

УДК 581.162.1:581.331.2:582.973+634.1.054

Биология опыления и проявление партенокарпии у *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae)

Pollination biology and manifestation of parthenocarpy in *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae)

И. Г. Боярских

I. G. Boyarskikh

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: irina_2302@mail.ru

Реферат. Проведена оценка фертильности пыльцы, самоплодности и взаимоопыляемости у образцов жимолости синей разного эколого-географического и генетического происхождения при интродукции в лесостепи Приобья. На северо-востоке Китая изучены характеристики плодов гибридного сорта 'Берель' при разных условиях опыления. Результаты исследований показали значительное варьирование фертильности пыльцевых зерен, завязываемости плодов, их массы и количества семян при автогамии и в различных вариантах перекрестного опыления сортов жимолости синей. Впервые для *Lonicera caerulea* L. s. l. отмечено проявление партенокарпии на фоне массового хлороза листьев.

Summary. The fertility of pollen, self-fertilization and interpollination of blue honeysuckle cultivars of various origins in the Ob steppe were assessed. The characteristics of fruits of the cultivar 'Berel' in the northeast of China in different conditions of pollination were studied. The results obtained showed significant variations in pollen fertility, fruit set, their weight and seed quantity after autogamy and different variants of cross-pollinating cultivars of blue honeysuckle. The first time for the *Lonicera caerulea* L. s. l. we observed the appearance of parthenocarpy in conjunction with mass leaf chlorosis.

В настоящее время в мире растительное сырье служит источником получения более трети всех лекарственных веществ и практически всех биологически активных добавок (БАД) к пище. Большое количество работ, как в России, так и за рубежом посвящено поиску и использованию новых нетрадиционных растений в качестве источников биологически активных веществ для фармации или как компонентов БАД. Одним из таких видов является жимолость синяя (*Lonicera caerulea* L. s. l.) – высокоценная ягодная культура, её плоды и листья могут быть использованы как источник природных антиоксидантов, природных красителей и как функциональный компонент продуктов питания (Стрельцина и др., 2006; Боярских и др., 2011, 2014), а также представляют собой полезное дополнение для профилактики ряда хронических заболеваний, например, рака, сахарного диабета, сердечно-сосудистых и нейродегенеративных заболеваний (Jurikova et al., 2012). В связи с этим последние десятилетия во многих странах с умеренным климатом значительно активизировалось введение жимолости синей в культуру. Несмотря на большой интерес исследователей в разных странах к *L. caerulea*, практически не ведутся работы по репродуктивной биологии этого вида. Отсутствие знаний особенностей биологии опыления и оплодотворения приводит к серьезным ошибкам при реализации программ по широкому введению новой культуры в производство. Для промышленного выращивания или включения в селекцию чаще всего используют сорта, созданные в России. Обследование питомников провинции Хейлунцзян (Китай), проведенное нами в 2014 г. показало, что в промышленных масштабах размножается только один сорт российской селекции – 'Берель', выделенный по комплексу хозяйственно-ценных признаков в коллекционных насаждениях отдельных хозяйств на северо-востоке Китая. Этот сорт, получен в результате опыления отборной формы № 12–19 ('Сириус') из Рудного Алтая смесью пыльцы сортов камчатского происхождения – 'Голубое веретено', 'Синяя птица', 'Лазурная'. Гибрид характеризуется комплексом выдающихся хозяйственно ценных признаков – высокой урожайностью (до 6,0 кг/куст), прочным прикреплением достаточно крупных (до 1,6 г) плодов хорошего вкуса (4,3 балла), ранним вступлением в плодоношение (на 3-й год после посадки), а также очень высоким содержанием биологически активных полифенолов. (Жолобова, Прищепина, 2003; Боярских и др., 2011). Известно, что *L. caerulea* относится к самобесплодным видам растений, при опылении пыльцой одного сорта плоды не завязываются совсем или завязываются в малом количестве мелкие бессемянные плоды (Плеханова, 1982). Односортные насаждения вели к практически полной бесплодности растений *L. caerulea*. Между тем, в отчетах одного из хозяйств уезда Му-

лин провинции Хейлунцзянь в поселке Гунхе, показывалось наличие урожая плодов на односортовой (сорт 'Берель') плантации жимолости синей. Это вызывало противоречие с полученными ранее данными по самоплодности *L. caerulea*. В данной работе представлены результаты изучения особенностей репродуктивной биологии *L. caerulea* – фертильность пыльцы, взаимоопыляемость, семенная продуктивность и масса плодов в различных вариантах опыления сортов. С целью изучения особенностей плодоношения сорта 'Берель' в условиях отсутствия перекрестного опыления, а также выявления возможных причин проявления самоплодности было организовано обследование плантаций жимолости синей в провинции Хейлунцзянь.

Исследования особенностей репродуктивной биологии проводились в г. Новосибирске в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (ЦСБС) в лесостепной зоне юга Западной Сибири. Материалом для исследований были производные отборной формы (о.ф.) 'Старт' из камчатской популяции (*L. caerulea* subsp. *kamtschatica* (Sevast.) Gladkova) – 'Голубое веретено', 'Синяя птица', 'Лазурная' и 'Герда'; сеянцы о.ф. 'Дельфин' из Приморского края (*L. caerulea* subsp. *venulosa* (Maxim.) Worosh.) – 'Томичка', 'Парабельская', 'Памяти Гидзюка', 'Васюганская' и 'Нарымская'; сеянцы дикорастущей жимолости из Рудного Алтая (*L. caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova) – 'Бархат', 'Салют', 'Галочка', 'Сириус', 'Селена', 'Огненный опал', а также гибрид между образцами алтайского и камчатского происхождения – 'Берель'. Завязываемость плодов, их массу и семенную продуктивность изучали при само- и перекрестном опылении 8 отдельно взятых сортов. Контролем служили варианты при естественном свободном опылении. Полевые опыты проводились в течение четырех лет. Все варианты опыления размещали на разных кустах сорта, в трехкратной повторности. Число двцветников – не менее 100 в каждой повторности. Для изоляции цветков использовали марлевые мешки. Цветки изолировали за 3–5 дней до начала цветения. Пыльцу заготавливали из окрашенных желтых бутонов, подсушивали на рассеянном свете и хранили в эксикаторе в стеклянных пузырьках (Программа и методика..., 1999). Оценка фертильности пыльцы проводилась в течение 1999–2014 гг. ацетокарминовым методом (Singh, 2003) с использованием светового микроскопа "Carl Zeiss" Primo Star в Центре коллективного пользования ЦСБС. Опыление выполняли в фазу массового цветения 2–3 раза под каждым изолятором, с интервалом 1–2 дня. В период полного созревания учитывали число завязавшихся плодов, среднюю массу 1 плода в каждом варианте опыления и число выполненных семян и неразвившихся семязачатков. Полученные данные обрабатывались методами математической статистики (Glantz, 2012) с применением пакета прикладных программ «Excel». Лучшими опылителями считались те сорта, которые обеспечили процент завязавшихся плодов выше контроля, равный или близкий к нему. Сорта, обеспечивающие завязывание плодов на уровне 50–70 % к контролю, выделялись в группу допустимых опылителей. Сорта, давшие процент завязывания плодов ниже 50 % к контролю, рассматривались как плохие опылители.

Изучение характеристик плодов сорта жимолости синей 'Берель' проводились в 2014 г. в Китае на юго-востоке провинции Хейлунцзянь в пос. Гунхе уезда Мулин – в предгорье Манчжуро-Корейских гор, в поселке Вуцзими уезда Шанчжи и на экспериментальном участке Северо-восточного агроуниверситета (г. Харбин) – в лесостепной зоне. Для сравнения использовались данные по описанию плодов, выполненные в 2000 и 2014 годах на интродукционном участке ЦСБС. В пос. Гунхе плантация была заложена только одним сортом 'Берель', в поселке Вуцзими совместно выращивали два близкородственных сорта 'Берель' и 'Синяя птица', на экспериментальном участке Северо-Восточного агроуниверситета, также как и в ЦСБС, в коллекции кроме сорта 'Берель' насчитывалось более 100 сортов различного эколого-географического и генетического происхождения. Оценивали среднюю массу, длину и ширину плодов, их семенную продуктивность, а также диапазон варьирования этих показателей.

Успех оплодотворения в большой степени зависит от жизнеспособности пыльцевых зерен. Анализ пыльцы показал ее высокую морфологическую полноценность у образцов камчатского и приморского происхождения. При окрашивании ацетокармином фертильность пыльцы образцов *L. caerulea* subsp. *kamtschatica* в среднем составила $96,2 \pm 1,5$ % с коэффициентом вариации (C_v) 4,1 %. Для образцов *L. caerulea* subsp. *venulosa* фертильность пыльцевых зерен была $91,2 \pm 3,4$ %, но отмечались более значительные колебания по годам ($C_v = 9,2$ %). Большим диапазоном изменчивости фертильности пыльцы от 0,8 до 98,6 %, $C_v = 67,2$ % характеризовались сорта алтайского происхождения и гибриды, полученные с их участием. Большое количество дефектных пыльцевых зерен было обнаружено при исследовании пыльцы сортов 'Галочка', 'Сириус', 'Бархат', 'Салют' и 'Берель'. Высоким качеством пыльцы, не зависящим от условий выращивания, характеризуются сорта 'Огненный Опал' (91,6–97,5 %) и 'Селена' (87,3–96,6 %).

Самонесовместимость в прямой степени влияет на продуктивность, поскольку является основой генетического контроля полового размножения растений. Односортные насаждения, как и неблагоприятные по-

годные условия в период цветения и созревания плодов, затрудняющие перекрестное опыление с помощью насекомых, обуславливают практически полную бесплодность. Полученные нами результаты изучения завязываемости плодов при само- и перекрестном опылении показали, что исследованные нами сортаобразцы *L. caerulea* практически самобесплодны. После принудительного самоопыления цветков в среднем по годам наблюдалось образование 0,9–10,5 % плодов (табл. 1), в частности при опылении сорта ‘Берель’ собственной пыльцой в течение 4 лет завязываемость плодов составляла в среднем 0,9 % и изменялась в зависимости от погодных условий года пределах 0–4,7 % (Боярских, 2004). У отдельных сортов после самоопыления отмечалось формирование небольшого количества плодов. За период от цветения до созревания они немного увеличивались в размерах, достигая 1/3–1/2 массы плодов, полученных от перекрестного опыления. При наступлении фазы «массового созревания» плоды приобретали типичную сине-голубую окраску и были в большей степени бессемянными. Единичные завязавшиеся семена при посеве всходов не давали.

Таблица 1

Завязываемость плодов жимолости синей в зависимости от сорта-опылителя

Опыляемый сорт	Сорт-опылитель								Свободное опыление (контроль)
	Берель	Голубое веретено	Золушка	Камчадалка	Памяти Гидзюка	Парабельская	Томичка	Салют	
Берель	<u>0,9</u> 1,5	<u>39,6</u> 67,1	<u>24,5</u> 41,5	<u>29,6</u> 50,2	<u>36,2</u> 61,7	<u>29,6</u> 50,5	44,6 75,7	<u>26,7</u> 45,6	59,0
Голубое веретено	<u>23,3</u> 43,9	<u>9,3</u> 17,5	<u>28,9</u> 48,6	<u>39,0</u> 65,7	<u>41,0</u> 69,0	<u>39,5</u> 66,5	41,6 70,0	<u>11,4</u> 19,2	52,9
Золушка	<u>27,3</u> 49,9	<u>14,0</u> 25,6	<u>3,2</u> 5,8	42,6 77,9	40,2 73,5	<u>32,2</u> 58,8	42,6 77,8	<u>24,4</u> 44,6	54,7
Камчадалка	<u>13,4</u> 35,6	<u>22,6</u> 62,7	<u>20,6</u> 54,6	<u>8,1</u> 21,5	29,9 79,4	28,0 74,4	<u>20,2</u> 53,5	<u>18,6</u> 49,5	37,7
Памяти Гидзюка	<u>24,5</u> 47,3	38,0 73,5	<u>27,8</u> 53,7	<u>26,4</u> 51,1	<u>10,5</u> 20,2	<u>20,0</u> 38,6	<u>15,8</u> 30,5	<u>12,0</u> <u>23,2</u>	51,8
Парабельская	<u>25,4</u> 46,3	42,1 76,7	45,2 82,4	40,4 73,6	<u>21,6</u> 39,3	<u>8,2</u> 14,9	<u>34,0</u> 61,9	<u>13,3</u> 24,2	54,9
Томичка	<u>35,1</u> 54,9	53,4 83,4	<u>38,0</u> 59,3	<u>41,1</u> 64,2	<u>38,1</u> 59,5	<u>25,5</u> 39,9	<u>6,0</u> 9,4	<u>18,3</u> 28,5	64,0
Салют	<u>16,0</u> 29,7	<u>27,2</u> 50,4	<u>30,2</u> 56,0	<u>31,7</u> 58,7	38,4 71,1	<u>27,1</u> 50,2	<u>31,1</u> 57,6	<u>3,4</u> 6,3	53,9

Примечание. В числителе – средняя завязываемость плодов, %; в знаменателе – процент к контролю. Жирным шрифтом выделены лучшие по совместимости варианты опыления.

Изучение взаимоопыляемости форм и сортов *L. caerulea*, проведенное в прежние годы в различных НИИ России и за рубежом, в большинстве случаев показало хорошее переопыление форм, относящихся к подсекции *Caeruleae* и имеющих одинаковый набор хромосом (Жолобова, Прищепина, 2003; Плеханова, 1994; Vožek, 2012). Скрещиваемость между ди- и тетраплоидными видами жимолости из подсекции *Caeruleae* возможно, однако завязываемость плодов и выход полноценных семян очень низкие, а жизнеспособность триплоидных ($2n = 27$) гибридов снижена (Плеханова, 1994; Miyashita, Hoshino, 2015). В наших исследованиях при искусственном перекрестном опылении изучаемых сортов *L. caerulea* процент завязавшихся плодов, их масса и количество семян сильно варьировали в зависимости от сорта-опылителя (табл. 1, 2). Низким процентом завязываемости плодов характеризовались варианты опыления, где в качестве опылителей использовали сорта ‘Берель’ и ‘Салют’. Отрицательное воздействие на оплодотворение оказало низкое качество пыльцы, наблюдаемое нами у этих сортов, о чем уже упоминалось выше. Относительно низкую завязываемость в сочетании с небольшой массой плодов и количеством семян в них имели комбинации опыления, где в качестве родительских форм использовались близкородственные сорта – Голубое веретено×Золушка, Золушка×Голубое веретено, Памяти Гидзюка×Парабельская, Памяти Гидзюка×Томичка, Парабельская×Памяти Гидзюка, Томичка×Парабельская и Берель×Золушка. Процент полезной завязи от-

Таблица 2

Изменчивость массы плодов жимолости синей и числа семян в зависимости от сорта-опылителя

Опыляемый сорт	Сорт – опылитель								Свободное опыление (контроль)
	Берель	Голубое веретено	Золушка	Камчадалка	Памяти Гидзюка	Парабельская	Томичка	Салют	
Берель	$\frac{0,35 \pm 0,01}{0}$	$\frac{0,61 \pm 0,01}{12 \pm 1,1}$	$\frac{0,56 \pm 0,06}{7,1 \pm 2,4}$	$\frac{0,6 \pm 0,1}{6,7 \pm 3,04}$	$\frac{0,64 \pm 0,03}{8,0 \pm 0,2}$	$\frac{0,57 \pm 0,04}{7,7 \pm 3,3}$	$\frac{0,62 \pm 0,03}{8,9 \pm 1,2}$	$\frac{0,45 \pm 0,06}{4,8 \pm 0,9}$	$\frac{0,63 \pm 0,02}{10,2 \pm 1,6}$
Голубое веретено	$\frac{0,44 \pm 0,07}{4,1 \pm 0,9}$	$\frac{0,37 \pm 0,02}{1,1 \pm 0,2}$	$\frac{0,6 \pm 0,1}{4,1 \pm 3,2}$	$\frac{0,67 \pm 0,06}{8,7 \pm 6,2}$	$\frac{0,73 \pm 0,09}{14,8 \pm 0,1}$	$\frac{0,67 \pm 0,03}{6,4 \pm 2,2}$	$\frac{0,73 \pm 0,1}{17,4 \pm 4,3}$	$\frac{0,40 \pm 0,03}{1,4 \pm 0,07}$	$\frac{0,92 \pm 0,03}{15,8 \pm 1,5}$
Золушка	$\frac{0,50 \pm 0,06}{1,9 \pm 0,5}$	$\frac{0,50 \pm 0,01}{1,8 \pm 0,5}$	$\frac{0,47 \pm 0,08}{0,9 \pm 0,05}$	$\frac{0,7 \pm 0,1}{5,8 \pm 2,1}$	$\frac{0,76 \pm 0,19}{5,9 \pm 1,5}$	$\frac{0,60 \pm 0,1}{5,9 \pm 1,6}$	$\frac{0,80 \pm 0,03}{9,9 \pm 3,5}$	$\frac{0,43 \pm 0,3}{1,8 \pm 0,5}$	$\frac{0,84 \pm 0,05}{9,8 \pm 3,1}$
Камчадалка	$\frac{0,44 \pm 0,01}{5,2 \pm 3,7}$	$\frac{0,7 \pm 0,1}{9,5 \pm 1,8}$	$\frac{0,6 \pm 0,1}{4,6 \pm 1,2}$	$\frac{0,24 \pm 0,06}{0,3 \pm 0,3}$	$\frac{0,68 \pm 0,14}{11,9 \pm 0,3}$	$\frac{0,52 \pm 0,08}{7,6 \pm 1,5}$	$\frac{0,60 \pm 0,03}{3,3 \pm 1,8}$	$\frac{0,43 \pm 0,01}{4,8 \pm 2,4}$	$\frac{0,74 \pm 0,06}{9,7 \pm 1,6}$
Памяти Гидзюка	$\frac{0,5 \pm 0,1}{4,7 \pm 2,4}$	$\frac{0,72 \pm 0,09}{13,2 \pm 3,7}$	$\frac{0,58 \pm 0,09}{8,2 \pm 3,0}$	$\frac{0,46 \pm 0,03}{7,3 \pm 2,7}$	$\frac{0,25 \pm 0,07}{1,2 \pm 1,1}$	$\frac{0,37 \pm 0,06}{4,6 \pm 2,7}$	$\frac{0,43 \pm 0,1}{3,7 \pm 1,2}$	$\frac{0,32 \pm 0,07}{2,4 \pm 0,9}$	$\frac{0,81 \pm 0,05}{15,1 \pm 0,8}$
Парабельская	$\frac{0,54 \pm 0,06}{6,9 \pm 2,3}$	$\frac{0,64 \pm 0,08}{18,3 \pm 1,6}$	$\frac{0,78 \pm 0,08}{15,2 \pm 3,7}$	$\frac{0,63 \pm 0,05}{10,4 \pm 2,7}$	$\frac{0,41 \pm 0,04}{5,4 \pm 2,3}$	$\frac{0,31 \pm 0,02}{1,5 \pm 0,6}$	$\frac{0,65 \pm 0,08}{9,4 \pm 2,1}$	$\frac{0,30 \pm 0,02}{3,2 \pm 1,6}$	$\frac{0,67 \pm 0,03}{13,3 \pm 1,6}$
Томичка	$\frac{0,42 \pm 0,01}{8,5 \pm 0,6}$	$\frac{0,53 \pm 0,04}{13,0 \pm 2,1}$	$\frac{0,57 \pm 0,09}{12,3 \pm 0,1}$	$\frac{0,54 \pm 0,09}{7,5 \pm 3,6}$	$\frac{0,46 \pm 0,09}{10,2 \pm 4,6}$	$\frac{0,36 \pm 0,09}{3,7 \pm 1,7}$	$\frac{0,21 \pm 0,04}{0,8 \pm 0,8}$	$\frac{0,31 \pm 0,07}{6,6 \pm 5,0}$	$\frac{0,59 \pm 0,01}{12,9 \pm 2,8}$
Салют	$\frac{0,36 \pm 0,08}{4,0 \pm 2,8}$	$\frac{0,51 \pm 0,07}{6 \pm 1}$	$\frac{0,49 \pm 0,05}{5,2 \pm 0,3}$	$\frac{0,55 \pm 0,09}{6,9 \pm 2,0}$	$\frac{0,51 \pm 0,09}{5,1 \pm 1,4}$	$\frac{0,42 \pm 0,04}{3,2 \pm 1,4}$	$\frac{0,56 \pm 0,1}{7,6 \pm 0,6}$	$\frac{0,30 \pm 0,04}{0,8 \pm 0,5}$	$\frac{0,57 \pm 0,03}{6,6 \pm 1,1}$

Примечание. $X \pm S_x$ – среднее с ошибкой; в числителе – масса 1 плода (г); в знаменателе – число семян в плоде (шт.).

носителем контроля (свободное опыление) в этих вариантах опыления колеблется в пределах от 25,6 до 48,6 % (табл. 1). Такая частичная совместимость или полусовместимость может быть обусловлена генетическим контролем реакции несовместимости пыльцы и тканей пестика. В соответствии с гипотезой Иста и Мангельсдорфа (East, Mangelsdorf, 1925) подтвержденной молекулярными исследованиями последних лет (Williams et al., 2013), растения генотипа S_1S_2 содержат в диплоидных клетках столбика оба аллеля несовместимости, а в гаплоидных пыльцевых зернах при самоопылении либо аллель S_1 , либо S_2 . Как пыльца S_1 , так и пыльца S_2 , подавляются в тканях столбика, несущего те же факторы. При переопылении растений с гаметофитным контролем несовместимости в пределах семьи, что мы имели в вышеперечисленных случаях, вероятно скрещивание гетерозиготы $S_1S_2 \times S_2S_3$. В результате происходит частичное ослабление барьера несовместимости в связи с присутствием среди пыльцевых зерен как несовместимых с тканями пестика S_2 , так и не вызывающих эту реакцию S_3 . В зависимости от того, как произошло распределение S-аллелей S-локуса (локуса несовместимости) в потомстве, мы могли наблюдать межсортовую стерильность, частичную или полную совместимость мужского гаметофита и тканей пестика при переопылении близкородственных сортов. Лучшими опылителями могут быть те сорта, которые обеспечили процент завязавшихся плодов выше контроля, равный или близкий к нему. В группу плохих опылителей попали в первую очередь сорта, характеризующиеся низкой фертильностью пыльцы, и близкородственные сорта.

Обследование 1 га насаждений сорта 'Берель' в поселке Гунхе показало, что 4-летние растения этой плантации имеют достаточно высокую – 0,5–0,7 кг/куст продуктивность. Другие сорта *L. caerulea* на этой плантации отсутствовали. Локально было отмечено несколько растений местного вида *L. boczkarnikowae* Plekh. (syn. *L. regelyana* Wozkam.), имеющего диплоидный ($2n = 18$) набор хромосом (Плеханова, 1994). Представители *L. boczkarnikowae* не могли быть результативным опылителем для сорта 'Берель' с тетраплоидным набором хромосом ($2n = 36$). Как уже отмечалось выше, завязываемость плодов при переопылении ди- и тетраплоидных образцов жимолости очень низкая. Плоды, собранные с растений на плантации в поселке Гунхе, не имели семян и были более чем в 3 раза меньше по массе, по сравнению с плодами этого сорта на других участках в этой провинции, при различных условиях опыления и в Новосибирске в разные годы исследований (табл. 3). Проведенное ранее в условиях Новосибирска изучение взаимосвязи массы плодов *L. caerulea* s. l. с числом полноценных и суммарным числом завязавшихся семян показало наличие тесной положительной корреляционной связи (0,73–0,98 %, при $P < 0,001$) между массой плодов и числом выполненных семян у большинства изученных образцов жимолости синей. Несформировавшиеся семена в слабой степени влияли на изменение массы плодов (Боярских, 2004). Массовое завязывание бессемянных плодов (партенокарпия) у *L. caerulea* наблюдалось нами впервые, в литературе это явление для исследуемого вида ранее не отмечалось. На единичных в пределах этой плантации растениях аборигенного вида *L. boczkarnikowae* хлороз отсутствовал.

Таблица 3

Характеристика плодов жимолости синей 'Берель' в зависимости от условий опыления

Место выращивания	Длина плодов, см			Ширина плодов, см			Масса плодов, г			Число семян, шт		
	средняя	лимиты	Cv, %	средняя	лимиты	Cv, %	средняя	лимиты	Cv, %	средняя	лимиты	Cv, %
Новосибирск, 2014	1,5 ± 0,05	1,0–1,9	14	0,8 ± 0,03	0,6–1,0	15	0,6 ± 0,03	0,3–0,8	23	14,5 ± 1,6	3–23	124
Новосибирск, 2000	1,6 ± 0,68	1,1–2,1	21	1,0 ± 0,47	0,6–1,4	24	0,6 ± 0,05	0,2–1,1	43	4,5 ± 0,8	1–14	89
Харбин, 2014	1,8 ± 0,04	1,4–2,4	15	1,3 ± 0,05	0,8–1,8	22	1,3 ± 0,06	0,8–1,7	21	14,3 ± 1,0	4–25	75
Вуцзими, 2014	1,9 ± 0,06	1,5–2,5	13	1,2 ± 0,07	0,8–1,7	21	1,2 ± 0,06	0,8–1,6	20	2,5 ± 0,3	1–4	46
Гунхе, 2014	1,5 ± 0,02	1,2–1,7	8	0,8 ± 0,02	0,6–1,1	14	0,4 ± 0,02	0,2–0,5	20	0	0	

Пытаясь найти причину партенокарпии, мы обратили внимание на массовый межжилковый хлороз молодых листьев растений, который свидетельствует о нарушении минерального питания растений на этом участке. Вследствие этих нарушений может происходить и усиление синтеза фитогормонов, наблюдаемое по литературным данным (Веселов и др., 2007), на засоленных участках, под воздействием засухи и т. п. По всей видимости, существует взаимосвязь между физиологическими изменениями, вызывающими хлороз, и массовым проявлением партенокарпии у растений *L. caerulea*.

Явление партенокарпии (развитие плодов без оплодотворения) отмечается при воздействии на растение фитогормонов или различных химических реагентов, как правило, вызывающих биосинтез этих гормонов. Известно, что процессы развития семян и околоплодника тесно связаны, синхронизированы и находятся под контролем фитогормонов. Наиболее заметную роль в регуляции развития плодов играет ауксин. Экзогенная обработка натуральными и искусственными ауксинами не опыленных цветов вызывает рост плодов различных культурных растений, предполагается, что эти гормоны могут заменить сигналы, вызываемые опылением и оплодотворением. Эта гипотеза, подтверждается фактом, повышения уровня ауксина в органах цветка после оплодотворения семяпочек. Молекулярные анализы подтвердили важную роль, которую играет сигнализация ауксина в запуске и координации перехода от цветка к плоду. Предполагается, что рост завязи блокируется до опыления другими гормонами, и что ауксин участвует в дерепрессии роста завязи после оплодотворения (Pandolfini, 2009).

Результаты проведенных исследований позволяют предположить более полноценное перекрестное опыление сортов и реализацию их потенциальной продуктивности в насаждениях *L. caerulea* при использовании в совместных посадках сортов отдаленного генетического происхождения. При закладке плантаций с участием высокопродуктивных сортов 'Салют', 'Бархат', 'Берель' и гибридов с их участием, характеризующихся плохим качеством пыльцы, необходимо включение дополнительных сортов-опылителей. В условиях северо-востока Китая (провинции Хейлуцзян, уезд Мулин) в односортовых насаждениях жимолости синей происходит массовое завязывание и формирование бессемянных плодов (партенокарпия), вероятной причиной которого может быть нарушение минерального питания растений и изменение синтеза фитогормонов.

ЛИТЕРАТУРА

- Боярских И. Г.** Биологические особенности представителей *Lonicera caerulea* L. s. l.: автореф. дис.... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2004. – 16 с.
- Боярских И. Г., Юшкова Ю. В., Черняк Е. И., Морозов С. В.** Содержание биологически активных фенольных соединений в плодах *Lonicera caerulea* L. различного происхождения в условиях лесостепи Приобья // Вестн. Алтайского гос. аграрного ун-та, 2011. – № 3. – С. 39–46.
- Боярских И. Г., Васильев В. Г., Кукушкина Т. А.** Содержание флавоноидов и гидроксикоричных кислот в *Lonicera caerulea* (Carrifoliaceae) в популяциях Горного Алтая // Раст. ресурсы, 2014. – № 1. – С. 105–121.
- Веселов Д. С., Веселов С. Ю., Высоцкая Л. Б., Кубоярова Г. Р., Фархутдинов Р. Г.** Гормоны растений: регуляция концентрации, связь с ростом и водным обменом. – М.: Наука, 2007. – 158 с.
- Жолобова З. П., Прищепина Г. А.** Жимолость: История, состояние и перспективы культуры в Сибири. – Барнаул: АГАУ, 2003. – 108 с.
- Плеханова М. Н.** Изучение само и перекрестного опыления жимолости с помощью люминесцентной микроскопии // Бюл. ВИР, 1982. – № 126. – С. 53–58.
- Плеханова М. Н.** Жимолость (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*): систематика, биология, селекция: автореф. дис. д-ра биол. наук. – СПб.: ВНИИР, 1994. – 39 с.
- Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур // Под ред. Е. Н. Седова, Т. П. Огольцовой. – Орел: ВНИИСПК, 1999. – 607 с.
- Стрельщина С. А., Сорокин А. А., Плеханова М. Н., Лобанова Е. В.** Состав биологически активных фенольных соединений сортов жимолости в условиях северо-западной зоны плодводства РФ // Аграрная Россия, 2006. – № 6. – С. 67–72.
- Božek M.** The effect of pollinating insects of two cultivars of *Lonicera caerulea* L. // Journal of Apicultural Science, 2012. – No. 56(2). – С. 5–11.
- East E. M., Mangelsdorf A. J.** A new interpretation of hereditary behavior of self-sterile plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1925. – No. 11. – С. 166–171.
- Glantz S. A.** Primer of Biostatistics, 7th ed. – New York: McGraw-Hill, 2012. – 320 p.
- Jurikova T., Rop O., Mlcek J., Sochor J., Balla S., Szekeres L., Hegedusova A., Hubalek J., Adam V., Kizek R.** Phenolic Profile of Edible Honeysuckle Berries (Genus *Lonicera*) and Their Biological Effects // Molecules, 2012. – No. 17. – P. 61–79.
- Miyashita T., Hoshino Y.** Interploid and intraploid hybridizations to produce polyploid Haskap (*Lonicera caerulea* var. *emphyllocalyx*) plants // Euphytica, 2015. – No. 201(1). – P. 15–27.
- Pandolfini T.** Seedless Fruit Production by Hormonal Regulation of Fruit Set // Nutrients, 2009. – No. 1. – P. 168–177.
- Singh R. J.** Plant Cytogenetics, 2nd ed. – Boca Raton: CRC Press, 2003. – 488 p.
- Williams E. G., Clarke A. E., Knox R. B.** (Ed.). Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. – Springer Science & Business Media, 2013. – 540 p.