

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.976:581.1:581.522.4(470.1/.2)

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-11-18.

Особенности цветения и опыления *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch при интродукции на севере

Светлана Алексеевна Мифтахова

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН), Сыктывкар, Россия, mifs@ib.komisc.ru,
<https://orcid.org/0000-0002-2877-2104>

Аннотация. Приведены результаты изучения особенностей цветения и опыления *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch (*Caprifoliaceae*) в самых северных условиях интродукции. Данный вид является ценным декоративным кустарником, который в естественных условиях растет в лесах Дальнего Востока. Цветки *W. middendorffiana* относятся к цветкам с полихромной окраской венчика, изменяющейся во время цветения. Желто-оранжевая полоса на нижней лопасти внутри венчика после окончания мужской и женской стадий приобретает красно-бордовый цвет. Длительность «желто-оранжевой» фазы составляет от 2 до 5, «красно-бордовой» – от 1 до 4 дней. Для данного вида, произрастающего в культуре в среднетаежной подзоне Республики Коми, характерно ежегодное вторичное цветение. Цветок *W. middendorffiana* имеет морфологическое строение, обеспечивающее преимущественное опыление пчелами и шмелями. Опыт по определению типа опыления показал, что для *W. middendorffiana* характерна ксеногамия, и имеются признаки физиологической самонесовместимости.

Ключевые слова: *Weigela middendorffiana*, Республика Коми, цветение, опыление, цветок, самонесовместимость

Для цитирования: Мифтахова С. А. Особенности цветения и опыления *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch при интродукции на севере // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 11–18. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-11-18>.

Благодарности: работа проведена на экспериментальной базе УНУ «Научная коллекция живых растений Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН», регистрационный номер 507428. Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме: «Репродуктивный потенциал репродуктивных растений при интродукции на европейском Северо-Востоке» № 122040600020-7.

BOTANY

Original article

Flowering and pollination characteristics of *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch when introduced in the north

Svetlana A. Miftakhova

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division RAS, Syktyvkar, Russia, mifs@ib.komisc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2877-2104>

Abstract. The article presents the results of studying the peculiarities of flowering and pollination of *Weigela middendorffiana* (Carrière) by K. Koch in the northernmost conditions of introduction. This species is a valuable ornamental shrub that naturally occurs in the forests of the Far East. Flowers of *W. middendorffiana* refers to flowers with polychrome corolla color during flowering. The yellow-orange stripe on the lower lobe inside the corolla becomes red-brown after the end of the male and female stages. The duration of the "yellow-orange" phase is from 2 to 5 days, and the "burgundy-red" phase lasts from 1 to 4 days. This species growing in culture (under cultivation) in the Middle Taiga subzone of the Komi Republic is characterized by annual secondary flowering. The flower of *W. middendorffiana* has morphological features that provide preferential pollination by bees and bumblebees. Experience in determining the type of pollination has shown that *W. middendorffiana* is characterized by xenogamy and there are signs of physiological self-incompatibility.

Keywords: *Weigela middendorffiana*, Komi Republic, flowering, pollination, flower, self-incompatibility

For citation: Miftakhova S. A. [Flowering and pollination characteristics of *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch when introduced in the north]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 11-18. (In

Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-11-18>.

Acknowledgments: the investigation was performed on the experimental base of the UNU “Scientific Collection of Living Plants at the Botanical Garden of the Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Division, Russian Academy of Sciences”, reg. No. 507428. The research was carried out within the framework of the state assignment on the topic “Reproductive potential of resource plants during introduction in the European North-East” No. 12204060020-7.

Введение

В северных городах довольно скудный ассортимент красивоцветущих древесных растений, используемых в озеленении и выращиваемых на приусадебных участках. Декоративные кустарники играют большую роль в комфортном оформлении городской среды, а также выполняют утилитарные функции, такие, как снижение загазованности воздуха.

Одним из видов, обладающим высокими декоративными качествами, является вейгела Миддендорфа (*Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch), относящаяся к семейству Жимолостные (*Caprifoliaceae* Juss.), роду Вейгела (*Weigela* Thunb.), который широко используется на юге России в декоративном садоводстве и содержит около 15 видов. В природе Республики Коми представители данного рода отсутствуют. В России в лесах Дальнего Востока в естественных условиях встречаются 3 вида: вейгела ранняя (*Weigela praecox* L.H. Bailey), вейгела Миддендорфа и вейгела приятная (*Weigela suavis* L.H. Bailey). Род распространен в Восточной Азии, где и выращивался на протяжении веков. В России интродукция видов этого рода началась в Ботаническом саду Санкт-Петербурга в 1853 г. с введения в культуру именно *W. middendorffiana*, обнаруженной К. Ф. Миддендорфом во время путешествия по Сибири [Маляровская, Карпун, 2012]. В природе встречается по опушкам, на полянах и в подлеске хвойных и лиственных лесов, заходит выше границы леса [Полякова, 1958]. В нашей стране детальным изучением вейгел занимаются, в основном, в южных регионах. В частности, А.В. Савенко и С.С. Чукуриды [Савенко, Чукуриды, 2019] изучили биологические и экологические особенности роста и развития сортов гибридного вида *Weigela × wagneri* L.H. Bailey, который объединяет различные гибридные комбинации нескольких видов, в условиях урбоэкосистемы г. Краснодара. Во всероссийском научно-исследовательском институте цветоводства и субтропических культур (г. Сочи) проводится исследование эколого-физиологических показателей *Weigela × wagneri* с целью установления адаптивности культуры к особенностям субтропического климата.

Вейгелы изредка встречаются в коллекциях ботанических садов. Распространение данной культуры, а также возможность более широкого использования сдерживается недостатком сведений о биологических и экологических особенностях вида в условиях культуры на европейском севере. В конце весны цветущие вейгелы становятся украшением садов и парков во многих странах.

В коллекции Ботанического сада Института биологии *W. middendorffiana* присутствует с 1983 г. Ранее при испытании в дендрарии выявлено, что вид может выращиваться в центральных и южных районах Республики Коми, но только при условии укрытия, так как имеет низкую зимостойкость [Скупченко и др., 2003]. Но в последние годы наблюдается повышение годовой температуры воздуха в Республике Коми за счет потепления зимнего периода [Атлас ..., 1997], в связи с чем *W. middendorffiana* хорошо зимует и без укрытия. Иногда может страдать от возврата холодов, что мы и наблюдали в 2010 и 2011 гг. На родине выдерживает сильные морозы – до -45°C . Характеризуется коротким периодом покоя и начинает вегетацию при невысоких положительных температурах (сразу после схода снега). Весной рано трогается в рост, в связи с чем сильно страдает от весенних заморозков в Европейской России и Западной Европе, где мягкие зимы [Сычев, 2007].

Введение в культуру растения предполагает его детальное изучение, к тому же дендрарий Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН является самым северным, в котором выращивают в культуре *W. middendorffiana*. Сведений по биологии цветения данного растения недостаточно, а в Республике Коми совсем отсутствуют. Цель работы – изучение особенностей цветения и опыления *W. middendorffiana* при интродукции в северных условиях.

Материал и методы исследования

Объектом исследований послужили образцы *W. middendorffiana*, полученные саженцами в 1983 г. из Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва). Наблюдения за растением осуществляли с 2011 г. Изучение биологии цветения и строения цветков проводились в 2020 и 2021 гг. При описании генеративной сферы руководствовались атласами по описательной морфологии [Федоров, Артюшенко, 1975, 1979], соцветия – согласно структурному подходу, изложенному Т.В. Кузнецовой, Н.И. Пряхиной, Г.П. Яковлевой [1992]. Изучение цветения и опыления *W. middendorffiana* проводили согласно методике А.Н. Пономарева [1960] и Е.И. Демьяновой [2011]. Для отдельного цветка отмечали кратность его рас-

крывания и продолжительность жизни. Полученные результаты обработаны статистически с использованием программы MS Excel. Объем выборки при изучении морфологических параметров составил 30 цветков. Уровень изменчивости морфологических признаков оценивался по эмпирической шкале уровня изменчивости С.А. Мамаева [1973].

Для установления периода восприимчивости рыльца к пыльце применяли методику Робинсона [Robinson, 1924]. Для этого выбирали рыльца на разных стадиях развития и цветения. Помещали в 1–2%-ный раствор $KMnO_4$ на 1–2 мин., после этого промывали проточной водой и просматривали под биноклем. Рыльца, восприимчивые к пыльце, окрашивались, невосприимчивые – нет.

Для установления типа опыления растений в 2020 и 2021 гг. проводили опыт по контролируемому опылению. Для установления возможности идиогамии осуществили следующие варианты опыта: для проверки автогамии проводили изоляцию цветка и нанесение собственной пыльцы на рыльце для преодоления геркогамии; для возможности гейтогамии проводили кастрацию, принудительное опыление пыльцой цветка с этого же растения и изоляцию; контролем служило свободное опыление. Изоляцию проводили на стадии готовых к распусканию бутонов. Каждый вариант опыта проводили в 10-кратной повторности.

Названия таксонов приведены по базам данных The Plant List и The International Plant Names Index.

Исследование проходило в дендрарии Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН, который расположен в 8 км от г. Сыктывкара (61°6' с.ш., 50°8' в.д.), относится к южным районам Республики Коми, к подзоне средней тайги. Климат умеренно-континентальный, зима сравнительно суровая, лето короткое и прохладное. Среднегодовая температура воздуха в Сыктывкаре – +0.4°C. За вегетационный период (150 дней), при среднесуточной температуре воздуха выше +5°C сумма суточных температур достигает 1 800°C, за период активной вегетации (90–110 дней) со среднесуточными температурами +10°C и выше – 1 450°C. Среднегодовая сумма осадков – 500–600 мм, основная масса которых выпадает в теплый период [Атлас ..., 1997].

Результаты исследования

При выращивании в Республике Коми начало вегетации наблюдается в конце апреля, начале мая. Цветет *W. middendorifiana* при интродукции в условиях севера два раза. Первое цветение наблюдается в 20-х числах или в конце мая, в зависимости от метеоусловий года. Начало вторичного цветения – с конца июля и до холодов. После первого цветения всегда завязываются плоды. После вторичного цветения образование плодов происходит не всегда, так как цветение более длительное и продолжается до холодов. Плодоношение начинается с середины июля. Полное созревание плодов наблюдается к концу сентября – началу октября.

Цветок *W. middendorifiana* обоеполюй. Два опушенных линейных свободных маленьких прицветника расположены у основания завязи и прицветника – у основания цветоножки. Цветоножка длинная около 2–3 см. Стерильная часть цветка представлена колокольчато-воронковидным венчиком кремово-белого цвета и чашечкой. Чашечка, отстающая от венчика, зеленого цвета, опушенная, пятичленная, расчлененная или лопастная, трубка чашечки продолговато-эллиптическая, к обоим концам суженная. Но часто встречаются и другие варианты чашечки, такие как двугубые, когда одна губа трехнадрезанная на три зубца или лопасти, а другая – двураздельная; три отдельных лепестка, а четвертый лопастной двузубчатый; два отдельных лепестка и один трехнадрезный. Венчик пятилопастной. Трубка венчика прямая, длинная, широкая, внизу узкая, кувшинчатая, голая. Нектарник внутрицветковый, расположен в основании трубки в виде мясистой железки. Отгиб венчика свободный, отклоненный. Лопастные цельнокрайние или волнистые. Зев венчика расширенный. Внутри венчика на нижней лопасти желто-оранжевая опушенная полоса с белыми пятнышками во время цветения меняет окраску на красно-бордовую (рис. 1). Фертильные части цветка представлены пестиком и тычинками. Андроцей пентамерный. Тычиночные нити у основания расширенной части сростаются с трубкой венчика. Тычинки прямые. Тычиночная нить цилиндрическая, свободная часть голая, сросшаяся – опушенная. Пыльник неподвижный. Пыльники сростаются и образуют под рыльцем трубку. Завязь нижняя, продолговатая (веретеновидная), гладкая, двугнездная. Столбик нитевидный, верхушечный, прямой, длинный, голый. Рыльце верхушечное, простое, зон-



Рис. 1. Цветки в желто-оранжевой и красно-бордовой фазах
[Yellow-orange and burgundy-red phases of flowers]

тикообразное, края волнистые. Пестик один. Морфометрические параметры частей цветка *W. middendorifiana* представлены в таблице. Изменчивость разных параметров цветка варьирует от очень низкого до среднего уровня. Наиболее вариабельны длина тычиночной нити (коэффициент варьирования признака составляет 15.1%), длина чашечки (14.7%) и длина рыльца (12.1%). Низкий уровень изменчивости наблюдается для ширины завязи, длины столбика и длины пыльников (Cv от 4.3 до 6.8%).

Морфометрические параметры частей цветка *W. middendorifiana*
[Morphometric parameters of the *W. middendorifiana* flower parts]

Параметры цветка Flower parameters	M±m	Cv, %
Длина венчика, см corolla length, cm	3.89± 0,07	9.4
Ширина венчика, см corolla width, cm	1.98± 0,03	7.6
Длина чашечки, см calyx length, cm	1.02± 0,03	14.7
Длина завязи, мм ovary length, mm	10.06± 0,22	11.8
Ширина завязи, мм ovary width, mm	2.56± 0,02	4.3
Длина столбика, мм style length, mm	27.72± 0,35	6.8
Длина рыльца, мм stigma length, mm	1.99± 0,04	12.1
Ширина рыльца, мм stigma width, mm	2.95± 0,04	7.5
Длина пыльников, мм anther length, mm	7.06± 0,08	6.2
Ширина пыльника, мм anther width, mm	1.37± 0,03	10.4
Длина тыч. нити, мм anther filament length, mm	12.66± 0,35	15.1

Соцветия у *W. middendorifiana* фрондозно-брактеозные, монотелические; встречаются как простые кистевидные, так и сложные. Способ нарастания осей в сложном соцветии симподиальный, что свидетельствует о характеристике соцветия *W. middendorifiana* как цимозном. Сложное соцветие – кистевидный тирс или простой дихазий. При весеннем цветении в соцветии до 8 цветков, при позднелетнем – до 13. Флоральная единица – отдельный цветок. Соцветия располагаются в пазухах листьев на прошлогодних приростах, а при повторном цветении – в пазухах листьев на приросте текущего года. Цветение в пределах соцветия длится 9–11 дней. Раскрытие происходит от центра к основанию. Разветвление в соцветии происходит до третьего порядка. При вторичном цветении некоторые цветки под зиму уходят в состоянии бутонов, не успевая раскрыться.

Цветок крупный, очень декоративный. Раскрывание происходит однократно. Цветение одного цветка длится 3–8 дней. Раскрываются цветки в течение почти всего светового дня, за исключением дождливой погоды, когда открытия цветков не происходит. Во время цветения окраска лепестков полихромная. В начале цветения она более светлая, ближе к белому, при отцветании – кремовая. Внутренняя окраска венчика на нижней лопасти во время цветения меняется с жёлто-оранжевой на красно-бордовую. В желто-оранжевой фазе цветок находится от 2 до 5 дней, в красно-бордовой – от 1 до 4 дней. Для цветка характерна геркогамия. Рыльце выше пыльников уже на стадии плотного зеленого бутона. Рыльце как зонтик накрывает сверху трубку пыльников, которые срастаются вокруг столбика. Цветок *W. middendorifiana* имеет признаки гомогамии. Тычиночная и рыльцевая стадии проходят в цветке с полосой желто-оранжевого цвета. Визуальным сигналом завершения тычиночной стадии является самое начало изменения цвета полосы на красно-бордовую, рыльцевой – полное изменение цвета полосы, которое происходит от основания венчика. Расположение частей цветка без посторонней помощи полностью препятствует попаданию своей пыльцы на рыльце (автогамии). Во время первой половины цветения рыльце пестика в цветке наклонено в противоположную полосе сторону (изогнуто вверх), пыльники открыты, и пыльца высыпается на желто-оранжевую полоску, удерживаясь волосками. В это время рыльце пестика влажное, зеленоватое. В цветке с красно-бордовой полосой рыльце пестика наклонено в

сторону полосы (изогнуто вниз). По окончании «красно-бордовой» фазы тычинки и рыльце подсыхают и вместе с венчиком опадают.

В 2020 г. при проведении опыта в изолированных цветках и принудительно опыленных своей пыльцой и пыльцой цветка с этого же растения с предварительной кастрацией образования семян не произошло. При повторении опыта с контролируемым опылением в 2021 г. результат повторился. При свободном опылении во всех цветках оба года завязывались полноценные семена.

Обсуждение результатов

В справочной литературе указывается, что *W. middendorifiana* – светлюбивый мезофит, микротерм, мезотроф, доминант кустарниковых зарослей. Распространен на Дальнем Востоке на Сахалине, в Приморском крае, на южных островах Курильской гряды, в Японии, северном Китае. Встречается в подлеске хвойных и лиственных лесов и зарослях кедровника. Охраняется в заповедниках [Деревья ..., 1962, 1966; Ворошилов, 1982, Древесные ..., 2005].

Изучение строения цветков растений *W. middendorifiana* при интродукции в подзоне средней тайги Республики Коми показало его соответствие видовым признакам растения. Цветок имеет совокупность морфологических особенностей, обеспечивающих преимущественное опыление пчелами и шмелями, таких, как удобная посадочная площадка; поверхность, дающая хорошую опору; цветок устойчивый к механическим воздействиям. Известно, что пчелы способны различать цвета белого, желтого, синего и ультрафиолетового спектра. Красный цвет для пчел не существует, так как они видят его так же, как и черный. Зеленый и оранжевый цвета пчелой видятся как слабые оттенки желтого [Тауц, 2008]. Хорошее соответствие между морфологией цветка и опылителя может сократить время поиска пищи и опыления. Но не все насекомые являются опылителями. Нектар наиболее привлекателен из всех аттрактантов, поэтому насекомыми используется любой доступный его источник, в связи с чем часто происходит кража нектара (рис. 2). Некоторые насекомые не залетают в цветок, а с внешней стороны протыкают его покровы, добываясь до нектара, или совсем объедают его. Для насекомых съедобны почти все части растений.

Первое цветение *W. middendorifiana* наблюдается в конце весны и происходит в менее благоприятных условиях, таких как невысокие положительные температуры и резкие суточные ее колебания, что накладывает свой отпечаток на ее антропоэкологию. При цветении в это время имеются признаки, соответствующие весеннецветущим растениям, такие как быстрое и дружное цветение в пределах соцветия и растения в целом. Повторное позднелетнее цветение растений более растянуто во времени. Весной цветение наблюдается у незначительного числа видов растений, и насекомые-опылители конкурируют за пыльцу и нектар, а в летний период преобладает конкуренция растений за насекомых-опылителей. Аналогичные особенности быстрого раскрытия цветков в соцветиях растений, цветущих весной, отмечены и другими авторами [Костина, 2009]. Как и у многих цветущих весной растений такое дружное раскрытие цветков обусловлено тем, что генеративные структуры у них обычно сформированы еще с осени. Например, как показал Р.В. Вафин [2003], к осени у боярышника побег будущего года сформирован полностью, включая соцветие.

Большое значение как с механической, так и с точки зрения отражения света, имеет текстура поверхности венчика. Лучшую опору опылителям обеспечивает покрытая волосками поверхность. Желто-оранжевая полоса на белом фоне указывает лучшее место для приземления насекомого-опылителя, а также указывает путь к нектару. Взаимоотношения цветка и опылителя устанавливаются с помощью аттрактантов, которые воздействуют на основные инстинкты насекомого [Фегри, ван дер Пэйл, 1982]. На пищевые инстинкты в цветке *W. middendorifiana* влияют первичные аттрактанты, такие как пыльца и нектар. Пыльца более доступна для насекомых опылителей. Пробираясь к нектару, который находится в основании трубки венчика, насекомые-опылители задевают спинками пыльники. Помимо пищи, для привлечения опылителей служат вторичные аттрактанты: окраска и запах. Цветок *W. middendorifiana* имеет легкий аромат и привлекателен для насекомых-опылителей, которые активно его посещают. В процессе эволюции растения развили механизмы, позволяющие им напрямую влиять на поведение и передвижение своих опылителей. Изменение окраски венчика во время цветения является способом общения с насекомым-опылителем и обусловлено способностью опылителей в зависимости от расстояния распознавать цвета. Изменение окраски цветков направляет движение опылителей на благо как цветка, так и насекомого [Weiss, 1991], имея весьма важное адаптивное значение. Дока-



Рис. 2. Кража нектара
[Nectar stealing]

зано, что контрасты между цветком и окружающей средой, либо внутри цветка воспринимают более высокоорганизованные насекомые [Фегри, ван дер Пэйл, 1982]. Изменение окраски цветка во время цветения интересовало многих исследователей [Mohan Ram, Gita Mathur, 1984; Weiss, 1991; Ida, Kudo, 2003; Kudo et al., 2007]. С использованием искусственных цветков G. Kudo et al. [2007] установили, что изменение цвета подавляло посещение нефункциональных цветков, сохраняя привлекательность соцветия. Полихромная окраска венчика во время цветения эффективна, когда в соцветиях присутствуют как измененные, так и не измененные цветки. Т.У. Ida, G. Kudo [2003] установили, что сохранение цветков с измененной окраской у *W. middendorifiana* на о-ве Хоккайдо в северной Японии способствует уменьшению гейтеногамного опыления, т. е. данные цветки могут контролировать поведение шмелей во время их посещения. Изменение окраски цветка обычно сопровождается уменьшением пыльцы, нектара и потерей репродуктивных функций. По данным Т.У. Ida, G. Kudo [2003], у *W. middendorifiana* в цветке с желтой полосой в 10 раз нектара больше, чем у цветка с красной. Изменившие окраску цветки *W. middendorffiana* повышают эффективность опыления за счет сокращения числа посещений нефункционального цветка опылителями, что является важным адаптивным механизмом.

Опыление является важным этапом семенного размножения. С генетической точки зрения важно знать лидирующий тип опыления. Знание систем скрещивания способствует определению минимального числа особей при интродукции без потери их генотипического разнообразия [Демьянова, 2015]. Системы скрещивания обеспечивают стратегию и тактику выживания растений в новых условиях [Демьянова, 2011]. В результате опыта выяснили, что в условиях интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми у *W. middendorifiana* имеет место ксеногамия. Так как при принудительном опылении завязывания полноценных семян не произошло, то факт идиогамии исключаем, что указывает на частичную или полную несовместимость пыльцы и рыльца, то есть физиологическую самонесовместимость. Так как при изоляции формирование семян не произошло, то возможно исключение и апомиксиса. Геркогамия является лишь дополнительным фактором, препятствующим самоопылению.

Заключение

Впервые при интродукции в северных условиях выявлены особенности цветения и опыления *W. middendorifiana*. Морфометрические параметры частей цветка изученных образцов изменяются от очень низкого (4.3%) до среднего уровня (15.1%) изменчивости. Для вида характерны малоцветковые фрондозно-брактеозные, обоопольные, монотелические соцветия. Окраска лепестков во время цветения полихромная, что позволяет контролировать поведение насекомых-опылителей. Для *W. middendorifiana* в интродукционных условиях характерно вторичное цветение. Первичному цветению присущи характеристики весеннецветущих растений, такие как быстрое и дружное раскрытие и небольшое число цветков в соцветии. Повторное цветение несет отпечаток позднелетнецветущих растений, к которому относится растянутое во времени цветение и увеличение цветков в соцветии. Изучение анэкологических особенностей показало, что для *W. middendorifiana* основным типом опыления является ксеногамия, а способом – энтомофилия. Цветкам свойственна мелиттофильная организация, проявляющаяся в устойчивости к механическим воздействиям, достаточно удобной посадочной площадью и поверхностью, дающей хорошую опору; имеются указатели нектара, легкий аромат, не очень глубоко спрятан нектар, тычинок несколько, в завязи большое число семязачатков. Наблюдения по завязыванию семян при контролируемых опылениях выявили, что у *W. middendorifiana* есть признаки самонесовместимости.

Список источников

1. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа, 1997. 115 с.
2. Вафин Р.В. Анэкология интродуцированных видов боярышника в Уфе // Бюллетень ГБС. 2003. № 185. С. 36–44.
3. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 526–527.
4. Демьянова Е.И. О постановке анэкологических наблюдений в условиях интродукции // Ботанический журнал. 2011. Т. 98, № 8. С. 1127–1134.
5. Демьянова Е.И. О системах скрещивания у охраняемых растений Среднего Урала // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2015. Вып. 2. С. 91–126.
6. Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 308.
7. Деревья и кустарники СССР. М.: Мысль, 1966. С. 540.
8. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М.: Наука, 2005. С. 125.
9. Костина М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 42 с.

10. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлева Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.
11. Маляровская В.И., Карпун Ю.Н. Краткая историко-систематическая характеристика рода Вейгела (*Weigela Thunb.*) // Субтропическое и декоративное садоводство. 2012. № 2 (47). С. 73–77.
12. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных пород. М.: Наука, 1973. 283 с.
13. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
14. Пояркова А.И. Сем. Жимолостные // Флора СССР. М.; Л., 1958. Т. 23. С. 582–584.
15. Савенко А.В., Чукуриды С.С. Биологические особенности сортов вейгелы в условиях урбозкостемы Краснодара. Краснодар, 2019. 152 с.
16. Скупченко Л.А. и др. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми (Итоги работы Ботанического сада за 50 лет; Т. III). СПб.: Наука, 2003. 214 с.
17. Сычев А.И. Вейгелы – природная кладовая генов // В мире растений. 2007. № 7. С. 14–19.
18. Таутц Ю. Что пчелы знают о цветах // Наука из первых рук. 2008. № 4 (22). С. 54–67.
19. Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 384 с.
20. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука. 1975. 352 с.
21. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с.
22. Ida Takashi Y., Kudo G. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): reduction of geitonogamous pollination by bumble bees // American Journal of Botany. 2003. Vol. 90, № 12. P. 1751–1757. DOI: 10.3732/ajb.90.12.1751.
23. Kudo G. et al. A test of the effect of floral color change on pollination effectiveness using artificial inflorescences visited by bumblebees // Ecologia. 2007. Vol. 154, № 1. P. 119–128.
24. Mohan Ram H.Y., Mathur G. Flower Colour Changes in *Lantana camara* // Journal of Experimental Botany. 1984. Vol. 35, № 160. P. 1656–1662.
25. Robinsohn I. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blumenuntersuchungsmethod // Sitzungsber. Akad. Wiss. 1924. Bd. 133.H.6. P. 181–211.
26. The International Plant Names Index. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.ipni.org> (дата обращения: 23.12.2022).
27. The Plant List. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 23.12.2022).
28. Weiss M. Floral colour changes as cues for pollinators // Nature. 1991. Vol. 354. P. 227–229.

References

1. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on Climate and Hydrology]. Moscow, Drofa Publ., 1997. 115 p. (In Russ.).
2. Vafin R.V. [Anthoecology of introduced hawthorn species in Ufa]. *Bjulleten' GBS*. № 185 (2003): pp. 36–44. (In Russ.).
3. Voroshilov V.N. *Opredelitel' rastenij sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Key book to plants of the Soviet Far East]. Moscow, Nauka Publ., 1982, pp. 526–527. (In Russ.).
4. Demyanova E.I. [Towards the organization of anthoecological observations under the conditions of introduction]. *Botaničeskij žurnal*. V. 98, No 8 (2011): pp. 1127–1134. (In Russ.).
5. Demyanova E.I. [On the crossing systems of protected plants of the Middle Urals]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2015): pp. 91–126. (In Russ.).
6. *Derev'ja i kustarniki SSSR* [Trees and Shrubs of the USSR. Wild, Cultivated and Introduction-Promising]. Leningrad, AN SSSR Publ., 1962, V. 6, p. 308. (In Russ.).
7. *Derev'ja i kustarniki SSSR* [Trees and shrubs of the USSR]. Moscow, Mysl' Publ., 1966, p. 540. (In Russ.).
8. *Drevesnye rastenija Glavnogo botaničeskogo sada imeni N.V. Cicina* [Woody plants of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences]. Moscow, Nauka Publ., 2005, p. 125. (In Russ.).
9. Kostina M.V. *Generativnye pobegi drevesnykh pokrytozemnykh rastenij umerennoj zony: avtoref. dis. d-ra nauk* [Generative shoots of woody angiosperms in the temperate zone. Abstract Diss. Doctor of Biology Scientific]. Moscow, 2009. 42 p. (In Russ.).
10. Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovleva G.P. *Socvetija. Morfologičeskaja klassifikacija* [Inflorescences. Morphological classification]. St-Peterburg, 1992. 126 p. (In Russ.).

11. Malyarovskaya V.I., Karpun Yu.N. [The brief historical-systematic description of the genus *Weigela* (*Weigela* Thunb.)]. *Subtropičeskoe i dekorativnoe sadovodstvo*. No 2(47) (2012): pp. 73-77. (In Russ.).
12. Mamaev S.A. *Formy vnutrividovoj izmenčivosti drevnykh porod* [Forms of intraspecific variability of tree species]. Moscow, Nauka Publ., 1973. 283 p. (In Russ.).
13. Ponomarev A.N. [Study of flowering and pollination of plants]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, V. 2, pp. 9–19. (In Russ.).
14. Poyarkova A.I. [Fam. Caprifoliaceae]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1958, V. 23, pp. 582-584. (In Russ.).
15. Savenko A.V., Chukuridi S.S. *Biologičeskie osobennosti sortov vejgely v uslovijach urboèkosistemy Krasnodara* [Biological features of weigela varieties in the conditions of the urban ecosystem of Krasnodar]. Krasnodar, 2019. 152 p. (In Russ.).
16. Skupcheko L.A., Mishurov V.P., Volkova G.A., Portnyagina N.V. *Introdukcija poleznykh rastenij v podzone srednej tajgi Respubliki Komi* [Introduction of useful plants in the middle taiga subzone of the Komi Republic (Summarized work undertaken by the Botanical Garden for 50 years; V. III)]. St-Peterburg, Nauka Publ., 2003. 214 p. (In Russ.).
17. Sychev A.I. [Weigels as a natural pantry of genes]. *V mire rastenij*. No 7 (2007): pp. 14-19. (In Russ.).
18. Tautz Yu. [What bees know about flowers]. *Nauka iz pervykh ruk*. No 4(22) (2008): pp. 54-67. (In Russ.).
19. Fegri K., L. van der Peil. *Osnovy èkologii opylenija* [The principles of pollination ecology]. Moscow, Mir Publ., 1982. 384 p. (In Russ.).
20. Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noj morfologii vysšich rastenij. Cvetok* [Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Flower]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 352 p. (In Russ.).
21. Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noj morfologii vysšich rastenij. Socvetie* [Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Inflorescence]. Leningrad, Nauka Publ., 1979. 296 p. (In Russ.).
22. Ida T.Y., Kudo G. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): reduction of geitonogamous pollination by bumble bees. *American Journal of Botany*. V. 90, No 12 (2003): pp. 1751-1757. DOI: 10.3732/ajb.90.12.1751.
22. Kudo G., Hirabayashi Y., Ishii H.S., Ida T.Y. A test of the effect of floral color change on pollination effectiveness using artificial inflorescences visited by bumblebees. *Ecologia*. V.154, No 1 (2007): pp. 119-128.
23. Mohan Ram H.Y., Mathur G. Flower Colour Changes in *Lantana camara*. *Journal of Experimental Botany*. V. 35, No 160 (1984): pp. 1656-1662.
24. Robinsohn I. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blütenuntersuchungenmethod. *Sitzungsber. Akad. Wiss.* Bd. 133, H. 6 (1924): pp. 181-211.
26. The International Plant Names Index = IPNI. Available at: <http://www.ipni.org> (accessed 23.12.2022).
27. The Plant List. Available at: <http://www.theplantlist.org/> (accessed 23.12.2022).
28. Weiss M. Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*. V. 354 (1991): pp. 227-229.

Статья поступила в редакцию 03.11.2022; одобрена после рецензирования 11.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 03.11.2022; approved after reviewing 11.01.2023; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторе

С. А. Мифтахова – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела Ботанический сад.

Information about the author

S. A. Miftakhova – candidate of biological sciences, researcher of the Botanical Garden.