

180.

23. Uher J. Comparison of safflower varieties (*Carthamus tinctorius*) in view of floricultural utilization // Zahrádnictví. – 1995. – V. 22, № 3. – P. 89-94.
24. Uher J. Safflower in world floriculture: a review // Sesame and Safflower Newsletter. – 2005. – V. 4, № 3. – P. 76-80.
25. Uslu N. Description of development stages in safflower plant // Proc. 4th ISC: Safflower: a multipurpose sp. with unexploited potential and world adaptability. Corleto A., Mündel H.-H. (eds.). – Adriatica Editrice: Bari, 1997. – P. 248-251.
26. Vakhrusheva T.E., Ivanenko E.N. Klassifikator vida *Carthamus tinctorius* L. (Saflor krasilnyj). – NIIR imeni N.I. Vavilova: Leningrad, 1985. – 16 p. (in Russian)

СПОНТАННАЯ МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И ЕЁ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ НА ПРИМЕРЕ МАХРОВОСТИ ЦВЕТКОВ РОЗ

К.И. ЗЫКОВ, кандидат технических наук;

З.К. КЛИМЕНКО, доктор биологических наук

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

Введение

Махровость цветков роз, т.е. количество лепестков в них, является одним из важных декоративных признаков садовых роз, знание закономерностей мутационной изменчивости которых необходимо при их селекции. Ранее [2] на примере двух признаков (размера и интенсивности антоцианового окрашивания цветков) было установлено, что их мутационная изменчивость может быть преимущественно направленной в сторону повышения или понижения количественной выраженности этих признаков. Первое часто наблюдается у исходных сортов, генеалогически близких к мелкоцветковым дикорастущим видам или имеющим ациановые (не содержащие антоцианов) цветки, а также у сортов, трансгрессивно унаследовавших пониженную выраженность указанных признаков, второе – у современных, значительно удалённых от указанных видов («эволюционно продвинутых») крупноцветковых или интенсивно антоцианово окрашенных сортов, а также у трансгрессивно унаследовавших повышенную выраженность этих признаков. То, что касается трансгрессивного наследования, справедливо также и для признака “интенсивность аромата цветков”, исследовавшегося нами ранее [2].

Нами [2] на основании данных по трём указанным выше признакам предложена гипотеза, объясняющая изменение количественных признаков у естественных почковых мутантов (спортив) инактивированием или элиминированием вследствие мутаций доминантных аллелей двух систем аддитивных полимерных генов, первые из которых (ΣM_i) способствуют, а вторые (ΣE_i), наоборот, препятствуют фенотипическому проявлению количественных признаков. При повреждении первых из них (доминантных аллелей) выраженность признака снижается, а при повреждении вторых, наоборот, повышается.

Если k – количество активных генов M_i в генотипе исходной формы, а l – количество таких же генов E_i , то возможны три типа исходных сортов: k приблизительно равно l ($k \approx l$), k значительно больше l ($k > l$) и k значительно меньше l ($k < l$). Чем больше генов M_i и E_i в генотипе, тем большее вероятность того, что какой-либо из них будет инактивирован (частично или полностью) вследствие мутаций, поэтому количественная выраженность признаков у спортив по сравнению с исходной должна изменяться преимущественно в сторону ослабления (при $k > l$), усиления (при $k < l$) или с равной вероятностью в обоих направлениях (при $k \approx l$).

Целью настоящего исследования было выявление описанных выше закономерностей и в случае мутационной изменчивости «махровости цветков» садовых роз.

Объекты и методы исследования

В результате анализа мировой справочно-информационной литературы о розах [4, 5] были установлены 2 тыс. спорты, отобранных от 825 исходных сортов, каталоги которых нами опубликованы [3]. Эти же литературные источники использовались для составления родословных некоторых исходных сортов. Из указанных каталогов были выделены 115 сортов, продуцировавших 182 спорта с изменённой махровостью цветков.

Была проанализирована зависимость мутационной изменчивости количества лепестков (лп) в цветках спорта от степени махровости и происхождения исходных сортов, определяющего особенности их генотипа. Для удобства анализа все исходные сорта и спорты мы разделили по степени их махровости на 5 категорий, общепринятых в мировой селекционной практике: «нм» – не махровые, содержащие 5-7 лп в цветках; «пм» – полумахровые (8-20 лп), «м» – махровые (21-40 лп), «гм» – густомахровые (41-60 лп) и «огм» – очень густомахровые (больше 60 лп).

Степень отклонения махровости спорта от махровости исходных сортов мы в большинстве случаев могли оценить только полукачественно-полукачественно в условных единицах (баллах): от 1 до 4. Если категории махровости спорта и исходного сорта соседние (смежные), например, «м» и «гм» (или «пм»), то считается, что они отличаются на 1 балл (+1 или -1). При больших отклонениях между указанными категориями махровости они могут быть в 2-4 балла. Реже различия махровости разных форм характеризовались нами более точно сравнением непосредственно количеств лепестков в их цветках.

Для выявления особенностей генотипа различных исходных сортов мы изучили происхождение 7 из них (табл. 1), от которых было отобрано 5 спорта. Была изучена также генеалогия ещё 12 сортов, продуцировавших спорты с наиболее радикально изменившимся количеством лепестков (на 2 и более баллов). Ими являются: немахровый сорт American Pillar; полумахровые сорта (8-20 лп) Mrs. Arthur Curtis James, Blaze, Trier и Tip Toes; махровые сорта Hallmark (25-30 лп), Général Jacqueminot (24-30 лп), Radiance (23 лп) и Blatna (22-28 лп), густомахровый сорт Triomphe de l' Exposition (55 лп); очень густомахровые сорта The Alamo (100-125 лп) и Kordes Perfecta (65-70 лп).

Результаты и обсуждение

В результате изучения изменчивости махровости цветков у спорта, отобранных от различных исходных сортов, установлено, что мутируют они неодинаково (табл. 1). Сорта Joanna Hill (гм) и Columbia (огм) продуцировали только спорты с уменьшенным количеством лепестков, а сорт Mme. Edouard Herriot (пм), наоборот, только более махровые спорты.

Преимущественная направленность образования спорта в сторону увеличения махровости имела место и у исходных сортов Orléans Rose (пм) и Talisman (м). От исходных же сортов Ophelia (м) и Garnette (гм) получены спорты как с пониженней, так и с повышенной махровостью примерно в одинаковых количествах. Сравним для примера сорта Columbia и Orléans Rose, которые мутируют по-разному. Это различие существует с высокой вероятностью (P), большей или равной (\geq) 0,99.

Таблица 1

Изменчивость маxровости цветков у спортов, отобранных от различных исходных сортов роз

Исходный сорт	Категория маxровости исходного сорта	Количество и спектр спорта			
		общее, N, шт.	типа «<», N<, %	типа «>», N>, %	спектр *
Joanna Hill Columbia	гм	4	100	0	2 (-1), 2 (-2)
	огм	13	100	0	4 (-1), 1 (-1,5), 7 (-2), 1 (-4)
	м	6	50	50	3 (-1), 3(1)
	гм	7	42,8	57,2	3 (-1), 4(1)
	пм	9	22,2	77,8	2 (-1), 5 (1), 2 (2)
	м	7	14,3	85,7	1 (-1), 1 (0,5), 4 (1), 1 (2) 7 (1)
Mme. Edouard Herriot	пм	7	0	100	

Примечание: * – Здесь и в других таблицах при описании спектров указано количество спорта (шт.), а в скобках – глубина мутации в баллах.

В табл. 2 показана изменчивость маxровости цветков у спорта в зависимости от категории исходных сортов. Некоторые характеристики спектров изменчивости представлены в табл. 3. Видно, что у густомаxровых и особенно маxровых сортов частота спорта, у которых количество лепестков увеличилось ($N_{>}$), не отличается достоверно от частоты противоположных спорта, у которых количество лепестков уменьшилось ($N_{<}$): $P \geq 0,30$ и $0,86$, соответственно. В этих категориях также мало радикально изменившихся спорта (макроспорта). Они составляют 15,0 и 5,8% соответственно.

В группах же полумаxровых и очень густомаxровых исходных сортов характер мутации существенно иной. Среди спорта, полученных от полумаxровых исходных сортов, с очень высокой достоверностью ($P \geq 0,999$) преобладают спорты типа “>”. При этом удивляет радикальность многих таких спорта. Процент их здесь выше, чем в случае густомаxровых исходных сортов, а именно 19,0. Среди них особенно впечатляют спорты Texas Queen (огм, 100 лп) и Louise Hopkins (огм, 200-225 лп), количество лепестков у которых увеличилось по сравнению с исходными сортами Tip Toes и Trier в 5 и 10 раз. У полумаxрового сорта Trier мы имеем самую выдающуюся из всех известных нам мутаций, повышающую маxровость у его спорта Louise Hopkins до 225 лп (+3 балла).

У очень густомаxровых исходных сортов появление спорта прямо противоположно, так как все 100% мутаций в этом случае уменьшили количество лепестков в цветках. Преобладание $N_{<}$ над $N_{>}$ при этом является высоко достоверным ($P \geq 0,999$). У этой группы исходных сортов получено особенно много радикальных спорта, а именно 75,0%. Отметим особо спорт Bride's Blush (нм), отобранный от исходного сорта Columbia (огм) и имеющий простые немаxровые цветки. Это наиболее выдающаяся мутация из известных нам, понижающая маxровость, глубина которой составляет минус 4 балла (от 65 до 6 лп).

Что касается немахровых исходных сортов, то нам известен лишь один пример повышения у них махровости вследствие мутаций, а именно American Pillar (нм) → General Testard (пм). Исходная форма здесь – немахровый сорт, а не вид.

Таблица 2

Изменчивость махровости цветков у спортив садовых роз в зависимости от категории махровости исходных сортов

Категории исходных сортов	Количество исходных сортов	Количество и спектр спортив				
		общее количество, N, шт.	типа “<”, N<, %	спектр спортив типа “<”	типа “>”, N>, %	спектр спортив типа “>”
нм	1	1	0		100	1 (1)
пм	26	42	7,1	3(1)	92,9	31(1), 6(2), 2(3)
м	71	103	58,2	14(0,5), 43(1), 3(2)	41,8	8(0,5), 32(1), 2(2), 1(2,5)
гм	13	20	55	9(1), 2(2)	45	3(0,5), 6(1)
огм	4	16	100	4(1), 1(1,5), 10(2), 1(4)	0	
Все категории	115	182	49,5	14(0,5), 59(1), 1(1,5), 15(2) 1(4)	50,5	11(0,5), 70(1), 8(2), 1(2,5) 2(3)

Таблица 3

Характеристика спектра изменчивости махровости цветков у спортив роз в зависимости от категории махровости исходных сортов

Категория исходных сортов	Модуль глубины отклонения махровости спорта от махровости исходного сорта в баллах, (m)	Количество спортив с модулем отклонения махровости, указанным в колонке 2	Процент спортив с модулем отклонения махровости, указанным в колонке 2, от их общего количества
нм	m ≥ 1	0	0
пм	m ≥ 1	8	19
м	m ≥ 1	6	5,8
гм	m ≥ 1	3	15
огм	m ≥ 1	12	75
Все категории	m < 1 1 < m ≤ 2 2 < m ≤ 3 3 < m ≤ 4	154 24 3 1	84,6 13,2 1,65 0,55

Представленные в табл. 1-3 данные свидетельствуют о том, что мутационная изменчивость махровости цветков аналогична таковой для признаков «размер» и «интенсивность антоцианового окрашивания» цветков. Преимущественное увеличение

количества лепестков у мутантов может иметь место у исходных сортов, наиболее близких по происхождению к немахровым дикорастущим видам, в то время как уменьшение количества лепестков часто преобладает у современных садовых роз. Полумахровые розы по своему происхождению обычно гораздо ближе к немахровым дикорастущим видам, чем густомахровые.

Так, сорта Mrs. Arthur Curtis James и Trier имеют среди предков немахровые виды уже во втором поколении.

R. wichuraiana Crépin (нм) ♀ → Mary Wallace (пм) ♀ → Mrs. Arthur Curtis James (пм, 15-20) ^{мутация} ~~White~~ Cross (гм) (“глубина” мутации плюс 2 балла);

R. multiflora Thunberg (нм) ♀ → Aglaia (м) ♀ ♂ → Trier (пм) ^{мутация} → Louise Hopkins (огм, 200-225 лп) (+ 3 балла).

Среди известных нам предков первых 10 поколений очень густомахрового сорта Columbia нет немахрового дикорастущего вида.

Аналогично первым двум признакам, неодинаковый (иногда до прямо противоположного) характер мутационной изменчивости махровости сортов, далеко или близко отстоящих по происхождению от исходных немахровых дикорастущих видов, наблюдается не всегда. В пределах одной категории махровости различные исходные сорта могут также муттировать по-разному. В какой-то степени это видно уже в табл. 1, например, у густомахровых исходных сортов Joanna Hill ($N_> = 100\%$) и Garnette ($N_> = 42,8\%$). Естественно, возникает вопрос о более глубинных причинах указанных выше различий между сортами в этом отношении и их генетической подоплётке.

Вновь выявленные нами данные по спортивной изменчивости махровости цветков показывают, что исходные сорта трансгрессивно унаследовавшие повышенную или пониженную махровость чаще всего продуцируют преимущественно спорты с уменьшенным или увеличенным количеством лепестков соответственно, (назовём их для краткости «антипараллельными»), среди которых много радикальных. Так исходный сорт Columbia (огм, 65 лп), от которого отобран выдающийся немахровый спорт Bride's Blush, произошёл в результате скрещивания махровых сортов Ophelia и Mrs. George Shawyer, содержащих всего по 28 и 25 лепестков соответственно. Кстати из сортов, указанных в табл. 1 и продуцирующих преимущественно «антипараллельные» спорты, трансгрессивно унаследовали махровость цветков Talismn (м), Joanna Hill (гм) и Columbia (огм).

Всего мы выявили 31 исходный сорт, трансгрессивно унаследовавший повышенный или пониженный уровень махровости цветков, или таких, у которых хотя бы один из родителей имеет, соответственно, меньшее или большее количество лепестков, а махровость второго – того же уровня, что и у исходного сорта. Эти сорта продуцировали в общей сложности 62 спорта, среди которых 83,9% являются «антипараллельными» и только 16,1% – «параллельными». Многие из этих спорты являются радикальными. Самые выдающиеся мутации возникли у исходных сортов, одновременно трансгрессивно унаследовавших пониженную махровость и наиболее близких по происхождению к немахровым дикорастущим видам (Trier), или, наоборот, трансгрессивно унаследовавших повышенную махровость и относящихся к современным густомахровым розам (Columbia).

Приведенные выше факты хорошо согласуются с изложенной во введении гипотезой. Действительно, у дикорастущих видов естественный отбор приводил, видимо, к концентрированию в их генотипе высокоактивных генов E_i и вытеснению генов M_i , т.к. высокая махровость снижает плодовитость растений, уменьшая в их цветках количество тычинок и пестиков. Полагают, что лепестки венчика развиваются из потенциальных тычинок [1]. В связи с этим аллели M_i присутствуют в генотипе дикорастущих видов в малых количествах и слабо активны. При таких обстоятельствах, даже если и происходит инактивация какого-то гена E_i , то это мало повышает махровость цветков или вообще не повышает. По нашему мнению, именно поэтому

мутации очень редко увеличивают махровость цветков у немахровых видов и сортов.

Другое дело полумахровые сорта, которые произошли в основном в результате первоначальных скрещиваний дикорастущих видов с махровыми садовыми розами. При этом в генотип вводилось и некоторое количество активных генов M_i , но соблюдалось условие $k \ll l$. Как уже отмечалось, при таком условии в результате инактивации генов E_i вследствие мутаций образуются преимущественно спорты с увеличенным количеством лепестков, что мы и наблюдаем на практике.

У современных высокомахровых сортов из таких садовых групп, как чайно-гибридной и особенно флорибунда и грандифлора, полученных в результате длительных близкородственных скрещиваний в пределах этих групп, искусственный отбор по декоративности на высокую махровость привёл к тому, что в генотипе многих из них мало генов E_i или вообще их нет, а есть только полностью инактивированные рецессивные аллели e_i . Для большинства таких исходных сортов справедливо, видимо, соотношение $k > l$, и поэтому махровость преимущественно снижается вследствие мутаций, инактивирующих гены M_i .

При трансгрессивном унаследовании исходной формой повышенной махровости в её генотип поступает от обоих родителей большое количество активных генов M_i и (или) малое количество активных генов E_i . Между этими количествами возникает соотношение $k >> l$, поэтому среди соматических мутантов будут преобладать такие, у которых махровость уменьшилась по сравнению с исходной формой. При трансгрессивном же унаследовании исходной формой пониженной махровости ситуация будет симметрично противоположной, вследствие чего будут возникать в основном спорты с повышенной махровостью.

Выводы

На основании изучения мутационной изменчивости количества лепестков в цветках в зависимости от степени махровости и происхождения исходных сортов подтверждён ряд общих, выявленных нами ранее особенностей и закономерностей мутирования количественных признаков садовых роз:

1. Мутационная изменчивость махровости цветков у садовых роз может быть не только совершенно случайной, но и векторной, то есть преимущественно направленной в сторону увеличения или уменьшения количества лепестков в цветках.

2. Исходные сорта, близкие по происхождению к немахровым дикорастущим видам, или трансгрессивно унаследовавшие пониженную махровость, продуцируют преимущественно спорты с увеличенным количеством лепестков. Современные же густомахровые сорта, являющиеся продуктами длительных близкородственных (межсортовых) скрещиваний, или трансгрессивно унаследовавшие повышенную махровость, продуцируют преимущественно спорты с уменьшенным количеством лепестков.

3. Новые данные по мутационной изменчивости махровости цветков хорошо вписываются в предложенную нами ранее [2] гипотезу, объясняющую изменение количественных признаков у спорта роз инактивированием или элиминированием вследствие мутаций доминантных аддитивных полимерных генов, составляющих две генетические системы, первая из которых способствует, а вторая, наоборот, препятствует фенотипическому проявлению количественных признаков.

Список литературы

1. Журбин А.И. Ботаника с основами общей биологии. – М.: Медицина, 1968. – С. 238.
2. Зыков К.И. Спонтанная мутационная изменчивость количественной выраженности некоторых признаков садовых роз // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 4. – С. 37-48.
3. Зыков К.И. Мутагенез в селекции садовых роз. – Ялта, 2008. – 658 с. – Деп. в ГНТБ Украины 24.06.08, № 62 – Ук 2008.

4. Jäger A. Rosenlexikon. – Leipzig: Zentral-Antiquaritett der DDR, 1960. – 768 p.
 5. Modern roses 9 / Edited by P.A. Haring. – Shreveport: The American Rose Society, 1986. – 402 p.

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ – ПЕРСПЕКТИВНЫЙ МЕТОД СОХРАНЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РОДА *CHRYSANTHEMUM* L.

А.И. НЕДОЛУЖКО, кандидат сельскохозяйственных наук

Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, Россия

А.В. НЕДОЛУЖКО, кандидат биологических наук

Центр Биоинженерии РАН, Москва, Россия

Введение

Из девяти российских дикорастущих представителей рода *Chrysanthemum* L. восемь произрастают на юге Дальнего Востока (ДВ) [4, 7]. Большинство российских видов находится на пределе своего распространения, некоторые (*C. chanetii*, *C. nakdongense*) едва заходят на территорию Приморского края РФ. *C. chanetii*, *C. maximowiczii*, *C. sichotense* в российской части ареала уже в настоящее время являются редкими и исчезающими, и рекомендованы к охране [3, 8]; *C. nakdongense*, *C. coreanum* занимают специфические экологические ниши и также испытывают отрицательное антропогенное влияние. *C. zawadskii* имеет более широкий, но дизъюнктивный ареал и распространен отдельными фрагментами на территории России, в том числе на юге ДВ (Амурская область и Хабаровский край) инесен в Красные книги большинства регионов России. Близкие к нему – *C. mongolicum* (приурочен к высокогорьям Хабаровского края и о-ва Сахалин) и сахалино-хоккайдский *C. weyrichii*, встречающийся только на о-ве Сахалин. Сбережение генофонда дикорастущих *Chrysanthemum* не всегда возможно в природных резерватах либо при культивировании в связи со специфическими экологическими требованиями отдельных видов.

До настоящего времени работы по введению в селекцию большинства перечисленных видов *Chrysanthemum* в условиях России не проводились. Тогда как природные виды рода представляют благодатный источник ценных генов, недостающих существующим сортам хризантемы садовой.

Действенным методом охраны национального генофонда рода *Chrysanthemum*, находящегося в периферийной зоне основного ареала, явилась интродукция в ботанический сад, изучение возможности межвидовой гибридизации с целью объединения и сохранения ценных генов в новых гибридных организмах.

Настоящее исследование по изучению межвидовой гибридизации в роде *Chrysanthemum* является актуальным и служит дополнительным вкладом в Стратегию международного союза ботанических садов по сохранению мирового биоразнообразия.

Целью работы было выявление результативности искусственной межвидовой гибридизации как метода объединения ценных признаков и сохранения генофонда редких видов *Chrysanthemum*.

Объекты и методы исследования

Объекты – российские и корейские представители маньчжурской: *C. nakdongense* Nakai, *C. chanetii* Lev. Shih., *C. coreanum* (Levl. et Vaniot) Nakai et Mori, *C. maximowiczii* Kom., *C. zawadskii* ssp. *acutilobum* (DC.) Kitagawa, ssp. *acutilobum* var. *temuisectum* Kitagawa, ssp. *latilobum* (Maxim.) Kitamura; монгольско-сибирской: *C. zawadskii* (Herbich) Tzvel., *C. mongolicum* Ling; японо-корейской: *C. boreale* (Makino). Kitam., *C. indicum* L., *C. pacificum* Nakai, *C. seticuspe* Maxim. Hand.-Mazz. флоры.