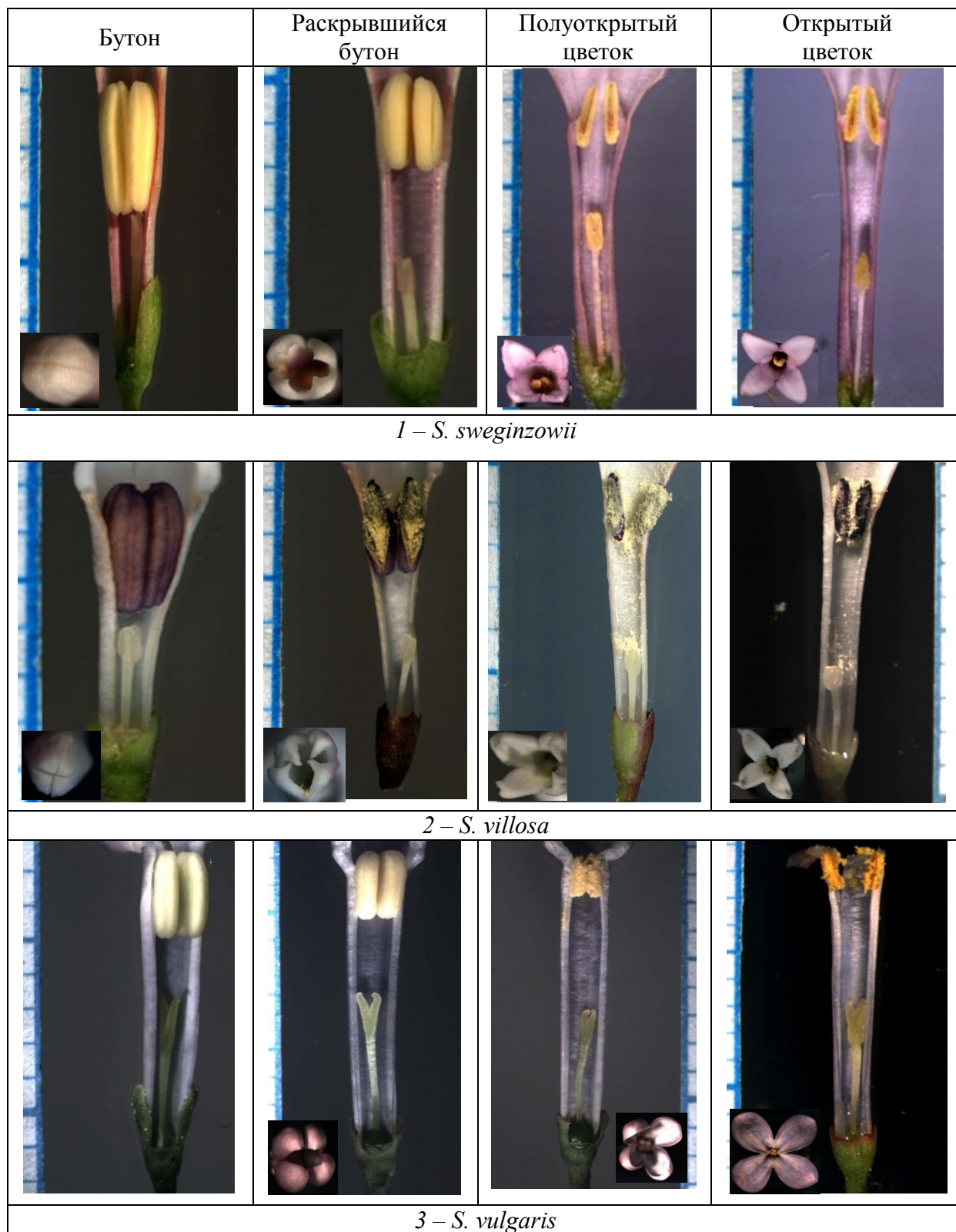


Рисунок 40. Соотношение рыльцевой и тычиночной фаз развития  
цветка  
у *S. sweginzowii*, *S. villosa*, *S. vulgaris*



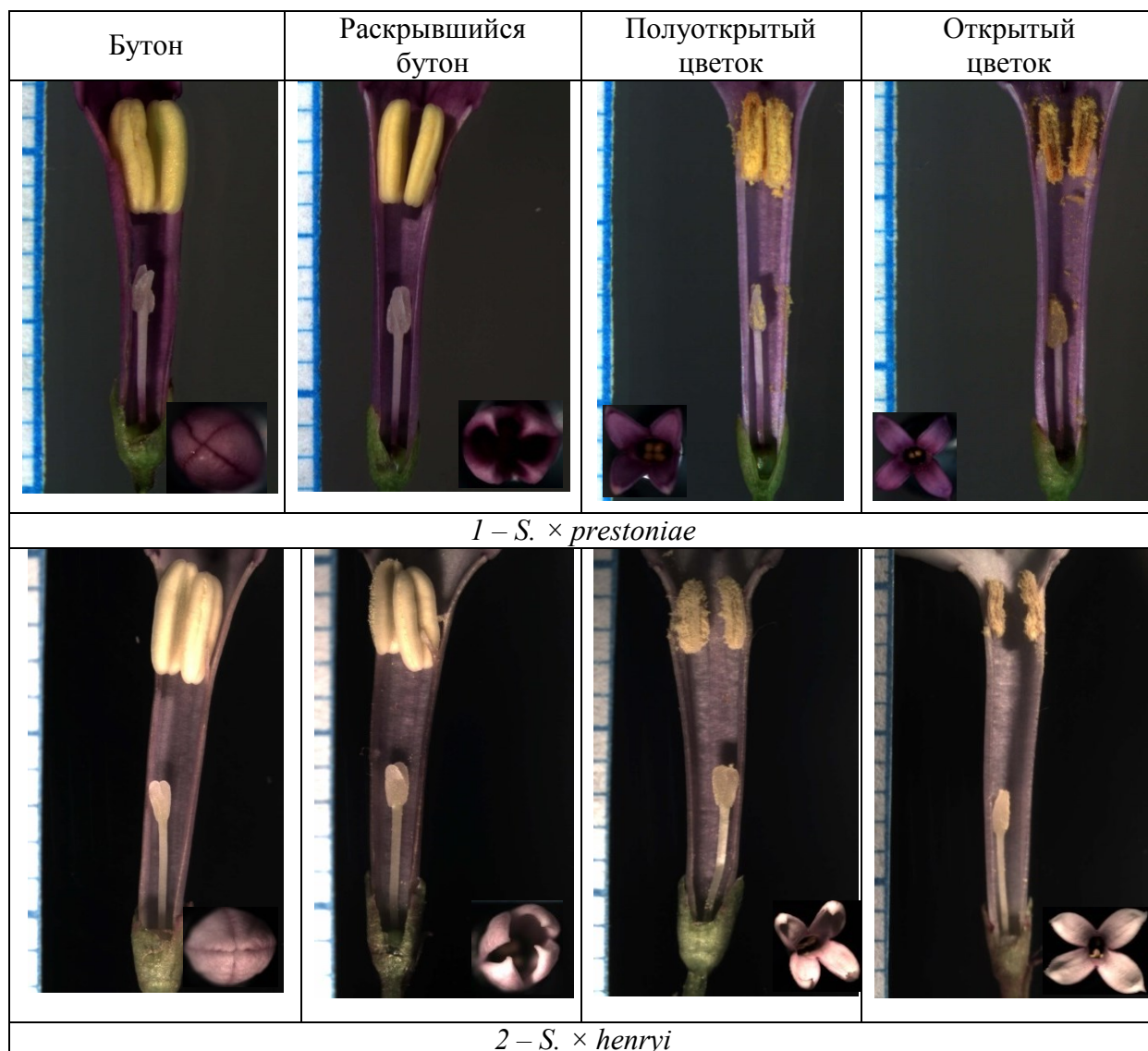


Рисунок 41. Соотношение рыльцевой и тычиночной фаз развития  
цветка  
у *S. × prestoniae*, *S. × henryi*

### 3.2.5. Плодоцветение

Исследованные виды, гибриды и сорта *Syringa* характеризуются достаточно высокими (в пределах видовых и сортовых значений) потенциальными возможностями плодоцветения. Количество цветков в соцветии у видов и гибридов варьирует от  $115 \pm 21,7$  шт. (*S. villosa*) до  $1815,7 \pm 894$  шт. (*S. josikaea*); у сортов *S. vulgaris* от  $170,0 \pm 33$  шт. ('Paul Deschanel') до  $411,0 \pm 112$  шт. ('Frau Wilhelm Pfitzer').



Степень реализации репродуктивного потенциала исследованных видов, гибридов и сортов *Syringa* невысока. На рисунке 42 и рисунке 43 представлено плодоцветение в условиях свободного опыления (правосторонний доверительный интервал построен с помощью неполной  $\beta$  - функции).

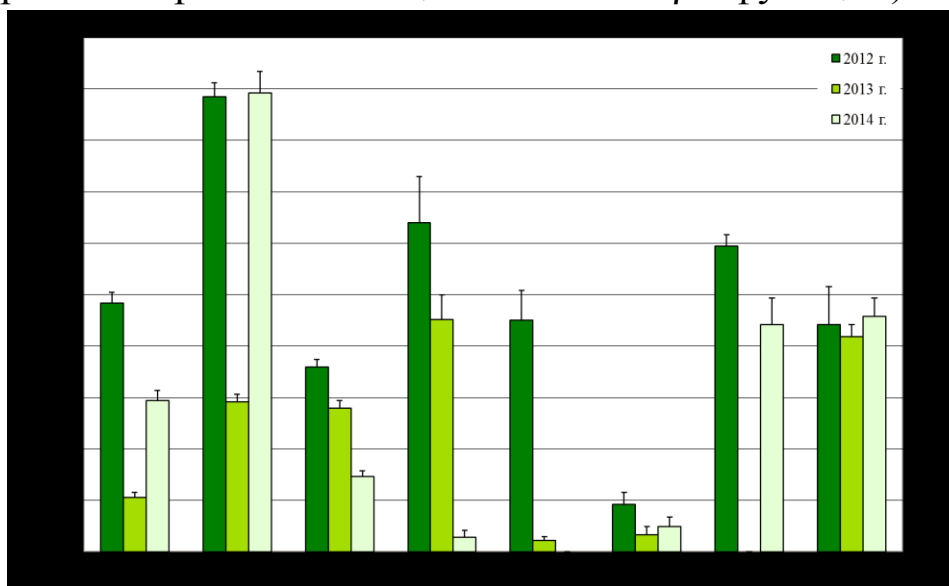


Рисунок 42. Плодоцветение видов и гибридов *Syringa* в условиях свободного опыления (2012–2014 гг.) (%)

Более низкой завязываемостью плодов характеризуются сорта *S. vulgaris*, плодоцветение в 2012 г. не превысило 6%, в 2013 г. – 3,5%, в 2014 г. – 13,7%. Совсем не завязывают плоды сорта 'Mme Jules Finger', Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon' (в 2013 г. – единичные плоды в соцветиях). Плодоцветение *S. vulgaris* (несортовая) изменялось в пределах от 1,7 до 4,6%. У других видов и гибридов завязываемость плодов составила в 2012 г. от 18% (*S. wolfii*) до 44,3% (*S. emodi*), в 2013 г. от 1,1% (*S. sweginzowii*) до 22,6% (*S. villosa*), в 2014 г. от 1,4% (*S. villosa*) до 44,6% (*S. emodi*).

Плодоцветение у всех видов и гибридов значительно варьирует по годам. Проверка однородности плодоцветения с помощью критерия *хи-квадрат* с установленным уровнем значимости 0,05 (гипотеза однородности принималась при  $< 5,99$ ) показала неоднородность полученных результатов у всех видов и гибридов, за исключением гибрида *S.* ×

*prestoniae*, у которого завязываемость плодов за три года наблюдений изменялась незначительно – от 20,9 до 22,9%.

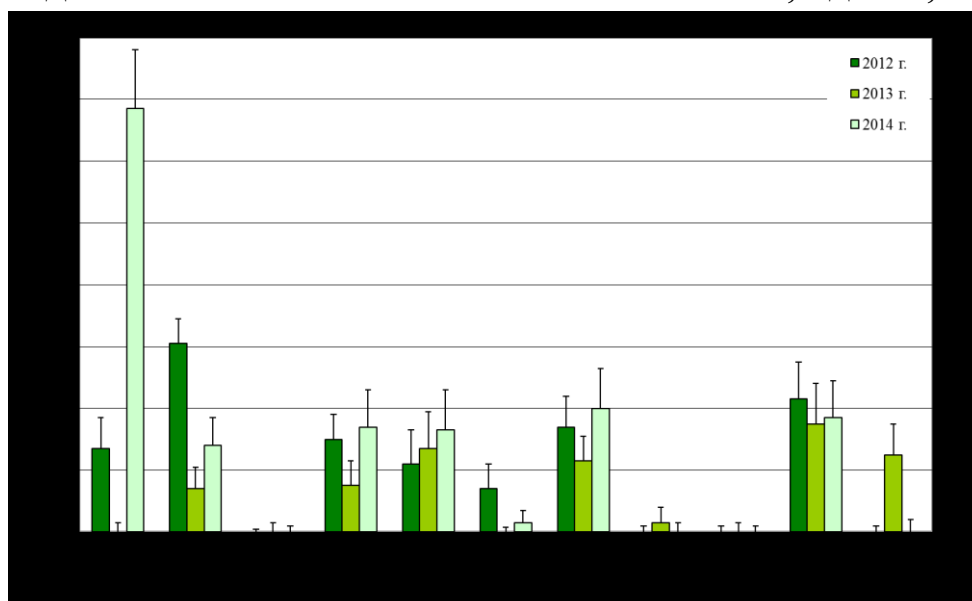


Рисунок 43. Плодоцветение сортов *S. vulgaris* в условиях свободного опыления (2012–2014 гг.) (%)

Среди сортов *S. vulgaris* однородность результатов плодоцветения по годам выявлена у 'Paul Deschanel', 'Mme Lemoine', 'Katherine Havemeyer'.

Изоляция соцветий в период цветения в 2013 и 2014 гг. у большинства видов, гибридов и сортов *Syringa* имела результатом лишь единичные плоды в соцветиях или их отсутствие (рисунок 44, рисунок 45).

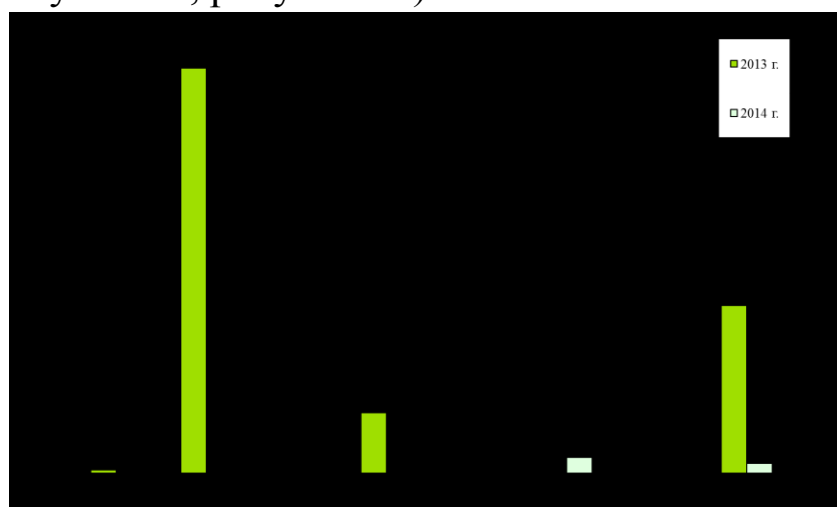


Рисунок 44. Плодоцветение видов и гибридов *Syringa* в условиях изоляции (2012–2014 гг.) (%)

Среди всех видов и гибридов в значительной степени отличается плодоцветение *S. emodi*. В 2013 г. завязываемость плодов в условиях изоляции у этого вида составила 12,8%, что не имеет существенной разницы с плодоцветением в условиях свободного опыления (14,6%). Среди сортов *S. vulgaris* отмечена завязываемость плодов в 2013 г. у 'Paul Deschanel' –7,1%. Значение этого показателя превышает показатель плодоцветения сорта в условиях свободного опыления в 2 раза. У всех видов, гибридов и сортов, завязавших плоды, неоднородность по годам подтверждается (гипотеза однородности принималась при  $p < 3,84$ ).

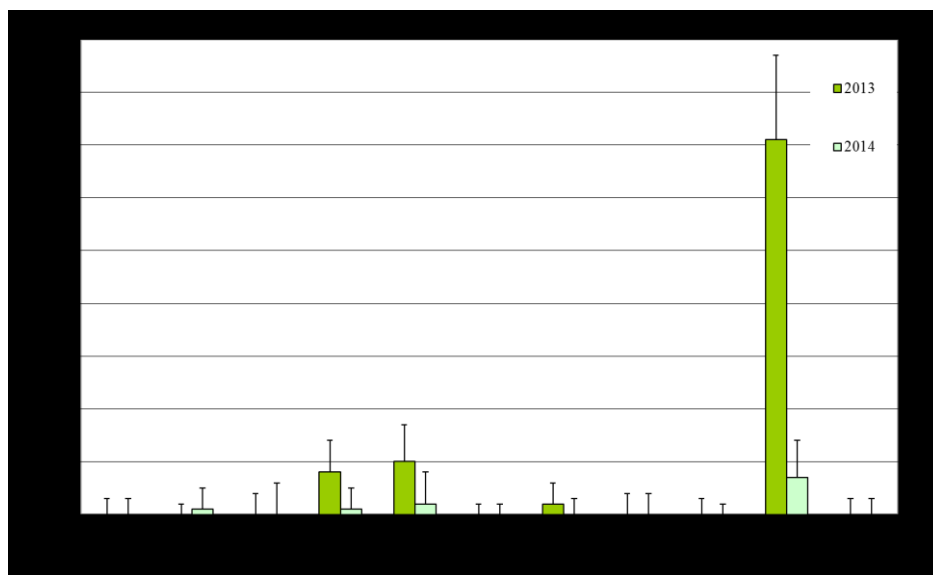


Рисунок 45. Плодоцветение сортов *S. vulgaris* в условиях изоляции (2012–2014 гг.) (%)

Одной из основных причин неполной реализации репродуктивного потенциала у *Syringa* может являться недостаточность опыления, которая обусловлена видовыми и сортовыми особенностями развития генеративных органов, нарушениями в их развитии, качеством пыльцевых зерен, а также спецификой климатических условий места проведения исследований.

### 3.2.6. Особенности развития и строения репродуктивных структур видов и гибридов *Syringa*

Цветочные почки у исследованных видов и гибридов закладываются на концах однолетних побегов в год, предшествующий цветению: у *S. vulgaris* во второй декаде июля, *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. villosa* – в конце июля, у *S. × prestoniae* – в первой декаде августа, у *S. sweginzowii* и *S. × henryi* – в конце августа.

У всех видов и гибридов развитие андроцея опережает развитие гинецея. Дифференциация пыльников у *S. villosa*, *S. vulgaris*, *S. sweginzowii* и *S. × henryi* происходит во второй декаде марта, *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. wolfii* – в первой декаде апреля, *S. × prestoniae* – во второй декаде апреля. Закладка плодолистиков совпадает с обособлением, ростом и развитием пыльников. Дифференциация семязачатков соответствует премейотическому или мейотическому периодам развития пыльников.

Андроцей *Syringa* представлен двумя тычинками с пыльниками цилиндрической формы, появляющихся в виде бугорков из однородных меристематических клеток в почках возобновления.

Первичная археспориальная ткань появляется в субэпидермальном слое пыльника: у *S. sweginzowii*, *S. villosa*, *S. vulgaris* и *S. × henryi* во второй декаде марта; у *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. wolfii* – в первой декаде апреля; у *S. × prestoniae* – во второй декаде апреля.

Стенка пыльника представлена эпидермисом, эндотецием, средним слоем и секреторным тапетумом. У большинства видов и гибридов формируется один ряд клеток среднего слоя, у *S. sweginzowii* отмечено образование двух рядов, у *S. vulgaris* – до четырех рядов. Тапетум многоядерный, одно-



слоистый, в области связника – двуслойный, полностью окружает спорогенную ткань. Деграция среднего слоя и тапетума наступает в мейотический период.

Тетрады микроспор образуются по симультанному типу. Расположение микроспор в тетрадах тетраэдрическое.

Стенка зрелого пыльника образована эпидермисом и фиброзным эндотецием. У большинства видов и гибридов формируется один фиброзный слой, у *S. vulgaris* и *S. villosa* отмечено образование двуслойного фиброзного эндотеция.

Зрелые пыльцевые зерна всех видов и гибридов двуклеточные, 3-бороздно-поровые, средних размеров (27–39 мкм), сфероидальной или сплющено-сфероидальной формы (отношение линейной длины полярной оси к линейной длине экваториального диаметра 0,92–1,01).

Нарушений в микроспорогенезе не выявлено.

Для видов и гибридов *Syringa* характерен синкарпный гинецей. Завязь верхняя, двугнездная, образуется в результате срастания двух плодолистиков. В одной завязи закладываются редко 1–4 семязачатка, чаще два.

Семязачатки анатропные, теноуинуцеллярные и унитегмальные. Нуцеллус представлен одним слоем из рано разрушающихся клеток. Единственный интегумент состоит из 9–12 слоев клеток. Интегументальный тапетум представлен слоем клеток вытянутой таблитчатой формы, дифференцируется в период мегаспорогенеза, окружает весь зародышевый мешок. У всех изученных видов и гибридов в основании фуникулуса имеются радиально вытянутые эпидермальные клетки, образующие фуникулярный обтуратор.

Проводящий пучок состоит из 3–4 слоев удлиненных прокамбиальных клеток; у *S. emodi* и *S. × prestoniae* дифференцируется по направлению к халазе, у *S. wolfii*, *S. sweginzowii*, *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. × henryi* проходит через халазу.

Археспориальная клетка одна, закладывается у большинства исследованных видов и гибридов в третьей декаде мая, у *S. villosa* – во второй декаде мая.

Тетрада мегаспор линейная, функциональная мегаспора – халазальная.

Халазальная мегаспора является материнской клеткой зародышевого мешка. Митотические деления в зародышевом мешке наблюдались у *S. sweginzowii* в бутонах длиной 3 мм, у *S. villosa*, *S. wolfii* и *S. × henryi* – в бутонах длиной 4 мм, у *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. × prestoniae* – в бутонах длиной 5 мм, у *S. vulgaris* – в открытых цветках.

Зрелый зародышевый мешок вытянутой формы; состоит из яйцеклетки и двух синергид в микропилярной части, центральной клетки с двумя полярными ядрами, трех антипод в халазальной части. У *S. villosa* центральная часть расширена, у *S. josikaea* и *S. × prestoniae* центральная часть более узкая, халазальная и микропилярная расширены. Слияние полярных ядер обнаружено до момента оплодотворения на стадии бутона (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. sweginzowii*), полуоткрытого цветка (*S. josikaea*) и открытого цветка (*S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*).

Нарушениями в развитии зародышевого мешка является деформация интегументального тапетума у *S. villosa*, остановка в развитии зародышевых мешков на стадии мегаспорогенеза в полноценно сформированных семязачатках у *S. vulgaris*.

Изучение плодоцветения *Syringa* в 2012–2014 гг. показало, что большая часть растений имеет невысокую завязываемость плодов, которая варьирует по годам (от 1 до 45 %). Более низкой завязываемостью плодов характеризуются сорта *S. vulgaris*. Совсем не завязывают плоды сорта 'Mme Jules Finger', 'Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon'. При изоляции соцветий в период цветения 2013–2014 гг. завязались лишь единичные плоды.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Репродуктивная биология – это область ботаники, включающая всестороннее исследование процессов семенного размножения; в современной ботанике она является ключевой, так как изучает конкретные особенности процессов репродукции в различных таксонах и экологически дифференцированных группах растений на всех уровнях их организации [81].

Согласно Р.Е. Левиной [82], репродуктивная биология цветковых растений включает следующие этапы семенного размножения – органогенез цветка, цветение и опыление, оплодотворение, эмбриогенез, созревание семян, диссеминацию, покой и распространение семян, семенное возобновление.

Проблемы исследований репродуктивной биологии растений, согласно IASPRR (Международная ассоциация исследователей репродуктивной биологии растений) группируются в следующие разделы: развитие цветка, развитие семязачатка и пыльца, опыление, рост пыльцевых трубок, взаимодействие пыльцы и рыльца, явление несовместимости, оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма; биотехнология и селекция растений, апомиксис.

Таким образом, вопросы биологии цветения и опыления, развитие и строение репродуктивных структур являются, на наш взгляд, ключевыми в репродуктивной биологии растений.

Анализ литературы свидетельствует о том, что репродуктивная биология представителей рода *Syringa* исследована частично. Вопросы биологии цветения и опыления, а также эмбриология остаются малоизученными. Данные по представителям рода ограничены, по многим видам они совсем отсут-

ствуют. Последние цитоэмбриологические исследования *Syringa* в России, известные нам, проведены в 1970–1980 гг.

В настоящее время в селекции наблюдается всплеск интереса к *Syringa*, при этом селекционерами используются разные виды рода, в связи с этим становятся необходимыми полные сведения по их репродуктивной биологии.

В зависимости от климатических условий различаются требования к сортовым сиреням. В одних районах важны их зимостойкость и холодостойкость, в других – засухоустойчивость и жаростойкость, устойчивость к болезням и вредителям. У большинства сортов зарубежной селекции при высокой температуре сильно выгорают лепестки, цветущий куст быстро теряет свои декоративные достоинства, сокращается продолжительность цветения. В связи с этим основной задачей селекционной работы является выведение сортов, наиболее соответствующих местным условиям [53].

Полученные результаты наших исследований по цветению *Syringa* в г. Перми могут быть учтены в селекционной работе для создания новых форм и сортов, характеризующихся высокими декоративными качествами в сочетании с разными сроками и продолжительностью цветения.

Каждый исследованный вид и культивар *Syringa* отличаются некоторыми показателями строения соцветий. Эти отличия следующие: форма цветков; число цветков и их расположение в парциальном соцветии; число парциальных соцветий и их расположение на главной оси. Данные показатели мы относим к биоморфологическим, они, наряду с окраской венчика, определяют привлекательность соцветий для опылителей и декоративность этих форм.

Мы отмечаем два типа распускания цветков в пределах одного соцветия. У большинства видов и культиваров *Syringa*



цветки раскрываются акропетально. У сортов *S. vulgaris* 'Jules Simon' и 'Paul Deschanel' обнаружен дивергентный тип раскрывания.

В разные годы наблюдений цветение продолжалось с 12.05 по 25.06. Продолжительность цветения куста у видов и межвидовых гибридов варьирует от 8 до 19 дней, у сортов *S. vulgaris* от 13 до 26 дней; продолжительность цветения соцветия у видов и межвидовых гибридов – от 6 до 13 дней, у сортов *S. vulgaris* от 10 до 19 дней.

Соотношение цветков разных стадий раскрывания и их продолжительность жизни в сложном соцветии различны. У сортов *S. vulgaris* с махровой формой цветка в сравнении с сортами с простой формой цветка и другими видами и гибридами – большая доля и длительное прохождение стадий, предшествующих раскрыванию цветка, меньшая доля открытых цветков в соцветии, что повышает их декоративность.

Большинство видов и межвидовых гибридов *Syringa*, а также сорта *vulgaris* с простой формой цветка имеют утренний тип раскрывания цветков, максимум открытых цветков приходится на 8:00. У *S. × henryi* и большинства сортов *S. vulgaris* с махровой формой раскрывание цветков происходит преимущественно утром к 8:00, а также с 14:00 до 16:00. У *S. wolfii* выявлен дневной тип раскрывания цветков, большая часть цветков раскрывается с 12:00 до 14:00. Раскрывание цветков зависит от температуры и/или влажности воздуха у всех видов и гибридов (за исключением гибрида *S. × prestoniae*), а также сортов *S. vulgaris* 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'President Grevy', 'Mme Lemoine', 'Jules Simon', 'Mme Jules Finger', 'Ludwig Spath' и 'Katherine Havemeyer'.

Таким образом, данные по цветению дополняют сведения по репродуктивной биологии видов и культиваров

*Syringa* и делают возможным сравнительный анализ.

Результаты эмбриологического исследования формирования и развития репродуктивных структур *S. vulgaris*, *S. josikaea*, *S. villosa* согласуются с данными, представленными в литературе, и дополняют их. Для видов *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. sweginzowii* и гибридов *S. × prestoniae*, *S. × henryi*, изученных впервые, выявлены, во-первых, эмбриологические признаки, типичные как для семейства *Oleaceae*, так и для рода *Syringa* и, во-вторых, отличительные эмбриологические признаки, характерные только для этих видов и межвидовых гибридов.

К характерным эмбриологическим признакам мужских репродуктивных структур, которые являются типичными для семейства *Oleaceae* и рода *Syringa*, относятся: четырехслойная стенка пыльника, которая развивается центробежно по типу двудольных; тетрады микроспор образуются по симультанному типу, расположение микроспор в тетрадах тетраэдрическое; зрелые пыльцевые зерна двуклеточные.

Отличительными эмбриологическими признаками мужских репродуктивных структур у исследованных видов и гибридов являются: даты дифференциации стенки пыльников и закладки археспория при развитии генеративных почек и бутонов; нерегулярное число средних слоев в сформированной стенке пыльника и фиброзного эндотеция в зрелом пыльнике до раскрытия цветка.

К характерным эмбриологическим признакам женских репродуктивных структур, которые являются типичными для семейства *Oleaceae* и рода *Syringa*, относятся: синкарпный гинецей; верхняя, двугнездная завязь; анатропные, тенуинуцеллярные, унитегмальные семязачатки; линейная тетрада мегаспор, халазальная функциональная мегаспора; зародышевый мешок Polygonum-типа.

Отличительными эмбриологическими признаками женских репродуктивных структур у исследованных видов и гибридов являются: даты закладки плодолистиков и археспория; расположение проводящего пучка в тканях семязачатков; число слоев интегумента; форма зрелого зародышевого мешка.

Нарушениями в развитии зародышевого мешка является деформация интегументального тапетума у *S. villosa*, остановка на разных стадиях развития зародышевых мешков в полноценно сформированных семязачатках у *S. vulgaris*.

Таким образом, материалы эмбриологических исследований пополняют характеристику семейства *Oleaceae* и могут быть использованы как в целях селекции, так и в целях систематики.

В литературе имеются различные мнения ученых в вопросе соотношения развития мужских и женских репродуктивных структур *Syringa* [3, 52, 40, 53]. В наших исследованиях разновременное развитие репродуктивных структур у исследованных видов и гибридов *Syringa* можно наблюдать в период закладки и формирования цветочных органов в генеративной почке, в период микроспорогенеза и мегаспорогенеза, а также в период цветения при неодновременном созревании тычинок и пестиков.

Дифференциация структур цветка начинается с появления примордиев тычинок. Закладка плодолистиков наступает позже, в период обособления, роста и развития пыльников. Премейотический период развития семязачатков соответствует по времени развития мейотическому периоду развития стенки пыльника и спорогенной ткани.

Разновременное развитие репродуктивных структур наблюдается в период цветения, когда наступает физиологи-

ческое созревание тычинок и пестиков. У большинства видов и гибридов, рыльце пестика становится физиологически активным раньше, чем начинают пылить пыльники. Рыльцевую стадию у всех видов и гибридов наблюдали в закрытом бутоне за 2–3 дня до раскрытия цветка. Тычиночная стадия обнаружена у *S. wolfii* и *S. × henryi* в бутоне, у *S. × prestoniae* в полуоткрытом цветке, у остальных видов – в раскрывшемся бутоне. Тычиночная фаза накладывается на рыльцевую фазу, что не исключает как автогамию, так и гейтоногамию при наличии самосовместимости (последнее требует специального изучения).

Таким образом, результаты цитоэмбриологических исследований указывают на более раннее начало развития мужской репродуктивной сферы при формировании генеративных почек и развитии бутонов, наблюдения в период цветения указывают на более раннее созревание пестика.

Система семенного размножения видов, с одной стороны, включает структурные, морфологические приспособления в цветке к определенному типу опыления, с другой стороны, она зависит от функциональных особенностей биологии цветка, таких как гомогамия и дихогамия, от генетических механизмов, таких как полиплоидия, несовместимость, стерильность. В системе размножения вида и морфологические, и функциональные аспекты следует рассматривать с позиций разнообразия экологических факторов, активно действующих на процесс опыления – оплодотворения [83].

Большинство проведенных исследований подтверждает, что *Syringa* – перекрестно опыляющиеся растения, энтомофильные. Преобладающим способом опыления является мелиттофилия. Цветки привлекают насекомых своей окраской, содержат пыльцу и нектар.



Наблюдения в период цветения каждого исследуемого вида, гибрида и сорта *Syringa* показали лишь эпизодическую посещаемость растений насекомыми. Опылителями являются представители отряда *Hymenoptera*, семейства *Apidae* – *Apis mellifera*, *Bombus hortorum*, *Bombus lucorum*. Низкая активность опылителей, возможно, объясняется малой численностью их в городе.

По данным литературы растения *Syringa* практически самобесплодны, естественное самоопыление у них затруднено. Так, исследования В.Г. Рубаник и др. [53] показали, что при опылении в пределах одного растения завязывается не более 1,7 % плодов. Сеянцы, полученные при посеве семян сортовой сирени, не сохраняют свойств материнских растений. Также приводятся сведения о низкой завязываемости плодов или их отсутствии у сортов с махровой формой цветка. Цветки их имеют уродливые столбики и рыльца пестиков, пыльники у них полностью отсутствуют или недоразвиты и не образуют жизнеспособной пыльцы. Лепестки часто закручиваются внутрь трубки венчика, что препятствует опылению.

Наиболее эффективными методами выведения новых сортов считается использование изменчивости гибридных сеянцев, полученных от естественного опыления сортовых сиреней и отбор в популяциях наиболее выдающихся по декоративным качествам сеянцев [53].

Результаты наших исследований показали, что виды, гибриды и сорта *Syringa* в условиях свободного опыления имеют низкую завязываемость плодов (от 1 до 45 %). Более низкой завязываемостью плодов характеризуются сорта *S. vulgaris*, плодоцветение за все годы исследований не превысило 13,7%. Совсем не завязывают плоды сорта 'Mme Jules

Finger', Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon'. Плодоцветение *S. vulgaris* (несортовая) изменялось в пределах от 1,7 до 4,6%. У других видов и гибридов завязываемость плодов составила в 2012 г. от 18% (*S. wolfii*) до 44,3% (*S. emodi*), в 2013 г. от 1,1% (*S. sweginzowii*) до 22,6% (*S. villosa*), в 2014 г. от 1,4% (*S. villosa*) до 44,6% (*S. emodi*).

При изоляции соцветий плоды не завязываются или завязываются единично (плодоцветение от 0 до 12,8 %). Семена в таких плодах обычно морфологически сформированы.

Таким образом, отсутствие плодов в условиях изоляции при высокой фертильности пыльцевых зерен (более 50%); отсутствие нарушений и аномалий в строении и развитии мужских и женских репродуктивных структур у всех видов и гибридов, за исключением *S. vulgaris*, свидетельствуют о предпочтительности перекрестного типа опыления и невозможности самоопыления. Низкий процент завязываемости плодов при свободном опылении объясняется недостаточностью опыления из-за малого числа опылителей в городе.

## ВЫВОДЫ

1. У исследованных видов и культиваров *Syringa* выявлены существенные отличия в строении цветков и соцветий. По форме цветков – простые и махровые; по числу цветков в соцветии – у видов и межвидовых гибридов от 115 до 1815 шт., у сортов от 170 до 411 шт.; по числу парциальных соцветий – у видов и гибридов от 15 до 23 шт., у сортов от 14 до 24 шт.; тип распускания цветков в соцветии – акропетальный и дивергентный.

2. Изученные виды и культивары *Syringa* характеризуются различными сроками цветения. В разные годы наблюдений цветение продолжалось с 12.05 по 25.06. Продолжительность цветения куста у видов и межвидовых гибридов варьирует от 8 до 19 дней, у сортов *S. vulgaris* от 13 до 26 дней; продолжительность цветения соцветия у видов и межвидовых гибридов – от 6 до 13 дней, у сортов *S. vulgaris* от 10 до 19 дней.

3. Выявлены особенности в суточном ходе цветения: большинство видов и межвидовых гибридов *Syringa*, а также сорта *S. vulgaris* с простой формой цветка имеют утренний тип раскрывания цветков, максимум открытых цветков приходится на 8:00. У *S. × henryi* и большинства сортов *S. vulgaris* с махровой формой раскрывание цветков происходит преимущественно утром к 8:00, а также с 14:00 до 16:00. У *S. wolfii* выявлен дневной тип раскрывания цветков, большая часть цветков раскрывается с 12:00 до 14:00.

4. В развитии и строении мужских репродуктивных структур у видов и межвидовых гибридов *Syringa* выявлены черты, типичные для семейства *Oleaceae* и рода *Syringa*, и отличительные черты: даты сезонной дифференциации стенки пыльников и закладки археспория при развитии генера-

тивных почек и бутонов; варьирующее число средних слоев и эндотеция в стенке пыльников.

5. В развитии и строении женских репродуктивных структур у видов и межвидовых гибридов *Syringa* выявлены черты, типичные для семейства *Oleaceae* и рода *Syringa*, и отличительные черты: даты сезонной закладки плодолистиков и археспория; расположение проводящего пучка в тканях семязачатков; варьирующее число слоев интегумента; форма зрелого зародышевого мешка.

6. К нарушениям в развитии репродуктивных структур следует отнести недоразвитые зародышевые мешки в полноценно сформированных семязачатках у *S. vulgaris*, деформацию интегументального тапетума у *S. villosa*, отсутствие пыльников у сорта *S. vulgaris* 'Mme Jules Finger' и 100 % стерильные пыльцевые зерна у сорта *S. vulgaris* 'Marie Legraye'.

7. Цветки видов и межвидовых гибридов *Syringa* дихогамны, физиологически протогиничны. Рыльца созревают в бутоне до раскрытия цветков. Тычиночная фаза накладывается на рыльцевую фазу, что не исключает как автогамию, так и гейтоногамию при наличии самосовместимости (последнее требует специального изучения).

8. Завязываемость плодов невысокая, в условиях свободного опыления составляет от 1 до 44,6 %. Более низкой завязываемостью плодов характеризуются сорта *S. vulgaris*, плодоцветение за все годы исследований не превысило 13,7 %. Совсем не завязывают плоды сорта *S. vulgaris* 'Mme Jules Finger', 'Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon'. В условиях изоляции завязывается от 0 до 12,8 % плодов.



## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

<i>ант</i> – антиподы	<i>пп</i> – проводящий пучок
<i>ак</i> – археспориальная клетка	<i>пс</i> – постамент
<i>вк</i> – вегетативная клетка	<i>пт</i> – париетальная ткань
<i>гк</i> – генеративная клетка	<i>птр</i> – пыльцевая трубка
<i>дмс</i> – дегенерирующая мегаспора	<i>пя</i> – полярное ядро
<i>з</i> – зигота	<i>рмс</i> – разрушенная мегаспора
<i>зар</i> – зародыш	<i>рс</i> – разрушенная синергида
<i>зл</i> – зачатки лепестков	<i>с</i> – синергида
<i>зм</i> – зародышевый мешок	<i>сем</i> – семязачаток
<i>зн</i> – зачатки пыльников	<i>ск</i> – спорогенная клетка
<i>зпл</i> – зачатки плодолистиков	<i>сс</i> – средний слой
<i>зч</i> – зачатки чашелистиков	<i>ст</i> – спорогенная ткань
<i>ит</i> – интегументальный тапетум	<i>т</i> – тапетум
<i>м</i> – микропиле	<i>тм</i> – тетрада микроспор, тетрада мегаспор
<i>мс</i> – мегаспора	<i>фо</i> – фуникулярный обтуратор
<i>мц</i> – мегаспороцит	<i>фэн</i> – фиброзный эндотеций
<i>нц</i> – нуцеллус	<i>хмс</i> – халазальная мегаспора
<i>п</i> – пыльник	<i>э</i> – эпидермис
<i>пг</i> – пыльцевое гнездо	<i>эн</i> – эндотеций
<i>пз</i> – пыльцевое зерно	<i>яц</i> – яйцеклетка
<i>пк</i> – париетальная клетка	
<i>пл</i> – плодолистик	

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Шуваева, К.Н. Сирень как объект для городского озеленения / К.Н. Шуваева, И.Б. Окунева // Рекреационное использование лесов на урбанизированных территориях. – 2009в. – С. 135–137.
2. Шуваева, К.Н. Принципы идентификации и классификации сортов *Syringa vulgaris* L. по признакам строения венчика: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Шуваева Ксения Николаевна. – М., 2012. – 19 с.
3. Громов, А. Н. Сирень / А.Н. Громов. – М.: Московский рабочий, 1963. – 246 с.
4. Горб, В.К. Сирени на Украине / В.К. Горб. – Киев: Наукова думка, 1989. – 160 с.
5. Лунева, З.С. Сирень / З.С. Лунева, Н.Л. Михайлов, Е.А. Судакова. – М.: Агропромиздат, 1989. – 253 с.
6. Стрекалов, И.Ф. Сирень / И.Ф. Стрекалов, Н.И. Потапова. – М.: ЗАО Фитон+, 2002. – 144 с.
7. Окунева, И.Б. Сирень: коллекция ГБС РАН: история и современное состояние / И.Б. Окунева, Н.Л. Михайлов, А.С. Демидов. – М.: Наука, 2008. – 174 с.
8. Полякова, Н. В. Начальные этапы онтогенеза различных видов сирени в г. Уфе / Н.В. Полякова // Вестник ОГУ. – 2006. – № 6. – С. 293–295.
9. Полякова, Н.В. Интродукция сирени в Башкирском Предуралье / Н.В. Полякова // Естественные науки. – 2009. – № 2. – С. 48–53.
10. Полякова, Н.В. Биологические особенности представителей рода *Syringa* L. при интродукции в Башкирском предуралье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Полякова Наталья Викторовна. – Уфа, 2010а. – 17 с.
11. Полякова, Н.В. Сирени в Башкирском Предуралье: интродукция и биологические особенности / Н.В. Полякова, В.П. Путенихин, Р.В. Вафин. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2010б. – 164 с.
12. Полякова, Н.В. Цветение сиреней в Башкирском Предуралье / Н.В. Полякова, В.П. Путенихин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2010в. – Т. 12, № 1. – С. 801–803.
13. Полякова, Н.В. Биология семян видов сирени в ботаническом саду г. Уфы / Н.В. Полякова // Научные ведомости. Сер.: Естественные науки. – 2011а. – № 3. – С. 56.
14. Полякова, Н. В. Сезонный ритм развития видов рода *Syringa* L. в г. Уфа / Н.В. Полякова // Вестник ИрГСХА. – 2011б. – С. 120–125.
15. Полякова, Н.В. Оценка декоративности сирени (*Syringa* L.) / Н.В. Полякова, В.П. Путенихин // Аграрная Россия. – 2013б. – № 2. – С. 14–19.
16. Лоскутов, Р.И. Цветение декоративных древесных растений в дендрарии института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск) / Р.И. Лоскутов // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2011. – № 5. – С. 16–20.
17. Синогейкина, Г.Э. Оценка зимостойкости и декоративности родительских сортов и гибридов *Syringa vulgaris* L. в условиях лесостепи Алтайского края: автореф. дис. ... канд. с/х. наук: 06.01.05 / Синогейкина Галина Эдуардовна. – Барнаул, 2014. – 18 с.
18. Полякова, Н.В. Вегетативное размножение сортов рода *Syringa* L. способом реювенилизации / Н.В. Полякова // Научные ведомости. – 2013а. – № 10. – С. 54–55.

19. Лях, Е.М. Изучение влияния гуматного препарата калия на вегетативное размножение сортов сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.) / Лях Е.М. // Вестник ИрГСХА. – 2011. – Вып. 44. – С. 69–75.
20. Мельникова, Н.В. Использование молекулярно-генетических маркеров для верификации коллекции *in vitro* сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.) / Н.В. Мельникова, Е.В. Борхерт, С.П. Мартынов, И.Б. Окунева, О.И. Молканова, В.П. Упельник, А.М. Кудрявцев // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 1. – С. 97–103.
21. Молканова, О.И. Комплексное изучение интродуцированных видов и сортов рода *Syringa* L. в ГБС РАН и ЦБС НАН Беларуси / О.И. Молканова, Е.В. Спиридович, Л.Н. Коновалова, Н.Г. Брель, Ю.М. Зинина, В.Н. Решетников // Вестник Удмуртского университета. – 2011. – Вып. 3. – С. 66–72.
22. Чурикова, О.А. Микрклональное размножение декоративных культур. Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.) / О.А. Чурикова, В.В. Мурашев. – М.: Изд-во Москов. ун-та, 2010. – 32 с.
23. Крючкова, В.А. Биотехнологические приемы оптимизации микрклонального размножения и адаптации генотипов сирени (*Syringa vulgaris* L.): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.01.05; 03.00.23 / Крючкова Виктория Александровна. – М., 2005. – 20 с.
24. Деменко, В.И. Укоренение – ключевой этап размножения растений *in vitro* / В.И. Деменко, К.А. Шестибратов, В.Г. Лебедев // Известия ТСХА. – 2010. – № 1. – С. 73–84.
25. Литвиненко, Н.М. Семейство Oleaceae / Н.М. Литвиненко // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae – Asteraceae*. Л.: Наука, 1987. – С. 154-158.
26. Камелина, О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные / О.П. Камелина. – Барнаул: Артика, 2009. – 501 с.
27. Иванов, М.А. К цитозембриологии сирени. Сирень амурская (*Syringa amurensis* R.) / М.А. Иванов, Е.А. Шаренкова // Известия биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете им. А.А. Жданова. – 1969а. – Т. XXIII, вып. 3. – С. 32–47.
28. Иванов, М.А. К цитозембриологии сирени. Сирень венгерская (*Syringa josikaea* Jacq.) и сирень волосистая (*Syringa villosa* Vahl.) / М.А. Иванов, Е.А. Шаренкова // Известия биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете им. А.А. Жданова. – 1969б. – Т. XXIII, вып. 3. – С. 19–31.
29. Иванов, М.А. К цитозембриологии сирени. Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.) / М.А. Иванов, Е.А. Шаренкова // Известия биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете им. А.А. Жданова. – 1969в. – Т. XXIII, вып. 3. – С. 3–18.
30. Шаренкова, Е.А. Биология цветения и эмбриология некоторых видов сирени / Е.А. Шаренкова, М.А. Иванов // Бюллетень главного ботанического сада. – 1970. – Вып. 76. – С. 41–51.
31. Jędrzejuk, A. Development of flower Organs in Common Lilac (*Syringa vulgaris* L.) cv. Mme Florent Stepman / A. Jędrzejuk, W. Szlachetka // Acta biologica cracoviensia. Series Botanica. – 2005. – Vol. 2, № 47. – P. 41–52.
32. Jędrzejuk, A. High temperatures applied at fall forcing disturb ovule development in *Syringa vulgaris* L. “Mme Florent Stepman” / A. Jędrzejuk, A.J. Lukaszewska // Acta Physiol Plant. – 2008. – № 66. – P. 673–678.
33. Шумаева, Л. М. Дендрология Узбекистана / Л.М. Шумаева, Ф.Х. Хамадиева, А.М. Балагурова. – Ташкент: «Фан» Узбекской ССР, 1975. – 228 с.

34. Naghiloo, S. Comparative study of inflorescence development in Oleaceae / S. Naghiloo, M. Dadpour, G. Gohari, P. Endress // *American Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 4, № 100. – P. 647–663.
35. Шуваева, К.Н. Особенности строения соцветий сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.) / К.Н. Шуваева // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – 2009б. – Т. 2. – С. 310–312.
36. Мартынов, Л.Г. Интродукция видов рода сирень (*Syringa* L.) в условиях ботанического сада подзоны средней тайги / Л.Г. Мартынов // *Известия Коми научного центра УрО РАН*. – 2013. – С. 25–31.
37. Савушкина, И.Г. Результаты сортооценки *Syringa vulgaris* L. и *Syringa × Hyacinthiflora* Rend. в условиях предгорной зоны Крыма / И.Г. Савушкина, А.Ю. Федькина // *Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского*. – 2014. – № 5. – С. 140–147.
38. Mandy, G. Studies on lilac inflorescences / G. Mandy // *Acta biologica*. – 1950. – P. 179–200.
39. Федоров, А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / А.А. Федоров, З.Т. Артюшенко. – Л.: Наука, 1979. – 392 с.
40. Шаренкова, Е.А. К биологии цветения сирени венгерской и волосистой / Е.А. Шаренкова // *Известия биолого-географического научно-исследовательского ин-та при Иркут. гос. ун-те им. А.А. Жданова*. – 1969. – Т. XXIII, вып. 3. – С. 48–58.
41. Шуваева, К.Н. Определение сортов *Syringa vulgaris* с простым типом цветка на примере коллекции сирени главного ботанического сада им Н.В. Цицина РАН / К.Н. Шуваева // *Вестник КрасГАУ*. – 2004. – № 4. – С. 297–300.
42. Морякина, В.А. О выращивании древесных и кустарниковых растений из семян // *Бюлл. СБС*. – 1965. – Вып. 6. – С. 91–95.
43. Глазурина, А.Н. Засухоустойчивость интродуцированных декоративных деревьев и кустарников на Южном берегу Крыма / Глазурина А.Н. // *Бюлл. ГБС*. – 1966. – Вып. 62. – С. 9–15.
44. Киселева, В.Г. Цветение сирени в ботаническом саду Академии наук Украинской ССР / В.Г. Киселева // *Бюлл. ГБС*. – 1969. – Вып. 35. – С. 23–27.
45. Лучник, З.И. Фенологические фазы деревьев и кустарников в Алтайской лесостепи / З.И. Лучник. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1982. – 128 с.
46. Пенкина, И.Г. Интродукция сирени в Чуйской долине: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Пенкина Ираида Григорьевна. – Алма-Ата, 1988. – 18 с.
47. Беловежец, Г.П. Формирование почек сирени в Иркутске / Г.П. Беловежец // *Современные проблемы интродукции древесных растений в Сибири. Тезисы совещания*. – 1988. – С. 11–13.
48. Видякина, А.А. Фенологические наблюдения за развитием вегетативных и генеративных органов *Syringa Josikaea* Jacq. в различных районах г. Тюмени / А. А. Видякина, М. В. Семенова // *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. – 2009. – № 9. – С. 142–145.
49. Denisow, B. Characteristics of blooming and pollen in flowers of two *Syringa* species (f. Oleaceae) / B. Denisow, M. Strzałkowska-Abramek // *Acta agrobotanica*. – 2013. – Vol. 4, № 66. – P. 65–72.
50. Бибикова, В.Ф. Жизнеспособность пыльцы и пестиков сирени / В.Ф. Бибикова // *Ботаника*. – 1969. – Вып. XI. – С. 183–187.



51. Рубцов, Л.И. Виды и сорта сирени, культивируемые в СССР / Л.И. Рубцов, Н.Л. Михайлов, В.Г. Жоголева. – Киев: Наукова Думка, 1980. – 126 с.
52. Бибикова, В.Ф. Некоторые данные по биологии цветения сиреней / В.Ф. Бибикова, Н.В. Смольский // Сборник научных работ. Центральный ботанический сад. – 1960. – Вып.1. – С. 42–51.
53. Рубаник, В.Г. Сирень / В.Г. Рубаник, А. Ф. Мельник, З.И. Паршина. – Алма-Ата: Кайнар, 1977. – 104 с.
54. Li, Z. Vitality and storage condition of *Syringa* pollen / Z. Li, L. Fengxia, D. Li-min, Z. Hui-hua // *Journal of Forestry Research*. – 2003б. – P. 67–70.
55. Филоненко, А.В. Структура перикарпия и морфогенез плодов представителей родов *Syringa* и *Ligustrum* (Oleaceae) / А.В. Филоненко, А.В. Бобров // Проблемы современной дендрологии. Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения члена-корреспондента АН СССР П.И. Лапина. – 2009. – С. 665–669.
56. Сахарова, А.С. Биологические особенности семенного размножения сирени / А.С. Сахарова // Вопросы биологии семенного размножения. – 1965. – Вып 6. – С. 191–198.
57. Лучник, З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае / З.И. Лучник. – М.: Колос, 1970. – 655 с.
58. Балмышева, Н. Время сирени / Н. Балмышева, Т. Полякова. – М.: Книга – Пента, 2007. – 232 с.
59. Набиева, Ю.А. Биотехнологические приемы клонального микроразмножения перспективных сортов *Syringa vulgaris* L. для Западной сибирей / Ю.А. Набиева // Вестник ИрГСХА. – 2011. – Вып. 44. – С. 69–75.
60. Li, Z. Embryo culture and rapid propagation of *Syringa* / Z. Li, D. Li-min, S. Bao-ling // *Journal of Forestry Research*. – 2003а. – P. 213–216.
61. Lyubomirova, T. In vitro propagation of *Syringa vulgaris* L. / T. Lyubomirova, I. Iliev // *Forestry ideas*. – 2013. – Vol. 19, № 2. – P. 173–185.
62. Тахтаджян, А. Л. Система магнолиофитов / А.Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
63. Lingelsheim, A. *Syringa* L. / A. Lingelsheim // *Das Pflanzenreich*. – 1920. – Н. 72. – S. 74–95.
64. Флора СССР (ред. Б.К. Шишкина и Е.Г. Боброва). – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР. Т.18., 1952. – 510 с.
65. Встовская, Т.Н. Древесные растения Азиатской России / Т.Н. Встовская, И. Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. – 707 с.
66. Петина, О. Деревья и кустарники. Современное декоративное садоводство / О. Петина. – М.: Эксмо, 2010. – 256 с.
67. International register and checklist of cultivar names in the genus *Syringa* L. (Oleaceae). – 2003. – 280 p.
68. Wallander, E. Phylogeny and classification of Oleaceae based on rps 16 and trnl-f sequence data / E. Wallander, V.A. Albert // *American journal of botany*. – 2000. – P. 1827–1841.
69. Полякова, Т. Садовая коллекция. Сирень / Т. Полякова. – М.: Вестник цветовода, 2006. – 111 с.
70. Lilacs. Jorgovani [Электронный ресурс]. – Produced by Zelimir Borzan and Charles Holetich Copyright, 2014. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM).
71. Пономарев, А.Н. Изучение цветения и опыления растений / А.Н. Пономарев // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1960. – Т.2. – С. 9–19.

72. Пономарев, А.Н. Экология энтомофильного опыления посевной люцерны (*M. sativa* L.) / А.Н. Пономарев // Экология опыления. – Пермь, 1975. – Вып. 1. – С. 1–36.
73. Крамер, Г. Математические методы статистики / Г. Крамер – М: Изд-во «Мир», 1975. – 638 с.
74. Большев, Л.Н. Таблицы математической статистики /Л.Н. Большев, Н.В. Смирнов. – М: Наука. Главная редакция физико-математической литературы, 1953. – 496 с.
75. Тюрин, Ю.Н. Статистический анализ данных на компьютере / Ю.Н. Тюрин, А.А. Макаров. – М: ИНФРА – М, 1998. – 528 с.
76. Барыкина, Р.П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов, Х.Х. Джалилова, Г.М. Ильина, Н.В. Чубатова. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
77. Жинкина, Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов / Н.А. Жинкина, О.Н. Воронова // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, № 6. – С. 168–172.
78. Камелина, О.П. К методике окраски эмбриологических препаратов / О.П. Камелина, О.Б. Проскурина, Н.А. Жинкина // Ботанический журнал. – 1992. – Т. 77, № 4. – С. 93–96.
79. Паушева, З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
80. Вайнагий, В. И. О методике изучения семенной продуктивности растений / В. И. Вайнагий // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826–831.
81. Терехин, Э.С. Репродуктивная биология / Э.С. Терехин // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции (ред. Т.Б. Батыгина). – СПб: Мир и семья, 2000. – С. 21–24.
82. Левина, Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы / Р.Е. Левина. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
83. Верещагина, В.А. Репродуктивная биология видов рода *Medicago* L. / В.А. Верещагина, Н.Л. Колясникова, Л.В. Новоселова. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2004. – 226 с.



1 – *S. josikaea*



2 – *S. emodi*



3 – *S. wolfii*

Рисунок 1. Соцветия *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*





1 – *S. sweginzowii*



2 – *S. villosa*



3 – *S. vulgaris* (несортовая)

Рисунок 2. Соцветия *S. sweginzowii*, *S. villosa*, *S. vulgaris* (несортовая)





1 – *S. x prestoniae*



2 – *S. x henryi*

Рисунок 3. Соцветия *S. x prestoniae*, *S. x henryi*



1 – 'Ludwig Spath'



2 – 'Frau Wilhelm Pfitzer'



3 – 'Marie Legraye'

Рисунок 4. Соцветия *S. vulgaris* 'Ludwig Spath', 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'Marie Legraye'





1 – 'Индия'



2 – 'Katherine Havemeyer'



3 – 'President Grevy'

Рисунок 5. Соцветия *S. vulgaris* 'Индия', 'Katherine Havemeyer', 'President Grevy'





1 – 'Mme Lemoine'



2 – 'Jules Simon'



3 – 'Mme Jules Finger'

Рисунок 6. Соцветия *S. vulgaris* 'Mme Lemoine', 'Jules Simon', 'Mme Jules Finger'





1 – 'Paul Deschanel'



2 – 'Mme Abel Chatenay'

Рисунок 7. Соцветия *S. vulgaris* 'Paul Deschanel', 'Mme Abel Chatenay'

Сирень. Соцветия - Excel

сорт	24	парциальное соцветие						1	сложное соцветие						1	Всего цветков		26
Время	8.00	10.00	12.00	14.00	16.00	18.00	20.00	8.00	10.00	12.00	14.00	16.00	18.00	20.00	8.00	10.00		
Бутоны	26	26	26	26	26	23	21	20	20	20	19	19	19	19	19	19	19	
Шелевидные	0	0	0	0	0	2	2	3	3	3	4	3	2	2	2	2	2	
Полуоткрытые	0	0	0	0	0	1	3	3	3	2	1	1	1	2	2	2	4	
Открытые	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	3	3	3	1	1	
Увядшие	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Поврежденные	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Умершие	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Отпавшие	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Рисунок 8. Форма представления исходных данных по цветению в программе «Сирень. Соцветия»

Цветки - Excel

№ одн. цветка	сорт	Венгерская	парциальное соцветие						1а	сложное соцветие						1				
Время	8.00	10.00	12.00	14.00	16.00	18.00	20.00	8.00	10.00	12.00	14.00	16.00	18.00	20.00	8.00	10.00	12.00	14.00		
1	6	6	6	6	щ	щ	щ	по	о	о	о	о	о	о	о	о	о	о	о	
2	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	щ	щ	по	о	о	о	

Рисунок 9. Форма представления исходных данных по цветению в программе «Сирень. Цветки»

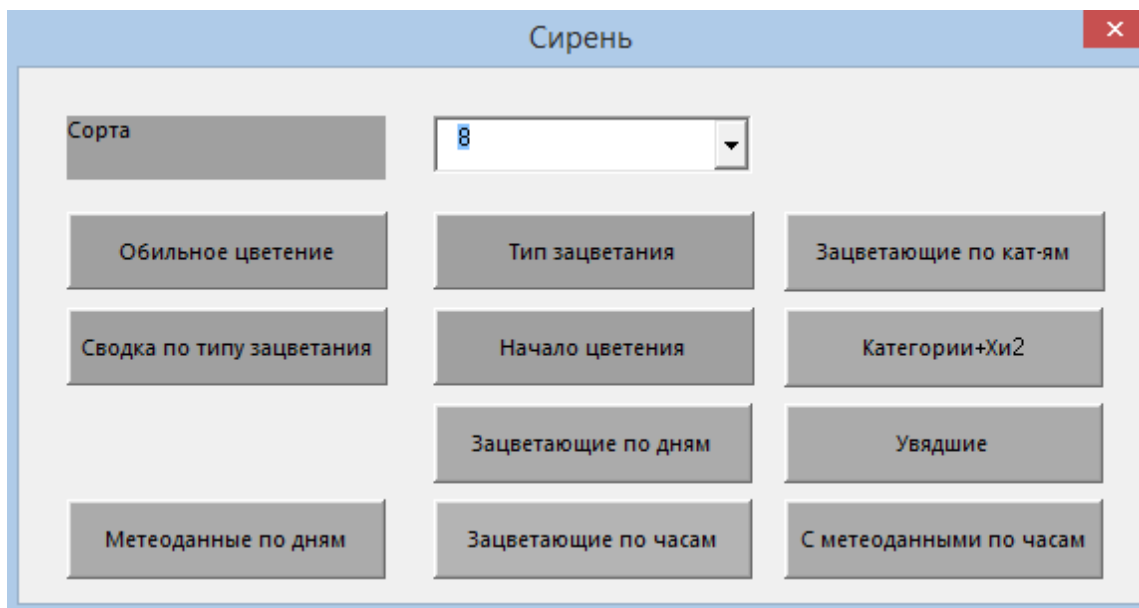


Рисунок 10. Интерфейс диалога программы «Сирень. Соцветия»

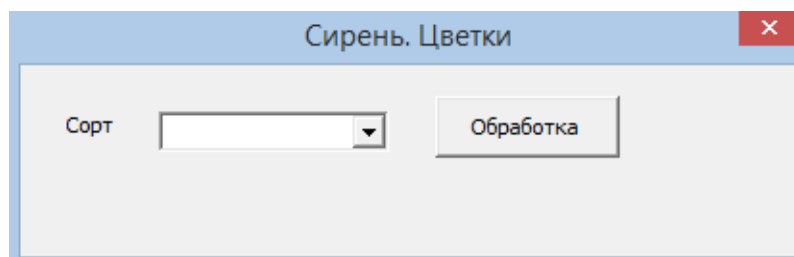


Рисунок 11. Интерфейс диалога программы «Сирень. Цветки»