

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.

Все образцы выращивали на коллекционных участках Ботанического сада-института ДВО РАН, расположенного в прибрежной зоне южного Приморья. Климат рассматриваемой территории муссонный, с умеренной обеспеченностью теплом и повышенной влажностью в летний период. Соцветия изолировали пакетами из кальки до распускания уже окрашенных язычковых цветков для последующей направленной гибридизации. Кастрацию не проводили, учитывая высокую степень самостерильности хризантем [1, 9-11]. Гибридизацию осуществляли в открытом грунте свежесобранный пыльцой однократно в период раскрытия большинства трубчатых цветков. Использовали прямые и обратные скрещивания. Контроль – изоляция соцветий без опыления.

В связи с очень поздним вступлением в фазу цветения японских видов *C. indicum* и *C. pacificum* в гибридизацию с ними привлекали производные российских дальневосточных и корейских представителей с поздним цветением. Число хромосом подсчитывали на давленых препаратах [2]. Всего за период 2005-2007 гг. выполнено 60 комбинаций скрещивания, опылено 316 соцветий, получено 7917 гибридных семян и 1450 гибридных растений.

Результаты и обсуждение

Скрещивание видов с одинаковым числом хромосом (гексаплоид x гексаплоид, $2n=54$) в прямом и обратном направлении проходило без всяких затруднений (табл. 1, 2). Завязываемость семянок (22,0-129,9 шт. на 1 соцветие) сопоставима с результатами, полученными при свободном опылении растений в природных популяциях. Всхожесть семянок и жизнеспособность полученных гибридных сеянцев также были на высоком уровне. Отсутствовали барьеры межвидовой несовместимости в большинстве реципрокных комбинаций тетраплоид x гексаплоид. Хорошая совместимость отмечена у *C. nakdongense* ($2n=36$) и *C. zawadskii* ssp. *latilobum* ($2n=36$), использованных в качестве материнской формы в большинстве комбинаций с высокоплоидными отцовскими партнерами. Завязываемость семянок варьировалась в зависимости от участников скрещивания от 12,4 до 129,9 шт. на 1 соцветие. Полученные семянки дали жизнеспособное потомство, только отдельные сеянцы имели частично стерильную пыльцу, но хорошо завязывали семянки при свободном опылении.

Таблица 1
Виды *Chrysanthemum*, использованные в гибридизации

Образец	Происхождение	Символ	$2n$
<i>C. coreanum</i>	Приморский край	Cor	54
<i>C. nakdongense</i>	Приморский край	Nak	36
<i>C. maximowiczii</i>	Приморский край	Max	54
<i>C. chanetii</i>	Приморский край	Cha	18
<i>C. zawadskii</i> var. <i>tenuisectum</i>	Корея	Ten	54
<i>C. zawadskii</i> ssp. <i>acutilobum</i>	Корея	Acut	54
<i>C. zawadskii</i> ssp. <i>latilobum</i>	Корея	Lat	36
<i>C. boreale</i>	Корея	Bor	18
<i>C. seticuspe</i>	Китай	Set	18

В максимальной степени несовместимость проявилась в комбинациях с участием диплоидных видов ($2n = 18$): *C. chanetii*, *C. boreale*, *C. seticuspe*, основное число скрещиваний осуществить не удалось. Диплоиды несовместимы между собой и частично совместимы с гексаплоидами (*C. zawadskii* var. *tenuisectum*, *C. coreanum*, *C. maximowiczii*) и тетраплоидами (*C. zawadskii* ssp. *latilobum*). Семянки в этих вариантах завязывались в отдельных случаях и в незначительном количестве, были слабо выполнены. В настоящее время сохранилось немногочисленное жизнеспособное потомство только трех семей: *C.*

chanetii x *C. maximowiczii*, *C. coreanum* x *C. chanetii*, *C. chanetii* x *C. zawadzki* spp. *latilobum*.

Таблица 2

Скрещиваемость видов рода *Chrysanthemum*

Вид	Cor	Nak	Ten	Max	Lat	Acut	Cha	Set	Bor
Cor	+	+	+	-	+	+	*	0	0
Nak	+	+	+	+	+	*	0	-	-
Ten	+	+	+	+	+	-	*	-	-
Max	-	+	+	+	+	-	0	-	-
Lat	*	*	+	+	+	*	*	-	-
Acut	-	*	-	-	+	+	*	-	-
Cha	*	0	*	*	*	0	+	0	0
Set	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Bor	0	0	0	0	0	0	0	0	+

Примечание: + хорошая завязываемость семян, фертильные гибриды; * завязывается единичное число семян, семена либо не прорастают, либо дают малочисленное и слабое потомство; 0 – семена не завязываются; – отсутствие данных

Образцы монгольско-сибирской флоры *C. zawadskii*, *C. mongolicum* возможно филогенетически близки к маньчжурским представителям, так как имеют сходные жизненные формы и одинаковое число хромосом ($2n=54$). Большая разница в сроках цветения и быстрая потеря жизнеспособности пыльцы при хранении не позволили нам провести скрещивания в полном объеме. Но опыленные единичные соцветия завязали минимальное число семянок и дали гибридные сеянцы. Получены гибридные растения и с привлечением форм, производных от *C. indicum* и *C. pacificum*.

Таким образом, легкость скрещивания гексаплоидных и тетраплоидных видов хризантем, высокая жизнеспособность гибридных семянок и фертильное потомство указывают на большое сходство составляющих их наследственную основу геномов и позволяют отнести эти скрещивания к конгруэнтным, имеющим гомологичные геномы [6].

В семьях с хорошим завязыванием семянок полученные гибриды F_1 отличаются мощным развитием: они морфологически однородны в пределах своей семьи, характеризуются сильной облиственностью, одномерностью, незначительным варьированием сроков цветения, интенсивным побегообразованием, высокофертильны при свободном опылении, что также подтверждает наличие у них гомологичных геномов.

Фенотипическое проявление большинства морфологических признаков у гибридов (архитектоника куста, структура листа) свидетельствует о влиянии дозы хромосом, полученной от исходных видов. По комплексу морфобиологических показателей листа гибриды уклоняются в сторону компонента с большим уровнем пloidности. Группы гексаплоид x тетраплоид характеризуются проявлением доминирования признаков гексаплоидного родителя. В семьях, полученных от равноплоидных скрещиваний, по большинству признаков наблюдается промежуточный характер наследования.

Таким образом, проведенный анализ позволил выявить близость геномов, составляющих генотипы аллополиплоидных *Chrysanthemum*. В процессе эволюции определенную роль имели спорадические скрещивания видов между собой на пересечении ареалов. Объединялись геномы, либо происходил «захват» отдельных хромосом или участков хромосом в кариотип нового вида [5]. И как результат – возникали полиплоидные и аллополиплоидные виды *Chrysanthemum*, включающие различные типы геномов. Возможно, что при этом шел интенсивный интрагенетический процесс, повышающий степень генетического родства таксонов. Совместимость изученных видов и промежуточный характер наследования признаков – этому подтверждение.

Полученные в БСИ ДВО РАН межвидовые гибриды являются новыми аллополиплоидными формами с частично гомологичными или гомеологичными геномами. Учитывая естественную приуроченность отдельных видов *Chrysanthemum* к специфическим местообитаниям (произрастание на известковом субстрате), не всегда способствующую успешному введению в культуру, создание гибридов и сохранение в гибридных организмах ценных генов может быть перспективнее, чем культивирование чистых видов. Полученные и отобранные межвидовые гибриды F₁ являются новым генетическим материалом – хранителем генофонда, объединяющим комплексы ценных признаков, и доступным для селекции.

Выводы

Степень проявления нескрециаемости у разных представителей *Chrysanthemum* различна и зависит от состава и числа геномов у аллополигеномных видов.

Отсутствие способности к гибридизации диплоидных видов между собой может указывать на более раннюю и значительную геномную дивергенцию в процессе филогенеза.

Создание межвидовых гибридов и сохранение в гибридных организмах ценных генов может быть перспективнее, чем интродукция чистых видов.

Список литературы

1. Недолужко А.И., Дудкин Р.В., Фадеев К.Е. Цветение и опыление природных видов дендрантем в культуре // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия: Материалы междунар. конф. «Сохранение и воспроизводство растительного компонента биоразнообразия». – Ростов-на Дону, 2002. – С. 217-218.
2. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений // Методические указания / Под ред. Л.И. Орел. – Л., 1988. – 63 с.
3. Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. – Владивосток, 2002. – 48 с.
4. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб., 1992. – Т. 6. – 428 с.
5. Фадеева Т.С. Проблемы сравнительной генетики растений. Сообщение I. Принципы геномного анализа (на примере рода *Fragaria*) // Генетика. – 1966. – № 1. – С. 12-28.
6. Фадеева Т.С., Соснихина С.П., Иркаева Н.М. Сравнительная генетика растений. – Л., 1980. – 248 с.
7. Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т. 1-8 (1985-1996) / Под ред. Кожевникова А.Е., Пробатова Н.С. – Владивосток: Наука, 2006. – 456 с.
8. Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. – М., 1981. – 232 с.
9. Drewlow L.W., Ascher P.D., Widmer R.E. Genetic studies of self incompatibility in garden chrysanthemum, *Chrysanthemum morifolium* Ramat. // Theoretical and Applied Genetics. – 1973. – N 43. – P. 1-5.
10. Stephens L.C., Ascher P.D., Widmer R.E. Interaction among sporophytic S loci in self-incompatible garden chrysanthemums // Euphytica. – 1984. – N 33. – P. 623-631.
11. Zagorskii J.S., Ascher P.D., Widmer R.E. Multigenic self incompatibility in hexaploid *Chrysanthemum* // Euphytica. – 1983. – N 32. – P. 1-7.