

ОБИЛЬНО ЦВЕТУЩИЕ И БЕСШИПНЫЕ СПОНТАННЫЕ МУТАНТЫ САДОВЫХ РОЗ

К.И. ЗЫКОВ, кандидат технических наук; З.К. КЛИМЕНКО, доктор
биологических наук

Обильное цветение, малое количество или полное отсутствие шипов на побегах являются ценными хозяйственными признаками садовых роз. Для прогнозирования возможностей создания таких сортов методом индуцированного мутагенеза мы изучали изменчивость обилия цветения и шиповатости побегов при спонтанном мутировании роз.

Объекты и методы исследований

В качестве исходного материала для исследований использовались отобранные в мировой селекционной практике естественные почковые мутанты (спорты). Ранее нами с целью выявления закономерностей спонтанной мутационной изменчивости растений были собраны литературные данные о 1935 естественных почковых мутантах (спортах) садовых роз, отобранных в мировой селекционной практике от 823 исходных сортов. Среди них оказалось 118, у которых изменилось в ту или иную сторону по сравнению с контролем обилие цветения (получены от 96 исходных форм), и 9 с побегами, лишенными шипов (получены от 5 исходных форм).

Изучалась взаимосвязь между обилием цветения спортов и интенсивностью антоцианового окрашивания цветков, а также между обилием цветения и шиповатостью побегов спортов, с одной стороны, и происхождением их исходных сортов, с другой стороны. Исследования носили чисто теоретический характер и опирались на данные о происхождении, признаках и свойствах исходных сортов, их родителей и отобранных от них спортов, заимствованные из мировой справочно-информационной литературы по розам [7, 9, 10].

Результаты и обсуждение

У спортов с изменённым обилием цветения нами было изучено также отклонение от контроля общей интенсивности розового или красного антоцианового окрашивания цветков. Введем следующие символы: «<» - менее обильное цветение мутантов по сравнению с исходным сортом, «>» - более обильное; «-» - менее интенсивное окрашивание мутантов по сравнению с контролем, «+» - более интенсивное. Если же по описанию сортов в справочной литературе трудно с уверенностью решить, в какую сторону по сравнению с исходной формой изменилась интенсивность антоцианового окрашивания, то такой спорт обозначим знаком «0». При этом каждый мутант может быть обозначен каким-либо из 6 возможных символов, а именно: (> -), (> +), (< -), (< +), (> 0) и (< 0).

При независимой мутационной изменчивости признаков обилия цветения и интенсивности антоцианового окрашивания вероятность появления спортов любого типа одинакова и равна $1/6$, а вероятность появления мутантов типа (> -) и (< +) составляет, соответственно, $2/6$, то есть 0,333. В нашей же выборке оказалось, что доля спортов указанных типов в их общем числе составила 0,5, что в 1,5 раза больше, чем 0,333 (табл.). Математическая обработка полученных результатов по методу χ^2 показала, что указанное различие является существенным при уровне значимости не большем, чем 0,001, то есть очень достоверным. Это свидетельствует о том, что существует отрицательная корреляция между обилием цветения спортов и интенсивностью их антоцианового окрашивания. В среднем обилие цветения должно

увеличиваться с уменьшением общей интенсивности антоцианового окрашивания цветков и уменьшаться с его увеличением.

Таблица

Частота появления спортов различных типов

*Тип мутантов	Количество мутантов, шт	Процент мутантов
- >	56	47,5
+ <	3	2,5
- <	6	5,1
+ >	21	17,8
0 >	28	23,7
0 <	4	3,4
Всего	118	100

* См. в тексте

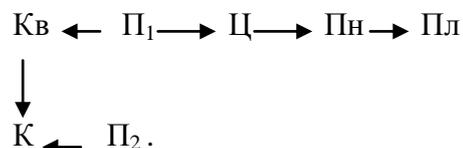
Особенно склонны к образованию более обильно цветущих спортов исходные сорта с оранжевыми тонами и оттенками в окраске цветков. Например, нами выявлены 5 исходных сортов, от которых отобраны от 4 до 6 обильнее цветущих спортов. Из них 3 имеют в окраске цветков ярко выраженные оранжевые тона и оттенки, а именно: Orange Triumph (цветки оранжевые), Pink Delight (цветки темно-розовые) и Superb, 1927 (цветки темно-оранжево-красные). Здесь и далее на схемах происхождения после названия сорта указывается год его создания.

Ранее нами было обнаружено, что действие гамма-радиации также может способствовать появлению более обильно и продолжительно цветущих мутантов, имеющих, как правило, менее интенсивную антоциановую окраску цветков. Например, от темно-оранжево-красного сорта Montezuma (1955) нами было получено 4 более светлых радиационных мутанта: 7081 и 7091 с розовыми цветками, а также 7065 и 7086 со светло-желтовато-розовыми цветками. У этих мутантов обилие цветения оказалось в среднем в 1,5 раза выше, чем у исходной формы. Примерно так же увеличилась урожайность у более светлых радиационных мутантов Краски Осени, 1976 (цветки желтые с розовыми краешками лепестков) и Пестрая Фантазия, 1976 (светло-фуксиново-красные со светло-желтыми полосами и обратной стороной лепестков), полученных от исходных сортов, соответственно, Piccadilly, 1960 (ярко-красные, у оснований оранжевые, с обратной стороны лепестков желтые) и Kronenbourg, 1965 (темно-красные, с обратной стороны лепестков желтые). Интересно, что у Пестрой Фантазии изменилось прежде всего обилие повторного цветения, приходящегося на жаркие месяцы (вторая половина июня – июль): продолжительность его увеличилась почти в 2 раза по сравнению с исходным сортом.

Ранее нами было показано, что светлые радиационные мутанты в среднем являются более иммунными, чем их темные исходные сорта [4]. Сильная поражаемость грибными болезнями многих темно-красных сортов отмечена и в других работах [8].

Описанные выше результаты хорошо согласуются с разработанной нами ранее теоретической моделью конечных этапов биогенеза флавоноидов в цветках роз [3,5,6]. Согласно этой модели, антоцианидины цианидин (Ц), пеонидин (Пн) и пеларгонидин (Пл), с одной стороны, и флавонолы кверцетин (Кв) и кемпферол (К), с другой стороны,

образуются из общего предшественника (Π_1), при дефиците которого между ними могут иметь место конкурентные отношения, что обуславливает отрицательную корреляцию между содержаниями антоцианидинов и флавонолов в цветках:



В связи с этим усиление интенсивности антоцианового окрашивания цветков, связанное с увеличением в них содержания антоцианидинов, коррелирует с уменьшением содержания флавонолов и наоборот. Указанные же флавонолы оказывают большое влияние на процессы роста, развития и репродукции растений [1], в частности, видимо, и на обилие цветения. Возможно, что К и Кв в силу своей биологической активности увеличивают также прямо или косвенно общую сопротивляемость растений грибным заболеваниям.

Согласно указанной выше модели биогенеза появление в цветках конечного антоцианидина Пл означает, что синтез пигментов этого класса у роз идет интенсивно и до конца, то есть накапливается большое их количество, а следовательно может уменьшаться содержание флавонолов. Пл придает цветкам оранжевые тона и оттенки. Исходные сорта с такой окраской, как было отмечено выше, особенно часто образуют более светлые и обильно цветущие спорты в результате мутаций, уменьшающих интенсивность синтеза антоцианидинов и, следовательно, повышающих содержание флавонолов.

Итак, переходя от окраски цветков к содержанию в них флавоноидных пигментов, мы предполагаем, что при мутировании имеет место положительная корреляционная зависимость между обилием цветения, а также иммунитетом растений и содержанием в них флавонолов К и Кв. Так ранее нами было определено, что в описанной выше группе более обильно цветущих радиационных мутантов сорта *Montezuma* содержание флавонолов в цветках увеличилось по сравнению с исходной формой в 1,33 раза, в то время как содержание антоцианидинов уменьшилось в 4,72 раза [5]. Из этого примера видно, что увеличение обилия цветения мутантов в 1,45 раза наиболее тесно связано именно с увеличением количества флавонолов в цветках, и в меньшей степени зависит от уменьшения содержания антоцианидинов и, следовательно, интенсивности антоцианового окрашивания. Дело в том, что, согласно схеме биогенеза, К может образовываться не только из Кв, но и из предшественника Π_2 , вообще не связанного с антоцианидинами. Это должно ослаблять отрицательную корреляционную связь между содержанием в цветках антоцианидинов и флавонолов и, следовательно, между интенсивностью антоцианового окрашивания и обилием цветения спортов.

Из приведенной таблицы видно, что, несмотря на существование обратной корреляции между обилием цветения и интенсивностью антоцианового окрашивания мутантов, существуют, видимо, и другие факторы, влияющие на урожайность и связанные с генотипом исходных форм. Особенно много обильнее цветущих спортов продуцировали сорта *Orange Triumph* (4 спорта), *Joanna Hill* (4), *Talisman* (5), *Pink Delight* (6) и *Superb* (6). Перечислим эти спорты. От исходного сорта *Orange Triumph*: *Princesse Joséphine Charlotte* (1945), *Scarlet Triumph* (1951), *Red Triumph* (1956), *Waverley Triumph* (1951); от исходного сорта *Joanna Hill*: *Minuet* (1930), *Sunnymount* (1933), *Blondine* (1954), *Sayonara* (1959); от исходного сорта *Talisman*: *Mrs. Franklin D.*

Roosevelt (1933), Dorothy Marie (1935), Manhattan (1936), Carioca (1942), Painted Desert (1965); от исходного сорта

Pink Delight: Aristocrat (1949), Desire (1953), Gorgeous (1956), Home Run (1956), Emperor (1958), Pink Sensation (1958); от исходного сорта Superb: Ceska Ponadka (1927), California Gold (1934), Coral Cup (1936), Scarlett O' Hara (1947), Joan Margaret Derrick (1953), Tranquility (?).

Точное происхождение сорта Superb не известно, но как один из самых ранних сортов, относящихся к садовой группе полиантовых роз, он должен иметь в качестве близкого предка обильно цветущий вид *R. multiflora* Thunberg. Происхождение 4 остальных исходных сортов нам удалось частично изучить. Среди известных предков Orange Triumph обнаружены 9 с обильным цветением (схема 1). Ближайшие из них Eva в 1 поколении и Miss Edith Cavel в 3 поколениях по материнской линии. Происхождение всех 9 указанных предков восходит к видам *R. moschata* Herrmann и *R. multiflora* Thunberg, отличающимся обильным цветением.

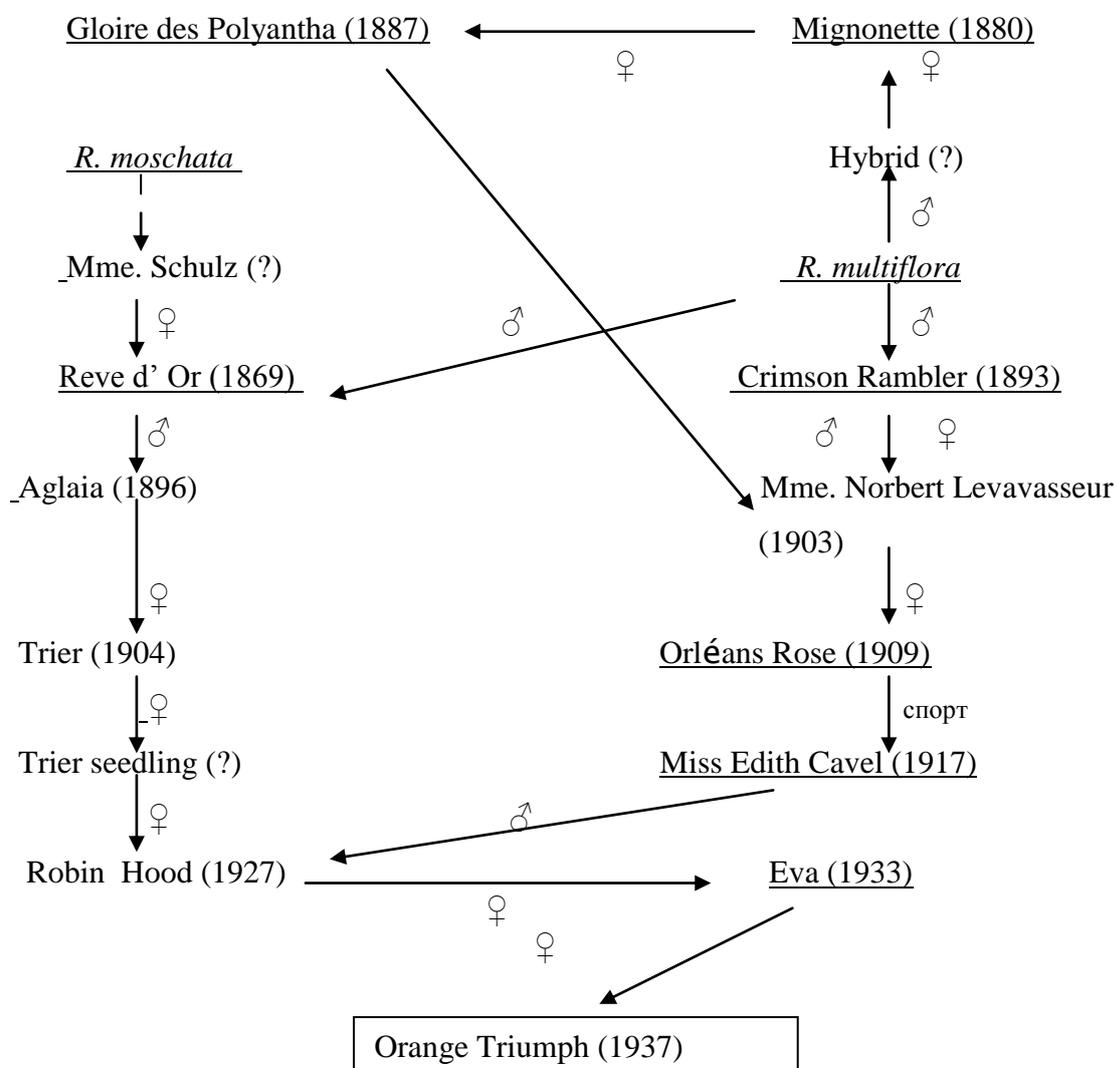


Рис. 1. Упрощенная схема происхождения исходного сорта Orange Triumph.

* Здесь и на последующих схемах исходные сорта взяты в рамку, а их обильно цветущие или малоколючие предки подчеркнуты.

Исходные сорта *Talisman*, *Joanna Hill* и *Pink Delight* также имеют в родословной обильно цветущих предков, ближайшими из которых являются, соответственно, *Souvenir de Claudius Pernet* в 1 поколении по отцовской линии, *Columbia* в 2 поколении по отцовской линии и *Columbia* в 3 поколении по материнской линии (схема 2). Указанные исходные формы очень близки по происхождению благодаря обильно цветущему сорту *Antoine Rivoire*, являющемуся их общим предком по материнским линиям, соответственно, во 2, 3 и 4 поколениях. Предками же *Antoine Rivoire* во 2-3 поколениях являются высокоурожайные сорта *Jules Margotin*, *Safrano*, *Duschesse de Brabant* и *Devoniensis*, восходящие по происхождению к обильно цветущим видам *R. chintnsis* Jacquin и *R. X odorata* (Andrews) Sweet (схема 3). Итак, родословные исходных сортов рассматриваемой группы насыщены обильно цветущими сортами.

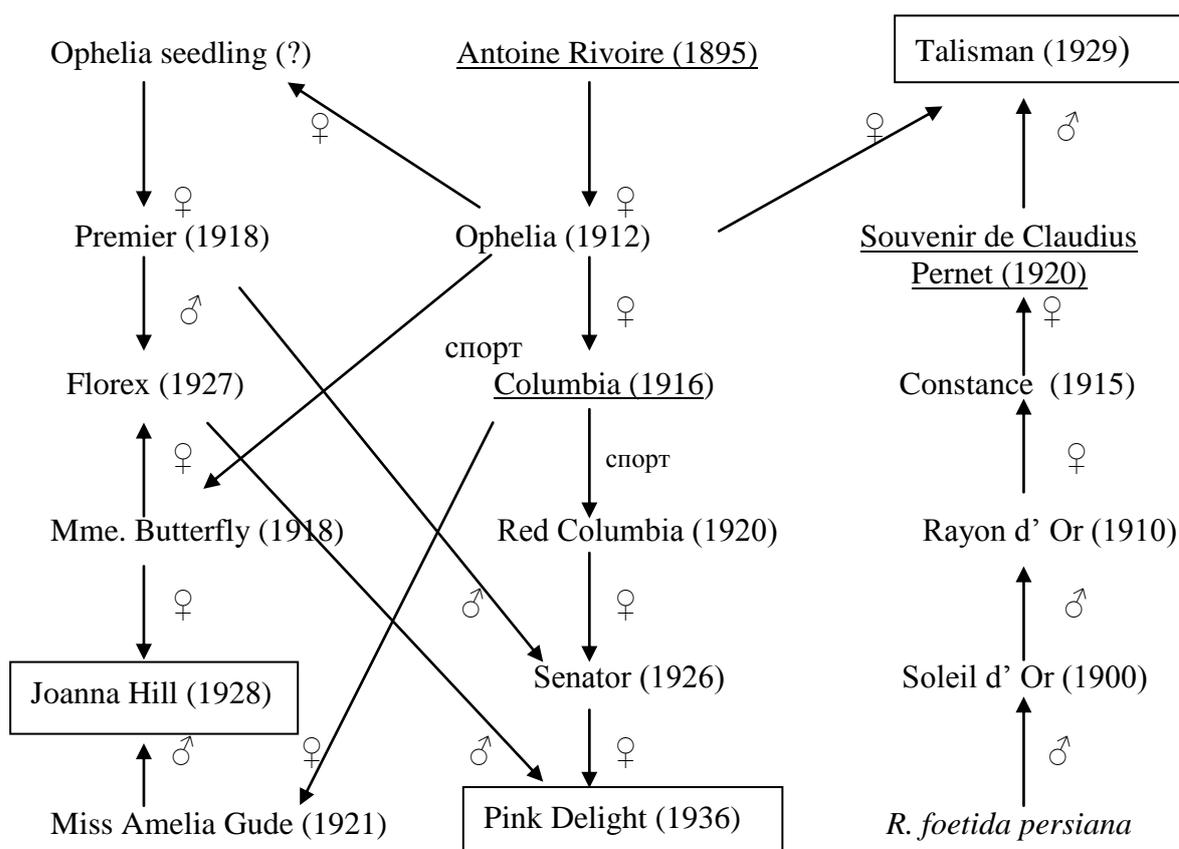


Рис. 2. Упрощенная схема происхождения исходных сортов *Joanna Hill*, *Pink Delight*, *Talisman*.

Мутирование сорта *Talisman* отличается от мутирования остальных рассматриваемых выше 4 исходных сортов, так как 4 его обильнее цветущих спорта из 5 имеют более интенсивную антоциановую окраску цветков, чем у *Talisman*. Его отцовский родитель — обильно цветущий сорт *Souvenir de Claudius Pernet* — является также предком 4 поколения исходного сорта *Kronenbourg*, от которого, как упоминалось выше, нами был отобран радиационный мутант *Пестрая Фантазия* с повышенной урожайностью. Мутирование сорта *Kronenbourg* также отличается от мутирования других изученных нами исходных сортов: в семье радиационных мутантов, полученных от него, имеет место не отрицательная, а положительная

корреляция между содержанием флавонолов и антоцианидинов. У Пестрой Фантазии содержание флавонолов в цветках не увеличилось по сравнению с Kronenbourg [5].

Происхождение сорта *Souvenir de Claudius Pernet* восходит по материнской линии к дикому виду *R. foetida persiana* (Lemaire) Rehder (в 4 поколениях), имеющему желтые цветки, в которых отсутствуют антоцианидины.

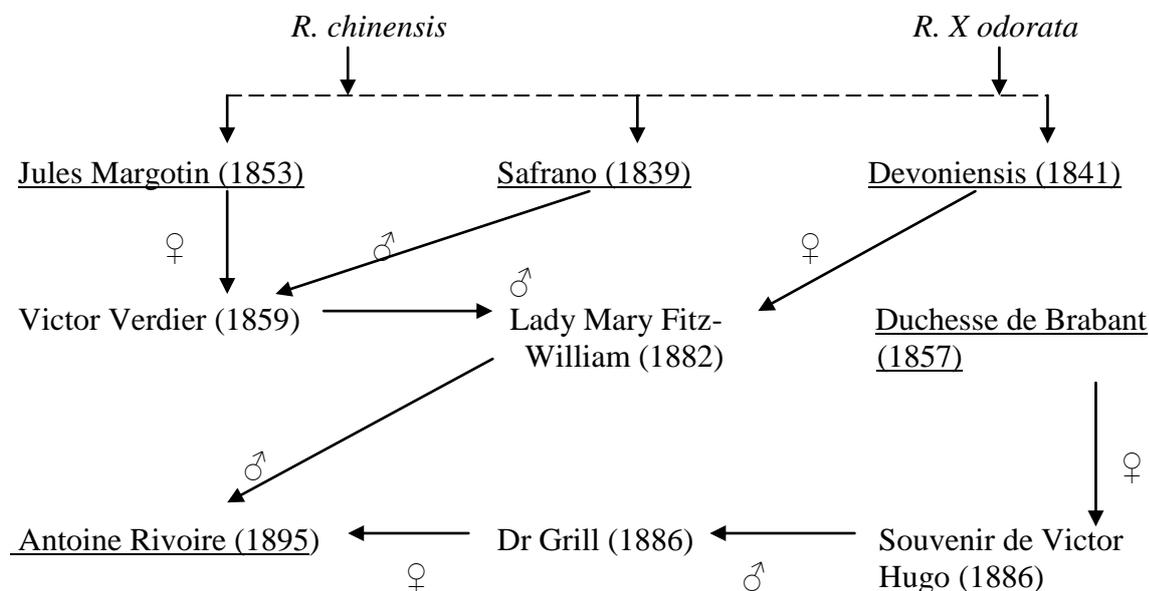


Рис. 3. Упрощенная схема происхождения сорта Antoine Rivoire

Нами установлено, что сорта, которые близки по происхождению к этому ациановому виду, часто имеют склонность образовывать спорты с более интенсивной антоциановой окраской по сравнению с контролем, в то время как в среднем спонтанная мутационная изменчивость цвета у садовых роз направлена преимущественно в противоположную сторону [2]. Не исключено, что, как и в случае Kronenbourg, при мутировании таких исходных сортов имеет место не отрицательная, а положительная корреляционная связь между содержанием в цветках антоцианидинов и флавонолов в результате изменения интенсивности синтеза их общего предшественника P_1 .

Возможно также, что увеличение обилия цветения у спортов этих исходных сортов имеет другую основную причину. Так, известно, что *R. foetida persiana* происходит из Малой Азии и, следовательно, является жаростойкой. Выше уже отмечалось, что у мутанта Пестрая Фантазия увеличилось обилие и продолжительность именно второго цветения, приходящегося на жаркий период лета, когда у большинства других изучаемых нами сортов снижается интенсивность цветения. Возможно, что в случае с Пестрой Фантазией мы имеем дело фактически с мутацией, повышающей жаростойкость, присущую предкам ее исходного сорта Kronenbourg.

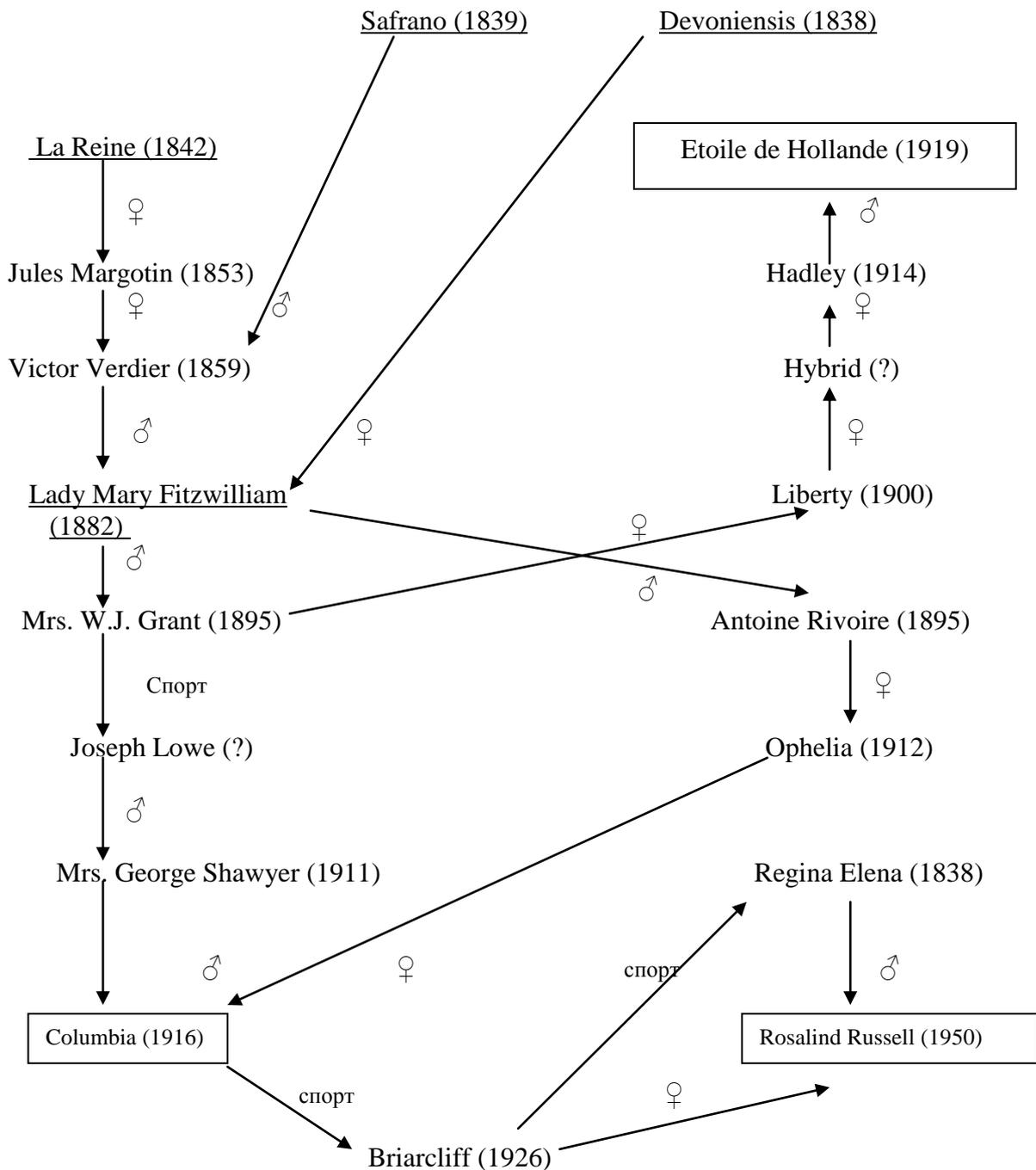


Рис. 4. Упрощенная схема происхождения исходных сортов Etoile de Hollande, Columbia и Rosalind Russel.

Как уже отмечалось, среди 1935 изученных нами спонтанных почковых мутантов садовых роз 9 оказались лишенными колючек (шипов) на побегах. Они получены от 5 исходных сортов. Замечательно, что 5 из этих бесшипных сортов (Lucinda, 1927; Frau Luise Lindecke, 1928; Thornless Beauty, 1938; Spelbond, 1949 и Thornless, Mirage, 1955) относятся к семье мутантов одного и того же исходного сорта Columbia. Еще один бесшипный мутант Thornless Blush (1954) происходит от исходного сорта Rosalind Russel, который очень близок по происхождению к сорту Columbia, а именно получен в результате скрещивания двух его мутантов: Briarcliff и Regina Elena. Из остальных бесшипных мутантов Climbing Queen Thornless (?) отобран

от исходного сорта Etoile de Hollande, Texas Queen (1965) – от Tip Toes и Climbing Festival (1945) – от E.G. Hill.

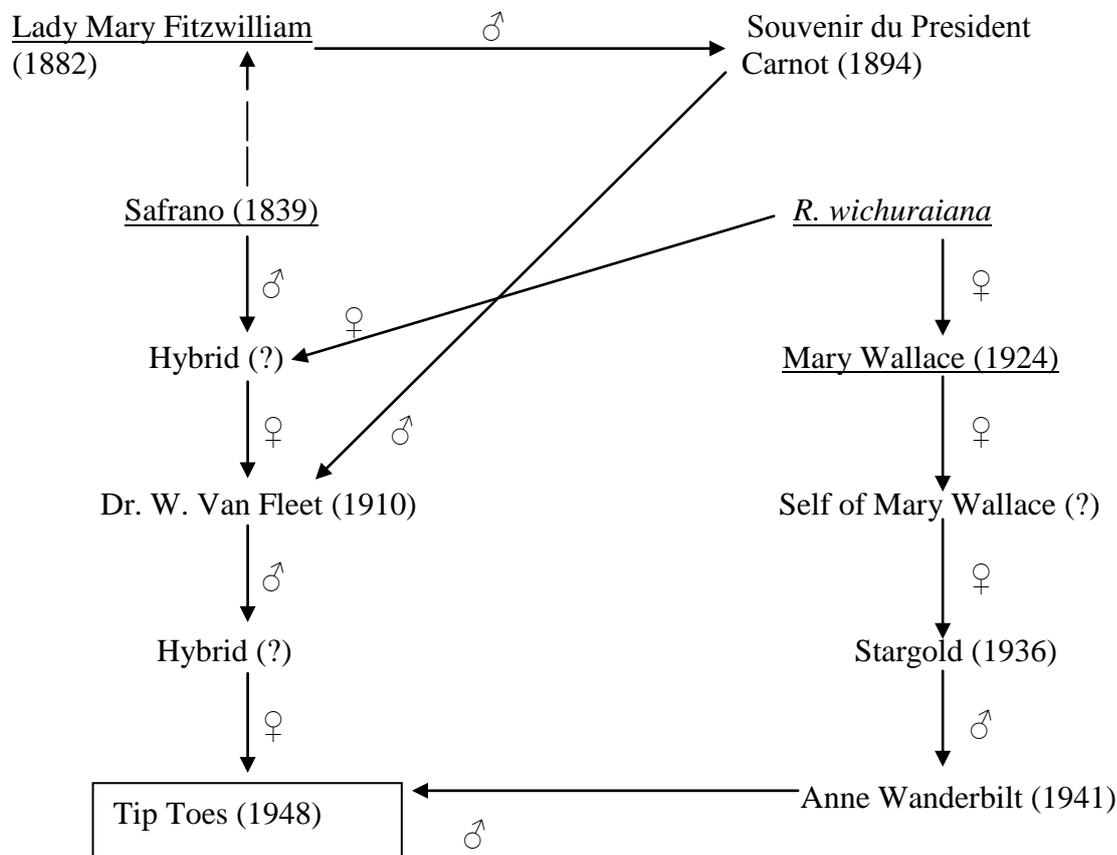


Рис. 5. Упрощенная схема происхождения исходного сорта Tip Toes.

Родители сорта E.G. Hill неизвестны. Что же касается остальных 4 исходных сортов, то они оказались очень близкими по происхождению. Их объединяет наличие в родословной слабоколючего сорта Lady Mary Fitzwilliam, который является предком 4 поколения исходных сортов Columbia и Tip Toes, предком 5 поколения исходного сорта Etoile de Hollande и предком 6 поколения исходного сорта Rosalind Russel (схема 4, 5). Lady Mary Fitzwilliam также имеет в происхождении ряд почти бесшипных предков: Devoniensis (в 1 поколении), Safrano (во 2 поколении) и La Reine (в 3 поколении). Кроме этого общего для всех слабоколючего предка родословные исходных сортов содержат и другие формы, обладающие слабой шиповатостью. Такими являются Devoniensis – предок 4 поколения исходного сорта Columbia и Safrano, *R. wichuraiana* Crepin и Mary Wallace – предки 4 поколения исходного сорта Tip Toes. Итак, родословные исходных сортов, от которых отобраны бесшипные сорта, насыщены слабоколючими сортами.

Выводы

Изложенные в этой работе данные, касающиеся возникновения более устойчивых к грибным болезням, обильнее цветущих и бесшипных сортов садовых

роз, подтверждают развиваемую нами концепцию, согласно которой мутационная изменчивость садовых роз связана главным образом с проявлением у них вследствие мутаций потенциальных возможностей, содержащихся в рецессивном состоянии в генотипе исходных форм [2]. При этом некоторые рецессивные факторы, способствующие увеличению устойчивости растений к грибным болезням и обилия цветения, осуществляют это посредством увеличения содержания в растениях биологически активных флавонолов: кемпферола и кверцетина.

Список литературы

1. Волынец А.П., Пальченко Л.П. Регуляция ауксинового обмена фенольными соединениями // 3 Всесоюз. симпозиум по фенольным соединениям. - Тбилиси: Мецниереба, 1976. - С. 13.
2. Зыков К.И., Клименко З.К. Генетические аспекты селекции садовых роз // Генетика. - 1993. - Т. 29, № 1. - С. 68-76.
3. Зыков К.И., Клименко З.К. Эволюция состава флавоноидных пигментов в цветках при создании современных садовых роз // Изв. Российской АН. Сер. Биол. - 1993. - № 3. - С. 385-392.
4. Зыков К.И., Клименко З.К., Семина С.Н. Поражаемость грибными болезнями мутантных форм садовых роз // Бюл. Главн. ботан. сада. - 1995. - Вып. 172. - С. 111-116.
5. Зыков К.И., Ратькин А.В., Клименко З.К. Биохимическая природа мутантов по окраске цветков у роз садовых // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1990. - № 4. - С.524-531.
6. Зыков К.И., Ратькин А.В., Клименко З.К. Изменчивость по составу флавоноидных пигментов в процессе развития цветков у сортов и мутантов садовых роз // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1991. - № 2. - С. 201-207.
7. Jäger A. Rosenlexikon. Leipzig: Zentral-Antiquaritet der DDR, 1960. - 768 s.
8. Krüssmann G. Rosen, Rosen, Rosen. - Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey, 1974. - S. 165.
9. Modern roses 7 / Preface by Allen R.C. - Hamburg, Pennsylvania: The McFarland Company, 1969. - 472 p.
10. Modern roses 9 / Edited by P.A. Haring. - Shreveport, Louisiana: The American Rose Society, 1986. - 402 p.

Abundat blowring and thornless spontanic mutants of garden roses

Zykov K.I., Klimenko Z. K.

The given data, concerning the obtaining of more resistant to bungi, abundant flowering and thorn less varieties of garden roses, confirm our conception, that the mutation changeability of garden roses is connected with development of potential opportunities due to mutation, contained in recessive condition in genotype of starting forms. Some recessive factors, facilitated the increasing of plant resistance to fungi diseases and abundat flowering, do this due to increasing the content of biologically active flavonols (kempferol, kvercetine) in plants.