

А.Ф.Семенин

Институт леса УрО АН СССР

ЗАЛОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК У КАМЕЛИИ ЯПОНСКОЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ РЕЖИМОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

При интродукции камелии японской (*Camellia japonica L.*) одним из важных вопросов является изучение заложения и развития у нее генеративных почек. По особенностям этого процесса можно судить о степени адаптации к условиям выращивания, биологическом потенциале, следовательно, перспективах интродукции вида.

Работ, посвященных заложению и развитию генеративных почек у камелии японской, сравнительно немного. К.Энке (1864), придавая большое значение для этого процесса температурному фактору, отмечает, что если в январе камелию перенести в теплую оранжерею, то заложение генеративных почек начнется значительно раньше, и растения зацветут уже в конце июля, тогда как в прохладных оранжереях цветение сорта начинают цвести лишь в конце октября. То есть высокая температура воздуха во время роста побегов позволяет заставить камелию цветти при необычном фотопериоде.

С.И.Назаревский (1957), Б.Ю.Муррисон и С.И.Приходько (1958), В.С.Соловьинова (1962) утверждают, что лучшему заложению генеративных почек способствует сокращение полива во второй половине лета, когда у камелии происходит интенсивное образование новых почек.

Сеон Ха Ее и Шунпей Вемото (*Seon Ha Se, Shunpei Wemoto*, 1983) исследовали развитие генеративных почек у пяти видов и 68 сортов рода *Camellia* и пришли к выводу, что высокая температура воздуха стимулирует заложение генеративных почек, но задерживает их последующее развитие. Они установили, что существует значительная корреляция ($r = 0,76$) между началом пробуждения вегетативных почек и началом заложения генеративных почек.

О.Б.Михалевская с соавторами (1988), изучавшая вопросы морфогенеза генеративных почек у камелии, обнаружила, что они всегда формируются как пазушные почки только двух первых чешуй вегетативных почек. С началом роста побегов начинается и развитие почек - как вегетативных, так и генеративных. Вначале в почках происходит заложение почечных чешуй. И лишь после завершения роста материнских побегов происходит образование других зачатков. Причина этого, вероятно, в недостатке питательных веществ, которые расходуются на рост побегов.

По мнению С.Г.Саакова (1983), для заложения генеративных почек нужна температура воздуха не ниже +16°C, а оптимальным для этого процесса фотопериодом он считает 12-13-часовой день. С последним утверждением согласиться трудно, т.к. заложение, развитие и распускание генеративных почек сильно растянуты по времени и происходят при совершенно различной длительности дня: заложение - летом, а цветение - зимой и весной, причем разница в длительности между этими временными отрезками даже в районах естественного произрастания камелии достигает пяти часов. По приуроченности цветения к самым "темным" зимним дням С.Г.Сааков считает камелию короткодневным растением.

А вот А.Ф.Клешнин (1952) причисляет ее к длиннодневным видам. Это положение подтверждается и исследованиями Г.Л.Функе (1936), на которые он ссылается: "В опытах Функе по дополнительному 8-часовому освещению слабой интенсивности (30-60 лк) *Camellia japonica var. Chandleri* цветение последней при освещении с 13 октября начинается через 83 дня, а без освещения - на 29 дней позднее".

Логически продолжая утверждение А.Ф.Клешнина, приходим к выводу, что хотя цветение большинства сортов камелии приурочено к короткому дню, такой фотопериод не является для них оптимальным. С

гораздо большим основанием эти растения следовало бы назвать необлигатными длиннодневными. Но остается неясным: отчего камелия, быстрее зацветающая на длинном дне, цветет в сезоны с наиболее короткой продолжительностью дня?

Как видно, имеющаяся литература по вопросам заложения и развития генеративных почек у камелии японской довольно немногочисленна и нередко противоречива. Тем более важным представляется детальное изучение этой проблемы.

Цель данной работы состояла в том, чтобы выявить особенности заложения и развития генеративных почек у некоторых сортов этого растения в условиях разных режимов минерального питания.

Материалы и методы

Объектом исследования послужили сорта камелии японской: *Beni-Karako*, 524 *Anemoneiflora X Grandiflora alba*, *Countess of Orkney*.

Опыт проводили по следующей схеме:

Сорт *Beni-Karako*, варианты: 1) контроль (без удобрений); 2) N-азот (карбамид - 1 г/л в пересчете на N); 3) P - фосфор (двойной суперфосфат - 1 г/л в пересчете на P_2O_5); 4) NPK - полное минеральное удобрение (нитроаммофоска - 1 г/л в пересчете на основные действующие элементы).

Сорт 524 *Anemoneiflora X Grandiflora alba* варианты: 1) контроль (без удобрений); 2) P - фосфор (двойной суперфосфат - 1 г/л); 3) P - фосфор (двойной суперфосфат - 3 г/л).

Сорт *Countess of Orkney*, варианты: 1) контроль (без удобрений); 2) N - азот (карбамид - 1 г/л).

Опыт был заложен 1.02.88 г., т.е. перед началом роста генеративных побегов, и продолжался до 1.10.88 г., когда стало очевидно, что заложение новых генеративных почек прекратилось. Удобрения вносили через 10-дневные промежутки времени в виде водных растворов (0,5 л на одно растение).

Для растений, которые содержались в 5-литровых полиэтиленовых горшках, использовали почвенную смесь следующего состава: 4 ч. дерновой земли, 2 ч. листовой, 2 ч. торфа, 1 ч. песка. В 6 навесках, взятых из неё, определяли: кислотность (рН) почвы, а также содержание калия, фосфора, азота (в мг на 100 г почвы). Вот результаты этого анализа: $pH = 4,73 \pm 0,09$; $N = 4,53 \pm 0,37$; $P = 11,02 \pm 0,73$, $K = 16,23 \pm 0,81$.

В каждом варианте опыта использовали по восемь трехлетних растений.

По окончании эксперимента его результаты подверглись статистической обработке (Г.Н.Зайцев, 1984). При этом определялись количество генеративных побегов и количество генеративных почек на побегах каждого типа.

Для оценки достоверности влияния разных режимов минерального питания на заложение генеративных почек был проведен однофакторный дисперсионный анализ.

В конце периода заложения детально исследовалось состояние развития генеративных почек - определялся этап органогенеза по Куперман Ф.М. (1963), для чего все заложившиеся почки препарировались и изучались под микроскопами МБС-12 и МБИ-6.

Эксперимент проведен в субтропическом отделении оранжереи Ботанического сада УрО АН ССР.

Результаты и их обсуждение

Прежде чем приступить к изложению результатов исследования, целесообразно выделить наиболее общие закономерности заложения и развития генеративных почек, присущие камелии японской.

1. Периоды заложения и последующего развития генеративных почек у камелии очень продолжительны. Период заложения продолжается в наших условиях около 5 месяцев (конец апреля - конец сентября). Период развития заложившихся почек еще более длителен. Так, первые цветки распускаются обычно в конце октября, а последние уже в следующем году - в конце мая.

2. У камелии можно выделить три фотoperiodически различных типа генеративных побегов:

1) Побеги зимне-весенней вегетации ("зимние" побеги). Развиваются с начала февраля до середины апреля. К середине апреля их рост резко замедляется, и на них (с конца апреля - начала мая) начинают закладываться генеративные почки.

2) Побеги весенне-летней вегетации ("летние" побеги). С начала мая на прошлогодних побегах трогаются в рост боковые почки, иногда боковые побеги возникают и на уже выросших в этом году "зимних" побегах. "Летние" побеги после периода роста, обычно заканчивающегося в конце июня - начале июля, также образуют генеративные почки.

3) Пролиферирующие побеги. Возникают в результате прорастания (пролиферации) "зимних" побегов, т.е. происходит вторичный рост побегов, на которых уже заложились генеративные почки. По окончании вторичного роста пролиферирующего побега на нем снова заклады-

вается генеративные почки и он становится как бы "двухэтажным".

3. Важной особенностью камелии является то, что достигнув генеративной стадии развития, это растение образует впредь почти исключительно генеративные побеги. Лишь некоторые побеги, находящиеся в самой нижней части кроны, сильно укороченные, оказавшиеся в неблагоприятных условиях питания или освещенности, не закладывают генеративных почек.

4. Отличительной особенностью развития генеративных почек камелии является асинхронность этого процесса. Так, в один и тот же момент на генеративных побегах можно найти почки, находящиеся на самых разных этапах развития (от IV-V до IX этапов органогенеза).

Результаты эксперимента представлены в табл. I-5.

Данные дисперсионного анализа показывают достоверное действие данного фактора - разных режимов минерального питания - на количество заложившихся генеративных почек, образовавшихся на одном цветении, у сортов *Beni-kakko* и 524 *Nemonaeflora x Grandiflora alba*, как у сорта *Countess of Orkney*,

действии разных режимов минерального питания на этот признак не выявлено.

У сорта *Beni-kakko* максимальное количество генеративных почек на растении заложивается при использовании азотного удобрения (табл. 2). Увеличивает количество генеративных почек на растении (правда, на уровне несколько ниже достоверного) и применение фосфорных удобрений. У сорта 524 *Nemonaeflora x Grandiflora alba* использование двух доз двойного суперфосфата (1 и 3 г/л) достоверно увеличивало количество генеративных почек на растении. Практически не оказали действия на этот признак азотные удобрения у сорта *Countess of Orkney*.

Максимальное количество генеративных почек на побегах (без дифференциации их на типы) образуется при использовании фосфорных удобрений у сорта *Beni-kakko* и при дозе 1 г/л двойного суперфосфата у сорта 524 *Nemonaeflora x Grandiflora alba*. В то же время применение азотных удобрений, приводящее у сорта *Beni-kakko* максимальному увеличению генеративных почек на растении, сопровождается минимальным образованием почек на побеге. Эффект азотных удобрений достигается за счет значительного увеличения количества генеративных побегов.

Несколько иная картина наблюдается, если генеративные побеги дифференциовать на типы. В этом случае максимальное количество

генеративных почек на "зимних" побегах у сорта *Beni-Karako* дает вариант с использованием азотных удобрений, у сорта *Countess of Orkney*. Напротив, на "летних" побегах у сорта *Beni-karako* действие азота проявляется в снижении количества заложившихся генеративных почек, некоторый их прирост дает применение фосфорных удобрений у сортов *Beni-karako* и 524 *Anemoneflora X Grandiflora alba*.

Обращают на себя внимание низкие показатели в варианте с использованием полного минерального удобрения (у сорта *Beni-karako*). Поскольку в других вариантах в качестве основных действующих элементов служили азот и фосфор, а в полном минеральном удобрении к ним добавился только калий, то вероятной причиной ухудшения развития растений в варианте РК является токсичное действие калия. О подобном действии калия на близкий камелии вид - чайный куст - указывает Г.М.Морчиладзе (1988).

Азот и фосфор оказывают различное воздействие на количество генеративных почек на пролиферирующих побегах. Так, применение азотных удобрений значительно снижает этот показатель у сорта *Beni-karako*, но несколько повышает у сорта *Countess of Orkney*, фосфорные удобрения повышают его у сорта *Beni-karako*, но закономерно понижают (с увеличением дозы суперфосфата) у сорта 524 *Anemoneflora x Grandiflora alba*. Причину различного, порой противоположного, действия того или иного удобрения на заложение генеративных почек на побегах одного и того же типа у разных сортов следует, вероятно, искать в различной структуре их генеративных побегов (табл. I). Так, сорт *Beni-karako* "склонен" к образованию пролиферирующих и "летних" побегов, а у сорта 524 *Anemoneflora X Grandiflora alba* значительно преобладает доля "зимних" побегов. Сорт *Countess of Orkney* в контроле совсем не образовывал "летних" побегов, хотя дал очень много побегов пролиферирующих. Применение азотного удобрения привело к появлению значительного количества "летних" побегов. У сорта же *Beni-karako* действие азота было противоположным - существенно изменилась структура генеративных побегов, однако общее количество и количество генеративных почек на них по сравнению с контролем было практически одинаковым. Фосфорное удобрение не оказывает столь существенного влияния на структуру генеративных побегов. У сортов *Beni-karako* и 524 *Anemoneflora X Grandiflora* настолько повышает долю пролиферирующих побегов, а у последнего из них в неболь-

шой степени - и долю "летних" побегов.

Таблица I

Влияние разных режимов минерального питания на структуру генеративных побегов у сортов камелии японской (количество генеративных побегов каждого типа, в % от общего количества генеративных побегов)

Тип генеративных побегов	Сорта								
	А				В				C
	контроль	N	P	NPK	контроль	P г/л	I 3	P г/л	контроль
"Зимние" побеги	39,68	41,42	40,63	48,60	76,30	62,63	62,55	59,09	40,78
Полифери-ующие побеги	25,95	24,86	33,63	18,76	15,00	17,54	16,99	40,91	26,59
"Летние" побеги	34,37	33,72	25,74	33,64	8,70	19,83	20,46	0	32,63

Примечание: А - *Beni-karako*, В - 524 *Anemonaeflora X chandiffloia alba*, С - *Countess of Orkney*.

Зная структуру генеративных побегов у данного сорта камелии, можно, вероятно, предположить, применение какого удобрения для него более эффективно в соответствии с поставленной целью. Тот или иной элемент минерального питания может оказывать различное действие, изменения: 1) количество генеративных почек на побеге, 2) количество генеративных побегов на растении, 3) структуру генеративных побегов.

В табл. 3-5 представлены результаты исследования состояния развития генеративных почек в условиях разных режимов минерального питания. У изучаемых растений проанализированы все генеративные почки (после окончания периода заложения) с целью определения их этапа органогенеза.

У сорта *Beni-Karako* (табл.3) наиболее эффективное влияние на развитие генеративных почек оказали азотные удобрения, причем существенное ускорение развития почек они дали на всех типах побегов. Что касается фосфорных удобрений, то их применение практически не сказалось на развитии генеративных почек "зимних" побегов и дало очень слабый эффект на побегах полиферирующих и "летних".

Более существенным оказалось действие фосфорных удобрений на развитие генеративных почек у сорта 524 *Anemoneflora X Grandiflora* (табл.4). Использование же азотных удобрений у сорта *Countess of Orkney* (табл.5) не оказало столь значительного ускорения в развитии генеративных почек, как у сорта *Beni-karako*.

Разницу в действии одного и того же удобрения на развитие генеративных почек у разных сортов можно, вероятно, также объяснить различиями в структуре генеративных побегов у этих сортов, каждая из которых характеризуется своими особыми коррелятивными связями между побегами. Сорт *Beni-karako*, у которого азот значительно ускорил развитие генеративных почек, отличается более высокой долей "летних" побегов; у сорта *Countess of Orkney* "летних" побегов в контроле совсем не образуется - и действие азота на развитие генеративных почек было менее эффективным. Сравнивая же сорта *Beni-karako* и 524 *Anemoneflora X Grandiflora alba* приходим к выводу, что большее ускоряющее действие фосфора на развитие генеративных почек наблюдается у сорта 524 *Anemoneflora X Grandiflora alba*, структура генеративных побегов которого отличается значительным преобладанием "зимних" побегов.

Выводы

I. Действие минеральных удобрений зависит от сортовой принадлежности камелии японской. У сорта *Beni-karako* максимальное количество генеративных почек на растении образуется при использовании азотного удобрения. Положительный эффект действия азота достигается за счет значительного увеличения количества генеративных побегов. Калий в составе полного минерального удобрения оказал на растения этого сорта токсичное действие.

У сорта *Countess of Orkney* азотное удобрение практически не изменило количества генеративных почек на растении.

У сорта 524 *Anemoneflora X Grandiflora* с увеличением дозы фосфорного удобрения увеличивается количество генеративных почек на растении.

2. Наиболее эффективное воздействие на развитие генеративных почек на побегах всех типов оказывает азотное удобрение, причем более значительно азот ускоряет развитие генеративных почек у сорта с высокой долей "летних" побегов (*Beni-karako*). Использование фосфорных удобрений для ускорения развития генеративных почек менее эффективно. Более отзывчивым на фосфор оказался сорт с вы-

Таблица 2

6-34

Влияние разных режимов минерального питания
на формирование генеративных органов у сортов камелии японской

Объект исследования	Режимы минерального питания							
	Beni - Karaku			Бах Акепонастого Granadilla аса			Сортенс of Orkney	
	контроль (без удобр.)	N (карбамид)	P (суперфосфат)	NPK (нитроаммофоска)	контроль (без удобр.)	P (суперфосфат, 1 г/л)	P (суперфосфат, 3 г/л)	контроль (без удобр.)
Количество генеративных побегов на растении, шт.	16,38 ± 2,33	25,86 ± 3,33	16,00 ± 2,33	18,23 ± 1,55	10,00 ± 1,31	11,14 ± 1,14	13,86 ± 1,15	5,50 ± 1,18
Количество генеративных почек, шт/растение	63,38 ± 5,08	84,00 ± 8,01	72,13 ± 5,28	57,63 ± 4,72	44,00 ± 3,48	51,13 ± 3,67	57,88 ± 2,77	28,25 ± 2,43
Количество генеративных почек на побеге (без дифференц. на типы), шт.	3,87 ± 0,21	3,25 ± 0,13	4,51 ± 0,27	3,16 ± 0,15	4,40 ± 0,35	4,61 ± 0,30	4,22 ± 0,19	5,14 ± 0,42
Количество генеративных почек на "зимнем" побеге, шт.	3,12 ± 0,14	3,27 ± 0,14	2,81 ± 0,16	3,21 ± 0,18	3,55 ± 0,28	4,24 ± 0,27	4,32 ± 0,29	3,28 ± 0,20
Количество генеративных почек на пролиферирующем побеге, шт.	6,60 ± 0,41	4,79 ± 0,26	7,74 ± 0,44	4,63 ± 0,43	9,83 ± 0,89	7,43 ± 0,72	5,92 ± 0,37	7,90 ± 0,61
Количество генеративных почек на "летнем" побеге, шт.	2,61 ± 0,24	2,39 ± 0,11	2,91 ± 0,25	1,90 ± 0,11	2,43 ± 0,30	2,75 ± 0,34	3,00 ± 0,35	- 3,13 ± 0,43

Таблица 3

Развитие генеративных почек в условиях разных режимов минерального питания у камелии японской, сорт *Beni-karako* (количество почек, находящихся на данном этапе органогенеза, в %, по состоянию на 30.IO.88г.)

Этапы органогенеза	Режимы минерального питания		
	Контроль(без удобр.)	<i>N</i> (карбамид)	<i>P</i> (суперфосФ.)
I. "Зимние" побеги			
III - IV	50,69	48,96	67,01
Уч	3,47	1,38	5,15
Ул	0	4,83	2,06
Ут	1,39	2,76	5,15
УI	42,36	28,97	17,53
УП - УШ	2,09	13,10	3,10
IX	0	0	0
II. Пролиферирующие побеги			
III - IV	80,15	61,95	66,67
Уч	8,90	9,73	17,48
Ул	8,90	8,85	12,02
Ут	1,37	4,43	2,18
УI	0,68	11,50	0,55
УП - УШ	0	3,54	0,55
IX	0	0	0,55
III. "Летние" побеги			
III - IV	94,19	71,79	96,66
Уч	5,81	2,56	1,67
Ул	0	2,56	1,67
Ут	0	5,12	0
УI	0	16,68	0
УП - УШ	0	1,29	0
IX	0	0	0

Примечание: У_ч - заложение чашелистиков, У_л - заложение лепестков, У_т - заложение тычинок, обозначение остальных этапов - как у Ф.И. Куперман (1963).

Таблица 4

Развитие генеративных почек в условиях разных режимов минерального питания у камелии японской,
сорт 524 *Anemonaeflora X Grandiflora alba*
(по состоянию на 22.IO.88г.)

Этапы органогенеза	Режимы минерального питания		
	контроль (без удобр.)	P (суперфосф. 1 г/л)	P (суперф. 3 г/л)
I. "Зимние" побеги			
III - IY	48,47	47,06	45,65
УЧ	7,96	5,88	10,27
УЛ	6,75	15,13	5,51
УТ	0,62	1,68	0
УІ	20,86	9,24	10,27
УП - УШ	15,34	21,01	28,30
2. Пролиферирующие побеги			
III - IY	45,31	38,10	61,90
УЧ	21,88	27,38	28,57
УЛ	28,13	17,86	7,94
УТ	1,56	3,57	0
УІ	0	9,52	1,59
УП - УШ	2,12	3,57	0
3. "Летние" побеги			
III - IY	92,31	87,50	83,88
УЧ	7,69	9,37	14,52
УЛ	0	1,13	1,60
УТ	0	0	0
УІ	0	0	0
УП - УШ	0	0	0

Таблица 5

Развитие генеративных почек в условиях разных режимов минерального питания у камелии японской,
сорт *Countess of Orkney* (по состоянию на 26.10.88)

Этапы органогенеза	Режимы минерального питания	
	контроль (без удобрения)	N (карбамид)
<u>I. "Зимние" побеги</u>		
III - IV	47,22	30,00
у _ч	2,78	2,50
у _л	48,61	67,50
у _т	0	0
у _И	0	0
УП - УШ	1,39	0
IX	0	0
<u>II. Пролиферирующие побеги</u>		
III - IV	54,84	53,73
у _ч	13,98	8,96
у _л	31,18	34,32
у _т	0	0
у _И	0	0
УП - УШ	0	0
IX	0	4,49
<u>III. "Летние" побеги</u>		
III - IV	-	81,82
у _ч	-	6,06
у _л	-	12,12
у _т	-	0
у _И	-	0
УП - УШ	-	0
IX	-	0

3. Действие того или иного элемента минерального питания
щественно изменяет структуру генеративных побегов. В свою оче-
нь, увеличение количества заложившихся генеративных почек на
стении, ускорение темпов их развития, достигаемое использованием
го или иного удобрения, наиболее эффективно на сортах с вполне
определенной структурой генеративных побегов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной
такнике. М.:Наука,1984.-424 с.
2. Клешнин А.Ф. Растение и свет. М.:Изд-во АН СССР,1952:456 с.
3. Куперман Ф.М.,Ржанова Е.И. Биология развития растений. М.:
сшая школа,1963.-424 с.
4. Михалевская О.Б.,Шарашидзе Н.М.,Брегвадзе М.А.,Джибути Л.Т.
замика развития побегов и почек у *Camellia japonica* и *C.
zamqua* (*Theaceae*)//Ботанический журнал.1988, №6.Т.73.С.823-829.
5. Морчиладзе Г.М. Влияние минеральных удобрений на развитие
земной массы и корневой системы чая// Субтропические культуры.
38. №2. С.67-71.
6. Муррисон Б.Ю.,Приходько С.И. Камелия// Цветоводство,1958.
С.24-25.
7. Назаревский С.И. Камелии// Природа.1957. №5. С.108-109.
8. Сааков С.Г. Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними.
Л.:Наука,1983.-624 с.
9. Соловникова В.С. Культура камелии японской в комнатах.
Л.:Изд-во АН СССР,1962.-89 с.
10. Энке К. Практическое руководство к культуре камелий, родо-
дronов и индийских азалий// Журнал российского общества любите-
телей садоводства. М.:1864. Кн.1.
- II. Seon-Ha Ee, Shunpei Shimoto. Studies on Winter
Break, Flower Bud Initiation and Initial
Covering in the genus *Camellia* // J. Fac. Agr.
Nagoya Univ., 1983. V.28. Pp. 111-122.