

УДК 582.971.1:58.036.5(477.75)

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ МОРОЗОСТОЙКОСТЬ ВИДОВ РОДА *LONICERA* L. И АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ЛИМИТИРУЮЩИХ ИХ ЗИМОСТОЙКОСТЬ

В.А. БРАЙЛКО, Т.Б. ГУБАНОВА

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, г. Ялта

В статье приводятся данные относительно анатомо-морфологических и физиолого-биохимических характеристик некоторых видов рода *Lonicera*, рассмотрены особенности их развития при интродукции в условия Южного берега Крыма. В качестве критериев для оценки зимостойкости жимолостей предложены структурно-функциональные перестройки однолетних побегов, установлены сроки биологического покоя, определены температуры начального повреждения и критические температуры. Рекомендованы на основании системного физиологического анализа адаптивных реакций зимующих надземных органов жимолостей при условиях низкотемпературного стресса надежные маркеры для прогноза зимостойкости декоративных видов жимолостей.

Ключевые слова: *Lonicera*, потенциальная морозостойкость, биологический покой, структурно-функциональные перестройки, внутривидовое развитие, углеводный обмен

Введение

Среди всех факторов внешней среды, влияющих на рост, развитие и сохранение декоративных свойств интродуцентов, важным является климат территории в целом, погодные условия конкретного места и времени года. Как известно, атмосферные процессы в Крыму в зимнее-весенний период отличаются повышенной нестабильностью [1, 12] и часто создают неблагоприятные агрометеорологические ситуации, оказывающие решающее влияние на сохранение декоративности интродуцентов из субтропических и тропических регионов. Это определяет необходимость детального анализа погодных условий и уровня криорезистентности растений с целью выявления как оптимальных, так и экстремальных условий, влияющих на реализацию адаптационных возможностей листопадных и вечнозеленых декоративных интродуцентов, к которым относятся представители рода *Lonicera* L. [2, 5]. Актуальность вопроса связана также с обеспечением парковых насаждений Крыма ассортиментом растений, устойчивых к экстремальным факторам зимы, сочетающих декоративный эффект цветения и плодоношения в те периоды вегетационного сезона, когда спектр цветения культур довольно ограничен [3, 5]. Род жимолость (*Lonicera*) объединяет более 200 видов, большинство из которых декоративны [2, 3, 13], широко используются в озеленении и садово-парковом строительстве, некоторые – в медицине, обладают ценными пищевыми свойствами [9, 13]. В природе жимолости распространены в основном в тропических и субтропических районах, лишь единичные виды встречаются в умеренной зоне [9], и сохранение жизнеспособности данных растений в условиях интродукции требует мобилизации имеющихся у них адаптивных механизмов.

Таким образом, мы изучали потенциальную морозостойкость некоторых видов жимолости для выяснения особенностей внутривидовых анатомо-морфологических и физиолого-биохимических адаптивных приспособлений их побегов и почек в связи с интродукцией в климатические условия Южного берега Крыма.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследований из рода *Lonicera* нами были выбраны 9 видов и 2 садовые формы жимолости, произрастающие в Арборетуме Никитского ботанического сада: *Lonicera tatarica* L., *L. maackii* (Rupr.) Maxim. (листопадные

прямостоячие виды), *L. pileata* Oliv., *L. pileata* 'Variegata', *L. nitida* Wils., *L. nitida* 'Elegant' (вечнозеленые прямостоячие и стелющиеся), *L. caprifolium* L., *L. etrusca* Santi., *L. henryi* Hemsl., *L. japonica* Thunb. (вьющиеся жимолости) и *L. fragrantissima* Lindl. et Paxt. (зимнезеленая прямостоячая жимолость). Период исследований – 2012-2014 гг.

Оценку потенциальной морозостойкости проводили благодаря методу прямого промораживания изолированных однолетних побегов при различных температурах в климатической камере «Gruland» (градиент понижения температуры 2°C/час) в разные периоды перезимовки [11]. Данный метод применялся в нашей модификации для декоративных кустарников, которая заключалась в оптимизации режимов промораживания и закалки для интродуцентов. Перед проведением оценки повреждений объекты медленно оттаивали (побеги выдерживали сутки при температуре -2...0°C и столько же при 0...+2°C).

Глубина и продолжительность биологического покоя почек определена в лабораторных условиях по методу Елмановой, Ахматовой [4]. Фазы внутривитального развития определены по Куперман [6]. Диагностика морозоустойчивости определялась также по анатомо-морфологическим признакам вызревания древесины и показателям углеводного обмена. Для определения степени вызревания побегов нами был проведен гистохимический анализ тканей однолетних побегов с помощью перманганатной реакции Меуле [8].

Результаты и обсуждение

По нашим данным, в условиях Южного берега Крыма морозостойкость различных тканей жимолостей неодинакова. Более низкие температуры, особенно после оттепелей в феврале, повреждают не только почки, но являются губительными и для вегетативных частей растений. Наиболее чувствительна из них верхняя часть однолетних побегов. Устойчивость побегов коррелирует с сезонным ходом температуры воздуха, в связи с чем, к весне повреждающее действие низких температур проявляется сильнее.

По результатам прямого промораживания в камере переменных температур при -12°C осенью в побегах отмечались повреждения клеток проводящей системы, перимедуллярной зоны, иногда сердцевинных лучей, в феврале при -20°C отмечены повреждения тканей коровой паренхимы, которые не превышали 30% площади поперечного среза. Меньше повреждаются побеги прямостоячих листопадных и вечнозеленых жимолостей по сравнению с вьющимися видами данного рода, что, вероятно, связано со степенью вызревания побегов. Как считает ряд авторов [11, 14, 15], зимостойкость растений и успешность перенесения ими низкотемпературного стресса зависит не только от зимнего периода, но и от подготовки их во время лета и осени. К данным процессам относится фаза одревеснения побегов, которой предшествуют формирование и вызревание древесины. Проведенные анатомические исследования тканей однолетних побегов позволили выделить ряд структурных особенностей, характерных для прямостоящих и вьющихся жимолостей. Так, первичная кора представлена эпидермисом, пластинчатой колленхимой, расположенной субэпидермально и коровой паренхимой. Эпидермис однослойный, колленхима в зависимости от погодных условий вегетационного периода имеет различную степень развития и может состоять из 2-3 (*L. tatarica* и *L. maackii* в 2012 г.) до 4-6 (*L. tatarica* в 2013 г.) слоёв клеток. В год с более выраженным напряжением гидрометеорологических факторов летнего периода – воздушной и почвенной засухой эпидермис сформирован меньшим числом слоёв. Коровая паренхима гетерогенна. Она представлена двумя рядами клеток округлой или изодаметрической формы, прилегающих к колленхиме. На границе с флоэмой клетки паренхимы имеют

несколько удлиненную форму. Важно отметить, что у прямостоящих жимолостей округлые клетки коровой паренхимы располагаются цельным кольцом по цилиндру побега, а у вьющихся – группами, которые соединяются клетками паренхимных клеток вытянутой формы. Для всех видов характерно наличие в клетках эпидермиса коры друз оксалата кальция. Оболочки клеток первичной коры прямостоящих видов жимолости одревесневают и могут наряду с лубяными и склеренхимными волокнами выполнять функции механической ткани.

У жимолостей, по данным Л.И. Лотовой и А.К. Тимохина [7], вторичная покровная ткань – перидерма – образуется глубоко в первичной коре или во внешних слоях центрального цилиндра. В процессе исследований было установлено, что перидерма у некоторых видов жимолости в условиях ЮБК формируется глубоко в первичной коре (четко видна у *L. tatarica*, *L. maackii*, *L. pileata* и *L. fragrantissima*), однако степень её сформированности различна. У одних видов феллоген образуется на границе с флоэмой в виде целого кольца по всему цилиндру (*L. tatarica* и *L. maackii*), а у вечнозеленых и зимнезелёных прямостоящих жимолостей эта ткань сформировалась в нижней и средней частях побега из 3-4 слоёв флоэмы и 1-2 феллодермы. У вьющихся видов жимолости, независимо от степени листопадности или вечнозелености, образование перидермы слабо отмечено, у *L. caprifolium* и *L. etrusca* она состоит из 1-2 слоёв клеток.

Как показали наши исследования, у всех видов прямостоящих жимолостей клетки вторичной коры лигнифицированы, у вьющихся – степень лигнификации однолетних побегов значительно ниже, что может быть связано с ростовыми процессами, которые продолжаются весь период вегетации. У прямостоящих видов деятельность камбия с образованием вторичной флоэмы (толстый луб и склеренхимные волокна) длится до перехода растений в глубокий покой (это характерно только для *L. tatarica* и *L. maackii*). У *L. henryi* и *L. japonica* древесина дифференцирована слабо, склеренхимные кольца и флоэмные волокна сформированы только в базальной части годичных побегов. Большую часть структуры побега жимолостей-лиан занимает стела.

Для благополучной перезимовки деревьев и кустарников своевременное и полное вызревание побегов имеет исключительно большое значение [7, 10]. Микроскопирование показало, что у однолетних побегов *L. tatarica*, *L. maackii*, *L. fragrantissima*, *L. pileata* и *L. nitida* одревесневают оболочки клеток ксилемы, сердцевины, коровой паренхимы изодиаметральной формы, склеренхимных волокон флоэмы и очень редко – колленхимы.

В результате проведенного гистохимического анализа мы выделили 4 вида с высокой степенью лигнификации – это листопадные и вечнозеленые кустарники: *L. tatarica*, *L. maackii*, *L. fragrantissima* и *L. nitida*. Средний уровень характерен для 3 видов *L. caprifolium*, *L. pileata*, *L. henryi* и 2 садовых форм вечнозеленых жимолостей – при проведении реакции Меуле у 50% побегов наблюдалась грань между камбием древесиной. У вьющихся видов *L. etrusca* и *L. japonica* отмечена наименьшая степень лигнификации.

Как известно, в качестве диагностического показателя предлагают использовать накопление олигосахаридов в коре однолетних побегов [8, 14]. Изучение сезонных изменений содержания крахмала в растительных тканях показало, что у большинства видов жимолости наблюдается два максимума: осенний и весенний. Запасающими тканями являются сердцевидные лучи ксилемы и перимедулярная зона. Во флоэме углеводов накапливается в 3-4 слоях клеток у первичной коры, то есть в непроводящей части.

В осеннее время (сентябрь – октябрь) крахмал чаще всего локализуется в коровой паренхиме и сердцевинных лучах, гидролизуеться сначала во флоэме. В

холодный период ноября-января зёрна крахмала обнаружены только у *L. fragrantissima*, *L. nitida*, *L. pileata* и *L. caprifolium* в сердцевинных лучах, сердцевине и перимедулярной зоне. В периоды оттепели небольшое количество крахмала отмечается в сердцевинных лучах (февраль – март). Изменения накопления и ресинтеза крахмала у *L. maackii* в условиях зимы 2012-2013 гг. показаны на рис.1.

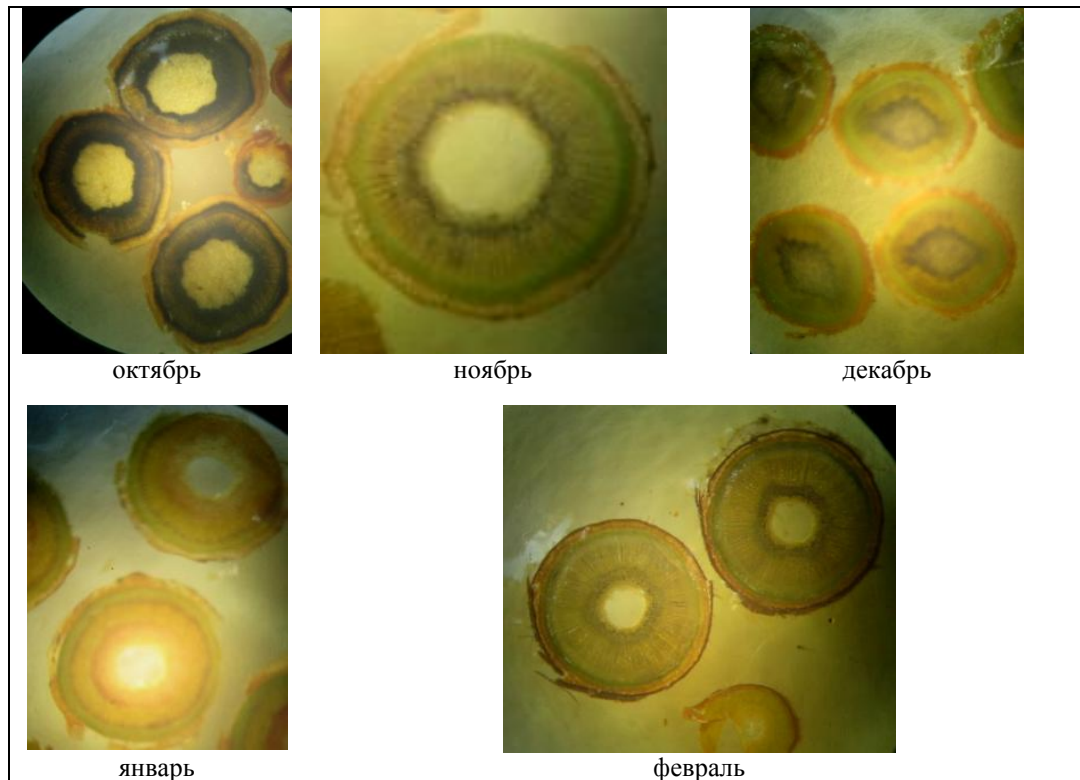


Рис. 1 Крахмал в побеге *L. maackii* в осенне-зимний период 2012 – 2013 года

Нами установлено, что усиленный гидролиз крахмала начинается при среднесуточных температурах воздуха $+11,5...+10,3^{\circ}\text{C}$ в ноябре. Скорее всего, таким образом углеводы в мономерном состоянии могут выступать в роли криопротекторов для тканей зимующих органов, и вследствие повышать их потенциальную морозостойкость.

Состояние глубокого покоя характерно только для листопадных прямостоящих кустарников жимолости – *L. tatarica* и *L. maackii*. Вхождение в это состояние соответствовало фенофазе естественного листопада (вторая декада ноября 2012 г. и третья декада ноября 2013 г.). Исследования показали, что глубокий покой для этих видов составляет в среднем 68-72 дня. За этим следует период вынужденного покоя, который продолжается до начала набухания почек. Продолжительность вынужденного покоя колеблется в пределах 20-23 дней, и тесно связана с температурным режимом воздуха.

В ноябре 2012 г. были проведены исследования глубины биологического покоя почек жимолостей. Так, наименьшая концентрация гибберелловой кислоты, снимающая покой у *L. tatarica* и *L. maackii* составила 200 мг/л; через 10-14 дней эксперимента полностью распустились терминальные и нижние сериальные почки равномерно по побегу.

Для вьющихся и вечнозеленых жимолостей состояние глубокого покоя не характерно. Начиная с конца октября – начала ноября почки выше указанных видов

находились в вынужденном покое, и при помещении побегов в условия, благоприятные для роста, у большинства почек отмечались интенсивные формообразовательные процессы. Подобное явление, но в более замедленном темпе, наблюдалось и в природе, особенно при оттепелях. Для набухания и распускания их почек достаточно в течение 5 дней выдерживать побеги указанных видов в растворе 50 мг/л гибберелловой кислоты. При этом у жимолостей-лиан набухают все почки, первыми распускаются расположенные на ортогональной стороне побега у базального края. У вечнозеленых видов *L. nitida* и *L. pileata* и их садовых форм *L. pileata* 'Variegata' и *L. nitida* 'Elegant' быстрее распускаются терминальные почки и следующие за ними на апикальной части побега.

Наиболее раннее вхождение в состояние покоя отмечено для зимнецветущего вида *L. fragrantissima* (конец августа – сентябрь). Закладка почек у данного вида происходит в апреле – мае, далее следует стремительная дифференциация тканей и формирование зачаточных цветков. К сентябрю проходит мейоз и образование микроспор (при этом важно отметить, что у этого вида наблюдается также пролонгированное развитие почек: на одном растении в период сентября – ноября протекают этапы от закладки органов цветка до формирования спорогенной ткани пыльника). В зимний период наблюдается продолжительное цветение (начало цветения: вторая декада декабря, массовое цветение: январь – февраль, конец цветения – вторая декада апреля).

Искусственное промораживание при различных режимах позволило установить температурные параметры, под действием которых появляется тот или иной тип повреждений, а также определить критические температуры для каждого вида. Установлено, что для *L. nitida* и *L. pileata* температура $-12,5^{\circ}\text{C}$ является критической, а для садовой формы *L. nitida* 'Elegant' $-14,0^{\circ}\text{C}$. Вьющиеся жимолости и зимнецветущая *L. fragrantissima* проявили среднюю степень морозостойкости, значения критических температур для них в пределах $-18,0^{\circ}\text{C}$. Наивысшая морозостойкость характерна для *L. maackii* и *L. tatarica* (критические температуры $-20,0^{\circ}\text{C}$ и $-24,0^{\circ}\text{C}$ соответственно).

Осенью, до наступления первого похолодания, почки *L. tatarica* и *L. maackii*, в которых прошли процессы формирования зачаточных цветков и началось формирование органов цветка, были способны выдерживать морозы до $-10,0^{\circ}\text{C}$ без существенных повреждений (морозостойкость почек составляла 82,8% – 88,5%)(рис.2). На этом этапе развития поврежденными структурами являлись ткани основания почек, вероятно, вследствие значительной оводненности. В дальнейшем (ноябрь), когда завершились процессы органогенеза цветка и началось воздействие закалывающих температур в природных условиях, эти виды жимолости переносили воздействие температур $-12,0^{\circ}\text{C}$... $-14,0^{\circ}\text{C}$ также с высоким уровнем морозостойкости – 64,1% – 88,1%. По мере вхождения в состояние глубокого покоя потенциальная морозостойкость повышалась, максимальной она была в конце периода покоя (декабрь). В это время почки *L. tatarica* и *L. maackii* выдерживали морозы $-18,0^{\circ}\text{C}$ – $-20,0^{\circ}\text{C}$; наиболее часто повреждались ткани генеративной сферы, конуса нарастания и листовых примордиев (не более 20 – 30% от площади среза почки).

Во время вынужденного покоя (конец января – февраль), когда происходит усиленный рост элементов цветка, формирование спорогенной ткани, в пыльниках – мейоз и образование микроспор, криорезистентность значительно снизилась. Гибель почек при промораживании на данном этапе внутрипочечного развития составила 52,8% – 56,9% при температуре $-20,0^{\circ}\text{C}$. По нашим наблюдениям, в феврале-марте наступает фенофаза набухания почек и разворачивания первых листьев. При воздействии температуры $-12,0^{\circ}\text{C}$ в течении 48 часов живыми остаются 63,2% – 66,2% почек, при этом характерны более частые повреждения почек нижней серии (для

жимолостей характерно пролонгированное развитие, при чем более продвинуты в росте и развитии почки нижней серии), обмерзают распустившиеся листья, однако повреждений в генеративной сфере, которая обычно более чувствительна к действию морозов, не отмечено. Как видно из рис. 2, *L. tatarica* проявляет более высокую потенциальную морозостойкость на всех этапах внутрпочечного развития по сравнению с *L. maackii*.

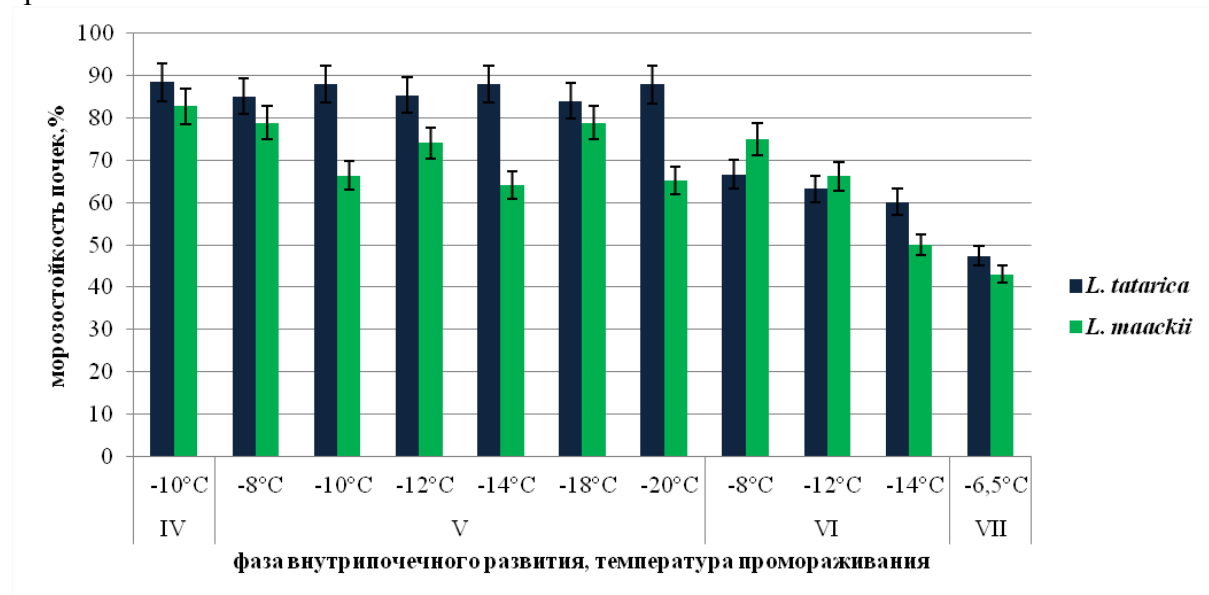


Рис. 2 Изменение морозостойкости почек листопадных прямостоящих жимолостей в зависимости от фазы их развития: IV - формирование зачаточных цветков, начало закладки органов цветка; V - последовательное заложение органов цветка: формирование спорогенной ткани пыльника; VI- усиленный рост элементов цветка, в пыльниках мейоз и образование микроспор; VII – пыльца.

Среди вечнозеленых прямостоящих и стелющихся жимолостей изучали *L. nitida*, *L. pileata*, садовые формы – *L. nitida* 'Elegant' и пестролистную – *L. pileata* 'Variegata'. У данных видов морозостойкость снижалась в ряду сердцевина – коровая паренхима побегов – почки – листья. При промораживании в температурном режиме $-7,0^{\circ}\text{C}$... $-10,0^{\circ}\text{C}$ характерными повреждениями тканей листа были некротические пятна, которые проявлялись в основном на нижней абаксиальной стороне листовой пластинки в межжилковом пространстве. При воздействии температур $-12,5^{\circ}\text{C}$... $-14,0^{\circ}\text{C}$ на протяжении 12 часов полностью обмерзают листья *L. pileata* 'Variegata'; у *L. pileata* повреждается основание листовой пластинки, некрозы составляют более 40% листовой поверхности; у *L. nitida* и *L. nitida* 'Elegant' при воздействии указанной температуры отмечен точечный некроз межжилковой паренхимы и жилок.

Более всего подвержены действию низкотемпературного стресса в течение холодного периода листья *L. pileata* 'Variegata' с частичной утратой декоративности: некротические пятна локализуются на бесхлорофилльной части листа. У остальных вечнозеленых видов в природных условиях перезимовки повреждения листьев составляют не более 10% (точечный некроз), при этом листья способны сохранять тургесцентность, декоративность и восстанавливаться после действия морозов. В конце декабря – январе морозостойкость листьев выше, чем в осенний период, что, вероятно, связано с перераспределением воды в сторону увеличения осмотически-связанной. Снежный покров на кустарниках в течение нескольких дней вызывает появление хлорозных пятен, однако через некоторое время листья способны к репарации.

Начальная повреждающая температура почек вечнозеленых жимолостей составляет $-8,5^{\circ}\text{C}$. К началу холодного периода в почках проходит формирование

генеративного побега, последовательное заложение органов цветка, в этот период они способны переносить мороз $-10,0^{\circ}\text{C}$, однако при температуре $-12,0^{\circ}\text{C}$ неповрежденными сохраняются не более 20% почек, а для *L. pileata* 'Variegata' данная температура на фазе органогенеза цветка является критической. Характерные повреждения – некроз тканей основания терминальных почек и генеративных структур.

В начале января происходит усиленный рост элементов цветка и образование микроспор, отмечается увеличение морозостойкости почек при искусственном промораживании – в температурном режиме $-12,0^{\circ}\text{C}$ она составляет 29,7 – 44,3%. *L. nitida* 'Elegant' способна проявлять низкотемпературную устойчивость к температуре $-13,5^{\circ}\text{C}$, при этом морозостойкость почек составляет 48,1%. Критической температурой для выше описанных вечнозеленых прямостоящих и стелющихся жимолостей является $-14,0^{\circ}\text{C}$.

Весь зимний период вечнозеленые жимолости находятся в состоянии вынужденного покоя, однако при длительных оттепелях активизируются их выход из покоя и ростовые процессы. В 2012-2014 гг. фенофаза набухания почек и распускания первых листьев наблюдалась в январе – феврале (в связи с погодными условиями теплой зимы и длительного безморозного периода), в генеративной сфере сформирована зрелая пыльца, начинали рост молодые побеги. В это время почки вечнозеленых жимолостей гибнут при температуре $-6,5^{\circ}\text{C}$: повреждается сердцевина побегов, проводящая система и основание почек, листовые примордия и цветки. Среди описанных видов наиболее устойчивы к действию низкотемпературного стресса садовые формы *L. nitida* 'Elegant' и *L. pileata* (табл. 1).

Таблица 1

Морозостойкость почек вечнозеленых видов рода *Lonicera* L. в период перезимовки

Фаза внутрипочечного развития	Последовательное заложение органов цветка: формирование спорогенной ткани пыльника		Усиленный рост элементов цветка, в пыльниках мейоз и образование микроспор		Зрелая пыльца
	-10°C	-12°C	-10°C	-12°C	
Виды, формы / Температурный режим промораживания					$-6,5^{\circ}\text{C}$
<i>L. nitida</i>	83,6±5,3	14,4±1,2	68,4±4,4	29,7±2,3	31,5±2,6
<i>L. nitida</i> 'Elegant'	84,7±4,9	20,8±0,8	81,8±3,6	44,3±3,1	15,6±1,2
<i>L. pileata</i> '	71,0±3,1	15,3±1,9	72,2±4,1	39,4±2,0	10,7±0,9
<i>L. pileata</i> 'Variegata'	86,5±9,4	0,0	93,6±5,1	28,4±1,3	12,6±1,5

Вероятность годовых минимумов $\leq -7^{\circ}\text{C}$ на ЮБК составляет 69%, такие морозы наблюдаются почти каждые 7 лет из 10 [12]. Таким образом, в наших условиях у *L. pileata* 'Variegata' всегда частично повреждаются листья. Морозы -12°C довольно редки, вероятность их составляет 26%, при этом могут быть повреждены зимующие надземные органы всех вечнозеленых жимолостей. Установлено, что абсолютный минимум температуры воздуха $-14,6^{\circ}\text{C}$ является критической температурой для выше описанных видов в условиях интродукции, однако, как известно из литературных источников [3, 13], для данных видов возможно восстановление от неповрежденных корневой системы и почек осевых побегов.

Отдельного внимания заслуживает зимнезелёный в условиях ЮБК и зимнецветущий вид *L. fragrantissima*. Как и для других жимолостей, для данного вида также характерно пролонгированное внутрипочечное развитие. Полностью сформированы двуцветники у основной части почек в сентябре. Фаза покоя не

продолжительна. В условиях суровой для ЮБК зимы 2011-2012 гг. (минимальная опускалась до $-11,9^{\circ}\text{C}$, температура воздуха в пределах $9,4...11,9^{\circ}\text{C}$ удерживалась более 12 часов подряд, понижение температуры воздуха сопровождалось штормовым ветром 21-24 м/с) *L. fragrantissima* сбросила листья и лишь в микроклиматических условиях Нижнего парка НБС-ННЦ сохранилось около 40% листвы. Зимние периоды 2012-2013 гг. и 2013-2014 гг. были более теплыми, и *L. fragrantissima* сохранила облиственное состояние. При проведении искусственного промораживания определено влияние отрицательных температур на сохранение декоративности листьев данного вида жимолости: при $-12,0^{\circ}\text{C}$ повреждений не отмечено, мороз $-14,0^{\circ}\text{C}$ способен вызвать повреждения паренхимы листа вдоль жилок, проявляется на абаксиальной стороне листовых пластин; при воздействии температуры $-20,0^{\circ}\text{C}$ в течении 12 часов характерным является обмерзание более 70% площади листа, локализованное по краю. Молодые листья появляются после массового цветения и очень неустойчивы к морозам.

Почки *L. fragrantissima* в октябре выдерживали температуру $-8,0^{\circ}\text{C}$, морозостойкость их составляла 98,2%. В конце ноября – декабре у основной части почек наблюдается усиленный рост элементов цветка и образование микроспор; при $-14,0^{\circ}\text{C}$ морозостойкость составляет 80,6%, а после воздействия мороза $-20,0^{\circ}\text{C}$ живыми остаются 30,9% почек. В период образования пыльцы и цветения криорезистентность значительно снижается. Температура $-15,0^{\circ}\text{C}$ является критической для *L. fragrantissima* на данной фазе развития. Характерными повреждениями были некроз тканей проводящего моста почек, генеративной сферы и листовых примордиев. Также заметно увеличивается растрескивание коры между супротивно расположенными почками. Наблюдения за повреждениями цветков в природных условиях отмечены при среднесуточной температуре $-2,5^{\circ}\text{C}$. Наиболее сильно при этом повреждался пестик, самая устойчивая структура – пыльники. Было установлено, что цветки гибнут при температуре $-3,5^{\circ}\text{C}$, бутоны выдерживают понижение до $-4,0 ... -4,5^{\circ}\text{C}$ и полностью гибнут при $-5,0^{\circ}\text{C}$.

Значительной декоративностью отличаются вьющиеся виды жимолости [2, 9]. Мы проводили исследования низкотемпературной устойчивости двух листопадных – *L. caprifolium* и *L. etrusca*, зимнезелёной *L. henryi* и вечнозеленой *L. japonica* жимолостей-лиан. Как указывалось выше, они отличаются от прямостоящих жимолостей продолжительным ростом побегов, невызревшая часть которых обмерзла в условиях зимы 2011-2012 гг. У *L. japonica* также наблюдались зимнее иссушение и растрескивание коры, вследствие чего терминальная часть побегов усыхала. При искусственном промораживании в температурах $-10,0^{\circ}\text{C}...-12,0^{\circ}\text{C}$ отмечены повреждения тканей коровой паренхимы.

Листья *L. japonica* и *L. henryi* при воздействии низкотемпературного стресса теряют тургор, скручиваются ($-8,0^{\circ}\text{C}$); на их поверхности появляются некротические пятна ($-10,0^{\circ}\text{C}$) и полностью обмерзает лист при $-14,0^{\circ}\text{C}$. В условиях перезимовки 2011-2012 гг. листья этих видов были повреждены и более 50% опали. Часто наблюдались хлорозы, некрозы верхушечной части листа и межжилковой паренхимы.

Почки жимолостей-лиан длительное время находятся в недифференцированном состоянии – вегетативные или будущие генеративные. На этом этапе внутривидового развития наиболее морозостойкой являются *L. henryi* и *L. etrusca*. Температуру $-20,0^{\circ}\text{C}$ в конце декабря – январе в период вынужденного покоя способны выдержать *L. caprifolium* (морозостойкость почек 65,7%), *L. etrusca* (36,0%), *L. henryi* (33,9%) (табл.2).

В момент набухания почек происходит этап дифференциации главной оси генеративного побега, уплощение и обособление конуса нарастания. При этом

низкотемпературная устойчивость резко снижается, ткани почек сильно оводнены (57,7% – 72,0%, 1 г сухого вещества способен удерживать 1,36 – 2,56 г воды). При промораживании в температурном режиме $-12,0^{\circ}\text{C}$ в течение 12 часов наивысшая морозостойкость характерна также для видов *L. henryi* и *L. etrusca* (73,4% и 65,7% соответственно); температура $-18,0^{\circ}\text{C}$ вызывает повреждения более 60% почек; $-20,0^{\circ}\text{C}$ является критической для всех жимолостей-лиан на данном этапе внутривушечного развития (табл. 2). Характерны повреждения основания почек и конуса нарастания.

Когда начинают распускаться первые листья, стремительно растут побеги и формироваться зачаточные цветки, морозостойкость повышается. Это может быть связано с высокой фотосинтетической активностью молодых листьев, что способствует накоплению пластических веществ, увеличению концентрации клеточного сока, способности связывать воду (1 г сухого вещества распустившихся почек способен удерживать 2,13 – 3,42 г воды).

Таблица 2

Изменение потенциальной морозостойкости вьющихся жимолостей в зависимости от фазы их развития

Фаза внутривушечного развития	t	Листопадные		Зимнезелёные	Вечнозеленые
		<i>L. caprifolium</i>	<i>L. etrusca</i>	<i>L. henryi</i>	<i>L. japonica</i>
Вегетативные или будущие генеративные почки	$-8,0^{\circ}\text{C}$	90,4±5,8	94,4±2,1	86,7±5,9	89,3±5,0
	$-12,0^{\circ}\text{C}$	48,9±3,3	87,9±5,0	77,5±4,1	63,9±3,4
	$-14,0^{\circ}\text{C}$	34,2±2,1	75,3±4,8	71,8±4,4	65,9±4,2
	$-20,0^{\circ}\text{C}$	15,7±1,4	36,0±2,1	33,9±2,8	0,0
Дифференциация главной оси, уплощения и обособление конуса нарастания	$-10,0^{\circ}\text{C}$	89,2±5,8	66,7±4,8	81,3±5,0	68,8±3,9
	$-18,0^{\circ}\text{C}$	42,3±2,8	43,5±2,7	32,1±2,1	38,7±2,3
	$-20,0^{\circ}\text{C}$	6,8±0,7	1,8±0,6	3,0±0,5	0,0
Формирование зачаточных цветков	$-6,5^{\circ}\text{C}$	88,2±5,2	96,4±2,1	91,9±4,2	85,6±5,9
	$-12,0^{\circ}\text{C}$	49,2±3,0	72,4±4,2	90,7±5,8	89,5±5,5
Органогенез цветка	$-12,0^{\circ}\text{C}$	86,4±5,9	70,6±5,3	*	85,7±4,2

* – определения не было

Вследствие этого вьющиеся жимолости получают возможность выдерживать без значительных повреждений температуру $-12,0^{\circ}\text{C}$ (морозостойкость 49,2%-90,7%). Также способность противостоять гипотермическому стрессу остается при последовательном заложении органов цветка у *L. caprifolium*, *L. etrusca* и *L. japonica* в конце марта. Наиболее чувствительной к морозу остается вегетативная сфера – конус нарастания, листовые примордии и молодые листья. После действия температуры $-6,5^{\circ}\text{C}$ наблюдается утрата тургора листьев, однако через 5 дней после промораживания листья полностью восстанавливаются.

По мнению многих авторов, гибель растений в холодное время года часто происходит не потому, что внешние условия сложились исключительно сурово, а вследствие того, что растения в этот период оказались недостаточно устойчивыми [14, 15]. Чтобы защитить себя от вредных зимних воздействий, растения должны своевременно перейти из растущего состояния, когда они отличаются малой устойчивостью, в другое, закаленное состояние и тем самым приобрести высокую криорезистентность. Таким образом, недостаточное вызревание и значительная оводненность зимующих органов (побегов и почек) вьющихся видов жимолости

обуславливает их невысокий уровень морозостойкости по сравнению с прямостоящими листопадными видами.

Выводы

Сопоставление потенциальной морозостойкости однолетних побегов различных видов жимолости, интродуцированных на Южном берегу Крыма, с изменениями минимальной температуры воздуха в осенне-зимне-весенний период позволило выделить наиболее перспективные для экспозиции в парках ЮБК виды, а также оценить вероятность их повреждения весенними заморозками. На основании полученных данных изучаемые виды объединены в три группы в соответствии со степенью морозоустойчивости. В первую группу отнесены виды с минимальной устойчивостью к отрицательным температурам: *L. nitida*, *L. pileata* и *L. fragrantissima*. Опасным явлением для их удачной перезимовки и дальнейшей вегетации будет наступление температур абсолютного минимума ЮБК в зимне-весенний период. Ко второй группе можно отнести вьющиеся жимолости: утрата декоративности возможна при наступлении абсолютного минимума в феврале, особо чувствительны в этот период *L. etrusca* и *L. japonica*, а в начале периода перезимовки – *L. caprifolium*. Однолетние побеги отличаются невысокой степенью сформированности и дифференциации тканей: феллоген закладывается под перециклом (то есть он не отделяет часть флоэмы с пучками твердого луба). Наиболее морозостойки *L. tatarica* и *L. taackii*, для которых характерны развитые покровные ткани однолетних побегов. Феллоген закладывается из паренхимных клеток вторичной флоэмы с несколькими пучками твердого луба, увеличивая при этом покровный изоляционный слой. Нами было установлено, что данные листопадные виды способны выдерживать понижение температур до $-20,0^{\circ}\text{C}$ в начале зимнего периода, и сохранять высокий уровень криорезистентности до конца января. Критической фазой их внутривидового развития можно считать период формирования микроспор после выхода из состояния покоя. Полученные результаты расширяют существующие представления о формировании механизмов адаптации жимолостей к негативным факторам среды обитания, а также могут быть теоретической основой оптимизации выращивания декоративных экзотов при условии действия экзогенных стрессоров в новых климатических условиях.

Список литературы

1. Агрокліматичний довідник по території України / Під ред. Т.І.Адаменко, М.І. Кульбіді, А.Л. Прокопенко. – Кам'янець-Подільський, 2011. – 108 с.
2. Варлаценок Л.Г. Интродуковані види роду *Caprifoliaceae* Juss. та використання їх в озелененні // Труды Никит. ботан. сада. – 2008. – Том 130. – С. 31-33.
3. Галушко Р.В., Кузнецова В.М., Ежов В.М. Древесные растения с красивыми плодами и листьями в декоративном садоводстве – К.: Аграрна наука, 2005. – С. 18.
4. Елманова Т.С, Ахматова З.П. Продолжительность и глубина покоя у вегетативных почек персика // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1984. – Вып. 55. – С. 95-99.
5. Куминов Е.П. Нетрадиционные садовые культуры. – М.: Фолио, 2003. – 255 с.
6. Куперман Ф.М. Морфологическая изменчивость растений в онтогенезе. – М.: Изд-во МГУ, 1963. – 65 с.
7. Лотова Л.И. Микроструктура коры основных лесообразующих лиственных деревьев и кустарников Восточной Европы. – М.: КМК Лтд, 1998. – 114 с.
8. Методы определения морозостойкости винограда и плодовых // Под ред. М.Д.Кушниренко. – Кишинев: «Штиинца», 1981. – 57 с.
9. Музика Г.І. Виткі жимолості. – Умань: Уманський дендропарк «Софіївка», 2002. – 144 с.

10. Нилова М.В. Сравнительная анатомия коры представителей семейства *Caprifoliaceae* // Ботанич. Журнал. – Т. 86, № 11. – 2001. – С. 37-51.

11. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур // Под ред. Лищука А.И. – М., 1991. – С. 29 – 31.

12. Фурса Д.И., Корсакова С.П., Фурса В.П. Аргоклиматическая характеристика морозоопасности территории Никитского ботанического сада по данным агрометеостанции Никитский сад за 1930-2000 гг. // Труды Никит. ботан. сада. – 2004. – Том 124. – С. 113–121.

13. Шкарлет О.Д., Улейская Л.И., Васильева Е.А. Жимолостные в декоративном садоводстве Крыма. – Ялта, 1999. – 33с.

14. Hinch D.K., Zuther E., Hundertmark M., Heyer A.G. The role of compatible solutes in plant freezing tolerance: a case study of raffinose // Cold hardiness in plants: molecular genetics, cell biology and physiology. Seventh International Plant Cold Hardiness Seminar (Sapporo, Japan, 10-15 July 2004): Abstr. – Pécs, 2004. – P. 203.

15. Pucciariello C., Perata P. Flooding tolerance in plants // Plant stress physiology – 2008. – Chapter 7. – P. 148 – 171.

Brailko V.A., Gubanova T.B. Potential frost resistance of species of *Lonicera* L. genus and analysis of limiting their winter hardiness factors // Works of the State Nikit. Botan. Gard. – 2014. – V. 139. – P. 147 – 157.

The article gives data about anatomic and morphological, physiological and biochemical characteristics of some species of *Lonicera* genus, results of some studied features of their growth under conditions on South Coast of the Crimea. Structural and functional reorganization in the annual shoots have been suggested as criteria for assessment of *Lonicera* species winter hardiness, terms of their biological repose and temperatures of initial and lethal damages have been determined as well. Reliable markers for ornamental *Lonicera* species winter hardiness prognosis have been recommended on the base of complex physiological analyses of some adaptive reactions in their overground wintering organs under the low temperature stress conditions.

Key words: *Lonicera*, potential winter hardiness, biological repose, structure-functional reorganization, intrabud development, carbohydrate exchange.