

НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА ВАСИЛЕВСКАЯ
 доктор биологических наук, профессор кафедры естественных наук факультета естествознания, физической культуры и безопасности жизнедеятельности, Мурманский арктический государственный университет (Мурманск, Российская Федерация)
n.v.vasilevskaya@gmail.com

ДАРЬЯ АНАТОЛЬЕВНА МОРОЗОВА
 аспирант кафедры естественных наук факультета естествознания, физической культуры и безопасности жизнедеятельности, Мурманский арктический государственный университет (Мурманск, Российская Федерация)
darya-morozova-89@inbox.ru

ДИНАМИКА ФЛОРАЛЬНОГО ОРГАНОГЕНЕЗА *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ АРКТИЧЕСКОГО КЛИМАТА Г. МУРМАНСКА

Представлены данные морфофизиологического анализа генеративных почек *Syringa josikaea* Jacq., интродуцированной в г. Мурманске. Показано, что в условиях арктического климата дифференциация осей соцветий и органогенез цветков могут происходить как за год до цветения, так и в весенний период за два – три месяца до его начала. Выявлена поливариантность флорального органогенеза сирени венгерской, произрастающей в разных районах города. Экспериментальные данные по асинхронности процессов флоральной дифференциации у сирени впервые получены в условиях Арктики.

Ключевые слова: *Syringa josikaea* Jacq., флоральный органогенез, Арктика

При интродукции растений в новые для них условия произрастания особое значение имеет изучение морфогенеза, так как биологический ритм развития во многом определяет степень их приспособленности к местному климату [11]. Известно, что сроки и темпы закладки генеративных почек варьируют в зависимости от климатических условий региона, ритмов развития растения и его зимостойкости. Причем для морозоустойчивых видов характерны ранние сроки прохождения основных фенофаз и закладки репродуктивных органов [1]. У растений, успешно интродуцируемых в северных условиях, отмечается более интенсивная дифференциация органов цветка. Этот факт подтверждается исследованиями и в отношении сирени венгерской [14].

Род *Syringa* L. широко распространен в различных регионах мира благодаря своей декоративности, при этом данные по числу видов противоречивы [29], [31]. Одни исследователи считают, что существует 40 видов сиреней, распространенных как в Европе, так и в Азии [31]. По другим данным, род *Syringa* L. включает 27 видов, из которых 25 происходят из Азии и только 2 из Европы [29], одним из европейских видов является *Syringa josikaea* Jack. Информация по флоральному органогенезу и цитоэмбриологии видов, сортов и культиваров сиреней в литературе достаточно ограничена [9], [10], [24], [27], [28], [30], значительно лучше изучена фенология их цветения [4], [18], [22], [23], [25], [32]. В последние годы начались активные исследования репродуктивного развития наиболее перспективных куль-

тиваров *S. vulgaris* [24], [28], [30], аналогичные исследования по *S. josikaea* немногочисленны [3], [14], [16]. Вместе с тем именно сирень венгерская успешно интродуцирована на урбанизированных территориях Евро-Арктического региона, в то время как *S. vulgaris* в условиях полярного дня не образует репродуктивных органов и не цветет.

Цель исследования – изучение динамики флорального органогенеза *Syringa josikaea* Jacq. (сирени венгерской) в условиях арктической урбанизированной территории (на примере г. Мурманска).

Исследования проводились в г. Мурманске – самом большом в мире незамерзающем порту за полярным кругом ($68^{\circ}58'$ с. ш., $33^{\circ}4'$ в. д.). Мурманск растянут вдоль Кольского залива Баренцева моря на 25 км, причем отдельные районы разделены между собой сопками и участками естественной растительности. Город находится в Атлантико-Арктической зоне умеренного климата. Средняя температура января – февраля $-10\text{--}11^{\circ}\text{C}$, средняя температура июля: $+12\text{--}13^{\circ}\text{C}$ [7]. Большая часть осадков в Мурманске, примерно 500 мм/год, выпадает с июня по сентябрь. Снеговой покров держится в городе в среднем 210 дней и сходит к маю. Ветер имеет муссонный характер: зимой преобладают южные ветра, летом – северные. Полярная ночь начинается 29 ноября и заканчивается 13 января (44 дня), полярный день – с 22 мая по 22 июля (62 дня) [21]. Продолжительность вегетационного периода в Мурманске составляет примерно 120–130 дней. Основными источниками загрязнения атмосферы города

являются Мурманские котельные, Мурманский морской порт, завод по термической обработке твердых бытовых отходов, автотранспорт.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является *Syringa josikaea* Jacq. (сирень венгерская), представитель рода *Syringa* L. семейства *Oleaceae* Hoffmegg & Link.

Syringa josikaea – эндемичный кустарник Западных Карпат, реликтовый вид, имеющий узкий ареал и находящийся под угрозой исчезновения [29]. Несколько локальных ценопопуляций *S. josikaea* существуют здесь на небольших участках в долинах вдоль ручьев, часто представлены всего лишь несколькими экземплярами и разделены между собой большими расстояниями. В настоящее время в естественных условиях сирень венгерская встречается очень редко, произрастает только в Украинских Карпатах и горах Апусени на территории Румынии [26].

S. josikaea – быстрорастущий, высоко засухоустойчивый и морозостойкий вид, к почвенным условиям сравнительно неприхотлив, высокая экологическая пластиность определила его успешную интродукцию в северных районах европейской части России [5], [7]. При интродукции является одним из самых зимостойких видов по сравнению с другими представителями рода *Syringa* L. [15]. Сирень венгерская хорошо переносит городские условия, устойчива к атмосферному загрязнению, задымлению и загазованности воздуха [13], [18], [20]. Высокая устойчивость к условиям городской среды, декоративность и успешность размножения ставят *S. josikaea* на одно из первых мест в ассортименте кустарников для озеленения Мурманской области [8]. С целью интродукции саженцы сирени венгерской были впервые завезены в Полярно-альпийский ботанический сад в 1936 году из Ботанического сада г. Ленинграда [8], и уже в 1940 году *S. josikaea* была высажена в городах Мурманск и Мончегорск. В настоящее время доля участия сирени венгерской в городских посадках Мурманска составляет 28 % [6].

Генеративные почки *S. josikaea* смешанного типа [14], кроме соцветия в них закладываются 2–4 пары листьев. Для этого вида характерно формирование генеративных почек как в год, предшествующий цветению, так и во время него, что объясняет более длительное цветение по сравнению с другими видами сиреней [16].

Пробные площади в посадках *S. josikaea* на территории г. Мурманска заложены с севера на юг и отличаются высотой над уровнем моря, микроклиматическими условиями, уровнем антропогенной нагрузки: ПП₁ – сквер у ТЦ «Мир» (Ленинский район); ПП₂ – сквер на ул. Ленинградской (Октябрьский район); ПП₃ – сквер у остановки Автопарк и ПП₄ – сквер у остановки

ул. Шевченко (Первомайский район). По результатам многолетних наблюдений установлено, что во всех районах города самый теплый месяц – июль, холодные – январь и февраль [21]. В северном (Ленинский) и южном (Первомайский) районах зима холоднее, чем в центральном (Октябрьский), который расположен ближе к Кольскому заливу Баренцева моря. Заморозки в черте города в августе не наблюдаются, а на южной окраине возможны [21]. В г. Мурманске только одна метеостанция, поэтому данных по климатическим различиям районов города нет.

Все экспериментальные площадки заложены в районах с повышенной техногенной нагрузкой: ПП₁ – сквер у ТЦ «Мир» расположен недалеко от промышленной зоны; ПП₂ – сквер на ул. Ленинградской находится рядом с железной дорогой и в непосредственной близости с Мурманским морским портом, где происходит перевалка и дробление угля открытым способом; ПП₃ – сквер у остановки Автопарк и ПП₄ – сквер у остановки ул. Шевченко расположены в зонах интенсивного движения автотранспорта. В качестве контрольной площадки выбраны посадки сирени около Музея военно-воздушных сил Северного флота в поселке Сафоново, в 19 км на север от г. Мурманска. Сквер расположен на берегу Кольского залива, вдали от автомобильных дорог и промышленных производств.

На каждой экспериментальной площадке маркировали по 10 кустов *S. josikaea*. Для изучения динамики флорального органогенеза сирени венгерской в декабре 2014 года и мае 2015 года (до начала распускания почек) на каждой пробной площади и в контроле формировали общую пробу. Сбор верхушечных почек побегов проводился с 10 кустов сирени (по 5 почек с каждого растения), общий объем пробы N = 50. Материал фиксировали в 50 % этиловом спирте. В ходе морфофизиологического анализа изучали следующие показатели: длина зачаточного соцветия, число зачатков цветков на различных этапах органогенеза, общее число зачатков цветков в соцветии. Выделялись следующие этапы органогенеза: почка в вегетативном состоянии; формирование конуса нарастания соцветия; появление зачатков осей соцветия I и II порядка; формирование цветковых бугорков; появление чашелистиков; образование лепестков; появление тычинок; смыкание лепестков и образование зачатков плодолистиков; смыкание чашелистиков и сформированный цветок [16]. Длина зачаточных соцветий измерялась с помощью окулярмикрометра.

Исследования флорального органогенеза *S. josikaea* проводили с помощью светового стереомикроскопа SM XX Carl Zeiss Jena при увеличениях (2,5 × 25; 4 × 25). В каждой пробе исследовано по 30 генеративных почек (N = 30). Данные обрабатывались методом однофакторного дис-

персионного анализа, результаты считались достоверными при $p \leq 0,05$. Микрофотографии выполнены с помощью малоформатной CCD-камеры, которую устанавливали на окулярную трубку.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что органогенез цветка *Syringa josikaea* начинается с образования флоральной меристемой цветкового бугорка, затем формируются зачатки четырех чашелистиков, занимающих ортогональное положение (рис. 1). В процессе дифференцировки венчик появляется как округлая удлиненная структура, по внешним краям которой образуются зачатки 4 лепестков.

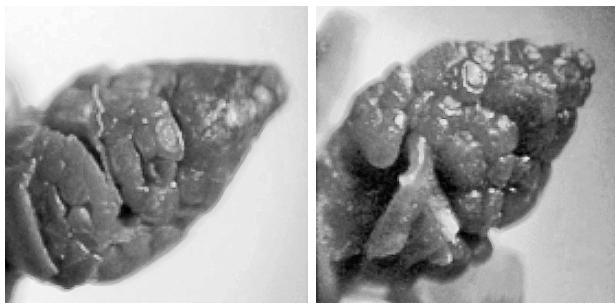


Рис. 1. Появление чашелистиков *Syringa josikaea* Jacq. (слева – декабрь 2014 года; справа – май 2015 года, увеличение 10×4)

Образование андроцея начинается с заложения двух примордиев тычинок (рис. 2), они еще не дифференцированы на тычиночные нити и пыльники, в продольном сечении представляют собой цилиндрические структуры и состоят из меристематических клеток. Двукарпельный гинецей формируется последним в ходе органогенеза цветка, расположен в медиальном положении.

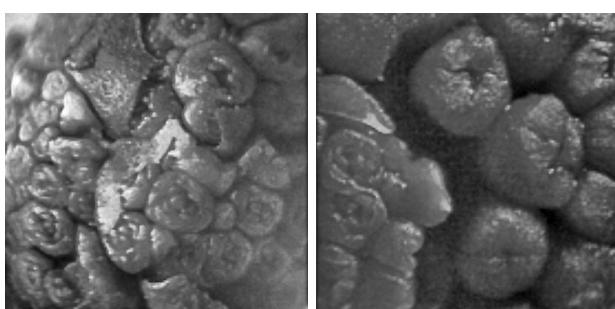


Рис. 2. Появление тычинок *Syringa josikaea* Jacq. (слева – декабрь 2014 года; справа – май 2015 года, увеличение 10×4)

В результате морфофизиологических исследований декабрьских образцов генеративных почек *S. josikaea*, произрастающей в разных районах Мурманска, выявлено наличие эмбриональных соцветий, различающихся по уровню флорального органогенеза (рис. 3, табл. 1). По-видимому, это соцветия, заложившиеся летом и прошедшие дифференциацию осенью до вхождения в состо-

жение зимнего покоя [14], что характерно для сиреней [28].

Исследования показали, что в образцах зимних почек *S. josikaea* из скверов на ул. Ленинградской (ПП_2) и ул. Шевченко (ПП_4), так же как и в контроле, уже осенью сформировано большое число зачатков цветков (см. рис. 3, табл. 1), находящихся на разных этапах органогенеза.

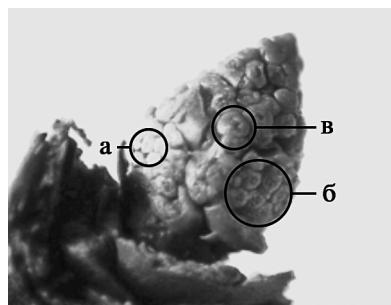


Рис. 3. Соцветие *Syringa josikaea* Jacq. с зачатками цветков на разных этапах органогенеза (декабрь 2014 года): а – появление чашелистиков; б – появление тычинок; в – смыкание чашелистиков, сформированный цветок

В этих пробах высока доля цветков, у которых сформированы зачатки чашелистиков (см. рис. 1), бугорки тычинок и плодолистиков (см. рис. 2), встречаются уже сформированные цветки (см. табл. 1). Этап появления чашелистиков отмечен у 30 % цветков в образцах почек с ул. Ленинградской, 23 % с ул. Шевченко, что выше, чем в контроле (18 %). На ул. Шевченко (ПП_4) зачатки цветков, имеющие бугорки тычинок, составляют 39 %, на ул. Ленинградской (ПП_2) – 16,4 %. Наиболее развиты соцветия сирени в центре города (ПП_2), в них 26 % составляют сформированные цветки, в контроле – 27 %.

В генеративных почках *S. josikaea*, собранных в декабре в скверах у ТЦ «Мир» (ПП_1) и остановки Автопарк (ПП_3), эмбриональные соцветия значительно отстают по уровню дифференциации от контрольных. Оси соцветий у сиреней на этих экспериментальных площадках развиты слабо, цветки находятся на ранних этапах органогенеза, представлены в основном цветковыми бугорками, зачатками чашелистиков и лепестков (см. табл. 1). В образцах площадки ТЦ «Мир» у 33 % цветков сформированы зачатки чашелистиков, у Автопарка – 40 %. В пробах не выявлено сформированных цветков. Среднее количество зачатков цветков в соцветиях сирени в образцах из сквера у ТЦ «Мир» в пять раз, в сквере у Автопарка – в три раза меньше, чем в контроле (см. табл. 1).

Морфофизиологические исследования весенних генеративных почек *S. josikaea* выявили неожиданный результат. В майских пробах с площадок ПП_1 , ПП_3 , где в зимний период были отмечены слабая дифференциация соцветий по сравнению с контролем и минимальное общее число зачатков цветков (на соцветие), находя-

Таблица 1

Средние показатели числа зачатков цветков в соцветии *Syringa josikaea* г. Мурманска на разных этапах органогенеза в декабре 2014 года (шт./соцветие)

Пробные площадки	Цветковые бугорки	Зачатки чашелистиков	Зачатки лепестков	Бугорки тычинок	Зачатки плюдодолистиков	Сформированный цветок	Общее число зачатков цветков
Контроль	0	20,5 ± 9,0	19,1 ± 8,2	32,2 ± 7,8	18,3 ± 4,9	28,3 ± 8,4	118,4 ± 5,5
ТЦ «Мир» ПП ₁	0,8 ± 0,8	7,5 ± 3,0	0	7,1 ± 3,6	3,0 ± 3,0	0	23,0 ± 9,8
ул. Ленинградская ПП ₂	28,8 ± 12,3	54,9 ± 14,7	4,7 ± 3,4	24,8 ± 12,4	4,0 ± 2,6	35,1 ± 22,4	152,4 ± 21,9
Автопарк ПП ₃	18,5 ± 9,9	15,1 ± 8,8	2,1 ± 2,1	1,0 ± 0,6	0	0	36,7 ± 14,0
ул. Шевченко ПП ₄	13,6 ± 5,6	39,2 ± 11,5	24,3 ± 7,3	64,3 ± 16,8	23,1 ± 12,5	3,4 ± 3,4	167,9 ± 19,4

Таблица 2

Средние показатели числа зачатков цветков в соцветии *Syringa josikaea* г. Мурманска на разных этапах органогенеза в мае 2015 года (шт./соцветие)

Пробные площадки	Цветковые бугорки	Зачатки чашелистиков	Зачатки лепестков	Бугорки тычинок	Зачатки плюдодолистиков	Сформированный цветок	Общее число зачатков цветков
Контроль	0	10,8 ± 6,5	0	13,2 ± 7,8	1,0 ± 0,4	70,2 ± 21,9	95,2 ± 23,0
ТЦ «Мир» ПП ₁	6,0 ± 2,1	40,9 ± 8,0	3,6 ± 2,5	63,9 ± 14,2	0	13,5 ± 6,0	128,1 ± 16,9
ул. Ленинградская ПП ₂	0	0	3,0 ± 1,6	80 ± 19,9	2,4 ± 0,9	4,2 ± 1,6	89,6 ± 21,3
Автопарк ПП ₃	0	0	0	0	0	194,0 ± 19,9	194,0 ± 19,9
ул. Шевченко ПП ₄	0	26,9 ± 15,1	0	56,0 ± 16,4	4,2 ± 2,2	66,0 ± 20,9	153,1 ± 18,0

шихся на начальных этапах органогенеза, весной обнаружены дифференцированные цветки, которые достигли поздних этапов органогенеза, и их общее число увеличилось в 5 раз по сравнению с декабрьскими пробами (табл. 2, рис. 4). Так, на экспериментальной площадке «Автопарк» (ПП₃) соцветия и цветки *S. josikaea* полностью сформированы на 100 %, в контроле – на 73 %.

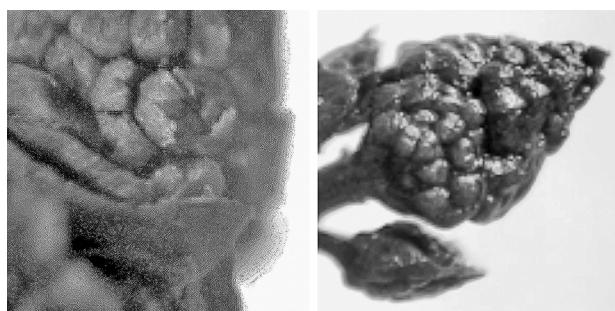


Рис. 4. Смыкание чашелистиков, сформированный цветок *Syringa josikaea* Jacq. (слева – зима 2014 года, увеличение 10 × 4; справа – весна 2015 года, увеличение 10 × 2,5)

Этот факт подтверждает данные о том, что у *S. josikaea*, в отличие от *S. vulgaris*, генеративные почки формируются как в год, предшествующий цветению, так и в течение года, когда происходит цветение [16]. При этом, как показали настоящие исследования, в условиях арктического климата г. Мурманска весной, после выхода растений из состояния зимнего покоя, заложение и дифференцировка цветков *S. josikaea* может происходить очень интенсивно.

В ходе исследования проведены измерения длины зачаточных соцветий. Получено, что в декабрьских образцах почек длина эмбриональных соцветий варьирует в пределах 500–

2200 мкм (табл. 3) по площадкам г. Мурманска и статистически значимо отличается ($t_{\phi} = 3,3 - 7,4$ при $t_{kp} = 2,76$, $p \leq 0,05$) от длины соцветий (1300–4000 мкм) в весенний период в образцах контроля, сквера возле ТЦ «Мир» (ПП₁) и сквера возле остановки Автопарк (ПП₃). Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях атлантико-арктического климата у *S. josikaea*, интродуцированной на высокоширотной урбанизированной территории, в весенний период начинается интенсивный рост эмбриональных соцветий и они значительно увеличиваются в размерах. Кроме того, выявлены различия в размерах соцветий по районам города в зимнее время: значимо ($t_{\phi} = 4,1 - 4,4$ при $t_{kp} = 2,76$, $p \leq 0,05$) отличаются показатели размеров в контроле, в сквере возле ТЦ «Мир» (ПП₁) и в сквере по ул. Шевченко (ПП₄). В весенний период данные различия нивелируются. Самые крупные соцветия *S. josikaea* зимой сформированы на площадке ул. Шевченко (ПП₄), к маю максимальных размеров достигают зачаточные соцветия в пробах экспериментальной площадки Автопарк (ПП₃) (табл. 3).

Цветение сирени венгерской на широте г. Мурманска начинается в первой декаде июля. В других северных городах России, но на более низких широтах, цветение данного вида отмечается во второй половине мая – середине июня [4], [18]. Цветение *S. josikaea* летом 2015 года началось на всех экспериментальных площадках и в контроле практически синхронно – 10–11 июля. Однако окончание цветения различалось по площадкам: раньше всего (18 июля) сирень отцвела в сквере у ТЦ «Мир», 20 июля – в сквере на ул. Ленинградской, 21 июля – в скверах у остановок ул. Шевченко (ПП₄) и Автопарк (ПП₃), в конт-

Таблица 3

Длина зачаточных соцветий *Syringa josikaea* в г. Мурманске (в мкм)

Период	КП	ПП ₁	ПП ₂	ПП ₃	ПП ₄
Декабрь 2014 года	1100 ± 100	500 ± 100	2100 ± 500	900 ± 100	2200 ± 200
Май 2015 года	3000 ± 600	2300 ± 200	1300 ± 100	4000 ± 400	3100 ± 500

Примечание. КП – контрольная площадка в п. Сафоново; ПП₁ – сквер у ТЦ «Мир»; ПП₂ – сквер в районе ул. Ленинградской; ПП₃ – сквер у ост. Автопарк; ПП₄ – сквер у ост. Шевченко.

роле – 18 июля. Продолжительность цветения у ТЦ «Мир» составила 7 суток, на ПП₂ – 10 суток, на ПП₃, ПП₄ – 11 суток, в контроле – 7 суток. Таким образом, выявленные различия в ходе флорального органогенеза сирени в разных районах г. Мурманска не оказались на начале цветения, и только отчасти – на его продолжительности.

Данные по срокам заложения соцветий и органогенезу цветков у сиреней различаются в зависимости от вида, климатической зоны и сроков цветения [14], [16], [28].

Исследования флорального органогенеза соцветий и тканевой дифференцировки органов цветка у близкого *S. josikaea* европейского вида – *S. vulgaris* на территории Восточной Европы показало, что примордии чашелистиков и лепестков появляются в середине июля, до конца октября идут процессы их тканевой дифференцировки, затем наступает зимний покой [28]. После выхода из глубокого зимнего покоя дифференциация чашелистиков и лепестков продолжается и значительно ускоряется в марте – апреле [28]. Примордии тычинок появляются у зачатков цветков *S. vulgaris* в начале августа. В середине августа происходит дифференциация на тычиночные нити и пыльники. После выхода из состояния покоя в начале марта начинаются активная дифференцировка спорогенной ткани и формирование материнских клеток микроспор [28], к концу апреля пыльцевые зерна полностью сформированы. Заложение гинецея у *S. vulgaris* происходит в середине августа. В сентябре плодолистики вытягиваются в длину и формируются меристематические клетки [28].

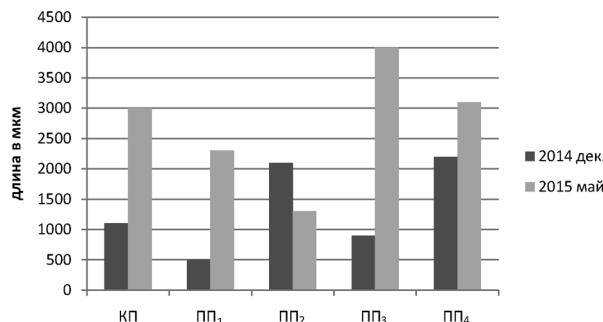


Рис. 5. Длина зачаточных соцветий *Syringa josikaea* в г. Мурманске (в мкм). Обозначения: КП – контрольная площадка в п. Сафоново; ПП₁ – район ТЦ «Мир»; ПП₂ – парк в районе ул. Ленинградской; ПП₃ – ост. Автопарк; ПП₄ – ост. Шевченко

По данным З. С. Луневой [14], у *S. josikaea* начало закладки соцветий происходит в конце июня, дифференциация длится в течение июля – сентября. В Иркутске этот процесс начинается в первых числах июля и заканчивается к середине сентября [16]. В г. Бишкеке [16] формирование репродуктивных почек отмечено в первой декаде июня, после окончания цветения. К концу июня в зачаточных цветках сформирован оклоцветник, в первой декаде августа – все органы в виде меристематических бугорков. В зиму *S. josikaea* уходит с хорошо развитыми оклоцветником, тычинками, зачатками плодолистиков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предыдущими исследованиями [16] показано, что у *S. josikaea*, в отличие от других видов сиреней, проявляется тенденция к увеличению периода формирования репродуктивных органов в течение двух вегетационных сезонов. У части соцветий и цветков осенью уже пройдены основные этапы органогенеза, в то же время отдельные генеративные почки уходят в зиму в стадии формирования осей соцветия. Именно такой особенностью развития авторы объясняют длительное цветение данного вида. В исследованиях И. Г. Пенкиной [16] показано, что род *Syringa* L. можно отнести к группе древесных растений, закладывающих генеративные органы в год, предшествующий цветению. При этом автор указывает, что *S. josikaea* в данном случае является исключением.

Исследования, проведенные в условиях арктического климата г. Мурманска, показали, что тенденция пролонгирования периода флорального органогенеза еще более усиливается при интродукции *S. josikaea* в условиях высоких широт. Заложение зачатков соцветий и цветков у сирени венгерской на широте г. Мурманска может происходить за год до цветения, тогда в состояние зимнего покоя соцветия *S. josikaea* уходят с зачатками цветков разного уровня дифференциации: на ранних этапах развития – цветковые бугорки, зачатки чашелистиков, зачатки лепестков, на более поздних этапах органогенеза – с бугорками тычинок и плодолистиков, со сформированными цветками. Кроме того, дифференцировка осей соцветий и флоральный органогенез у *S. josikaea* могут начинаться весной, сразу после выхода из состояния зимнего покоя. При этом данный процесс происходит настолько активно, что за два – три месяца большая часть цветков в соцветии

достигает поздних этапов органогенеза. Это подтверждает уже известный факт, что у видов, успешно интродуцируемых в северных широтах, отмечается более интенсивная дифференциация органов цветка [16]. По видимому, выявленная асинхронность флорального органогенеза у растений сирени разных ценопопуляций является проявлением поливариантности развития, когда в экстремальных для вида климатических условиях реализуется его генетический потенциал и проявляется высокий уровень адаптивных реакций. Известно, что *S. josikaea* – реликтовый вид, в естественных условиях произрастающий в горных районах. В. Л. Комаров [12] предполагал, что *Syringa* L. является родом третичного периода, который в свое время был широко распространен в Старом Свете, в период повышенной геологической активности ареал рода был отнесен на юг. Согласно М. Г. Попову [19], виды рода *Syringa* L. росли в преобладающих мезотермальных лесах на северной окраине аркотретичной флоры, отступающих к югу под влиянием плейстоценового ледника. *S. josikaea* как вид сформировался в условиях континентального климата [17], ему свойственны высокая экологическая пластиичность и устойчивость. По видимому, *S. josikaea* является видом, для которого характерна широкая норма реакции, что позволяет успешно

не только вегетировать, но и цвести в условиях полярного дня и низких температур на урбанизированных территориях арктического региона. Такая многовариантность развития уже выявлена у аборигенных видов растений Субарктики, когда под воздействием факторов среды, в частности температуры, в условиях высоких широт наблюдается поливариантное прохождение онтогенеза, что выражается в изменении продолжительности его этапов, разной скорости заложения органов, интенсивности ветвления и образования репродуктивных органов [2]. Для интродуцированных видов древесных растений в условиях арктической урбанизированной территории данные по поливариантности флорального органогенеза получены впервые.

В то же время результаты исследований вызывают ряд вопросов. В частности, с чем связана асинхронность в ходе репродуктивного развития *S. josikaea* в разных районах Мурманска? Возможно, причиной могут быть различный возраст исследуемых насаждений, различие микроклиматических условий и т. д. Для ответа на эти вопросы необходимы дальнейшие более детальные исследования флорального органогенеза древесных интродуцентов в условиях урбанизированных территорий Евро-Арктического региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булыгин Н. Е. Дендрология. Л.: Агропромиздат, 1991. 352 с.
- Василевская Н. В. Поливариантность онтогенетических процессов растений в условиях высоких широт. Мурманск: МГПУ, 2007. 230 с.
- Василевская Н. В., Морозова Д. А. Тератоморфизм пыльцы *Syringa josikae* Jacq. при интродукции на урбанизированных территориях Российской Арктики // Ученые записки Петропавловского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 7–13.
- Видякина А. А., Семенова М. В. Фенологические наблюдения за развитием вегетативных и генеративных органов *Syringa Josikae* Jacq. в различных районах г. Тюмени // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтования. 2009. № 9. С. 142–145.
- Герасимова А. А. Фенологический мониторинг древесно-кустарниковой растительности г. Тюмени: Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2015. 273 с.
- Гонтарь О. Б., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н., Коробейникова Н. М., Шлапак Е. П., Носатенко О. Ю. Мониторинг состояния древесных насаждений на некоторых объектах озеленения в центральной части города Мурманска // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. № 3 (2). Т. 15. С. 621–625.
- Гонтарь О. Б., Жиро В. К., Казаков Л. А., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н. Зеленое строительство в городах Мурманской области. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2010. 292 с.
- Гонтарь О. Б., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н., Жиро В. К. Этапы создания и анализ особенностей ассортимента декоративных древесных растений для оптимального озеленения урбанизированных территорий Крайнего Севера // Вестник МГТУ. 2011. Т. 14. № 3. С. 577–582.
- Жакова С. Н. Репродуктивная биология некоторых видов и культиваров рода Сирень (*Syringa* L.): Дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2015. 196 с.
- Жакова С. Н., Новоселова Л. В. Эмбриологические особенности строения и развития репродуктивных структур некоторых культиваров *Syringa vulgaris* L. // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 9 (184). С. 101–107.
- Кирина И. Б. Особенности прохождения органогенеза у разных сортов жимолости // Достижения науки и техники АПК. 2010. № 8. С. 27–28.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
- Кочарян К. С. Эколого-экспериментальные основы зеленого строительства в крупных городах. М.: Наука, 2000. 184 с.
- Лунева З. С., Михайлов Н. Л., Судакова Е. А. Сирень. М.: Агропромиздат, 1989. 256 с.
- Мартынов Л. Г. Интродукция видов рода Сирень (*Syringa*) в условиях ботанического сада подзоны средней тайги // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2013. № 4. С. 25–31.
- Пенкина И. Г. Сирени в Чуйской долине. Фрунзе: ИЛИМ, 1978. 56 с.
- Полякова Н. В. Биологические особенности представителей рода *Syringa* L. при интродукции в Башкирском Предуралье: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2010. 188 с.
- Полякова Н. В., Путенихин В. П. Цветение сиреней в Башкирском Предуралье // Известия Самарского НЦ РАН. 2010. № 1 (3). С. 801–803.

19. Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М.: МОИП, 1949. 303 с.
20. Селенина Е. А., Седенин Н. А., Захарова М. А. Адаптация устьичного аппарата у тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), сирени венгерской (*Syringa josikaea* Jacq. ex Rchb.) и яблони сибирской (*Malus baccata* (L.) Borkh.) к неблагоприятным условиям городской среды г. Красноярска // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 2011. Вып. 44. С. 98–105.
21. Яковлев Б. А. Климат Мурманск. Л.: Гидрометеоиздат, 1972. 107 с.
22. Balaj N., Haxhinost L., Hasan F., Lushi I., Balaj F. The study of flowering shrubs (*Forsythia*, *Syringa*, *Cotoneaster*) cultivars in the environment architecture and urbane landscape // Research Journal of Agricultural Science. 2012. Vol. 44 (2). P. 145–151.
23. Brunsdon C., Comber L. Assessing the changing flowering date of the common lilac in North America: a random coefficient model approach // Geoinformatica. 2012. Vol. 16 (4). P. 675–690.
24. Dadpour M., Naghilo S., Peighambaroust S., Panahirad S., Aliakbari M., Movafeghi A. Comparison of floral ontogeny in wild – type and double flowered phenotypes of *Syringa vulgaris* (Oleaceae) // Scientia Horticulturae. 2011. Vol. 127 (4). P. 535–541.
25. Densow B., Strzalkowska-Abramek M. Characteristics of blooming and pollen in flowers of two *Syringa* species (f. Oleaceae) // Acta Agrobotanica. 2013. Vol. 66 (4). P. 67–71.
26. Dihoru G., Negrean G. The Red Book of Vascular Plants of Romania // Romanian Journal of Biology. 2009. № 54 (1). P. 101–114.
27. Jedrzejuk A., Lukaszewsk A. High temperatures applied at fall forcing disturb ovule development in *Syringa vulgaris* L. "Mme Florent Stepman" // Acta Physiologiae Plantarum. 2008. Vol. 30. Issue 5. P. 673–678.
28. Jedrzejuk A., Szlachetka W. Development of flower organs in common lilac (*Syringa vulgaris* L.) cv. Mme Florent Stepman // Acta Biologica Cracoviensis: Seris Botanica. 2005. Vol. 47. Issue 2. P. 41–52.
29. Lendvay B., Pedryc A., Holm M. Characterization of Nuclear Microsatellite Markers for the Narrow Endemic *Syringa josikae* Jack. Fil ex Rchb. // Notulae Botanicae Horti Arroboianici cluy – napoka. 2013. Vol. 41 (1). P. 301–305.
30. Naghilo S., Dadpour M., Gholamreza E., Peter K. Comparative study of inflorescence development in Oleaceae // American Journal of Botany. 2013. Vol. 100 (4). P. 647–663.
31. Su G., Cao Y., Li C., Yu X., Tu P., Choi X. Photochemical and pharmacological progress on the genus *Syringa* // Chemistry Central Journal. 2015. Vol. 9 (2). P. 1–12.
32. Wang H., Ge Q., Da J., Tao Z. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China // International Journal of Biometeorology. 2015. Vol. 59. Issue 8. P. 961–969.

Vasilevskaya N. V., Murmansk Arctic State University (Murmansk, Russian Federation)
Morozova D. A., Murmansk Arctic State University (Murmansk, Russian Federation)

DYNAMICS OF FLORAL ORGANOGENESIS OF *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. AT THE TIME OF INTRODUCTION IN CONDITIONS OF THE ARCTIC MURMANSK CLIMATE

Research data of the morpho-physiological analysis of the generative buds of *Syringa josikaea* Jacq., introduced in Murmansk, are presented. It is shown that in conditions of the Arctic climate the differentiation of axes of the inflorescence and organogenesis of flowers can occur both a year before flowering and in the spring period two or three months before its inception. The polyvariety of the floral organogenesis of the Hungarian lilac, growing in different districts of Murmansk has been revealed. Experimental data on the asynchronous processes of the lilac floral differentiation were first obtained in the Arctic.

Key words: *Syringa josikaea* Jacq., floral organogenesis, Arctic

REFERENCES

1. Bul'ygin N. E. *Dendrologiya* [Dendrology]. Leningrad, 1991. 352 p.
2. Vasilevskaya N. V. *Polivariantnost' ontogeneticheskikh protsessov rasteniy v usloviyah vysokikh shirok* [The polivariety of the ontogenetic processes of plants in high latitude conditions]. Murmansk, 2007. 230 p.
3. Vasilevskaya N. V., Morozova D. A. Teratomorphizm of pollen of *Syringa josikae* Jacq., introduced in the urbanized territories of the Russian Arctic [Teratomorfizm pyl'tsy *Syringa josikae* Jacq. pri introduktsii na urbanizirovannykh territoriyakh Rossiyskoy Arktiki]. Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 7–13.
4. Vid'yakina A. A., Semenova M. V. Phenological observations of the development of vegetative and generative organs of *Syringa josikae* Jacq. in various parts of Tyumen [Fenologicheskie nabлюдения за развиением vegetativnykh i generativnykh organov *Syringa Josikae* Jacq. v razlichnykh rayonakh goroda Tyumeni]. Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. 2009. № 9. P. 142–145.
5. Gerashimova A. A. *Fenologicheskiy monitoring drevesno-kustarnikovoy rastitel'nosti goroda Tyumeni: Dis. ... kand. biol. nauk* [Phenological monitoring of tree and shrub vegetation in Tyumen. PhD. biol. sci. diss.]. Tyumen, 2015. 273 p.
6. Gontar O. B., Svatkovskaya E. A., Trostenyuk N. N., Korobenikova N. M., Shpak E. P., Nosatenko O. Yu. Monitoring of the condition of tree plantations on some landscaping objects in the central part of Murmansk city [Monitoring sostoyaniya drevesnykh nasazhdeniy na nekotorykh ob'ektakh ozeleneniya v tsentral'noy chasti goroda Murmansk]. Izvestiya Samarskogo naychnogo tsentra RAN [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Science]. 2013. Vol. 15. № 3 (2). P. 621–625.
7. Gontar O. B., Zhivotov V. K., Kazakov L. A., Svatkovskaya E. A., Trostenyuk N. N. *Zelenoe stroitel'stvo v gorodakh Murmanskoy oblasti* [Green construction in the cities of the Murmansk region]. Apatity, 2010. 292 p.
8. Gontar O. B., Svatkovskaya E. A., Trostenyuk N. N., Zhivotov V. K. Stages of creation and analysis of the peculiarities of the assortment of ornamental woody plants for optimal landscaping of the urbanized territories of the Far North [Etapy sozdaniya i analiz osobennostey assortimenta dekorativnykh drevesnykh rasteniy dlya optimal'nogo ozeleneniya urbanizirovannykh territoriy Kraynego Severa]. Vestnik MGTU. 2011. Vol. 14. № 3. P. 577–582.

9. Z h a k o v a S. N. *Reproduktivnaya biologiya nekotorykh vidov i kul'tivarov roda Siren (Syringa L.): Dis. ... kand. biol. nauk* [Reproductive biology of some species and cultivars of the genus Lilac (*Syringa L.*). PhD. biol. sci. diss.]. Perm, 2015. 196 p.
10. Z h a k o v a S. N., N o v o s e l o v a L. V. Embryological features of the structure and development of ovules and embryo sacs of some species *Syringa L.* [Emбриологические особенности строения и развития семязачатков из зародышевых мешков некоторых видов *Syringa L.*]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015. № 9 (184). C. 101–107.
11. K i r i n a I. B. Features of the passage of organogenesis in different varieties of honeysuckle [Особенности прохождения органогенеза у разных сортов жимолости]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. 2010. № 8. C. 27–28.
12. K o m a r o v V. L. *Uchenie o vide u rasteniy* [The doctrine of the species in plants]. Moscow, Leningrad, 1940. 212 p.
13. K o c h a r y a n K. S. *Ekologo-eksperimental'nye osnovy zelenogo stroitel'stva v krupnykh gorodakh* [Ecological and experimental basis of green building in large cities]. Moscow, 2000. 184 p.
14. L u n e v a Z. S., M i k h a i l o v N. L., S u d a k o v a E. A. *Siren'* [Lilac]. Moscow, 1989. 256 p.
15. M a r t y n o v L. G. The introduction of species of the genus Lilac (*Syringa*) in the conditions of the botanical garden of the subzone of the middle taiga [Introduktsiya vidov roda Siren (*Syringa*) v usloviyakh botanicheskogo sada podzony sredney taigii]. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*. 2013. № 4. P. 25–31.
16. P e n k i n a I. G. *Sireni v Chuyskoy doline* [Lilacs in the Chui Valley]. Frunze, 1978. 56 p.
17. P o l y a k o v a N. V. *Biologicheskie osobennosti predstaviteley roda Syringa L. pri introduktsii v Bashkirskom Predural'e: Dis. ... kand. biol. nauk* [Biological features of representatives of the genus *Syringa L.* at introduction in the Bashkir Preduralie: PhD. biol. sci. diss.]. Ufa, 2010. 188 p.
18. P o l y a k o v a N. V., P u t e n i c h i n V. P. Blossoming of lilacs in the Bashkir Preduralye [Tsvetenie sirenii v Bashkirskom Predural'e]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Science]. 2010. № 1 (3). C. 801–803.
19. P o p o v M. G. *Ocherk rastitel'nosti i flory Karpat* [Essay of the vegetation and flora of the Carpathians]. Moscow, 1949. 303 p.
20. S e l e n i n a E. A., S e l e n i n N. A., Z a k h a r o v a M. A. Adaptation of the stomatal apparatus in poplar balsam (*Populus balsamifera* L.), lilac Hungarian (*Syringa josikaea* Jacq. ex Rchb.) and apple Siberian (*Malus baccata* (L.) Borkh.) to unfavorable urban environment in Krasnoyarsk [Adaptatsiya ust'ichnogo apparata y polypolya bal'zamicheskogo (*Populus balsamifera* L.), sirenii vengerskoy (*Syringa josikaea* Jacq. ex Rchb.) i yablonii sibirskoy (*Malus baccata* (L.) Borkh.) k neblagopriyatnym usloviyam gorodskoy sredy]. *Vestnik Irkutskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*. 2011. Vol. 44. P. 98–105.
21. Y a k o v l e v B. A. *Klimat Murmansk* [Climate of Murmansk]. Leningrad, 1972. 107 p.
22. B a l a j N., H a x h i n o s t o L., H a s a n i F., L u s h i I., B a l a j F. The study of flowering shrubs (*Forsythia*, *Syringa*, *Cotoneaster*) cultivars in the environment architecture and urbane landscape // Research Journal of Agricultural Science. 2012. Vol. 44 (2). P. 145–151.
23. B r u n s d o n C., C o m b e r L. Assessing the changing flowering date of the common lilac in North America: a random coefficient model approach // Geoinformatica. 2012. Vol. 16 (4). P. 675–690.
24. D a d p o u r M., N a g h i l o o S., P e i g h a m b a r d o u s t S., P a n a h i r a d S., A l i a k b a r i M., M o v a f e g h i A. Comparison of floral ontogeny in wild – type and double flowered phenotypes of *Syringa vulgaris* (Oleaceae) // Scientia Horticulturae. 2011. Vol. 127 (4). P. 535–541.
25. D e n s o w B., S t r z a l k o w s k a – A b r a m e k M. Characteristics of blooming and pollen in flowers of two *Syringa* species (f. Oleaceae) // Acta Agrobotanica. 2013. Vol. 66 (4). P. 67–71.
26. D i h o r u G., N e g r e a n G. The Red Book of Vascular Plants of Romania // Romanian Journal of Biology. 2009. № 54 (1). P. 101–114.
27. J e d r z e j u k A., L u k a s z e w s k a A. High temperatures applied at fall forcing disturb ovule development in *Syringa vulgaris* L. “Mme Florent Stepman”// Acta Physiologiae Plantarum. 2008. Vol. 30. Issue 5. P. 673–678.
28. J e d r z e j u k A., S z l a c h e t k a W. Development of flower organs in common lilac (*Syringa vulgaris* L.) cv. Mme Florent Stepman // Acta Biologica Cracoviensis: Seris Botanica. 2005. Vol. 47. Issue 2. P. 41–52.
29. L e n d v a y B., P e d r y c A., H o l m M. Characterization of Nuclear Microsatellite Markers for the Narrow Endemic *Syringa josikae* Jack. Fil ex Rchb. // Notulae Botanicae Horti Arrobotanici cluy – napoka. 2013. Vol. 41 (1). P. 301–305.
30. N a g h i l o o S., D a d p o u r M., G h o l a m r e z a E., P e t e r K. Comparative study of inflorescence development in Oleaceae // American Journal of Botany 2013. Vol. 100 (4). P. 647–663.
31. S u G., C a o Y., L i C., Y u X., T u P., C h a i X. Photochemical and pharmacological progress on the genus *Syringa* // Chemistry Central Journal. 2015. Vol. 9 (2). P. 1–12.
32. W a n g H., G e Q., D a J., T a o Z. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China // International Journal of Biometeorology. 2015. Vol. 59. Issue 8. P. 961–969.

Поступила в редакцию 19.04.2017